

Présence sur l'île de La Réunion de deux espèces de Punaises prédatrices potentiellement utilisables pour la lutte biologique : *Orius naivashae* et *Cyrtopeltis callosus* (Hemiptera, Anthocoridae et Miridae)

Jean-Claude STREITO¹, Olivier FONTAINE², Morguen ATIAMA², Guénaëlle GENSON¹,
Éric PIERRE¹, Joëlle SADEYEN⁴, Enric FRAGO³ & Samuel NIBOUCHE³

¹ CBGP, INRA, CIRAD, IRD, Montpellier SupAgro, Univ Montpellier, Montpellier, France
<jean-claude.streito@inra.fr ; eric.pierre@inra.fr ; guenaëlle.genson@inra.fr>

² SARL La Coccinelle, 6 chemin Beaurivage, F – 97410 Saint-Pierre, La Réunion, France
<coccinelle.reunion@gmail.com ; morguen.atiaama@coccinelle.re>

³ CIRAD, UMR PVBMT, F – 97410 Saint-Pierre, La Réunion, France

⁴ Université de La Réunion, UMR PVBMT, F – 97410 Saint-Pierre, La Réunion, France

(Accepté le 30.1.2018)

Résumé. – Dans le cadre de recherche de solutions alternatives à la lutte chimique, deux Punaises prédatrices ont été découvertes dans les systèmes de cultures maraîchers de La Réunion : *Orius naivashae* (Poppius, 1920) (Heteroptera, Anthocoridae) et *Cyrtopeltis callosus* Odhiambo, 1961 (Heteroptera, Miridae). Ces deux Punaises connues également de l'est de l'Afrique n'ont, *a priori*, pas été introduites volontairement et sont établies sur l'île de La Réunion. *O. naivashae* a déjà été étudiée en Afrique du Sud dans le cadre de programmes de lutte biologique et est un prédateur potentiellement intéressant dans le contexte de programmes de lutte intégrée à La Réunion ; la biologie de *C. callosus* est complètement inconnue et nécessite d'être étudiée avant d'envisager son utilisation en protection des cultures.

Abstract. – **First report of two predatory bugs of interest for biological control in Reunion Island: *Orius naivashae* and *Cyrtopeltis callosus* (Hemiptera, Anthocoridae and Miridae).** In the process of finding out alternatives to chemical control in horticultural settings in Reunion island, two predatory bugs have been discovered: *Orius naivashae* (Poppius, 1920) (Heteroptera, Anthocoridae) and *Cyrtopeltis callosus* Odhiambo, 1961 (Heteroptera, Miridae). These two species are already known in Eastern Africa; they are now established in the island and their voluntary introduction is unlikely. *O. naivashae* has already been studied in South Africa as a biological control agent, and is therefore a predator with potential interest for controlling pests, especially in integrated pest management programs. However, the biology of *C. callosus* is so far little known and future studies are needed to allow its use as a biological control agent.

Keywords. – Biological control, Reunion Island.

Dans un contexte global de baisse de l'utilisation des insecticides pour la protection des cultures, la lutte biologique est une alternative intéressante pour l'île de La Réunion. La réglementation française mise en place à partir de 2012 (décret n°2012-140, 30 janvier 2012, et arrêté du 28 juin 2012), encadre l'utilisation de macro-organismes à des fins de lutte biologique. Cette réglementation est renforcée à La Réunion qui, en tant qu'île, est protégée par un contrôle d'importation de tout macro-organisme vivant non indigène, à une dizaine d'exceptions près (arrêté du 26 février 2015). C'est dans ce contexte porteur mais contraignant que les recherches s'activent autour de solutions locales. Ainsi, deux espèces de Punaises prédatrices non connues jusqu'à aujourd'hui sur l'île de La Réunion ont été découvertes.

Certaines composantes de la faune entomologique de l'île de La Réunion sont étonnamment peu connues et les Punaises en font partie. VAYSSIÈRES *et al.* (2001) ont fait un premier inventaire des ravageurs et des auxiliaires des cultures dans lequel figurent 23 espèces de Punaises

considérées comme auxiliaires. Notre regretté collègue S. Quilici (1955-2015), se basant sur quelques rares publications et les collections du CIRAD à La Réunion et à Montpellier, a dressé en 2014 une liste provisoire de Punaises, jamais publiée. Enfin, LEGROS *et al.* (2017) ont publié une première liste d'Hétéroptères signalés sur l'île. Ces auteurs ont recensé toutes les publications connues et présentent l'abondant matériel non encore identifié qui a été récolté par l'Insectarium de La Réunion ces dix dernières années et comprenant de nombreuses espèces inédites pour l'île. Concernant les Punaises d'intérêt agronomique, cette liste n'apporte rien de nouveau par rapport à VAYSSIÈRES *et al.* (2001).

Depuis quelques années, les prospections relatives à la faune des milieux cultivés de l'île de La Réunion se sont intensifiées avec notamment les études de l'unité de recherche "Peuplements Végétaux et Bioagresseurs en Milieu Tropical" (PVBMT), la création en 2007 de la bio-fabrique La Coccinelle, et une mission ciblée, financée dans le cadre du projet Lycovitis du méta-programme SMaCH (Sustainable Management of Crop Health) de l'INRA, ce projet ayant en effet pour but de mettre en place une base de données morphologique et moléculaire des ravageurs et auxiliaires mondiaux des cultures de la tomate et de la vigne. L'abondant matériel collecté, dont de nombreux auxiliaires, est en cours d'étude.

À ce jour, six Anthocoridae étaient connus comme auxiliaires des cultures sur l'île de La Réunion : *Orius* aff. *thripoborus* (Hesse, 1940), *Cardiastethus* aff. *capensis* Carayon, 1961, et *C. fulvescens* (Walker, 1872) sur cultures diverses dont les Solanaceae ; *Xylocoris afer* (Reuter, 1884), *Buchaniella sodalis* (Buchanan & White, 1878) et *Amphiareus constrictus* Stål, 1860, sur Cucurbitaceae (VAYSSIÈRES *et al.*, 2001). Nous pouvons ajouter *Orius insidiosus* (Say, 1832), probablement introduit à des fins de lutte biologique et signalé par LEGROS *et al.* (2017) à partir de spécimens de la collection CIRAD Réunion collectés en 1991. Plusieurs autres espèces d'Anthocoridae non associées à ce jour aux agrosystèmes ont été signalées de La Réunion par CARAYON (1958) ; LEGROS *et al.* (2017) ajoutent quelques genres supplémentaires dont les espèces n'ont pas été à ce jour identifiées. Concernant les Miridae Bryocorinae Dicyphini, deux espèces seulement, *Nesidiocoris tenuis* (Reuter, 1895) (VAYSSIÈRES *et al.*, 2001) et *N. volucer* Kirkaldy, 1902 (KIRKALDY, 1902 ; MAMET, 1957) avaient été signalées des systèmes cultivés de l'île. Cette étude ajoute deux nouvelles espèces potentiellement intéressantes pour la lutte biologique.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Matériel étudié. – *Orius naivashae* : Saint-Pierre, Mont-Vert-les-Bas (21,3401°S - 55,5205°E) sur *Capsicum annum* L., Fontaine *O. rec.* : 16 ♂ et ♀, 11-12.I.2017 : 3 adultes barcodés et photographiés (JSTR03904_0102, _0103 et _0105) ; 4 ♂ et ♀, 15.II-10.III.2017 (JSTR03921). Saint-Pierre, Ligne Paradis, élevage La Coccinelle (21,3188°S - 55,4852°E), Fontaine *O. rec.* 22.III.2017 : 2 adultes barcodés et photographiés (OFON00004_0101 et OFON00004_0102).

