



HAL
open science

Succès d'invasion et écologie des communautés des espèces de Coccinellidae introduites pour la lutte biologique en milieu insulaire tropical

Marine Baujeu

► **To cite this version:**

Marine Baujeu. Succès d'invasion et écologie des communautés des espèces de Coccinellidae introduites pour la lutte biologique en milieu insulaire tropical. Biologie animale. Université de la Réunion, 2024. Français. NNT : 2024LARE0003 . tel-04719339

HAL Id: tel-04719339

<https://theses.hal.science/tel-04719339v1>

Submitted on 3 Oct 2024

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

UNIVERSITE DE LA REUNION

Ecole Doctorale Sciences, Technologie et Santé (STS 542)

UMR PVBMT Peuplement Végétaux et Bioagresseurs en Milieu Tropical

CIRAD-Université de La Réunion

THESE

Présentée à l'Université de La Réunion pour obtenir le

DIPLOME DE DOCTORAT EN SCIENCES

Discipline : Biologie des populations et écologie

**Succès d'invasion et communautés écologiques des Coccinellidae
introduites pour la lutte biologique en milieu insulaire tropical**

Par

Marine BAUJEU

Soutenue publiquement le 14 juin 2024 au Pôle de Protection des Plantes à Saint-Pierre devant le jury composé de :

Thierry Hance, Professeur à Université catholique de Louvain, **Rapporteur**

Xavier Fauvergue, Directeur de Recherche à l'INRAe, **Rapporteur**

Alexandra Magro, Professeure à l'Université de Toulouse, **Examinatrice**

Isabelle Fock Bastide, Professeure à l'Université de La Réunion, **Présidente du jury**

Laura Moquet, Chercheure au CIRAD, **Encadrante de thèse**

Bernard Reynaud, Professeur à l'Université de La Réunion, **Directeur de thèse**



« Le principal fléau de l'humanité n'est pas l'ignorance, mais le refus de savoir »

Simone de Beauvoir

« L'amour pour tous les êtres vivants est l'attribut le plus noble de l'homme. »

Charles Darwin

« La disparition d'une espèce vivante est une insulte à la création, est une plaie que l'on inflige à la nature et qui est inguerrissable »

Thérésien Cadet

Remerciements

Ce travail est inclus dans le projet CREME "Conservation et Restauration des Espèces et des Milieux Endémiques" mené par l'Université de La Réunion et cofinancé par le Fonds Européen de Développement Régional (FEDER) et la Région Réunion (N° GURDTI/20201012-0022961).

M. Baujeu est doctorante et a bénéficié d'une allocation doctorale cofinancée par le Fonds Européen de Développement Régional (FEDER) et la Région Réunion (N°DIRED/20210154).

Je souhaite présenter mes plus sincères remerciements à mon encadrement, mes superviseurs, localement « mes parents de la science », **Bernard Reynaud** et **Laura Moquet**, qui ont su me suivre et me porter tout le long de ce travail de thèse, dans les hauts comme dans les bas, sur et sous la terre, dans les airs et sous la mer.

Associés à cet encadrement je pense naturellement à saluer le soutien des membres de mon comité de thèse **Nicolas Ris**, **Alexandra Magro**, **Romain Nattier** et **Nathalie Becker**. Vous avez su faire de notre équipe, une équipe gagnante. Merci de m'avoir fait découvrir la multitude des chemins que l'on peut emprunter pour réussir. Vous m'avez, chacun à votre tour, reçue, formée et accueillie ce qui fut pour moi une chance d'ouvrir mon esprit.

Je tiens à souligner l'implication de l'ensemble des personnes impliquées dans la gestion de l'Ecole doctorale Sciences Technologie et Santé : **Alain Bastide** pour ta volonté de toujours faire mieux pour nous les doctorants, **Maria Mossadaq** pour cette énergie avec laquelle tu as suivi nos dossiers. Merci aussi à l'équipe du service de médiation scientifique : **Christelle Letellier**, **Silvère Pasquier** et **Arthur Vial**. Pour tous ces moments de surpassements et de changement d'air.

Merci à tout le personnel du Pôle de Protection des Plantes (3P) qui a toujours dit « oui ! » quand je venais quémander de l'aide. Pensées particulières pour **Virginie Gache** pour son soutien indéfectible dans mes combats, **Antoine Scarpitta-Becker** et **Frédéric Chiroleu** pour les analyses statistiques, **Mathieu Rouget** pour la cartographie, **Patrick Turpin** pour les bidouillages techniques, **Vincent Jacob** pour mes interrogations chimiques et autres blagues, **Hélène Delatte** « notre mère à tous » pour sa personnalité aussi poignante que chaleureuse, **Samuel Nibouche** pour son avis toujours tranchant mais souvent juste.

Bien sûr, je pense à tous mes tontons du 3P : **Marie-Ludders Moutousami** « Marcel la vitesse » ou « gran mout' », **Antoine Franck** « le vieux grincheux », **Serge Glenac** et **Martial Grondin** « ti cout-cout » ou « nounous » pour les très intimes, rien n'aurait été pareil sans vous. J'embrasse particulièrement : **Iréné Promi** alias « IP » ou « le kaf le Plate » et **Jim Payet** ou « Zim » ou « Monsieur Pouné-Pouné » pour tout ce que vous avez fait pour m'aider tant bien professionnellement que personnellement.

Becqué à tous mes enfants de la science : mes premiers PTUT : **Manon Dijoux, Thomas Nacaouelle et David Idmont**, mes seconds PTUT : **Théo Sechet, Evan Techer et Pauline de Martin de Viviés**, mes stagiaires : **Luna Kim-Foo, Saïna El Had, Coline Dubois** et mon petit caribou **Zakari Sabri**. Je relève particulièrement l'intervention de ma larve de libellule, Pauline, que j'ai également pu prendre en stage et de **Corey Bouchard**, mon fils bien-aimé, ma petite coccinelle, mon grand Tamarin. Je serai là quand ça sera à ton tour, j'en suis si fière.

C'est au tour de mes amis doctorants ou déjà docteurs (et oui) ! Ceux qui ont partagé cette expérience de vie en même temps que moi. A Benjamin Chichon ou **Dr Selim Ben Cheida**, je suis heureuse de revoir ton visage après ta fin de thèse éprouvante, puis à **Dr Gaëlle Ramiaranjatovo**, quel bonheur de t'avoir eu de nouveau parmi nous, quel déchirement de te revoir partir, à **Emma Persyn**, je n'oublierai jamais ton inflammation du dancefloor, vivement ta soutenance, à **Roxane l'Horset**, ne laisse jamais éteindre cette petite flemme en toi, à LA ou **Dr Louis-Axel Edouard Rambaut** tu es tel le « champi » dans Super Mario Bros qui te fait accélérer avant la ligne d'arrivée (j'ai trouvé ça plus sympa qu'un MacGuffin), merci pour ça, à **Veronique Nomenhanahary**, doctorants RPZZZZ, à **Olivier Likiti et Daniel Otron**, reposez-vous bon sang.

Viennent maintenant mes amis : **Dr Benoit Jobart** pour tout ce que tu représentes pour moi, tu es un pilier solide dans ma vie, un phare dans la tempête. **Juliette Dennemont** pour toute cette folie et cette beauté avec lesquelles tu assaisones mon quotidien « bitch I said what I said ». **Christine Araboux** ou « Boubou », ton frère **Noël Araboux** ou « Prévenance » et ta maman **Lynda Payet** ou « Tatie douceur », *vous êtes de ma famille, de mon ordre et de mon rang, celle que j'ai choisie, celle que je ressens dans cette armée de simple gens*. **Lou-Anne Jannel et Jean-Christophe Soubiel** vous êtes entrés dans ma vie à un moment clé, *j'étais fort minable vous étiez formidables* tous les DEUX. **Alice Bousseyrroux** tu es toujours là pour me rappeler qui je suis et les chemins que j'ai choisis d'emprunter, tu es une boussole dont je ne me passerai plus. **David Arzac** je suis heureuse que ça soit toi qu'on ait mis dans mon bureau, merci pour tout ce que tu sais et ce que tu ne sauras jamais, **Florian Grandjian et Dr Ismaël Houillon** *que les vents vous mènent où d'autres âmes plus belles sauront aimer mieux puisqu'on ne peut aimer plus, puisque vous partez*, **Samuel Cadet et Dr Pierre-Louis Stenger** « Mister Python » et « Mister R » des moitiés et non des moindres. Une nouvelle fois à **Anna Doizy** pour la douceur et le sauvetage statistique, du Master au Doctorat. Enfin, merci à **Tévin Grelin** pour l'implication inespérée en cette fin de thèse où douceur et empathie entaient deux alliées fort bienvenues.

Mille caresses à **Mimi et Oréo** ma compagne de vie, celle qui est là depuis tant d'années pour me couvrir de poils.

Pour finir, je pense profondément à ceux qui sont de l'autre côté du globe, ma famille, **Guy, Mado, Papé, Papa, Maman, Kévin** et ma **Sœur. Pierre, Cécile, Cacass et Jojo**, mes cousins cousines, **Inès** ma filleule douce et mes oncles et tantes. Un tendre sentiment pour ma nouvelle famille, celle que je ne connais pas encore, mon neveu tout neuf **Adheyn**, vivement que j'arrive.

A celui dont je ne connaîtrai plus jamais la localité, **Malik**.

A ceux qui sont de l'autre côté du ciel et qui n'ont pas pu attendre la fin de cette thèse : **Papy André, Mamie Simone, Mame, Tonton Pascal et Tonton Jean-Michel**.

Préambule

Laissez-moi vous conter l'histoire d'un Roi, un Roi des forêts des plaines des hauts de l'île de La Réunion. Ce roi, fier et robuste, imposant courbe et recourbe son buste. Je veux parler bien sûr du Tamarin des hauts. Cet arbre, qui n'existe nulle part ailleurs, tisse un lien de parenté étroit entre La Réunion et Hawai'i qui est habitée par son plus proche cousin, le Koa.

Aujourd'hui, le roi est malade, le roi faiblit, le roi se meurt. Il ploie devant l'envahisseur. Le belliqueux conquérant australien n'est pas grand mais il est vaillant ! Son artillerie est lourde et sa frappe, est chirurgicale. Tel le moustique, il pique puis suce la sève du suzerain. On le nomme ici-bas, le psylle du Tamarin. Le soudard, repéré depuis 2006 sur le fief réunionnais, ne faiblit devant aucun régiment : aucun prédateur ne vient à bout de son avancement.

Voici maintenant trois étés que je fus adoubée. C'est à moi de diligenter une audacieuse armée. Je vais alors vous divulguer ma stratégie militaire. J'ai choisi les plus illustres, les plus vaillantes, les plus sanglantes des soldats, mesdames les bêtes à bon dieu, les coccinelles.

Première halte : dresser l'historique !

Quelles armées ont été enrégimentées dans les îles ?

Certaines coccinelles sont chauvines et sont donc sensibles à la déprime. Ma première mission est de comprendre quelles sont les conditions des lignées à vouloir coloniser de nouvelles contrées.

Deuxième halte : les recrues provinciales.

Qui est mobilisable sur le canton ?

« *Ami, entends-tu le vol noir des psylles couards sur nos plaines ?* »

(Chanté)

Toutes les armées de coccinelles ne sont pas conformes pour réussir la mission. Certaines combattent pucerons, d'autres cochenilles. Notre combat requiert alors l'escadrille, des mangeuses de psylles. Ainsi, j'ai accompli un périlleux périple d'un an à la rencontre de chaque lignage de

coccinelles psylliphages sur les champs de batailles. Constat : nous manquons cruellement de disciples.

Troisième halte : étude des stratégies voisines.

Quelle manœuvre a choisi le Roi Koa ?

Sachez-le, nous ne sommes pas le seul royaume attaqué. Le territoire d'Hawaï'i a dû faire front au même assaut voilà une cinquantaine d'années. Face au constat similaire sur ses troupes psylliphages, le bon Roi Koa a choisi d'appeler la légion étrangère. Familiarisée avec l'envahisseur car originaire du même territoire, la coccinelle *Harmonia conformis* ne recule pas devant l'ennemi. C'est pourquoi j'ai décidé de l'appeler, moi aussi. C'est ainsi que notre fabuleuse alliée s'est retrouvée confinée pour que je puisse l'examiner. Car convoquer cette armée est risqué. Les coccinelles ont la fâcheuse manière de dévorer même leurs confédérées ! C'est à moi de mesurer le risque encouru à lâcher cette nouvelle venue.