Cyrtopeltis callosus : Saint-Pierre, Ligne Paradis, Pôle de Protection des Plantes (21,32146°S - 55,48517°E), sur *Datura innoxia* Mill., Fontaine *O. rec.* : 9 ♂ et ♀, 15.II-10.III.2017 (JSTR03919 et JSTR03920) dont un adulte barcodé (JSTR03919_0101) ; *idem* (21,3188°S - 55,4852°E), 4.IV.2017 : 1 adulte barcodé et photographié (OFON00003_0101) ; *idem*, *Atiama M. rec.*, 1 ♂ (JSTR03927). Saint-Leu, Stella (21,1876°S - 55,2991°E) sur *Datura innoxia* Mill., *Atiama M. rec.*, 13.XII.2016 : 3 adultes barcodés (MATI00072_0102, MATI00072_0104, MATI00072_0105).

Étude morphologique. – Les spécimens ont été identifiés morphologiquement à la loupe binoculaire (Leica M205C), les mesures et rapports nécessaires ont été faits à l'aide d'un micromètre oculaire étalonné. Les genitalia ont été observés à la loupe binoculaire et au microscope (Leica DMLB) après éclaircissement à la potasse, rinçage à l'eau distillée et dissection dans la glycérine. Les photographies d'habitats de spécimens vivants ont été faites par Antoine Franck

sur le plateau technique du Pôle de Protection des Plantes à l’aide d’un appareil Nikon AZ-100, les genitalia et habitus d’insectes montés ont été photographiés sur le plateau technique Collections du Centre de Biologie pour la Gestion des Populations (CBGP) avec un appareil Keyence VHX-5000. En l’absence d’ouvrages de référence sur les Punaises africaines, les *Orius* ont été identifiés essentiellement à l’aide du travail de HERNÁNDEZ & STONEDAHL (1999) et les Dicyphini avec celui d’ODHIAMBO (1961).

Séquençage. – Afin de compléter la base de données commune CBGP/PVBMT et de faciliter les identifications futures, nous avons réalisé des “codes-barres” des deux espèces en question.

Nous avons séquençé le fragment du gène mitochondrial COI (Cytochrome c oxydase I) correspondant au code-barres standard universel choisi par le *Consortium for the Barcode of Life* (HEBERT *et al.*, 2003) pour le code-barres des animaux (extrémité 5’ du COI). Le tableau II donne la liste des spécimens utilisés pour l’analyse moléculaire ainsi que les numéros d’accession des séquences disponibles dans GenBank.

L’extraction de l’ADN génomique total a été réalisée de manière non destructive, sur des spécimens entiers, en utilisant les kits *Qiagen DNeasy 96 Blood & Tissue extraction* en suivant le protocole du fournisseur. Les spécimens de référence séquencés ainsi que leur ADN sont déposés dans les collections INRA du CBGP (Montferrier-sur-Lez, France) et CIRAD de La Réunion.

Pour séquençer le code-barres standard du gène mitochondrial COI, nous avons utilisé un cocktail d’amorces dont la liste est donnée dans le tableau I. Les PCR ont été faites dans 25 µl de réactifs avec 2 µl de DNA matriciel, 0,07 mM de chaque amorce, 2,5 mM de MgCl₂, 0,05 mM de dNTPs et 0,025 U/µl de Taq polymérase (DreamTaq DNA Polymerase, Thermo Scientific). Les conditions de PCR utilisées sont les suivantes : 94°C durant 3 min suivis par 37 cycles à 94°C durant 30 s, 50°C durant 60 s, 72°C durant 90 s, avec une phase d’extension finale à 72°C pendant 10 min. Les produits PCR ont été purifiés, puis séquencés directement par Eurofins MWG Operon selon leur protocole.

Les deux séquences complémentaires ont été assemblées à l’aide du logiciel Geneious v4.6.2 (DRUMMOND *et al.*, 2010).

Toutes les séquences ont été alignées avec les paramètres par défaut de ClustalW (1.81) (THOMPSON *et al.*, 1997). Les alignements ont été traduits en acides aminés avec Mega 5.05 (TAMURA *et al.*, 2011) pour détecter d’éventuels codons-stop. Nous avons construit des arbres phylogénétiques en utilisant la méthode du maximum de vraisemblance (ML). Le modèle d’évolution le plus approprié pour notre jeu de données a été identifié en utilisant le critère d’Akaike à l’aide du logiciel MrAIC.pl 1.4.3 (NYLANDER, 2004). Les analyses de maximum de vraisemblance ont été faites avec la version parallélisée (MPI-parallelized) du logiciel RAxML 7.2.8. (STAMATAKIS, 2006a). L’approximation GTRCAT a été utilisée pour calculer les valeurs de supports statistiques (valeurs de bootstrap) pour chacun des nœuds (STAMATAKIS, 2006b) (1000 répétitions).

Tableau I. – Amorces PCR utilisées [d’après CRUAUD *et al.* (2010) et GERMAIN *et al.* (2013)]. Les queues M13 (IVANOVA *et al.*, 2007) sont en gras.

| Nom de l’amorce | Séquence 5’ – 3’ de l’amorce |
|-----------------|---|
| Forward | |
| LCO1490puc_t1 | TGTAACACGACGGCCAGTTTTCACWAATCATAAAGATATTGG |
| LCO1490Hem1_t1 | TGTAACACGACGGCCAGTTTTCACCTAAYCATAARGATATYGG |
| Reverse | |
| HCO2198puc_t1 | CAGGAAACAGCTATGACTAAACTTCWGGRTGWCCAAARAATCA |
| HCO2198Hem2_t1 | CAGGAAACAGCTATGACTAAACYTCAGGATGACCAAAAAAYCA |
| HCO2198Hem1_t1 | CAGGAAACAGCTATGACTAAACYTCDGGATGBCCAAARAATCA |

Tableau II. – Liste des spécimens utilisés pour l'analyse moléculaire ainsi que les numéros d'accès des séquences disponibles dans GenBank. Le numéro entre parenthèses dans la colonne "Provenance" correspond au département de France métropolitaine.

| Espèces | Spécimens | Provenance | Accession COI GenBank |
|--|----------------|-------------|-----------------------|
| <i>Cyrtopeltis callosus</i> Odhiambo, 1961 | MATI00072_0102 | La Réunion | MG007872 |
| | MATI00072_0104 | La Réunion | MG007873 |
| | MATI00072_0105 | La Réunion | MG007874 |
| | MATI00073_0102 | La Réunion | MG007889 |
| | MATI00073_0104 | La Réunion | MG007890 |
| | OFON00003_0101 | La Réunion | MG007875 |
| | JSTR03919_0101 | La Réunion | MG007900 |
| <i>Orius naivashae</i> (Poppius, 1920) | OFON00004_0101 | La Réunion | MG007894 |
| | OFON00004_0102 | La Réunion | MG007895 |
| | JSTR03904_0102 | La Réunion | MG007897 |
| | JSTR03904_0103 | La Réunion | MG007898 |
| | JSTR03904_0105 | La Réunion | MG007899 |
| <i>Nesidiocoris tenuis</i> (Reuter, 1895) | JSTR00218_0101 | France (13) | MG007861 |
| | JSTR00215_0102 | Égypte | MG007860 |
| | MGRO00006_0101 | La Réunion | MG007879 |
| | MGRO00006_0102 | La Réunion | MG007880 |
| | MGRO00006_0103 | La Réunion | MG007881 |
| | MGRO00006_0104 | La Réunion | MG007882 |
| | MGRO00006_0106 | La Réunion | MG007883 |
| | MGRO00006_0108 | La Réunion | MG007884 |
| | MGRO00006_0110 | La Réunion | MG007885 |
| | HDEL00015_0101 | La Réunion | MG007877 |
| | HDEL00015_0102 | La Réunion | MG007878 |
| | PROU00053_0101 | Mayotte | MG007868 |
| | PROU00054_0101 | Mayotte | MG007876 |
| | JCOT00001_0105 | La Réunion | MG007886 |
| | JCOT00001_0107 | La Réunion | MG007887 |
| <i>Nesidiocoris volucer</i> Kirkaldy, 1902 | JSTR00279_0101 | La Réunion | MG007862 |
| | JSTR00279_0102 | La Réunion | MG007863 |
| | JSTR00279_0103 | La Réunion | MG007864 |
| | JSTR00478_0102 | La Réunion | MG007865 |
| | JSTR00478_0103 | La Réunion | MG007866 |
| | JSTR00478_0104 | La Réunion | MG007867 |
| | MATI0073_0105 | La Réunion | MG007891 |
| | MATI0073_0107 | La Réunion | MG007892 |
| | MATI0073_0108 | La Réunion | MG007893 |
| | HDEL00002_0101 | La Réunion | MG007888 |
| | LMAR00001_0101 | La Réunion | MG007901 |
| <i>Orius laevigatus</i> (Fieber, 1860) | JSTR00295_0701 | Espagne | MG007858 |
| | JSTR00284_0401 | France (06) | MG007859 |
| | JSTR00435_0601 | France (37) | MG007857 |
| | JSTR00297_0503 | Espagne | MG007856 |
| <i>Orius insidiosus</i> (Say, 1831) | JSTR00734_0201 | États-Unis | MG007870 |
| | JSTR00734_0203 | États-Unis | MG007871 |
| | JSTR00733_0101 | États-Unis | MG007869 |
| <i>Vatiga illudens</i> (Drake, 1922) | JSTR00258_0101 | La Réunion | MG007896 |

RÉSULTATS

Orius naivashae et *Cyrtopeltis callosus* sont signalés pour la première fois sur l'île de La Réunion. Les spécimens étudiés correspondent sans ambiguïté, notamment au niveau des genitalia, à ces deux espèces. En l'état des connaissances sur les Anthocoridae et les Miridae africains, les identifications morphologiques peuvent être considérées comme fiables. Il n'existait aucune séquence pour ces deux espèces dans les bases de données internationales (Bold et GenBank). Les séquences réalisées se placent à l'endroit attendu dans les arbres phylogénétiques réalisés avec les espèces les plus proches connues de l'île de La Réunion (fig. 1) et permettent de discriminer de façon fiable ces espèces des autres Punaises prédatrices présentes dans les cultures maraîchères de l'île.

Orius naivashae (fig. 2-9) est placé dans le sous-genre *Dimorphella* Reuter, 1884 (HERNÁNDEZ & STONEDAHL, 1999). Le dimorphisme sexuel est peu important. Le pronotum est fortement ponctué, sans soies fortes aux quatre angles, les callosités sont peu marquées et finement ponctuées (fig. 3). La taille est d'environ 2 mm, les six fémurs sont foncés (fig. 2), l'aire évaporatoire de la glande odorifère présente un péritrème étroit (fig. 4, péritrème indiqué par la flèche). Ces caractères morphologiques externes sont communs à de nombreuses espèces d'*Orius* utilisées en lutte biologique et seul l'examen des genitalia mâles et, dans une moindre mesure des femelles, permettent une identification de cette espèce. Chez le mâle, le paramère présente un lobe lamellaire robuste un peu plus court que le flagelle (fig. 6-8). Il est assez voisin de celui d'*Orius albidipennis* (Reuter, 1884), espèce présente aussi en Afrique, non signalée à ce jour de La Réunion, mais chez ce dernier le lobe lamellaire est beaucoup moins robuste et beaucoup plus court que le flagelle. Chez la femelle, le tube copulateur (fig. 9) présente un segment basal relativement long et un segment apical capillaire bien différencié et beaucoup plus court.

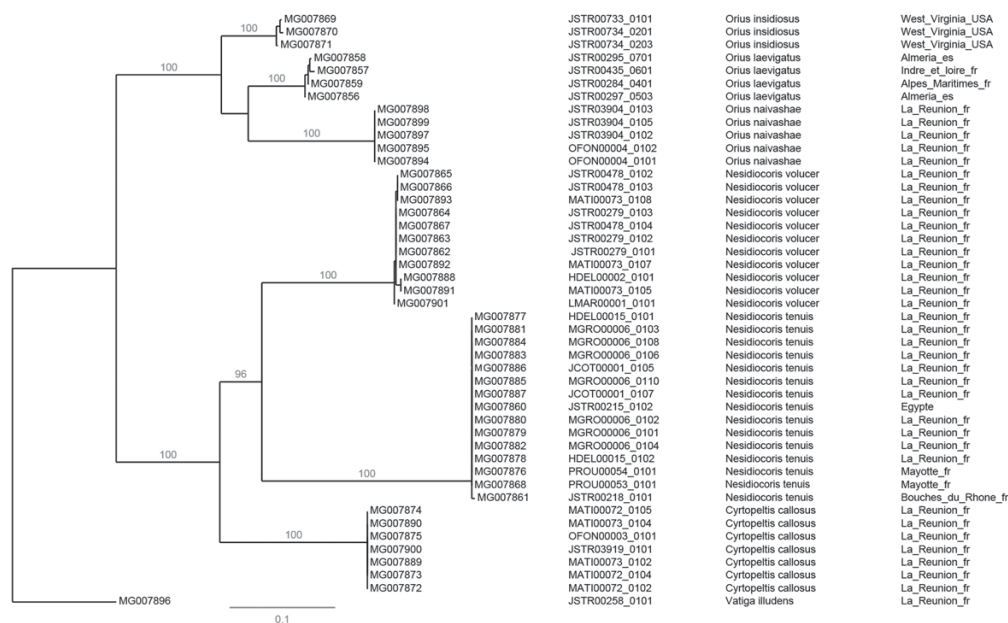


Fig. 1. – Arbre construit selon la méthode du maximum de vraisemblance à partir de l'ADN mitochondrial COI, situant *Orius navaishae* (Poppius) et *Cyrtopeltis callosus* Odhiambo par rapport aux espèces voisines des genres *Orius* et *Nesidiocoris* connus à La Réunion. *Vatiga illudens* (Drake) (Tingidae) a été choisi comme groupe externe. Seules les valeurs de *bootstrap* supérieures à 75 sont figurées. Le premier code correspond au numéro d'accèsion dans GenBank, le second est le code échantillon de la base Arthemis.