Stendhal disait : « *Quand on est roi, que peut-il manquer ? D'être Dieu.* ».

Il me tarde alors d'accomplir cette quête à venir, au moyen de ma divine équipée, pour sauver notre Roi adoré.

Longue vie au Roi !

Table des matières

Liste des figures	1
Liste des tableaux	3
1. Concepts généraux.....	4
2. Les coccinelles.....	23
4. Modèles biologiques.....	31
5. Mise au point des élevages.....	41
Chapitre I : Succès d'invasion des espèces de Coccinellidae indigènes et introduites pour la lutte biologique en milieu insulaire	45
Chapitre II : The impact of landscape and prey on psyllophagous ladybird communities in a tropical environment.....	74
Chapitre III : Relations de prédation intragilde chez les coccinelles psylliphages en milieu insulaire tropical.....	100
6. Discussion générale	120
7. Conclusion et perspectives.....	134
8. Références bibliographiques	139
Annexes.....	185

Liste des figures

Figure I-1. Schéma des barrières principales qui limitent la dispersion selon Richardson et al. 2000. Les traits horizontaux représentent les différentes barrières.

Figure I-2. Catégorisation des facteurs pour évaluer le succès de l'établissement des espèces introduites.

Figure I-3. Modèle d'équilibre de la théorie de biogéographie insulaire de MacArthur et Wilson (1967).

Figure I-4. Données d'association de proies sur la phylogénie des coccinelles selon l'analyse bayésienne.

Figure I-5. Types de convenance physiologique des proies pour les coccinelles.

Figure I-6. Photographies de (A) *Acacia heterophylla*, (B) *Leucaena leucocephala*, (C) œufs et larves d'*Acizzia uncatoides* et (D) adultes d'*Heteropsylla cubana*.

Figure I-7. Photographies de *Coccinella septempunctata* adulte (A) et larve (a); *Exochomus laeviusculus* adulte (B) et larve (b); *Olla v-nigrum* adultes morphe noir et gris (C) et larve (c) et *Harmonia conformis* adulte (D) et larve (d).

Figure II-1. Répartition géographique des archipels tropicaux et subtropicaux utilisées dans l'étude.

Figure II-2. Configurations des îles des archipels tropicaux et subtropicaux utilisés dans l'étude.

Figure II-3. Richesse en espèces de coccinelles indigènes (en haut), introduites (au milieu) et totales (en bas) sur les îles en fonction de l'isolement des îles (gauche), le logarithme de la surface de l'île (au centre) et l'altitude (à droite).

Figure II-4. Distribution des tailles du corps des coccinelles par statut (indigènes en marron et introduites en rose) dans les archipels.

Figure II-5. Répartition des régimes alimentaires dans les archipels (en proportion par statut (A) et répartition des régimes alimentaires des espèces indigènes, introduites et totales (B).

Figure II-6. Répartition des sous-familles dans les archipels (en proportion par statut (A) et répartition des régimes alimentaires des espèces indigènes, introduites et totales (B).

Figure III-1. Locations of sampling sites on Reunion, french island located at the south west of the Indian ocean.

Figure III-2. Heatmap showing the mean number of individuals per tree sampled (abundance) for each ladybird species, sites and psyllid host plant, for adults (left) and juveniles (right).

Figure III-3. Canonical analysis including all data (first models), testing the relationships between sites (in blue and pink), ladybird species (black points), and environmental variables (arrows). Ellipses show 95% confidence limits for each plant host group: *Acacia heterophylla* (blue points) and *Leucaena leucocephala* (pink points).

Figure IV-1. Schéma des différentes relations de prédation intraguilde, avec deux coccinelles représentant la guilde des psylliphages (représentée en vert) et un psylle comme proie commune extraguilde.

Figure IV-2. Schéma du dispositif en Y pour les tests de détection des œufs interspécifiques par les adultes de coccinelles.

Figure IV-3. Relation entre la proportion de psylles consommés et la proportion d'œufs consommés pour chaque couple de prédateur intraguilde /proie intraguilde, avec tracé de la bissectrice.

Figure IV-4. Proportion d'œufs de *C. septempunctata*, *E. laeviusculus* et d'*O. v-nigrum* consommés par les adultes de *H. conformis* (à gauche) et proportion d'œufs d'*H. conformis* consommés par les adultes de ces 3 espèces (à droite).

Figure IV-5. Proportion de larves de psylles *Acizzia uncatoides* consommés par les adultes de *H. conformis* (à gauche) et proportion d'œufs d'*H. conformis* consommés par les adultes de ces 3 espèces (à droite).

Figure V-1. Parasitisme chez les coccinelles psylliphages à La Réunion (A) *Dinocampus coccinellae* parasitant un adulte de *Coccinella septempunctata* et (B) Champignon entomopathogène du genre *Hirsutella* parasitant un adulte de *Olla v-nigrum*.

Figure V-2. Dégâts causés par *Acizzia uncatoides* sur *Acacia heterophylla* à Notre Dame de La Paix (Le Tampon 97430). Ces photographies ont été prises à un an d'intervalle en 2021 et en 2022.

Figure V-3. Pullulation d'*Acizzia uncatoides* sur des jeunes phyllodes d'*Acacia heterophylla*.

Figure V-4. Cheminement intellectuel de la thèse en vue de l'évaluation d'un programme de lutte biologique contre *Acizzia uncatoides* à La Réunion.

Liste des tableaux

Tableau II-1. Codes et caractéristiques géographiques et nombre d'espèces de coccinelles des archipels tropicaux et subtropicaux utilisées dans l'étude.

Tableau II-2. Résultats des modèles statistiques sur les relations entre la géographie des îles et le nombres d'espèces par régimes alimentaires.

Table III-1. Site characteristics and sampling effort.

Table III-2. The statistical significances of the General Linear Mixed Models for the presence /absence data for adults (A) and Juveniles (B) of each ladybird species which use psyllid as an essential food.

Table III-3. The statistical significances of General Linear Mixed Models for adults (A) and juveniles (B) abundance of each ladybird species which use psyllid as an essential food.

Introduction générale

1. Concepts généraux

1.1. Invasions biologiques

Les invasions biologiques, un phénomène déjà mentionné par [Darwin en 1859](#) dans « *On the origin of species* », se produisaient bien avant l'apparition de l'espèce humaine. Dans le contexte des échelles de temps géologiques, les invasions biologiques sont considérées comme des phénomènes naturels. La définition la plus englobante, qui intègre à la fois les dimensions spatiales et temporelles, est celle proposée par [Williamson 1996](#): « Une invasion biologique se produit lorsqu'un organisme, de n'importe quel type, arrive dans un lieu au-delà de sa répartition géographique antérieure ».

Les activités humaines, telles que le commerce international, le transport, et la modification des paysages, facilitent sans précédent la dispersion des espèces exotiques à travers le globe ([Pyšek and Richardson, 2010](#)) ce qui perturbe les écosystèmes et modifie les communautés biologiques ([Chapin et al., 2000](#); [Simberloff et al., 2013](#)). L'influence humaine omniprésente dans les écosystèmes accélère ces dynamiques d'invasion qui prennent une importance accrue. En effet, l'augmentation des invasions biologiques représente une menace majeure pour la biodiversité. La compréhension de ces concepts est donc capitale pour développer des stratégies de conservation efficaces et atténuer les impacts négatifs anthropiques sur les écosystèmes naturels ([Crutzen and Stoermer, 2021](#)).

Pour comprendre les invasions biologiques, il est essentiel de saisir les concepts d'espèces endémiques, indigènes, et exotiques. Une espèce endémique est une espèce qui est originaire d'une zone géographique spécifique et qui ne se trouve naturellement nulle part ailleurs ([Primack, 2006](#)). Une espèce indigène ou autochtone occupe une région ou un écosystème sans intervention humaine ; elle y est établie naturellement ([Schwartz, 1997](#)). Une espèce exotique est typiquement définie en fonction de son mode d'introduction et de son adaptation à un nouvel environnement ([Woods and Moriarty, 2001](#)). Selon un critère humain, une espèce devient exotique si elle a été transportée, intentionnellement ou non, par l'homme, franchissant ainsi des barrières naturelles qui auraient autrement limité sa dispersion ([Noss and Cooperrider, 1994](#)), nous nous baserons sur cette terminologie pour la suite de nos travaux. D'un point de vue évolutif, une espèce est considérée comme exotique si elle ne s'est pas adaptée ou évoluée pour s'intégrer harmonieusement dans son nouvel habitat, demeurant en quelque sorte étrangère à l'écosystème local ([Woods and Moriarty, 2001](#)). Enfin, sous l'angle de la distribution historique, le terme "exotique" désigne les espèces qui

vivent en dehors de leur aire de répartition naturelle et originelle, un usage courant parmi les biologistes de la conservation pour identifier les espèces non autochtones (Hunter and Loiselle, 1996).

1.1.1 Etapes d'une invasion

L'invasion biologique, selon Richardson et al., 2000, peut être décrite comme un processus complexe et dynamique qui se déroule en plusieurs étapes clés.

Ces étapes sont essentielles pour comprendre comment les espèces exotiques s'introduisent, s'établissent, et finalement deviennent envahissantes dans de nouveaux écosystèmes. Le processus peut être généralisé en plusieurs phases principales (Figure I-1) :

1. **Introduction** : Cette première étape concerne le transport et l'entrée d'une espèce hors de son aire de répartition naturelle.
2. **Établissement** : Après leur introduction, les espèces doivent survivre dans leur nouvel environnement. Cela implique la survie à court terme, la croissance, la reproduction et la formation de populations viables.
3. **Propagation** : Une fois établies, les espèces exotiques commencent à se disperser au-delà de leur point d'introduction initial. La capacité de dispersion dépend de divers facteurs, y compris les traits de vie de l'espèce et les caractéristiques de l'écosystème hôte.
4. **Invasion et impact** : Les espèces envahissantes peuvent avoir un large éventail d'impacts écologiques, économiques et sociaux sur les écosystèmes qu'elles envahissent. Ces impacts peuvent inclure la modification de la structure et des fonctions des écosystèmes, la diminution de la biodiversité et des coûts économiques importants pour leur gestion et leur contrôle.

L'hypothèse « *The tens rule* », proposée initialement par Williamson et Fitter en 1996, suggère qu'en moyenne, sur cent espèces introduites dans un nouvel environnement, dix réussiront à s'établir, et parmi ces dix, une seule deviendra envahissante, c'est-à-dire qu'elle se répandra et aura un impact significatif sur son nouvel environnement.

Cependant une analyse plus récente des tendances temporelles des invasions biologiques sur les 200 dernières années montre une augmentation progressive de ce taux. Avec environ 46 000

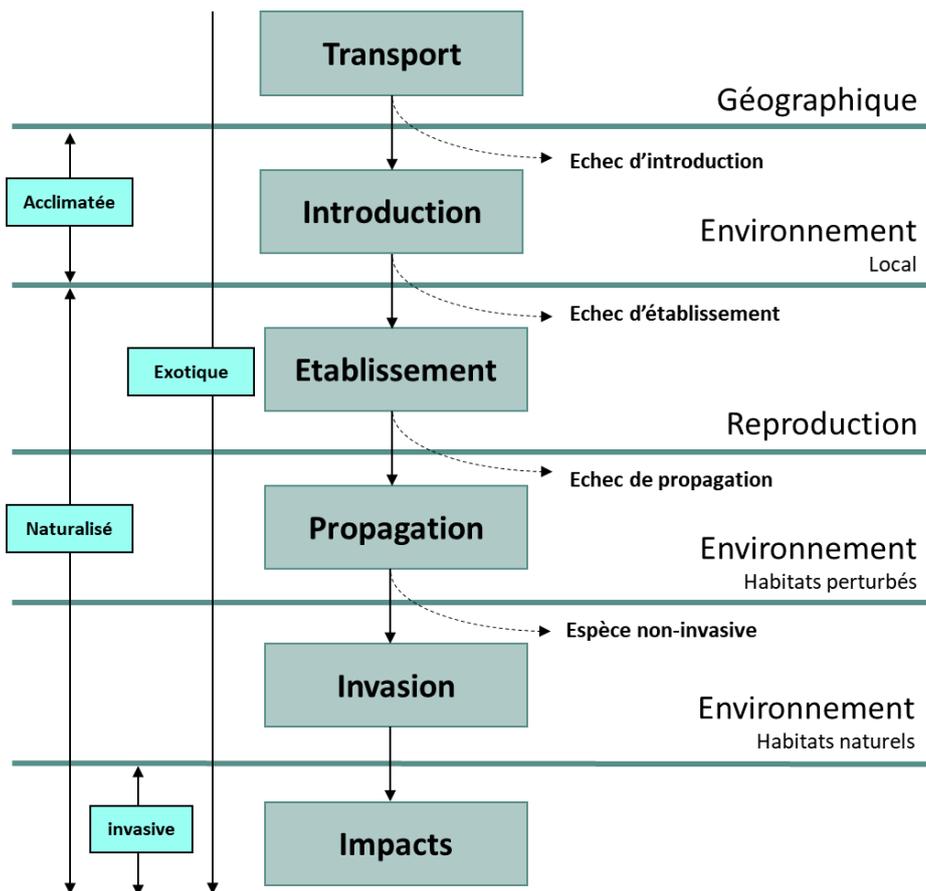


Figure I-1. Schéma des barrières principales qui limitent la dispersion selon Richardson et al. 2000. Les traits horizontaux représentent les différentes barrières. Les flèches a à f indiquent les chemins suivis par les espèces pour atteindre les différents états, d'introduit à envahissant dans la communauté naturelle. Le franchissement des barrières n'est pas irréversible. Par exemple, la destruction de l'habitat soit pose de nouvelles barrières (qui pourraient limiter la propagation de l'espèce ou l'amener à l'extinction locale), soit permet au taxon de survivre ou de se propager.

premiers enregistrements plus de 17 000 espèces se sont établies soit environ 37% (Seebens et al., 2017).