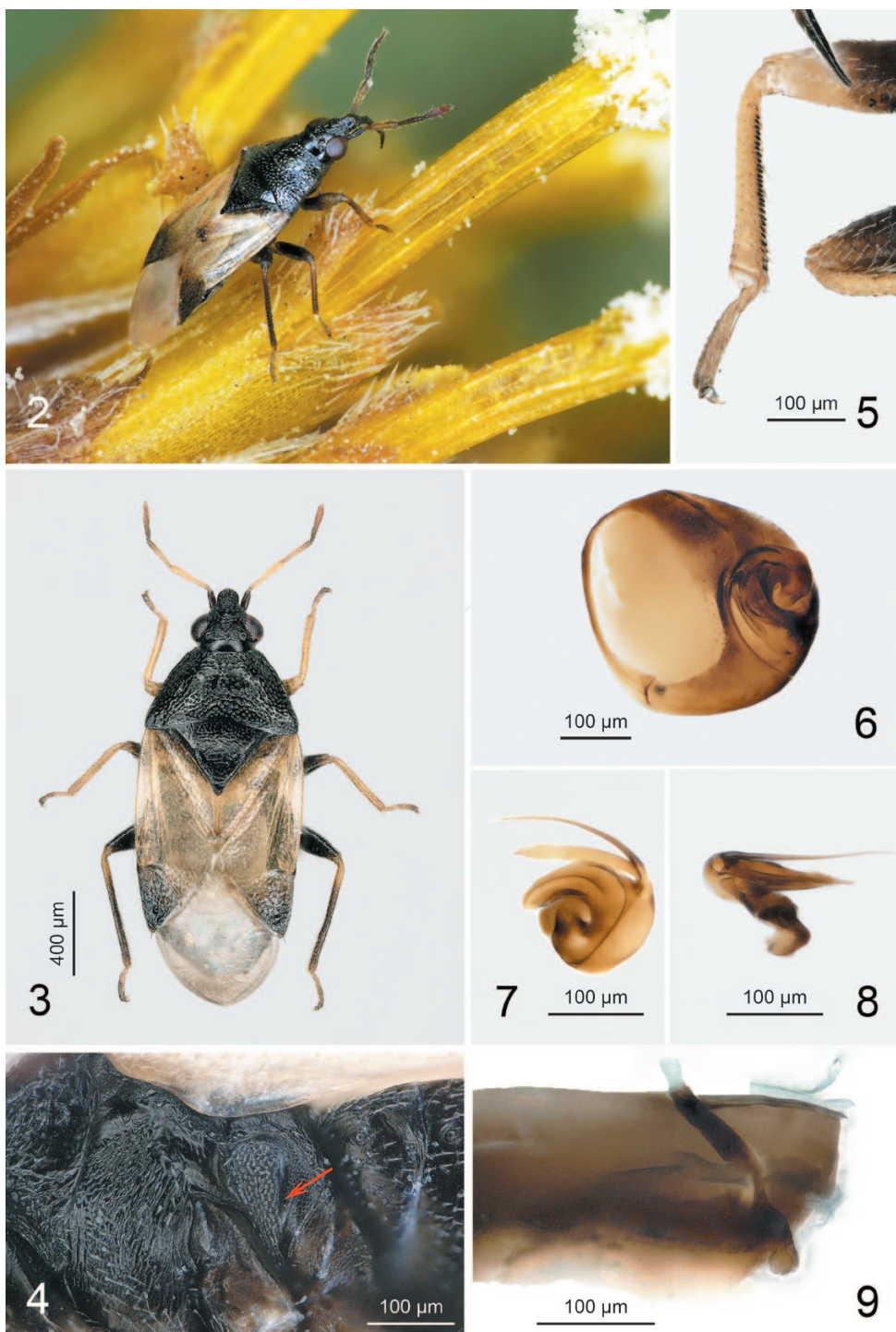


Fig. 2-9. – *Orius naivashae* (Poppius). – 2, Habitus (*photo Antoine Franck*). – 3, ♀, habitus de l'adulte. – 4, Détail de l'aire évaporatoire métathoracique. – 5-8, ♂ : 5, tibia antérieur ; 6-8, genitalia (6, pygophore paramère en place ; 7, paramère vu de face ; 8, paramère vu de profil). – 9, ♀, genitalia, tube copulateur.

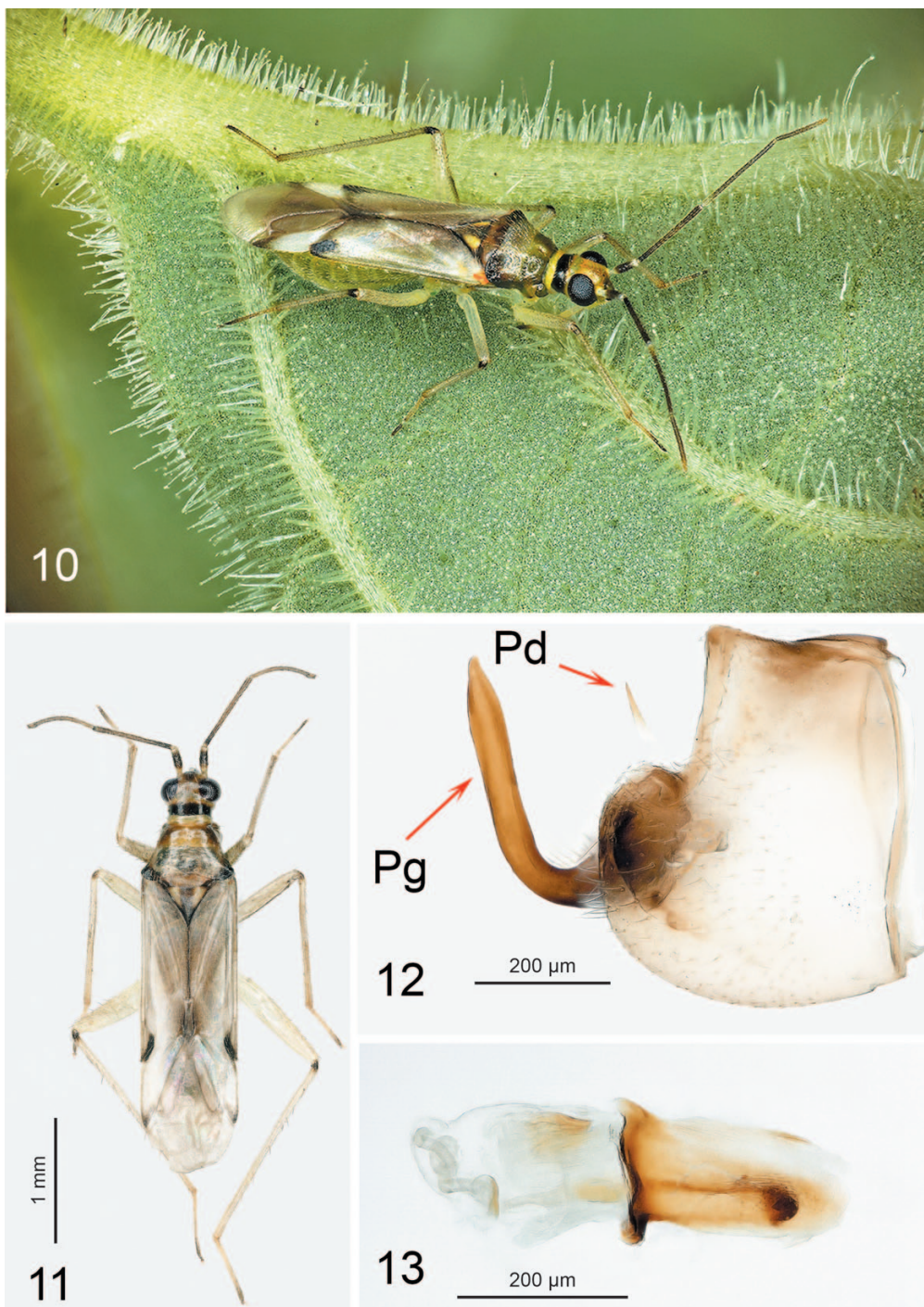


Fig. 10-13. – *Cyrtopeltis callosus* Odhiambo. – 10, Habitus (photo Antoine Franck). – 11-13, ♂ : 11, habitus de l'adulte ; 12, genitalia, pygophore et paramères en place ; 13, édéage.

Des illustrations des genitalia, des habitus et une clé d'identification sont données par HERNÁNDEZ & STONEDAHN (1999) pour six espèces d'*Orius* d'Afrique communes dans les agro-systèmes. Des illustrations supplémentaires sont également disponibles dans la base Arthemis (<http://arthemisdb.supagro.inra.fr/DefaultInfo.aspx?Page=Home>).

À ce jour, il n'y a pas eu de prospection dédiée à la recherche de cet *Orius*. Pour le moment, il n'a été observé que du lieu de collecte Mont-Vert-les-Bas, cité précédemment, où il s'alimentait de Thrips. Plusieurs cycles de développement successifs ont pu être obtenus en conditions de laboratoire, en cage *insect-proof*, sur plants de *Bidens pilosa* L. Les *Orius* étaient nourris avec un mélange de pollen broyé et d'œufs d'*Ephestia kuehniella* (Zeller, 1879).

Cyrtopeltis callosus (fig. 10-13), comme la majorité des Dicyphini et notamment les deux espèces présentes dans les cultures à La Réunion (*Nesidiocoris tenuis* et *N. volucer*), est une punaise allongée de 3,4 à 4,0 mm environ, de coloration foncière vert olive avec un cuneus plus clair, des antennes globalement sombres et des pattes de la couleur foncière paraissant un peu plus claires (fig. 10-11). Le dimorphisme sexuel est peu important. ODHIAMBO (1961) caractérise l'espèce par des callosités du pronotum particulièrement proéminentes : c'est effectivement le cas mais néanmoins ce critère d'identification n'est pas très fiable. L'habitus des adultes est voisin de celui de *N. tenuis* et *N. volucer* ; comme précédemment, le moyen le plus sûr pour séparer cette espèce des autres Dicyphini est l'examen des genitalia mâles. Le pygopore (fig. 12) a une forme simple, il ne présente pas de profonde indentation dans la partie supérieure droite comme chez les *Nesidiocoris*. Le paramère gauche est (relativement aux *Nesidiocoris*) court et épais, terminé en pointe simple, non tronqué et sans revers (non réfléchi) (fig. 12 : Pg). Le paramère droit, petit et plus difficile à observer, est moins discriminant ; il est fin et présente un apex pointu (fig. 12 : Pd) ou arrondi, suivant l'orientation. L'observation de la structure du pénis (fig. 13) est également délicate.

Des photographies d'habitus et des genitalia mâles des trois espèces *C. callosus*, *N. tenuis* et *N. volucer* sont accessibles en ligne sur la base de données Arthemis (<http://arthemisdb.supagro.inra.fr/DefaultInfo.aspx?Page=Home>).

Il n'y a pas eu de prospections ciblées non plus, mais à Ligne Paradis et à Saint-Leu, l'espèce est présente sur *Datura* à une densité de l'ordre de dix adultes par plant, auxquels il faut ajouter différents stades larvaires, qui ont de fortes chances d'être les juvéniles de cette espèce.

DISCUSSION

Orius naivashae et *Cyrtopeltis callosus* ont été découverts dans un contexte de recherches intensives menées pour trouver localement des solutions alternatives à la protection chimique des cultures.

Origine de ces deux espèces. – Toutes deux sont connues d'un nombre très restreint de pays : *Orius naivashae* du Kenya (HERNÁNDEZ & STONEDAHN, 1999) et d'Afrique du Sud (BONTE *et al.*, 2015) ; *Cyrtopeltis callosus* a été décrit d'Ouganda (ODHIAMBO, 1961) puis signalé d'Arabie Saoudite (LINNAVUORI, 1986). Ces répartitions sont de toute évidence très incomplètes ; il est probable que ces deux espèces soient bien plus largement répandues sur le continent africain que ne le laissent supposer nos maigres connaissances actuelles. La situation est la même pour quasiment tous les Hétéroptères africains. Ce constat avait déjà été fait et bien documenté pour la famille des Anthocoridae par CARAYON (1974). Quoiqu'il en soit, il s'agit de deux espèces d'origine afrotropicale qui, à notre connaissance, n'ont jamais été introduites volontairement à La Réunion. Elles semblent établies sur l'île, tant sous serre pour *O. naivashae* qu'en conditions naturelles pour *C. callosus*. Des prospections supplémentaires seront nécessaires pour le confirmer.

Déterminer l'origine des espèces trouvées sur l'île de La Réunion, notamment dans l'optique de les utiliser en lutte biologique, est un travail délicat.

Le premier problème de fond est directement lié à l'âge de l'île de La Réunion, une formation géologique d'origine volcanique apparue au milieu de l'océan Indien, loin de toute terre émergée. Les laves les plus anciennes du Piton des Neiges n'excèdent guère, en effet, $2,17 \pm 0,03$ Ma (McDOUGALL, 1971 ; QUIDELLEUR *et al.*, 2010)... Toute la biodiversité animale et floristique locale est donc d'origine exogène et relativement récente. Ainsi pour les Coléoptères, le taux d'endémisme générique est de 3,9 % et le taux d'endémisme spécifique de 37,9 %, bien inférieurs à ceux de Madagascar par exemple (GOMY *et al.*, 2016). Des taux d'endémisme comparables sont observés chez les Lépidoptères (35 % d'endémiques spécifiques stricts) (MARTIRÉ & ROCHAT, 2008). Le peuplement "naturel" de l'île, autrement dit sans l'intervention directe des activités humaines, se poursuit via les courants marins (courant sud-équatorial d'est en ouest) et les phénomènes atmosphériques, notamment les cyclones (BLANCHARD, 2000). Ces espèces qui arrivent naturellement sur l'île peuvent devenir invasives au même titre que les espèces introduites volontairement ou non par les activités humaines. Plusieurs exemples récents, dont *Calosoma senegalensis* Dejean, 1866, sont documentés (GOMY *et al.*, 2016).

Du fait des cyclones qui balaient les côtes africaines, malgaches et mauriciennes avant de passer sur La Réunion (DIJKSTRA, 2007 ; COUTEYEN, 2009), l'origine biogéographique des groupes d'Insectes les mieux connus (Lépidoptères, Coléoptères et Odonates) est essentiellement mauricienne, malgache et africaine. Les courants marins orientés est-ouest expliqueraient, quant à eux, la présence de taxons d'Inde, d'Indonésie et du Pacifique (WARREN *et al.*, 2010 ; BRADLER *et al.*, 2015). Un grand nombre d'espèces à répartition pantropicale sont également présentes sur l'île (BERNARDI, 1996 ; VIETTE & GUILLERMET, 1996 ; BLANCHARD, 2000 ; COUTEYEN, 2009 ; GOMY *et al.*, 2016).

La liste préliminaire des Hétéroptères de La Réunion (LEGROS *et al.*, 2017) ne permet pas pour le moment d'avoir des données chiffrées sur l'origine biogéographique du peuplement en Punaises ni même sur le nombre d'espèces présentes. Toutefois, l'influence malgache et africaine semble assez prépondérante, notamment pour le peu d'Anthocorides et de Mirides qui ont été identifiés spécifiquement à ce jour. Sur les 10 espèces d'Anthocoridae identifiées, on note une espèce apparemment endémique, une introduite volontairement pour la lutte biologique (*Orius insidiosus*), 4 pantropicales, 3 malgaches/éthiopiennes et une des Açores et Madère. Parmi les 16 espèces de Miridae identifiées, 7 sont malgaches/éthiopiennes, 6 sont pantropicales, une d'Inde, une de l'océan Pacifique et une endémique (jusqu'à preuve du contraire) des Mascareignes.