1.1.2 Facteurs influençant les invasions biologiques

Les dynamiques écologiques impliquées dans les processus d'invasion et d'acclimatation des espèces sont influencées par une interaction complexe entre invasibilité du milieu, invasivité de l'espèce et événements aléatoires (Figure I-2).

Les paramètres, tels que la température, la lumière, l'humidité, la composition du sol et la disponibilité en eau, jouent un rôle déterminant dans l'établissement et la survie des espèces dans un écosystème. Néanmoins, les paramètres expliquant l'établissement ou non des espèces varient selon la taxonomie (Allen et al., 2013). Ces paramètres réunis déterminent ce qu'on appelle « l'invasibilité » d'un milieu pour une espèce. Par exemple, des paramètres abiotiques comme la température affectent les processus métaboliques et la répartition géographique des organismes (Aksit et al., 2007; Corcos et al., 2018). La lumière et la photopériode, influence la croissance des plantes et le développement des invertébrés (Aksit et al., 2007; González-Muñoz et al., 2011; Omkar and Pathak, 2006; Zirbel and Brudvig, 2020). L'humidité et la disponibilité de l'eau sont des facteurs limitant dans la distribution des espèces terrestres et sont déterminantes pour la vie aquatique (Krahulec and Lepš, 1994). Enfin, la composition du sol influence la nutrition des plantes en impactant l'établissement de certains microorganismes comme les bactéries ou les champignons (Clúa et al., 2018; Michaelis and Diekmann, 2018; Verbruggen et al., 2013; Zirbel and Brudvig, 2020). Le gradient d'altitude offre une grande diversité d'habitat et augmente donc le nombre de niches écologiques d'un écosystème (Dewar and Richard, 2007; Slaton, 2015; Steinbauer et al., 2016). Il peut par exemple, modifier la disponibilité des ressources alimentaires, influençant ainsi les chaînes alimentaires et les interactions prédateurs-proies (Sam et al., 2015).

Des paramètres biotiques influencent la stabilité des écosystèmes. Ceux présentant une grande diversité spécifique sont moins vulnérables aux perturbations provoquées par des espèces envahissantes, car ils offrent moins d'opportunités de niche pour les nouveaux arrivants (Case, 1991; Elton, 2020). Les niches écologiques vides offrent en effet une opportunité aux espèces envahissantes car elles leur permettent de s'établir sans compétition directe pour les ressources (Schmitt, 2020). Les interactions écologiques, telles que la prédation et la compétition, sont centrales dans les dynamiques d'invasion (Dick et al., 2017). L'absence de prédateurs naturels confère aux espèces exotiques un avantage, favorisant leur expansion rapide et leur domination sur les espèces natives. Inversement,

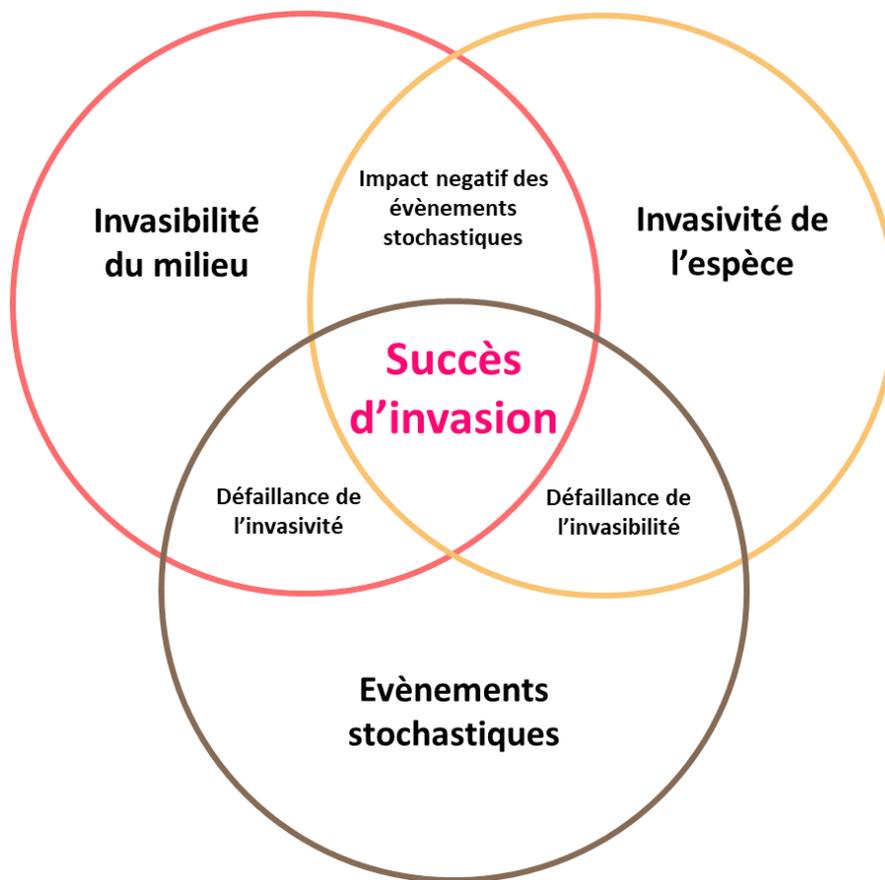


Figure I-2. Catégorisation des facteurs pour évaluer le succès de l'établissement des espèces introduites. D'après Edirisinghe et al. 2021. Les cercles représentent les conditions favorables et nécessaires à l'invasion réussie d'une espèce. La réunion de ces trois conditions (invasibilité du milieu, invasivité de l'espèce et évènements stochastiques favorables) assure le succès d'établissement de l'espèce.

une forte prédation dans un nouvel écosystème peut limiter leur établissement (Andersen and Elkinton, 2022; Chesson, 2000; Gaymer and Thiel, 2011).

Les traits d'histoire de vie influencent également l'établissement d'une espèce en déterminant son « invasivité ». Lorsqu'une espèce envahissante possède un avantage compétitif pour les ressources sur les espèces natives, cela peut conduire à une dominance dans le nouvel écosystème. Une forte capacité compétitive permet à l'espèce envahissante de s'approprier les ressources nécessaires à sa survie et sa reproduction, limitant ainsi les opportunités pour les espèces natives (Nicholson et al., 2022; Schopt Rehage et al., 2020; Tilman, 1982). Les caractéristiques spécifiques à chaque espèce, telles que la taille, la masse, et le régime alimentaire, affectent également leur capacité de reproduction et de dispersion (Blackburn et al., 2009; Evans and Gunther, 2005; Lawton et al., 1997; Williamson, 1996).

Bien que des recherches plus approfondies aient révélé que les conditions de sélection des caractères r et K , définies par MacArthur et Wilson en 1967, sont plus complexes qu'une simple régulation de la population dépendante ou indépendante de la densité (Reznick et al., 2002), les espèces sont fréquemment catégorisées selon les syndromes r ou K . Les stratégies r et K influencent l'invasion d'espèces de diverses manières. Les espèces à stratégie r sont souvent des envahisseurs plus efficaces en raison de leurs taux de reproduction élevés et de leur croissance rapide, ce qui leur permet de tirer parti des environnements imprévisibles. En revanche, les espèces à stratégie K , qui ont des taux de reproduction plus faibles et des niches plus spécialisées, peuvent être plus résistantes car elles peuvent établir des populations stables et durables une fois établies dans un nouveau milieu (MacArthur and Wilson, 1967).

Les espèces généralistes sont capables de s'adapter à une large gamme de conditions environnementales et de ressources alimentaires. Elles ont souvent une distribution géographique vaste car elles ne sont pas limitées par des exigences écologiques spécifiques. Cette flexibilité leur permet de coloniser de nouveaux habitats plus facilement et de résister à des perturbations environnementales (Blackburn and Duncan, 2001; DeWitt et al., 1998; Ramiadantsoa et al., 2018). À l'opposé, les espèces spécialistes ont des besoins écologiques très précis, que ce soit en termes d'habitat, de climat, ou de sources de nourriture (Futuyma and Moreno, 1988; Scheiner, 2002). Leur capacité à s'adapter à différents environnements est limitée, ce qui les rend vulnérables aux changements écologiques et à la perte d'habitat. Les spécialistes peuvent cependant exceller dans leur niche écologique spécifique, souvent grâce à des adaptations morphologiques, comportementales ou physiologiques avancées (Ramiadantsoa et al., 2018).

Enfin, il est essentiel de considérer l'adéquation de niche, c'est-à-dire la complémentarité entre l'invisibilité du milieu et l'invasivité de l'espèce comme un facteur déterminant du succès des invasions biologiques (Blackburn and Duncan, 2001; Bomford et al., 2010; Peterson et al., 2011).

La réussite des introductions est aussi influencée par des paramètres aléatoires ou « évènements stochastiques ». Par exemple par des facteurs génétiques, comme la taille initiale de la population, le taux d'introduction, et la diversité génétique, appelés conjointement « pression de propagule » (Drake and Lodge, 2006; Kempel et al., 2013; Lockwood et al., 2005; Tabak et al., 2018), avec des conséquences sur la dérive génétique et la consanguinité (Frankham, 2005; Franks et al., 2011). Néanmoins, des cas spécifiques montrent que certains goulots d'étranglement génétiques peuvent avoir des effets bénéfiques, en purifiant les allèles délétères et en réduisant les conséquences négatives de la consanguinité (Facon et al., 2011).

La destruction de l'habitat peut faciliter l'établissement d'espèces en créant des niches écologiques perturbées et moins compétitives (Loiselle et al., 2010; Moritz et al., 2008). Ces environnements dégradés offrent souvent de nouvelles opportunités pour les espèces, qui peuvent s'adapter et exploiter ces conditions modifiées plus efficacement que les espèces natives (Comont et al., 2014; Nee and May, 1992; Tilman et al., 1994).

Le changement climatique peut favoriser l'établissement d'espèces exotiques en déplaçant les zones de température et de précipitations idéales (Lindsey and Dahlman, 2020; Tarmizi, 2019), et en perturbant les équilibres écologiques existants, offrant ainsi de nouvelles opportunités pour l'expansion des espèces introduites (Facey et al., 2014; Kordas et al., 2011; Nicholson et al., 2022).

1.1.3 *Le cas des invasions en milieu insulaire*

Les milieux insulaires, singuliers et isolés des environnements continentaux, sont des zones écologiques particulières qui se trouvent soit sur des masses terrestres isolées comme des montagnes ou des lacs, soit en tant qu'îles sur les océans. Whittaker en 1998 distingue trois types d'îles : les îles océaniques véritables, formées par des phénomènes géologiques tel que le volcanisme, qui n'ont jamais été connectées aux continents ; les îles continentales, qui se sont détachées des continents par des mouvements tectoniques ; et les îles résultant de la submersion de parties de continents.