Le deuxième verrou important pour déterminer l'origine d'une espèce découverte à La Réunion est l'état plus que lacunaire de l'inventaire de la faune entomique. Une première liste préliminaire de Punaises vient d'être publiée (LEGROS *et al.*, 2017), mais comme le soulignent les auteurs, elle est loin d'être complète. On peut se rendre compte de la marge de progrès en étudiant l'évolution de la liste des Coléoptères (GOMY *et al.*, 2016), actuellement bien plus avancée. Le nombre d'espèces connues est passé de 287 en 1935 à 446 en 1967, puis de 844 en 2000 à 1 128 espèces au total en 2015. Le nombre d'espèces découvertes a été multiplié par 4 en 80 ans et s'est accru de plus de 30 % ces 15 dernières années. Cet accroissement comprend des espèces arrivées récemment (introduites volontairement ou pas) mais la majorité est représentée par des espèces présentes depuis très longtemps et passées inaperçues jusque-là. Ainsi, si on s'intéresse aux espèces de Coléoptères endémiques de La Réunion, entre 1935 et 2015, leur nombre a été multiplié par 5,5 pour atteindre 428 espèces et s'est accru d'environ 30 % ces 15 dernières années.

Déterminer avec certitude qu'une espèce de Punaise de La Réunion est autochtone nécessiterait de disposer d'un inventaire de la faune avant l'arrivée de l'Homme. Or, nous ne disposons toujours pas d'un inventaire actuel. Néanmoins, dans certaines conditions, il est possible de repérer des espèces exotiques envahissantes. Deux cas récents, *Vatiga illudens* (Drake, 1922)

(STREITO *et al.*, 2012) et *Thaumastocoris peregrinus* Carpintero & Dellapé, 2006 (STREITO *et al.*, 2016) le montrent clairement. Il s'agit tout d'abord d'espèces en pleine expansion au niveau mondial, qui présentent un caractère invasif fort et dont on peut suivre la progression par les signalements successifs dans les différents pays impactés. Ensuite, leur origine biogéographique (Amérique du Sud et Australie) rend peu probable leur transport par les moyens naturels de propagation dont nous avons parlé, même si quelques espèces d'origine australienne voire plus lointaine ont pu rejoindre La Réunion par le passé (BLANCHARD, 2000 ; WARREN *et al.*, 2010). Par ailleurs, ce sont des ravageurs des cultures qui, de par leurs dégâts, ne seraient pas passés inaperçus très longtemps.

Plusieurs espèces auxiliaires des cultures ont été relâchées à La Réunion dans le cadre de programmes de lutte biologique. En général, ceux-ci sont documentés par des rapports et des publications et le cas échéant des spécimens ont été conservés dans les collections du CIRAD, à La Réunion et/ou à Montpellier. C'est le cas par exemple d'*Orius insidiosus* introduit sans doute volontairement mais que nous n'avons pas retrouvé pour le moment.

Dans le cas présent, les deux Punaises découvertes ne présentent aucun caractère invasif, ni à La Réunion, ni ailleurs dans le monde, et nous n'avons trouvé aucun indice qui puisse nous faire penser qu'elles aient pu être introduites volontairement. Elles proviennent d'une région biogéographique bien connue pour contribuer au peuplement naturel de l'île. Enfin, ce sont des espèces discrètes appartenant à des genres difficiles très peu étudiés. Leur découverte a été fortuite, le *Cyrtopeltis* étant confondu initialement avec les deux *Nesidiocoris* de l'île. Quant aux *Orius*, nos collections comprennent seulement quelques spécimens. À ce jour, plusieurs espèces présentent des genitalia que nous n'avons pas pu attribuer à une espèce décrite, seul *O. navaishae* a pu être identifié avec certitude.

À l'issue de cette réflexion, nous considérons qu'il est probable que *Cyrtopeltis callosus* et *Orius navaishae* fassent partie de la faune autochtone de l'île et qu'elles soient passées inaperçues pendant longtemps. Elles devraient être rejointes par d'autres espèces au fur et à mesure que nos investigations taxonomiques aboutiront. Nous ne connaissons pas encore la répartition de ces Punaises sur l'île bien que toutes deux soient à présent établies. Elles présentent des populations localement abondantes et ont déjà effectué plusieurs générations sur place. Des prospections supplémentaires sont toutefois nécessaires pour connaître leur distribution et leur abondance exactes.

Intérêt pour la lutte biologique. – Si ces espèces peuvent être considérées, jusqu'à preuve du contraire, comme autochtones, leur utilisation en lutte biologique nécessite de vérifier leur régime alimentaire, leurs performances reproductives, etc., qui vont conditionner non seulement leur efficacité dans le contrôle des ravageurs mais aussi d'éventuels dégâts sur la culture elle-même.

Certains traits d'histoire de vie d'*Orius naivashae* ont été étudiés par BONTE *et al.* (2012a, 2012b, 2015) en Afrique du Sud. Ces auteurs concluent que cet *Orius* présente un intérêt potentiel pour lutter contre les Thrips, tout particulièrement *Frankliniella occidentalis* (Pergande, 1895) (Thysanoptera, Thripidae). Dans cette étude, *O. naivashae* semble par contre peu efficace sur *Tetranychus urticae* Koch, 1836 (Acari, Tetranychidae) et *Myzus persicae nicotianae* Blackman, 1987 (Hemiptera, Aphididae). Les *Orius* sont des prédateurs assez généralistes capables aussi de s'alimenter de pollen ou de sucs végétaux (CARAYON & STEFFAN, 1959 ; CARAYON, 1974). Cependant, des dégâts sur cultures n'ont jamais été signalés (SCHAEFER & PANIZZI, 2000). Cet *Orius* mérite donc d'être testé pour le moment en laboratoire et dans les conditions des cultures protégées sur l'île de La Réunion.

Le cas de *Cyrtopeltis callosus* nécessite plus de prudence. À notre connaissance, sa biologie n'a jamais été étudiée mais ce taxon appartient à une tribu de Miridae, les Dicyphini, dont de

nombreuses espèces ont été utilisées et étudiées à des fins de lutte biologique. Les Dicyphini sont connus pour leur zoophytophagie, se nourrissant à la fois en prédateur et en piquant les plantes (CASTAÑÉ *et al.*, 2011). Un régime alimentaire mixte peut être un avantage en cas de basses densités de proies, toutefois certaines espèces zoophytophages peuvent endommager gravement les cultures. C'est le cas de *Nesidiocoris tenuis*, devenu un des ravageurs les plus difficiles à maîtriser en cultures sous-abri de tomates en France continentale notamment (CASTAÑÉ *et al.*, 2011). Des dégâts de cette espèce ont été observés récemment pour la première fois à La Réunion (Bulletin de la Santé du végétal Cultures maraichères, avril 2017 : <http://www.bsv-reunion.fr/wp-content/uploads/2017/06/BSV-avril-2017-VF.pdf>). Ces traits biologiques doivent nous alerter sur une phytophagie éventuelle de *C. callosus*. Cette espèce est donc potentiellement intéressante mais nécessitera une étude approfondie avant d'envisager son utilisation en lutte biologique.

CONCLUSION

Nous venons de découvrir deux espèces de Punaises considérées comme autochtones et potentiellement intéressantes pour la protection des cultures. De nombreuses espèces d'Anthorcoridae et de Miridae prédateurs non identifiées (collectées lors de missions ponctuelles, par l'Insectarium de La Réunion et les agronomes du CIRAD, ou préservés dans les collections du CIRAD de La Réunion, du CBGP à Montpellier, ou au Muséum national d'Histoire naturelle à Paris) pourraient également être mobilisables pour la protection des plantes. Nos connaissances taxonomiques sur ces deux familles sont très fragmentaires et c'est particulièrement le cas pour les faunes africaine et malgache auxquelles appartient vraisemblablement une bonne partie des espèces réunionnaises. Ces groupes taxonomiques n'ont pas été étudiés depuis des décennies ; par exemple, POPPIUS (1914, 1920) a décrit de nombreuses espèces d'Afrique mais ses descriptions sont trop sommaires et en l'absence d'étude des pièces génitales, elles ne sont plus utilisables pour identifier les espèces. Pour le moment, la majorité du matériel étudié par cet auteur, et qui devrait être au MNHN, reste introuvable (A. Matocq, comm. pers.). Dans ces conditions, l'identification des Punaises de La Réunion est très laborieuse et difficile, ce qui transparaît clairement dans l'inventaire préliminaire de LEGROS *et al.* (2017). La taxonomie est un point critique et bloquant actuellement pour le développement de la lutte biologique à La Réunion. Notre étude montre que chaque nouvelle identification fiable peut apporter des perspectives nouvelles en protection des plantes. Paradoxalement, les projets qui visent à caractériser morphologiquement et moléculairement les insectes d'intérêt agronomique sont toujours aussi difficiles à financer. Le projet "barcode Afrique", porté par le CIRAD et dont nous aurions tant besoin pour étudier la faune des agrosystèmes de la région éthiopienne, cherche toujours des financeurs. Souhaitons qu'une ou les deux espèces découvertes ici, puissent être utilisées efficacement en lutte biologique. Outre les progrès significatifs qu'elles peuvent apporter à la santé durable des cultures réunionnaises, ce seraient de bonnes ambassadrices pour convaincre de l'utilité et de l'importance de notre discipline.

REMERCIEMENTS. – Nous remercions Antoine Franck pour ses photos d'habitats extraordinaires ; tous nos remerciements également au producteur Jimmy Nicole et au conseiller technique Mathieu Duvignau qui nous ont permis d'échantillonner sur leur parcelle ainsi qu'à Gérard Lebreton pour son aide dans l'identification du *Datura* ; le métaprogramme SMaCH de l'INRA pour le soutien du projet Lycovitis concernant les ravageurs et auxiliaires de la tomate et de la vigne qui nous a permis la récolte et le séquençage d'un abondant matériel. Ce travail a également été cofinancé par l'Union Européenne : Fonds Européen Agricole pour le Développement Rural (FEADER), par le Conseil Départemental de La Réunion et par le Centre de coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement (CIRAD). La plateforme technique du Pôle de Protection des Plantes bénéficie du soutien du GIS IBISA (Infrastructures en Biologie Santé et Agronomie).

AUTEURS CITÉS

- Arrêté du 28 juin 2012* relatif aux demandes d'autorisation d'entrée sur le territoire et d'introduction dans l'environnement de macro-organismes non indigènes utiles aux végétaux, notamment dans le cadre de la lutte biologique. JORF n°0151 du 30 juin 2012 page 10790 texte n° 56. <https://www.legifrance.gouv.fr/eli/arrete/2012/6/28/AGRG1225395A/jo/texte>.
- Arrêté du 26 février 2015* établissant la liste des macro-organismes non indigènes utiles aux végétaux, notamment dans le cadre de la lutte biologique dispensés de demande d'autorisation d'entrée sur un territoire et d'introduction dans l'environnement. JORF n°0094 du 22 avril 2015 page 7077 texte n°34. <https://www.legifrance.gouv.fr/affichTexte.do?cidTexte=JORFTEXT000030511750&categorieLien=id>.
- Décret n°2012-140 du 30 janvier 2012* relatif aux conditions d'autorisation d'entrée sur le territoire et d'introduction dans l'environnement de macro-organismes non indigènes utiles aux végétaux, notamment dans le cadre de la lutte biologique. JORF n°0026 du 31 janvier 2012 page 1803 texte n°48. <https://www.legifrance.gouv.fr/eli/decret/2012/1/30/2012-140/jo/texte>.
- BERNARDI G., 1996. – Biogéographie et spéciation des Lépidoptères Papilionidae, Pieridae, Danaidae et Acraeidae de Madagascar et des îles voisines (p. 491-506). In : Lourenço W. R. (éd.), *Biogéographie de Madagascar*. Paris : Actes du colloque International de Biogéographie de Madagascar, Société de biogéographie – Muséum - ORSTOM, Paris, France, du 26 au 28 septembre 1995, Colloques et Séminaires, ORSTOM Éditions, 588 p.
- BLANCHARD F., 2000. – *Guide des milieux naturels : La Réunion-Maurice-Rodrigues*. Paris : Éditions Ulmer, 384 p.
- BONTE J., DE HAUWERE L., CONLONG B. C. & DE CLERCQ P., 2015. – Predation capacity, development and reproduction of the southern African flower bugs *Orius thripoborus* and *Orius naivashae* (Hemiptera: Anthocoridae) on various prey. *Biological Control*, **86** : 52-59. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2015.04.007>.
- BONTE J., DE RO M., CONLONG D. & DE CLERCQ P., 2012a. – Thermal biology of the predatory bugs *Orius thripoborus* and *O. naivashae* (Hemiptera: Anthocoridae). *Environmental Entomology*, **41** (4) : 989-996. <https://doi.org/10.1603/EN12089>.
- BONTE J., VANGANSBEKE D., MAES S., BONTE M., CONLONG D. & DE CLERCQ P., 2012b. – Moisture source and diet affect development and reproduction of *Orius thripoborus* and *Orius naivashae*, two predatory anthocorids from southern Africa. *Journal of Insect Science*, **12** (1) : 1-16. <https://doi.org/10.1673/031.012.0101>.
- BRADLER S., CLIQUENNOIS N. & BUCKLEY T. R., 2015. – Single origin of the Mascarene stick insects: ancient radiation on sunken islands? *BMC Evolutionary Biology*, **15** : 196. <https://doi.org/10.1186/s12862-015-0478-y>.
- CARAYON J., 1958. – Quelques hémiptères Anthocoridae des îles Mascareignes. *Mémoires de l'Institut Scientifique de Madagascar*, (E) **9** : 335-348.
- 1974. – *Les Hémiptères Anthocoridae et Nabidae en tant qu'agents d'équilibre et de lutte biologique*. MNHN, Action concertée "équilibres et lutte biologique" décision d'aide 74.7.0057, 32 p.
- CARAYON J. & STEFFAN J.-R., 1959. – Observations sur le régime alimentaire des *Orius* et particulièrement d'*Orius pallidicornis* (Reuter) (Heteroptera Anthocoridae). *Cahiers des Naturalistes, Bulletin des Naturalistes Parisiens*, (N. S.) **15** : 53-63.
- CASTAÑÉ C., ARNÓ J., GABARRA R. & ALOMAR O., 2011. – Plant damage to vegetable crops by zoophytophagous mirid predators. *Biological Control*, **59** : 22-29. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2011.03.007>.
- COUTEYEN S., 2009. – Biogéographie et spéciation des Odonates de l'île de la Réunion. *Annales de la Société entomologique de France*, (N. S.) **45** (1) : 83-91. <https://doi.org/10.1080/00379271.2009.10697592>.
- CRUAUD A., JABBOUR-ZAHAB R., GENSON G., CRUAUD C., COULOUX A., KJELLBERG F., VAN NOORT S. & RASPLUS J.-Y., 2010. – Laying the foundations for a new classification of Agaonidae (Hymenoptera: Chalcidoidea), a multilocus phylogenetic approach. *Cladistics*, **26** : 359-387. doi: 10.1111/j.1096-0031.2009.00291.x.
- DIJKSTRA K.-D. B., 2007. – Gone with the wind: westward dispersal across the Indian Ocean and island speciation in *Hemicordulia* dragonflies (Odonata: Corduliidae). *Zootaxa*, **1438** : 27-48.
- DRUMMOND A. J., ASHTON B., BUXTON S., CHEUNG M., COOPER A., HELED J., KEARSE M., MOIR R., STONES-HAVAS S., STURROCK S., THERER T. & WILSON A., 2010. – Geneious v5.5. <http://www.geneious.com>.