Un exemple éloquent de ce processus est la formation des communautés de faunes et flores des îles océaniques, un concept théorisé par (MacArthur and Wilson, 1967) dans « *The theory of island geography* ». Selon cette théorie, les îles, surtout les petites, ont une biodiversité moindre en raison de leur espace limité et de leur isolement, qui intensifient les taux d'extinction. La colonisation de ces

îles est entravée par la distance à d'autres terres, leur taille, et les capacités de dispersion des espèces, conduisant souvent à un appauvrissement du pool génétique initial, phénomène connu sous le nom de disharmonie des communautés (Blondel, 1995; Cowie and Holland, 2006; Midway and Hodge, 2012; Simberloff, 1974). Typiquement, les îles sont plus riches en plantes, insectes, oiseaux et chauves-souris, par opposition aux amphibiens et mammifères non volants qui sont moins courants (De Queiroz, 2005) (Figure I-3).

Les milieux insulaires favorisent également des adaptations uniques, désignées sous le terme de syndrome d'insularité (Blondel, 1986). Ce syndrome englobe des ajustements tels que l'élargissement des niches écologiques, des changements morphologiques et des adaptations comportementales pour survivre dans des environnements restreints et souvent sans prédateurs. Par exemple, des adaptations alimentaires chez certains lézards et iguanes qui incorporent de nouvelles plantes à leur régime (Le Péchon et al., 2013; Olesen and Valido, 2003; Wikelski and Wrege, 2000) ou des modifications de taille, comme le nanisme ou le gigantisme, liées à des changements dans les pressions de prédation et de compétition (Herridge and Lister, 2012; Meiri et al., 2011; Michaux et al., 2002; Pafilis et al., 2009; Runemark et al., 2014).

1.1.4 Impact écologique des invasions biologiques

Les invasions biologiques exercent une pression sur la structuration, la composition et les processus des communautés écologiques, altérant significativement les interactions écologiques et les dynamiques écosystémiques. À court terme, ces invasions peuvent redéfinir les processus écosystémiques à travers des modifications de la composition en espèces et des interactions biotiques (Shea and Chesson 2002, Hui et al. 2020). Elles peuvent aussi perturber les réseaux trophiques, notamment en augmentant leur connectivité grâce aux nouvelles espèces établies (Lurgi Rivera, 2014). Sur le long terme, les invasions biologiques imposent des pressions évolutives significatives (Cavender-Bares et al., 2019). Les impacts peuvent persister même si l'invasion échoue à terme (Buchberger and Stockenreiter, 2018), démontrant ainsi l'influence durable des invasions sur les écosystèmes. Ces études soulignent l'importance critique des invasions biologiques dans la transformation des écosystèmes à divers niveaux.

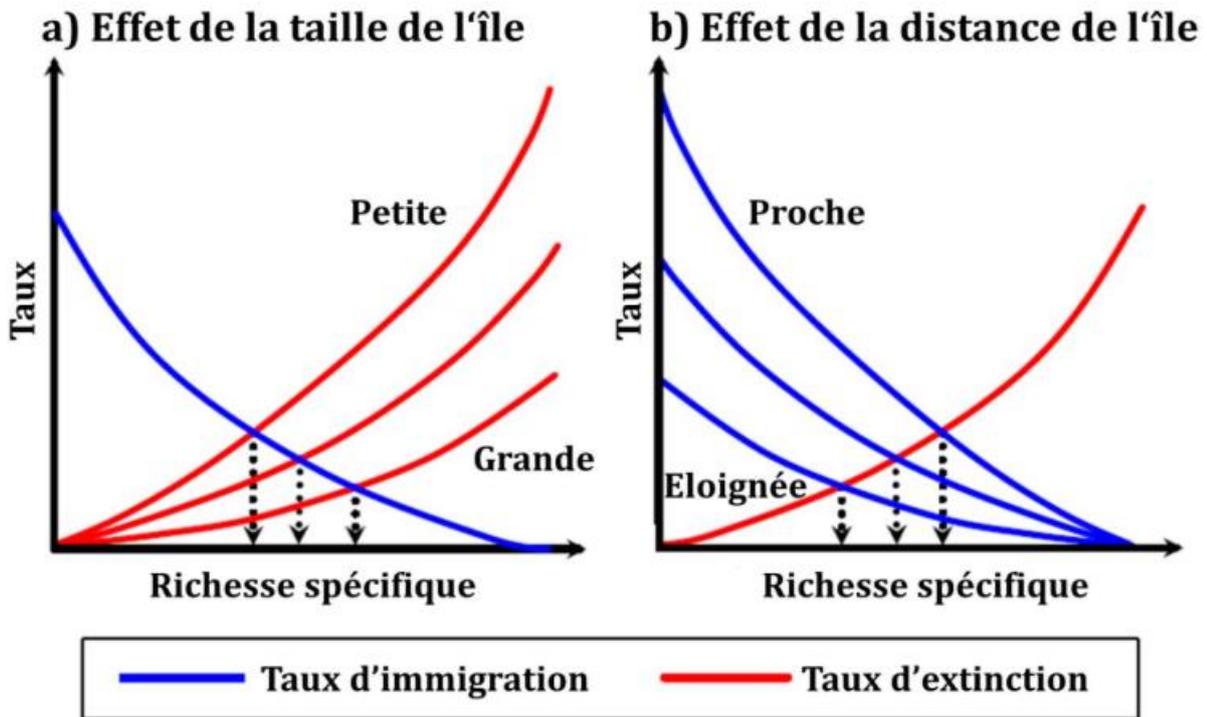


Figure I-3. Modèle d'équilibre de la théorie de biogéographie insulaire de MacArthur et Wilson (1967) : Impact de la taille de l'île sur le taux d'extinction (a) et influence de la distance au continent sur le taux de colonisation (b). La prédiction de la richesse spécifique est représentée sur l'axe des x, des flèches en pointillés indiquent les points d'équilibre entre les taux d'immigration et d'extinction, selon Warren et al., 2015.

1.1. Communautés écologiques

Une communauté écologique, souvent appelée communauté biotique, est définie comme un groupe d'organismes en interaction coexistant dans un environnement ou un habitat partagé. Une communauté écologique est caractérisée par des relations spécifiques telles que la compétition (Tilman, 1982), la prédation (Holt, 2009), la symbiose (Clay, 2001) ou encore le mutualisme (Fath, 2007). Ces interactions sont essentielles pour façonner la structure, la composition et le fonctionnement de la communauté, influençant ainsi sa conservation et sa stabilité globale (Krebs, 2014; Morin, 1999). Une définition englobante de la communauté peut être considérée comme "un ensemble d'organismes de différentes espèces coexistant dans un lieu et une période donnés" (Levins and Lewontin, 1980; Vellend, 2010).

La diversité et la quantité des espèces constituent des indices essentiels de la vitalité de l'ensemble des communautés d'un milieu ou « écosystème » (Doak et al., 1998; MacNally, 1995), c'est-à-dire sa capacité à maintenir sa structure, ses fonctions et ses processus essentiels au fil du temps, tout en étant capable de résister et de se remettre des perturbations externes (Haskell et al., 1992; Rapport, 1998). En effet une grande diversité favorise généralement la redondance des traits fonctionnels dans une communauté (Dalerum et al., 2012). Cette redondance permet à l'écosystème de mieux résister aux perturbations. Si une espèce ayant un rôle écologique particulier est diminuée ou éliminée à cause d'une perturbation, d'autres espèces ayant des fonctions similaires peuvent compenser cette perte, maintenant ainsi les processus et les services écosystémiques (Biggs et al., 2020; Pillar et al., 2013).

1.2.1. Facteurs influençant les communautés écologiques

Les communautés écologiques sont des entités dynamiques ; elles sont influencées par divers facteurs abiotiques tels que le climat (Anderson et al., 2007; Boukoftane and Benrima, 2018; Corcos et al., 2018; Facey et al., 2014; Srivastava et al., 2020), le type et l'occupation du sol (Anderson et al., 2007; Egerer et al., 2017), la disponibilité des ressources (Tilman, 1990, 1982) et les caractéristiques géographiques (Stevens and Willig, 2002). Ces facteurs déterminent la distribution et l'abondance des espèces au sein de la communauté. Elles peuvent également subir des changements au cours du temps en raison de processus naturels tels que la succession écologique (Palmer et al., 1997; Webb et al., 2002) ou d'influences humaines (Grez et al., 2008; McWilliams et al., 2019; Nee and May, 1992) ou

du changement climatique (Kordas et al., 2011). Les communautés écologiques sont souvent très complexes et leurs études ne sont en général possibles qu'en se focalisant sur un sous-groupe spécifique au sein d'une communauté plus large (Morin, 1999). Ces choix sont guidés par des critères tels que la taxonomie (Hutchinson, 1978), le rôle écologique (Fauth et al., 1996; Root, 1967), ou des interactions spécifiques d'intérêt (Hairston et al., 1960; Lindeman, 1942; Oksanen et al., 1981). Ce faisant, ils excluent implicitement les autres éléments de l'écosystème. Cette approche a été désignée par différents termes dans la littérature scientifique : "assemblage" (Fauth et al., 1996), "gilde" (Root, 1967), "ensemble d'espèces ayant une écologie similaire" (Chesson, 2000) ou "communauté horizontale" (Loreau, 2010). Ces approches offrent le bénéfice de simplifier la structure des réseaux d'interactions biotiques. Néanmoins, il est essentiel de considérer que les populations à l'état naturel s'inscrivent systématiquement dans le cadre de communautés écologiques de divers degrés de complexité, interagissant régulièrement avec un large éventail d'autres espèces (Morin, 1999). D'autant plus que certains groupes taxonomiques comme les microorganismes ou les invertébrés restent sous-étudiés (Foissner, 1999; Hughes et al., 2001; Wilson, 1992).

Les communautés d'arthropodes se caractérisent par leur remarquable diversité. Les insectes constituent le groupe d'organismes le plus diversifié sur Terre. Ils sont présents dans tous les écosystèmes, à l'exception des fonds marins océaniques (Grimaldi and Engel, 2005). Hammond a avancé en 1992 que les arthropodes représentent 65 % de l'ensemble de la biodiversité identifiée. Grimaldi et Engel en 2005 ont légèrement révisé ce chiffre à 58 %, alors que Samways en 1993 a estimé qu'ils forment 81,3 % du total des espèces animales recensées, si l'on exclut les protozoaires. Cette diversité se reflète dans le large éventail d'espèces que l'on trouve au sein d'une même communauté (Schowalter, 2013). Ces communautés font partie intégrante des écosystèmes, jouant des rôles essentiels tels que la pollinisation et la décomposition. Elles servent également de sources de nourriture pour d'autres animaux.

1.2.2. Les communautés en milieu insulaire

Malgré une biodiversité souvent réduite par rapport aux continents, les îles montrent des taux d'endémisme exceptionnellement élevés, mettant en évidence des processus évolutifs uniques (Kier et al., 2009). Emerson en 2002 propose que la diversité spécifique observée sur les îles découle de plusieurs dynamiques : la spéciation suite à des effets de goulot d'étranglement ou de fondation, de

multiples vagues de colonisation, la formation de barrières abiotiques favorisant la diversification au sein des populations, et la radiation adaptative exploitant les niches écologiques variées disponibles.

Lorsqu'une espèce colonise une île, elle n'emmène qu'une fraction de la diversité génétique de sa population d'origine, un phénomène connu sous le nom d'effet de goulot d'étranglement. Ce processus réduit la diversité allélique, avec la possible perte d'allèles rares, résultant en une diversité génétique souvent inférieure à celle de la population source (Frankham, 1997). La radiation évolutive est bien documentée dans divers contextes insulaires, comme chez les plantes à Hawai'i (Jorgensen and Olesen, 2001), les pinsons de Darwin aux Galápagos (Grant and Grant, 2002; Tebbich et al., 2010), les lézards *Phelsuma* aux Seychelles (Austin et al., 2004; Radtkey, 1996) ou les papillons *Papilio* au niveau mondial (Condamine et al., 2023).

Enfin, sur le plan comportemental, l'absence de prédateurs conduit à une diminution des comportements défensifs, un phénomène appelé naïveté insulaire, qui peut cependant évoluer rapidement avec l'introduction de nouveaux prédateurs, conduisant à un réajustement des comportements et des réponses de stress (Berger et al., 2007; Blumstein and Daniel, 2005; Rödl et al., 2006; Romero and Wikelski, 2010). Ces caractéristiques soulignent le rôle des îles comme modèles naturels pour l'étude de l'évolution écologique et biologique.

1.2. Lutte biologique

La compréhension des invasions biologiques est capitale non seulement pour en atténuer les impacts négatifs, mais également pour exploiter ce phénomène dans le cadre de stratégies de translocation d'espèces pour la conservation et d'introduction ou d'amplification pour la lutte biologique (Gibbs et al., 2008; Griffith et al., 2019; Oro et al., 2011; Samways et al., 1999). En effet, les programmes de lutte biologique nécessitant l'introduction d'un nouvel organisme dans un nouvel environnement ont un lien avec la biologie des invasions et peuvent donc être qualifiés d'« invasions programmées » (Fagan et al., 2002; Heimpel and Mills, 2017).

L'histoire de la lutte biologique commence à partir de la domestication du chat autour de 7000 ans av. JC (Jourdheuil et al., 1991) employé pour lutter contre les rongeurs déprédateurs des denrées stockées. C'est à C.V. Riley que l'on doit la première réussite spectaculaire d'un programme de lutte contre les cochenilles *Icerya purchasi* avec une coccinelle *Rodolia cardinalis* en 1887 (Michaud, 2012). La première mention officielle a été faite par Harry Smith en 1919 à la Commission d'État de l'Horticulture de Californie, en se concentrant sur l'usage d'insectes entomophages pour contrôler les

bioagresseurs agricoles. Sa méthode divisait la lutte biologique en deux catégories : les introductions d'espèces bénéfiques non présentes localement et les augmentations artificielles d'espèces déjà présentes pour mieux contrôler les populations de bioagresseurs.

Le concept de lutte biologique, traditionnellement associé à l'utilisation d'organismes vivants pour combattre les bioagresseurs, a ensuite été spécifiquement défini par [Baker et Cook en 1974 et en 1983](#) et comme « la diminution de la quantité d'inoculum ou de l'activité pathogène d'un agent pathogène, réalisée grâce à l'action d'organismes autres que l'homme ». Cette définition ciblait exclusivement la lutte contre les agents pathogènes.

[Baker et Cook en 1974 et en 1983](#) avaient déjà relevé des divergences dans les définitions et la terminologie entre les phytopathologistes et les entomologistes, des écarts persistant même au sein de l'entomologie. Cette situation a persisté pendant des décennies, poussant [Eilenberg et al. \(2001\)](#) et plus tard [Heimpel et Mills \(2017\)](#) à proposer une terminologie unifiée pour la lutte biologique. Ils définissent alors la lutte biologique comme les « actions menées par des organismes vivants ou des virus contre des organismes cibles qui causent des dommages à l'homme ou à ses ressources ».

La lutte biologique englobe un large éventail d'applications, ciblant pratiquement toutes les catégories de bioagresseurs. Ces applications vont de la gestion des insectes phytophages ([Lacey et al., 2001](#); [Rondoni et al., 2021](#)), des nématodes phytophages ([Ahmad et al., 2021](#)), et des agents phytopathogènes ([Lahlali et al., 2022](#)) des cultures, à la lutte contre les espèces exotiques envahissantes ([Cybèle et al., 2021](#); [Lam et al., 2023](#)), les moustiques ([Ingabire et al., 2017](#)), et même les rongeurs ([Jäkel et al., 2019](#)). Les principes du contrôle biologique s'étendent de la production à la transformation des denrées alimentaires et des aliments pour animaux ([Jordan et al., 2014](#)).

1.3.1. Principes

La lutte biologique se décline en différentes catégories :

- **Par conservation** : la lutte biologique par conservation se réfère à la gestion d'un agroécosystème afin d'améliorer l'impact des agents de lutte biologique, aussi appelés « auxiliaires », natifs ou introduits, pour la gestion des bioagresseurs ([Deguine et al., 2016](#); [Ris et al., 2022](#)). Cela implique d'augmenter les populations d'auxiliaires pour limiter les populations de bioagresseurs et des adventices, réduisant ainsi la dépendance aux méthodes de contrôle

chimique (Frank, 2009). Cela peut inclure des stratégies tels que la gestion de la végétation ou l'aménagement de l'habitat pour favoriser la biodiversité et les services écosystémiques, telles que la pollinisation et la lutte biologique, bénéfiques tant pour l'agriculture que pour les espaces naturels (Shackelford et al., 2013; Steward et al., 2014).

- **Par augmentation** : la lutte biologique par augmentation implique l'introduction intentionnelle d'individus supplémentaires d'un auxiliaire pour renforcer la suppression d'une population cible de bioagresseurs ou des adventices. Cette méthode vise à augmenter la population des ennemis naturels des bioagresseurs (auxiliaires) pour les contrôler efficacement (Cock et al., 2010; van Lenteren, 2012). Elle peut inclure la libération périodique d'auxiliaires en début de colonisation des bioagresseurs afin d'améliorer l'impact des auxiliaires résidents (Garcia et al., 1988). L'approche est soit inondative, impliquant une libération à forte dose pour un effet à court terme, soit inoculative, avec une libération à faible dose pour un effet à plus long terme (Debach, 1964; Flanders, 1951, 1930).
- **Par acclimatation** : souvent appelée lutte biologique classique, cette catégorie est définie comme l'introduction délibérée d'un auxiliaire exotique pour maintenir l'abondance ou l'activité d'une espèce indésirable sous un seuil de nuisibilité (Heimpel and Mills, 2017). Le terme de lutte biologique néoclassique (Lockwood, 1993) a été appliqué aux situations dans lesquelles l'ennemi naturel est exotique et le bioagresseur indigène.

Cette lutte biologique s'appuie sur l'hypothèse « *The Enemy Release Hypothesis* ». Selon cette hypothèse, lorsqu'un organisme est introduit dans un nouvel environnement géographique, il échappe à ses prédateurs, parasites ou pathogènes qui le régulaient dans son habitat d'origine. En l'absence de ces auxiliaires, l'organisme peut devenir invasif, se multiplier rapidement et causer des dégâts significatifs à l'écosystème local ou à l'agriculture (Strong et al., 1984). Ainsi en rétablissant une pression sur les organismes bioagresseurs par l'introduction d'un auxiliaire régulateur, les populations du bioagresseur tendront à diminuer.

- La lutte biologique englobe aussi la lutte autocide, qui se caractérise par l'utilisation de bioagresseurs modifiés, souvent pour induire la stérilité, afin de réguler leur propre population (Mastrangelo et al., 2018). Cela signifie que seules les espèces qui se reproduisent de manière sexuée peuvent être ciblées, rendant cette approche très précise et spécifique à chaque espèce de bioagresseur (Ris et al., 2022).

1.3.2. Bénéfices de la lutte biologique par acclimatation

La lutte biologique, lorsqu'elle est efficacement mise en œuvre, offre une multitude d'avantages dans la gestion des bioagresseurs, insectes phytophages, plantes adventices et phytopathogènes (Gurr et al., 2000). Ces bénéfices incluent une réduction durable et significative de la population et de l'impact des espèces cibles (DeBach and Rosen, 1991), tout en étant une méthode respectueuse de l'environnement (Lacey et al., 2001), auto-entretenu et économiquement avantageuse (Culliney, 2005). La contribution de la lutte biologique comme "service écosystémique" à l'économie mondiale a été évaluée à plus de 400 milliards de dollars annuellement (Costanza et al., 1997).

L'augmentation des espèces exotiques envahissantes liée à l'accélération du commerce mondial et des systèmes de transport, souligne le besoin urgent de solutions de lutte biologique. La lutte biologique classique répond à la demande de méthodes de gestion des bioagresseurs qui sont à la fois autonomes et ne requièrent pas d'interventions coûteuses et fréquentes, s'alignant ainsi sur les objectifs de durabilité et d'efficacité économique (De Schutter, 2010; Wratten et al., 2013).

1.3.3. Risques de la lutte biologique par acclimatation

La lutte biologique par acclimatation peut avoir des effets négatifs directs. Ces effets peuvent inclure la prédation ou le parasitisme d'espèces natives non-cibles et des perturbations des réseaux. Un exemple historique est celui des observations de Perkins en 1897, anticipant les défis actuels de la lutte biologique, en soulignant la capacité des agents biologiques à coloniser des habitats éloignés et questionnant leur balance risque-bénéfice. Cette préoccupation a été renforcée par les avertissements d'Elton en 1958 et Zimmerman en 1948 sur les impacts négatifs des parasitoïdes introduits sur les populations de papillons de nuit indigènes à Hawaï'i, confirmés par des études ultérieures (Henneman and Memmott, 2001; Howarth, 1991; Johnson et al., 2005; King and Rubinoff, 2008).

Un autre exemple illustrant les effets non-cibles est l'introduction du charançon de la tête de fleur, *Rhinocyllus conicus*, contre le chardon musqué, *Carduus nutans*, aux États-Unis dans les années 1960. Originellement prévu pour contrôler une espèce invasive, *R. conicus* s'est adapté et a commencé à parasiter des chardons non ciblés du genre *Cirsium*, présents dans les réserves naturelles et les parcs nationaux (Gassmann and Louda, 2001; Louda, 1998).

La lutte biologique par acclimatation peut aussi avoir des effets négatifs indirects. L'introduction d'un prédateur peut par exemple occasionner des phénomènes de compétition si les

espèces indigènes consomment la même proie (Fonseca et al., 2017). Si les populations d'espèces cibles sont diminuées à des niveaux très faibles, il est possible que les auxiliaires entament une compétition pour les ressources avec les prédateurs locaux de ces bioagresseurs ou plantes indésirables (Mills, 2006). Howarth en 1991 a avancé que les populations d'oiseaux et de guêpes prédateurs natifs à Hawai'i étaient probablement en baisse, partiellement en raison de la compétition pour les chenilles avec les parasitoïdes introduits comme méthode de contrôle biologique. Il a également souligné que les parasitoïdes relâchés pour lutter contre la teigne verte, *Chrysodeixis eriosoma*, en Nouvelle-Zélande, ont supplanté les parasitoïdes natifs de ce bioagresseur à travers la compétition.

La compétition apparente, désigne une forme d'interaction indirecte négative entre deux espèces, qui résulte de l'impact de prédateurs ou d'ennemis naturels communs. Cette dynamique peut se manifester lorsque l'augmentation de la densité d'une espèce proie conduit à une élévation de la densité des prédateurs partagés, intensifiant ainsi la pression de prédation sur d'autres espèces proies (Bonsall and Hassell, 1997; Holt and Bonsall, 2017; Veen et al., 2006).

Un autre impact direct potentiel est la « prédation intraguilde » qui s'exprime lorsque le prédateur introduit, notamment pour la lutte biologique classique, consomme les autres prédateurs déjà présents (Letourneau et al., 2009). Dans le contexte d'un programme de lutte biologique, la prédation intraguilde est identifiée comme la cause principale de l'incapacité à réduire efficacement les populations d'herbivores dans un environnement où coexistent diverses espèces de prédateurs (Denno and Finke, 2006).

1.3.4. Synergie et complémentarité des auxiliaires

La présence de plusieurs prédateurs ou parasitoïdes exploitant la même ressource peut entraîner des complémentarités c'est-à-dire des effets additifs ou synergiques (Snyder, 2019). La complémentarité entre différentes espèces de prédateurs se manifeste quand l'effet conjoint de plusieurs prédateurs sur la réduction des populations d'herbivores est équivalent à (effet additif) ou supérieur à (effet synergique) la somme des effets de chaque prédateur agissant isolément sur les herbivores (Letourneau et al., 2009). En effet lorsque des prédateurs naturels vivent ensemble sans se faire concurrence, chacun dans son propre environnement, ils sont généralement plus efficaces pour contrôler les populations d'herbivores (Snyder et al., 2008).

La séquence temporelle est importante dans l'observation d'une complémentarité dans la lutte contre les herbivores. Si différents prédateurs attaquent un herbivore à des moments différents,

surtout avec les changements de saison, cela peut participer au maintien de la population d'herbivores à un niveau bas de manière constante (Rudolf 2012).

Des effets synergiques ont été observés pour *Aphidius ervi* (Hymenoptera : Braconidae) dont le parasitisme sur *Acyrtosiphon pisum* (Hemiptera : Aphididae) a été augmenté avec la présence de *H. axyridis* (Cardinale et al., 2003). Alhadidi et al. (2018) ont aussi montré que *Adalia bipunctata* (Coccinellidae) associée au parasitoïde *Aphidius ervi* (Braconidae) était plus efficace dans le contrôle du puceron vert du pois *Acyrtosiphon pisum* (Aphididae) qu'une communauté exclusivement composée de coccinelles.