- GERMAIN J.-F., CHATOT C., MEUSNIER I., ARTIGE E., RASPLUS J.-Y. & CRUAUD A., 2013. – Molecular identification of *Epitrix* potato flea beetles (Coleoptera : Chrysomelidae) in Europe and North America. *Bulletin of Entomological Research*, **103** : 354-362. <https://doi.org/10.1017/S000748531200079X>.
- GOMY Y., LEMAGNEN R. & POUSSEREAU J., 2016. – *Les Coléoptères de l'île de la Réunion*. Saint-Denis : Éditions Orphie, 760 p.
- HEBERT P. D. N., CYWINSKA A., BALL S. L. & DEWAARD J. R., 2003. – Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society of London*, (B) **270** : 313-321.
- HERNÁNDEZ L. M. & STONEDAHLL G. M., 1999. – A review of the economically important species of the genus *Orius* (Heteroptera: Anthocoridae) in East Africa. *Journal of Natural History*, **33** (4) : 543-568. <https://doi.org/10.1080/002229399300245>.
- IVANOVA N. V., ZEMLAK T. S., HANNER R. H. & HEBERT P. D. N., 2007. Universal primer cocktails for fish DNA barcoding. *Molecular Ecology Notes*, **7** : 544-548. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01748.x>.
- KIRKALDY G. W., 1902. – Memoir upon the Rhynchotal family Capsidae Auctt. *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, **50** : 243-272.
- LEGROS V., GASNIER S. & ROCHAT J., 2017. – First general inventory of the terrestrial Heteroptera fauna and its specificity on the oceanic island of Reunion. *Annales de la Société entomologique de France*, (N. S.) **52** (6) [2016] : 311-342. <https://doi.org/10.1080/00379271.2016.1275802>.
- LINNAVUORI R. E., 1986. – Heteroptera of Saudi Arabia. *Fauna of Saudi Arabia*, **8** : 31-197.
- MCDUGALL I., 1971. – The geochronology and evolution of the young volcanic island of Réunion, Indian Ocean. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **35** (3) : 261-288. doi : 10.1016/0016-7037(71)90037-8.
- MAMET J. R., 1957. – A revised and annotated list of Hemiptera (Heteroptera and Homoptera, excluding Sternorhyncha) of Mauritius. *The Mauritius Institute Bulletin*, **5** : 31-81.
- MARTIRÉ D. & ROCHAT J., 2008. – *Les Papillons de La Réunion et leurs chenilles*. Mèze : Biotope ; Paris : Publications scientifiques du Muséum, 496 p.
- NYLANDER J. A. A., 2004. – MrAIC.pl. Program distributed by the author. Evolutionary Biology Centre, Uppsala University.
- ODHIAMBO T. R., 1961. – A study of some African species of the *Cyrtopeltis* complex (Hemiptera: Miridae). *Revista de Entomologia de Moçambique*, **4** : 1-36.
- POPPIUS B., 1914. – Die Miriden der Äthiopischen Region II - Macrolophinae, Heterotominae, Phyllinae. *Acta Societatis Scientiarum Fennicae*, **44** (3) : 1-136.
- 1920. – Voyage de Ch. Alluaud et R. Jeannel en Afrique Orientale (1911-1912). *Résultats scientifiques. Insectes Hémiptères IV Nabididae et Anthocoridae*. Paris : Librairie des Sciences Naturelles L. Lhomme, 315-333.
- QUIDELLEUR X., HOLT J. W., SALVANY T. & BOUQUEREL H., 2010. – New K-Ar ages from La Montagne massif, Réunion Island (Indian Ocean), supporting two geomagnetic events in the time period 2.2-2.0 Ma. *Geophysical Journal International*, **182** (2) : 699-710. doi : 10.1111/j.1365-246X.2010.04651.x.
- SCHAEFER C. W. & PANIZZI A. R., 2000. – *Heteroptera of economic importance*. Boca Raton : CRC Press, Florida, 828 p.
- STAMATAKIS A., 2006a. – *Phylogenetic models of rate heterogeneity: A High Performance Computing Perspective*. International Parallel and Distributed Processing Symposium (IPDPS 2006), Rhodes Island, Greece, 8 p.
- 2006b. – RAXML-VI-HPC: maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics*, **22** (21) : 2688-2690. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btl446>.
- STREITO J.-C., GUILBERT É., MÉRION S., MINATCHI J. & PASTOU D., 2012. – Premier signalement de *Vatiga illudens* (Drake, 1922) nouveau ravageur du Manioc dans les Mascareignes (Hemiptera Tingidae). *L'Entomologiste*, **68** (6) : 357-360.
- STREITO J.-C., MATOÇO A., LEGROS V., GENSON G., PIERRE É. & PLUOT-SIGWALT D., 2016. – Présence sur l'île de la Réunion de l'espèce invasive *Thaumastocoris peregrinus* Carpintero & Dellapé, 2006 (Hemiptera, Heteroptera, Thaumastocoridae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, **121** (1) : 65-72.
- TAMURA K., PETERSON D., PETERSON N., STECHER G., NEI M. & KUMAR S., 2011. – MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods. *Molecular Biology and Evolution*, **28** (10) : 2731-2739. doi : 10.1093/molbev/msr121.

- THOMPSON J. D., GIBSON T. J., PLEWNIAK F., JEANMOUGIN F. & HIGGINS D. G., 1997. – The CLUSTAL-X windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Research*, **25** (24) : 4876-4882. <https://doi.org/10.1093/nar/25.24.4876>.
- VAYSSIÈRES J.-F., DELVARE G., MALDÈS J.-M. & ABERLENC H.-P., 2001. – Inventaire préliminaire des arthropodes ravageurs et auxiliaires des cultures maraîchères sur l'île de La Réunion. *Insect Science and its Application*, **21** (1) : 1-22.
- VIETTE P. & GUILLERMET C., 1996. – *Lépidoptères Hétérocères de la Réunion* (= Bourbon). Saint-Denis : Société réunionnaise des Amis du Muséum, 117 p.
- WARREN B. H., STRASBERG D., BRUGGEMANN J. H., PRYS-JONES R. P. & THÉBAUD C., 2010. – Why does the biota of the Madagascar region have such a strong Asiatic flavour?. *Cladistics*, **26** (5) : 526-538. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2009.00300.x>.
-