1.3.5. La mise en œuvre d'un programme de lutte biologique

Pour développer et mettre en œuvre un programme de lutte biologique réussi, plusieurs étapes clés doivent être suivies avec attention. Ces étapes sont conçues pour garantir que l'agent de lutte biologique choisi est efficace, spécifique à la cible, et ne pose pas de risque inacceptable pour l'environnement ou les espèces non cibles. Voici une description détaillée des étapes (Morin et al., 2009) :

1. **Identification et évaluation du bioagresseur** : Cette première étape implique l'identification précise du bioagresseurs cible et l'évaluation de son impact sur les espaces naturels, l'agriculture, ou les zones urbaines. Comprendre le cycle de vie du bioagresseur, sa distribution et son écologie est nécessaire pour planifier la lutte biologique.
2. **Recherche et sélection des agents de lutte biologique** : Les scientifiques recherchent des ennemis naturels du bioagresseur, tels que des prédateurs, des parasitoïdes, ou des pathogènes. Cette étape peut nécessiter des expéditions dans les régions d'origine du bioagresseur pour collecter des candidats potentiels.
3. **Évaluation du risque et réglementation** : Avant l'introduction d'un agent de lutte biologique, il est nécessaire d'évaluer les risques potentiels pour les espèces non cibles et les écosystèmes. Les autorisations réglementaires doivent être obtenues auprès des agences de protection de l'environnement et autres organismes gouvernementaux compétents.
4. **Collecte et quarantaine** : Les agents sélectionnés sont collectés et placés en quarantaine pour éviter l'introduction de maladies ou de parasites secondaires. Cette étape permet également d'étudier l'agent dans un environnement contrôlé.

5. **Élevage en laboratoire et augmentation** : L'agent de lutte biologique est élevé en laboratoire ou dans des installations spécialisées pour augmenter sa population en vue de son introduction dans l'environnement cible.
6. **Tests d'efficacité et d'innocuité** : Des essais en laboratoire sont conduits pour évaluer l'efficacité de l'agent contre le bioagresseur et confirmer son innocuité pour les espèces non cibles et l'environnement.
7. **Lâcher dans l'environnement** : L'agent de lutte biologique est libéré dans l'environnement cible selon des protocoles soigneusement planifiés pour maximiser son établissement et son impact sur la population de bioagresseurs.
8. **Suivi et évaluation** : Après la libération, un suivi régulier est effectué pour évaluer l'établissement de l'agent de lutte biologique, son impact sur la population de bioagresseurs, ainsi que tout effet potentiel sur les espèces non cibles et les écosystèmes locaux.
9. **Gestion à long terme et adaptation** : Sur la base des résultats du suivi, des ajustements peuvent être nécessaires, tels que des lâchers supplémentaires de l'agent ou l'introduction d'autres agents de lutte biologique pour renforcer l'efficacité du programme.
10. **Communication et sensibilisation** : Informer et éduquer les parties prenantes, y compris les agriculteurs, les gestionnaires des territoires, les décideurs, et le grand public, sur les objectifs, les méthodes et les résultats du programme de lutte biologique est essentiel pour son acceptation et son succès à long terme.

1.3.6. Évaluation du succès du programme de lutte

La terminologie employée pour décrire le succès biologique des introductions d'auxiliaires contre les bioagresseurs a été remarquablement constante (Bosch et al., 1982; DeBach, 1964; Hoffmann, 1995). Voici les différents degrés de succès identifiés :

- **Échec** : absence d'établissement à long terme du bioagresseur introduit.
- **Établissement** : établissement permanent de l'ennemi naturel introduit sans impact manifeste de cet ennemi sur la population de bioagresseurs.
- **Succès partiel** : la gestion reste dépendante de l'utilisation d'autres mesures de contrôle malgré un impact observable de l'ennemi naturel.
- **Succès substantiel** : l'impact de l'ennemi naturel est suffisant pour réduire la fréquence ou la gravité avec laquelle d'autres mesures de contrôle doivent être appliquées.

- **Succès complet** : l'utilisation d'autres mesures de contrôle n'est plus nécessaire pour compléter l'impact de l'ennemi naturel établi.

Cette hiérarchisation permet d'évaluer l'efficacité des introductions d'agents de lutte biologique dans la gestion des bioagresseurs et des adventices, fournissant ainsi un cadre pour mesurer et comprendre le degré de contrôle atteint.

L'analyse de la base de données BIOCAT, dédiée aux introductions d'agents de lutte biologique contre les insectes phytophages, a permis [Cock et al. \(2016\)](#) d'identifier, à partir de 6158 introductions comprenant 2384 agents de biocontrôle ciblant 588 espèces de bioagresseurs dans 148 pays, que 2007 d'entre elles (soit 32,6 %) ont abouti à un établissement réussi et 620 (10,1 %) ont mené à une lutte efficace contre 172 espèces de bioagresseurs (29,3 %). Ces résultats confirment l'étude de [Gurr et al. \(2000\)](#) qui montre que le taux de succès de la lutte biologique classique pour la gestion des insectes phytophages est resté à environ 10 % depuis 1880.

Une méta-analyse a montré que l'utilisation combinée de deux auxiliaires ou plus augmente en moyenne la mortalité de 12,97 % et réduit l'abondance des bioagresseurs de 27,17 % par rapport aux lâchers uniques. Il a également été démontré que les impacts négatifs du biocontrôle sur les espèces non ciblées sont considérablement moins importants que ceux observés sur les espèces ciblées ([Stiling and Cornelissen, 2005](#))

2. Les coccinelles

2.1. Phylogénie

Ces espèces appartiennent à un groupe monophylétique connu sous le nom de série des Cerylonidés (C.S.), qui inclut également sept autres familles de coléoptères cucujides : Alexiidae, Bothrideridae, Cerylonidae, Corylophidae, Discolomatidae, Endomychidae et Latridiidae ([Crowson, 1967](#); [Robertson et al., 2008](#)). Ce groupe, compte environ 9600 espèces réparties dans 646 genres ([Robertson et al., 2008](#)).

Les Coccinellidae incluent plus de 6000 espèces décrites scindées en sept sous-familles, 360 genres et 42 tribus ([Kovár 1996](#)). La phylogénie est encore discutée avec de nombreuses sous-familles non monophylétiques (Figure I-4).

Les coccinelles se sont diversifiées il y a 171 millions d'années ([Mckenna et al., 2015](#)) à partir d'un ancêtre commun mycophage ([Giorgi et al., 2009](#)) (Figure I-4).

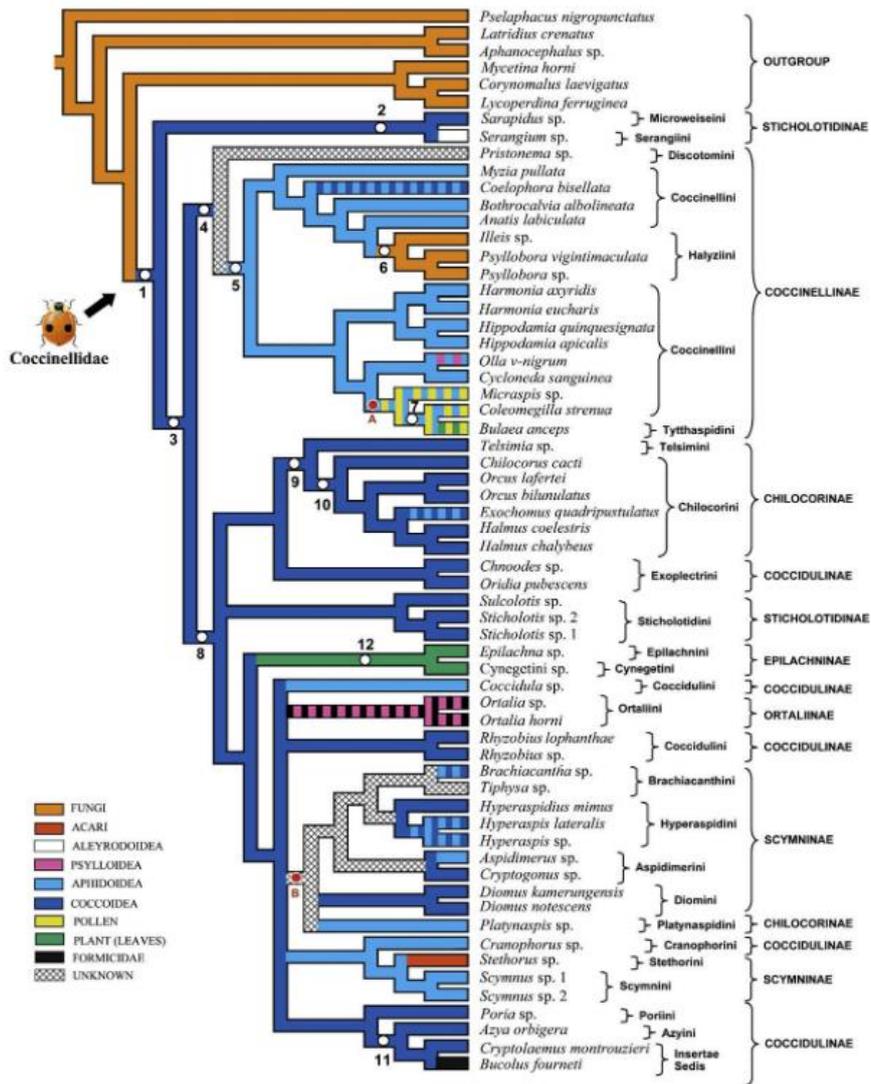


Figure I-4. Données d'association de proies sur la phylogénie des coccinelles selon l'analyse bayésienne. L'ancêtre commun des Coccinellidae est un mycophage. Cet arbre montre également la phylogénie des Coccinellidae avec certaines tribus et sous-familles non-monospécifiques. D'après Giorgi et al. 2009

2.2. L'alimentation chez les coccinelles

Si la majorité des coccinellidés sont connus pour être des carnivores et mycophages, certains se spécialisent dans la consommation de plantes (Schaefer, 1983; Endo et al. 2004), ou de champignons (Evans, 2009; Sutherland and Parrella, 2009). Au sein même des coccinellidés prédateurs, on observe une grande diversité dans les préférences alimentaires.

Leurs proies préférées sont généralement issues du sous-ordre des Sternorrhyncha, qui inclut les pucerons, les cochenilles, les cochenilles farineuses, les cicadelles, les adelgides, les aleurodes et les psylles (Giorgi et al., 2009; Hodek and Honěk, 2009). Cependant, il existe des exceptions notables à cette tendance. Certaines espèces de coccinellidés sont réputées pour se nourrir de fourmis (Hymenoptera : Formicidae) (Orivel et al., 2004; Vantaux et al., 2012). D'autres se sont spécialisées dans la prédation de non-insectes, comme l'ensemble des membres de la tribu Stethorini qui consomment des acariens tétranyches (Biddinger et al., 2009).

Malgré leur polyphagie, les coccinelles sont des spécialistes pour la nourriture appropriée à leur survie et reproduction (Ferrer et al., 2008; Fréchette et al., 2006; Pervez et al., 2022). Il a alors été suggéré que les paramètres physiologiques, tels que la croissance, la reproduction et la mortalité, soient utilisés comme critères décisifs. On distingue alors la nourriture essentielle qui assure la ponte et l'achèvement du développement larvaire, et la nourriture acceptée, moins adaptée et qui sert uniquement de source d'énergie et prolonge ainsi la survie par rapport à la famine (Hodek, 1996a, 1973, 1962). La présence de larves de coccinelles avec certaines proies est considérée comme indicateur de la spécificité alimentaire, bien que cela puisse être inexact dans des habitats avec de multiples proies potentielles (Mills, 1981). Certaines proies dites alternatives, pouvant être nocives ou freiner le développement, ne sont généralement consommées qu'en cas de pénurie de proies essentielles ou acceptées (Fukunaga and Akimoto, 2007; Sherratt and Harvey, 1993). D'autres proies sont rejetées et ne sont pas consommées (Dixon, 1958; Fréchette et al., 2006; Iwata, 1965) (Figure I-5).

2.3. Biologie et développement

Les coccinelles sont des holométaboles, c'est-à-dire que le dernier stade juvénile effectue une métamorphose complète pour passer au stade adulte/imago (Hammer and Moran, 2019). Après l'éclosion de l'œuf, la larve passera par quatre stades avant d'effectuer sa nymphose complète pour

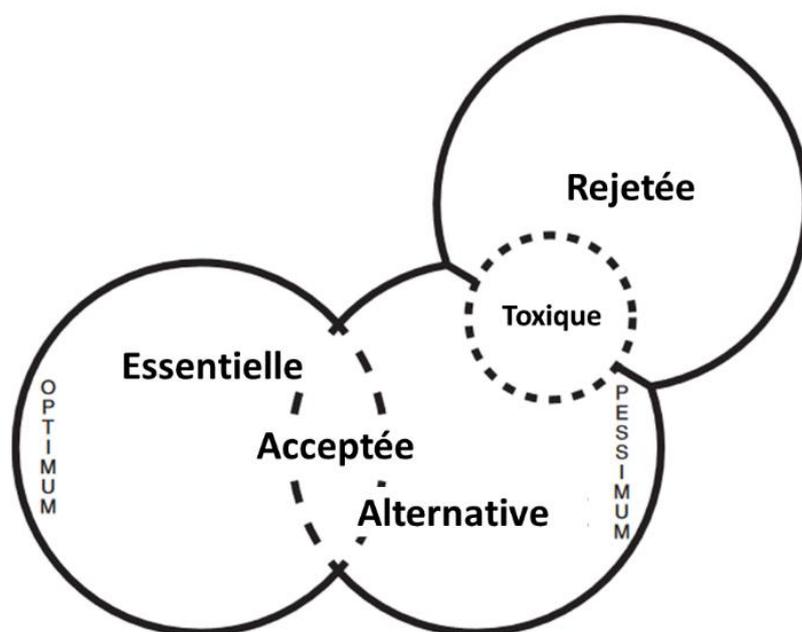


Figure I-5. Types de convenance physiologique des proies pour les coccinelles. La qualité d'une proie pour garantir la survie et la reproduction d'une espèce de coccinelle varie entre les proies essentielles, qui assure une valeur sélective optimum, à alternative (pessimum) qui n'est consommée que pour la survie. Certaines proies toxiques sont consommées et peuvent entraîner la mort des coccinelles et d'autres sont complètement rejetées de leur régime alimentaire. D'après Hodek 1996

se métamorphoser en adulte. Le stade œuf représente 15 à 20% du temps pré-imaginal, les stades larvaires 55 à 65 % et le stade nymphal 20 à 25% (Honěk and Kocourek, 1990).

2.3.1. Œufs

Leur aspect est en général lisse, huilé avec une excrétion riche en alcaloïdes sécrétée par des glandes maternelles. Cette sécrétion permet de protéger les œufs de la prédation (Hemptinne et al., 2000). Les œufs sont déposés verticalement, attachés au substrat par une sécrétion collante ou simplement laissés sur leur flanc (Nedvěd and Honěk, 2012), seuls (Scymininae, Coccidulinae, Chilochorinae ainsi que la plupart des coccinelles coccidiphages) ou en grappe (coccinelles aphidiphages) (Dixon, 2000).

La morphologie des œufs diffère selon la taxonomie. Par exemple : ceux des Epilachninae sont constitués de structures polygonales (Klausnitzer, 1969) et ceux du genre Rhyzobius ont une surface granuleuse (Ricci and Stella, 1988). La couleur des œufs est également variable. La plupart des espèces pondent des œufs oranges, toutefois les œufs du genre Stethorus sont gris-clairs et ceux des Chilocorini sont oranges foncés (Klausnitzer, 1969).

Le taux d'éclosion des œufs (fertilité) dépend de la qualité du sperme du mâle qui décroît rapidement avec son âge. Le taux d'éclosion est corrélé positivement à la température (Omkar et al., 2006) et au taux d'humidité (Simmons et al. 2008). Le succès de la ponte varie également en fonction de niveau de cannibalisme entre jeunes larves.

2.3.2. Larves

La morphologie des larves de coccinelles varie en fonction des tribus. Les larves des Coccinellinae ainsi que des Scyminini sont de forme allongée et mince. Le corps de celles appartenant aux Platynaspidini est hémisphérique alors que les Hyperaspidini et des Noviini ont un corps ellipsoïde. De façon générale, le corps des larves est arqué dorsalement et plat ventralement (Savoïskaya and Klausnitzer, 1973). Les Scynmini, Telsminiini et Azyini sont couvertes de filaments de cires qui limitent leur prédation (Liere and Perfecto, 2008). Comme les adultes, les larves de coccinelles pratiquent l'autohémorrhé, les gouttes d'hémolymphe sont excrétées par des structures spécifiques du thorax (Lu et al., 2002).

2.3.3. Nymphes

Au moment de la nymphose, le quatrième stade larvaire cesse de s'alimenter et s'accroche à un substrat par un organe situé au bout de son abdomen : le pygopode. La larve va ainsi rester figée en pré-pupe vulnérable. Pour diminuer les probabilités de prédation et de parasitisme, le dernier stade larvaire va choisir un lieu propice à son développement (Nedvěd and Honěk, 2012). Les larves de *Chilocorus* s'agrègent par exemple avant la nymphose (Fomenko, 1970), les larves de *Coleomigilla maculata* quittent leur lieu d'alimentation pour se nymphoser limitant ainsi les effets de prédation intraguilde (Lucas et al., 2000).

La dernière mue larvaire va former une exuvie qui va rester froissée autour du pygopode (Coccinellinae et Sticholotidinae) ou bien se fendre dorso-ventralement sans se détacher pour former une enveloppe protectrice autour de la nymphe (Chilocorinae, Scymninae et Ortaliinae). La nymphe va rester immobile protégée par des défenses morphologiques et chimiques (Deyrup et al., 2014; Rossini et al., 2000).

2.3.4. Adultes

Les adultes de coccinelles ont en général un corps convexe, ovale ou allongé. Les élytres sont soit glabres soit pubescentes de couleur noire, brune, rouge, orange jaune et parfois vertes. Elles sont uni- ou bicolores, tachées ou avec des bandes (Aberlenc, 2020). Les femelles sont en général plus grosses que les mâles mais la qualité et la quantité de proies consommées par les larves ont un fort impact sur la taille de l'adulte (Dixon, 2000).

Lors de l'émergence de sa nymphe, l'adulte aux ailes encore froissées et au corps mou va rester immobile afin de sécher, déployer ses ailes et attendre le durcissement de son exosquelette (Dixon, 2000). Le comportement de vol survient quelques heures après l'émergence. Les adultes de *Coccinella septempunctata* développent la faculté de vol plus de 40 heures après l'émergence (Nedved and Hodek, 1995).

Le comportement d'accouplement vient après une période de réfraction des femelles et des mâles (Hemptinne et al., 2001a). La période de pré-oviposition entre l'émergence de la femelle et la première ponte varie entre 0 et une dizaine de jours en fonction des espèces de coccinelles (Hatt and Osawa, 2021).

Les mâles et les femelles s'accouplent plusieurs fois et changent de partenaires. L'accouplement peut durer près d'une heure (Rana and Kakker, 2000). Des accouplements multiples

augmentent le nombre d'œufs pondus et le taux d'éclosion (Bind, 2007; Semyanov, 1970). Plusieurs études ont démontré un comportement de sélection des mâles de la part des femelles. Les femelles de *Harmonia axyridis* retiennent leur ponte lorsqu'elles ont été fertilisées par un mâle peu apprécié dans le cas où ses œufs pourraient être fécondés par un autre plus apprécié (Su et al., 2009).

2.4. Les coccinelles en lutte biologique par acclimatation

2.4.1. Exemples de succès et échecs

Les coccinelles, reconnues depuis les travaux d'Obrycki and Kring (1998) comme des agents de lutte biologique efficaces, ont fait l'objet de nombreuses recherches. Michaud en 2012, confirmait leur utilité dans diverses stratégies contre les bioagresseurs. En effet, les coccinelles sont prédatrices d'un grand nombre d'espèces bioagresseurs des cultures telles que les pucerons et les cochenilles (Giorgi et al., 2009; Hodek and Evans, 2012; Hodek and Honěk, 2009).

L'engouement pour l'emploi des coccinelles en lutte biologique remonte à l'introduction de *Novius cardinalis* contre la cochenille *Icerya purchasi* en Californie (Michaud, 2012). Par la suite, les coccinelles ont fait partie de nombreux programmes de lutte, Obrycki et Kring (1998) ont analysé les introductions intentionnelles de coccinelles en Amérique du Nord depuis 1900, révélant que sur 179 tentatives, 18 espèces de coccinelles ont réussi à s'établir, représentant un taux d'établissement d'approximativement 10 %. A Hawaï'i, 186 espèces de coccinelles ont été introduites depuis les années 80 et 66 se sont établies, soit environ 35% (Leeper, 2015).

D'autres programmes de lutte biologique ont manifestement été un succès total. Par exemple, *Hyperaspis pantherina* Fürsch (Coccinellidae), originaire d'Amérique centrale, a été introduite avec succès à Hawaï'i, au Kenya et dans d'autres pays d'Afrique de l'Est, régulant efficacement les populations de la cochenille *Insignorthezia insignis* (Booth et al., 1995). De même, *Rhyzobius lophanthae* a été utilisé contre plusieurs espèces de cochenilles dans différents pays, montrant une efficacité remarquable. Toutefois, certaines tentatives ont échoué, comme en Californie où, malgré son acclimatation, elle n'a pas réussi à contrôler les cochenilles *Saissetia oleae* et *Aonidiella aurantii* (Honda and Luck, 1995).

En Californie, *Harmonia dimidiata*, introduite depuis la Chine, n'a pas réussi à s'établir pour lutter contre les aphides, contrairement à son succès en Floride. Ses tentatives en Oregon contre *Adelges piceae* ont également échoué. En Floride, *Harmonia axyridis* et *Olla v-nigrum* se sont révélées efficaces contre le psylle des agrumes *Diaphorina citri* (Michaud, 2001). À La Réunion, *Olla v-nigrum*

a été introduite pour lutter contre *Heteropsylla cubana* Crawford et s'est acclimatée (Quilici et al., 1995), tandis que *Curinus coeruleus* n'a plus été observé depuis 1996 (Poussereau et al., 2018).

3. Objectifs de la thèse

Les invasions biologiques constituent un phénomène majeur et complexe qui résulte de l'introduction d'espèces non indigènes dans de nouveaux écosystèmes, où elles peuvent s'établir et proliférer. Ce processus est favorisé par des activités humaines telles que le commerce international et le transport. Bien que certaines invasions biologiques puissent découler de processus naturels tels que les événements climatiques (ex : cyclones) et la dispersion par des vecteurs naturels comme les oiseaux migrateurs, l'intervention humaine a indéniablement accéléré et amplifié ces phénomènes.

L'invasion par une espèce d'un nouvel habitat dépend de multiples facteurs, notamment les barrières géographiques, les caractéristiques de l'habitat telles que le climat et la composition du sol, ainsi que les traits biologiques de l'espèce, comme sa capacité reproductive et sa faculté de dispersion. En outre, des éléments comme la diversité génétique et les conditions météorologiques peuvent influencer le succès de l'établissement.

Les milieux insulaires sont particulièrement sensibles aux invasions biologiques. Dans l'objectif de comprendre dans quelle mesure la géographie des îles et les traits d'histoire de vie des espèces de coccinelles influent sur leurs invasions, le **premier chapitre** est basé sur une compilation de données d'introductions de coccinelles dans 86 îles et 11 archipels tropicaux et sub-tropicaux. Nous déterminerons (i) si la distance au continent, la superficie et l'altitude de l'île influent sur l'invasibilité des îles par les coccinelles (ii) si le régime alimentaire et la taille des espèces influencent l'invasivité des espèces de coccinelles en milieu insulaire.

Une fois établies, les espèces invasives intègrent les communautés écologiques locales et entraînent indubitablement des modifications dans leur fonctionnement. Pour comprendre le fonctionnement des communautés de coccinelles locales en milieu insulaire, le **deuxième chapitre** s'intéresse à la composition et la structuration des communautés de coccinelles, en particulier les psylliphages, en milieu insulaire tropical à l'exemple de La Réunion. Nous déterminerons (i) les espèces de coccinelles qui s'agrègent autour de la ressource en psylles (ii) les espèces de coccinelles qui utilisent la ressource en psylles comme nourriture essentielle (iii) les paramètres du paysage, du climat et de l'abondance de proies qui influencent l'assemblage de ces espèces autour de la ressource en psylles et (iv) les paramètres du paysage, du climat et de l'abondance de proies qui influencent la présence et l'abondance des espèces de coccinelles qui utilisent la ressource en psylles comme

nourriture essentielle. Pour cela, nous avons effectué des échantillonnages à La Réunion sur deux plantes hôtes colonisées par des psylles et présentes sur un gradient altitudinal : l'arbuste *Leucaena leucocephala* présent de 0 à 400 m d'altitude est infesté par *Heteropsylla cubana* et l'arbre endémique *Acacia heterophylla* présent de 1400 à 2000 m d'altitude est infesté par *Acizzia uncatoides*.

Les modifications de la communauté locale peuvent se traduire par l'instauration de nouvelles interactions écologiques entre l'espèce invasive et les espèces locales, ce qui peut affecter la structure et la fonction des écosystèmes. Ces interactions peuvent comprendre la prédation, la symbiose et le mutualisme, chacune ayant un impact sur la conservation et la stabilité des communautés. Dans l'objectif de mesurer l'impact négatif de l'introduction d'un nouvel organisme dans la communauté insulaire psylliphage de La Réunion défini dans le deuxième Chapitre, dans le **troisième chapitre** nous étudierons en laboratoire, l'invasion artificielle de *Harmonia conformis*, une coccinelle psylliphage australienne dans le système espèces locales psylliphages/psylles. Cette espèce, introduite volontairement à Hawaï'i, en France hexagonale et en Californie pour lutter contre des invasions de psylles, est pressentie comme un agent de lutte biologique contre *Acizzia uncatoides* à La Réunion. On s'intéressera alors (i) à l'intensité, la direction et la symétrie des relations de prédation intraguide entre *Harmonia conformis* et les espèces locales réunionnaises (*Coccinella septempunctata*, *Olla v-nigum* et *Exochomus laeviusculus*) (ii) à la recherche active ou passive des œufs interspécifiques des espèces étudiées comme proies alternatives.

4. Modèles biologiques

4.1. PLANTES hotes

4.1.1. *Acacia heterophylla* Willd, 1806

Synonymie - *Acacia brevipes* A.Cunn., 1834

Acacia implexa var. *brevipes* (A.Cunn.) Domin, 1926

Mimosa heterophylla Lam., 1783

Acacia heterophylla, également connue sous le nom de Tamarin des Hauts, est une espèce de Fabaceae. Endémique des forêts montagneuses de l'île de La Réunion située dans l'océan Indien. Cette espèce présente la particularité d'être génétiquement très proche d'*Acacia koa* A. Gray, endémique d'Hawaï'i (Roux et al., 2014). Ces deux acacias font partie des espèces dites « phyllodineuses » qui, à

l'exception de l'Australie où elles sont originaires, ne se retrouvent pas sur les continents (Coulaud et al., 1995; Pedley, 1975) (Figure I-6A).

Répartition - Endémique des forêts montagneuses de l'île de La Réunion située dans l'océan Indien. À La Réunion, cet arbre endémique forme de vastes forêts, parfois monospécifiques, couvrant l'île entre 1 400 et 1 800 mètres d'altitude, sauf dans les zones recevant plus de 6 mètres de précipitations annuelles (Strasberg et al., 2005).

Utilisation - *Acacia heterophylla* joue un rôle majeur dans l'écosystème de La Réunion. Cette espèce endémique, en formant des forêts denses, offre un habitat vital pour de nombreuses espèces, dont de nombreuses endémiques de cet écosystème insulaire. Les forêts d'*Acacia heterophylla* agissent comme des puits de carbone, capturant le dioxyde de carbone et jouant un rôle dans l'atténuation du changement climatique. De plus, elles contribuent à la régulation du cycle de l'eau, elles améliorent également l'infiltration et en réduisant le ruissellement, ce qui est essentiel pour prévenir l'érosion et maintenir la qualité de l'eau dans les zones environnantes (Baret et al., 2007).

Avant la colonisation humaine au 17^e siècle, cet habitat couvrait environ 8 000 hectares. Aujourd'hui, 5 500 hectares sont conservés dont 1 500 hectares de forêt d'acacia exploités pour leur bois d'œuvre de qualité (Michon, 1998; Miguet, 1956).

Avant la création du Parc National de La Réunion l'exploitation forestière d'*Acacia heterophylla* dans ses habitats naturels posait une menace significative, augmentant le risque d'invasion par des espèces végétales non indigènes en raison du niveau élevé de perturbation engendré par ces activités (Baret et al., 2007, 2006). En outre, les invasions d'insectes phytophages, tel que le psylle *Acizzia uncatoides* originaire d'Australie, sont une nouvelle menace. Cet insecte reconnu pour son impact sur l'*Acacia koa* à Hawaï'i (Conant et al., 2009), a été détecté sur *Acacia heterophylla* à La Réunion depuis 2010 et formellement identifié en 2016. Les dégâts associés à cette espèce de psylle incluent une défoliation intense des arbres et une mortalité pouvant atteindre 30 % en un an (Angebault et al., 2019).

4.1.2. *Leucaena leucocephala* de Wit, 1961

Synonymie –

Mimosa frondosa (Willd.) Klein ex Poir., 1810

Mimosa glandulosa C.Sm., 1818

Mimosa leucocephala Lam., 1783

Tephrosia barclayana Sweet, 1830

Tephrosia mimosoides (Willd.) Pers., 1807

Acacia biceps Willd., 1806

Acacia caringa Buch.-Ham. ex Wall., 1831

Acacia frondosa Willd., 1806

Acacia glauca Willd., 1806

Acacia leucocephala (Lam.) Link, 1822

Galega mimosoides Willd., 1802

Leucaena glauca Benth., 1842

Mimosa biceps (Willd.) Poir., 1810

Taxonomie - *Leucaena leucocephala* est une espèce arbustive de la famille des Fabaceae (Figure I-6B).

Répartition – Cette espèce, originaire d'Amérique centrale (Brewbaker et al., 1985), est présente dans de nombreuses zones tropicales comme, par exemple, les îles Canaries (Bastin et al., 2021), La Réunion (Tassin and Riviere, 1999), Hawai'i (Beardsley and Uchida, 1990), Cameroun (Aléné et al., 2012), Philippines (Villacarlos and Wilding, 1994), Malawi (Khonje, 1989).

Utilisation - *Leucaena leucocephala* est connu pour sa croissance rapide et sa capacité à améliorer la fertilité du sol grâce à son association avec des bactéries fixatrices d'azote (Kang et al., 1981). Cette plante est largement utilisée dans les systèmes agroforestiers (Bageel et al., 2020; Khonje, 1989), la réhabilitation des terres dégradées (Normaniza et al., 2008), comme fourrage pour le bétail (Garcia et al., 1996; Islam et al., 1995) et même pour produire des bioénergies (Alemán-Ramirez et al., 2022). *Leucaena leucocephala* se distingue également par sa résistance à la sécheresse et sa capacité à pousser dans des sols pauvres, ce qui en fait une ressource précieuse voire essentielle pour les agriculteurs des régions arides et semi-arides (Shelton and Brewbaker, 1994).

Menace - Dans les années 1980 des introductions multiples et involontaires du psylle *Heteropsylla cubana* dans quasiment toutes les zones d'introduction de *Leucaena leucocephala* a considérablement menacé cette plante en provoquant des défoliations massives et compromettant la viabilité de l'espèce comme ressource fourragère et agroforestière (Aléné et al., 2012; Bastin et al., 2021, 2021; Beardsley and Uchida, 1990; Geiger and Gutierrez, 2000, 2000; Mitchell and Waterhouse, 1986; Vandeschricke et al., 1992a). Des programmes de lutte biologique contre *Heteropsylla cubana* ont été initiés dans plusieurs pays grâce à l'introduction volontaire de coccinelles prédatrices en particulier *Olla v-nigrum* (J. Chazeau et al., 1991a; Quilici et al., 1995) et *Curinus coeruleus* (J. Chazeau et al., 1991b; Jean Chazeau et al., 1992; Diraviam and Viraktamath, 1990; Follett and Roderick, 1996;

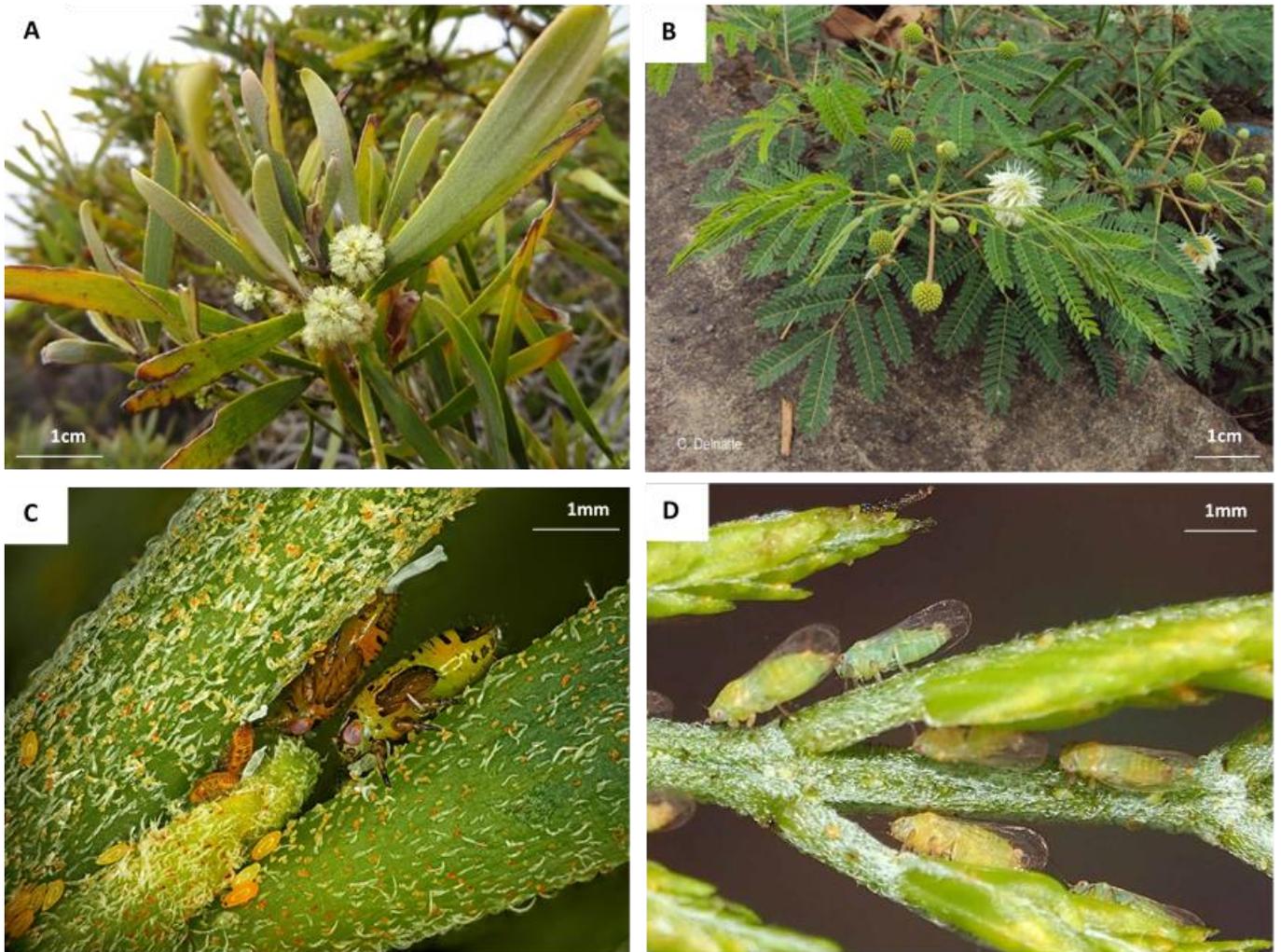


Figure I-6. Photographies de (A) *Acacia heterophylla* (source INPN), (B) *Leucaena leucocephala* (source INPN), (C) œufs et larves d'*Acizzia uncatoides* (source : Antoine Franck CIRAD) et (D) adultes d'*Heteropsylla cubana* (source INPN)

Jalali and Singh, 1989) et de parasitoïdes (Beardsley and Uchida, 1990; Bouček, 1988; Patil et al., 1993). Ces efforts ont permis de réduire significativement les populations de psylles dans de nombreux pays, limitant ainsi les dégâts sur les cultures de *Leucaena* et permettant aux systèmes agroforestiers et aux pratiques de pâturage de se rétablir.

Invasion - Aujourd'hui avec, en particulier, la réduction de certaines pratiques d'élevage, *Leucaena leucocephala* se présente sous un caractère envahissant (Sharma et al., 2022; Kato-Noguchi and Kurniadie, 2022; Tassin and Riviere, 1999), formant des peuplements denses qui peuvent évincer les espèces locales et modifier les écosystèmes (Chen et al., 2012; Yoshida and Oka, 2000)

4.2. Bioagresseurs

Les psylles sont des insectes hémiptères de type piqueurs-suceurs et jouent un rôle clé dans les écosystèmes, mais également dans l'agriculture et la foresterie en tant que bioagresseurs. Jusqu'à présent, environ 3800 espèces de psylles ont été identifiées (Ouvrard, 2015). Moins de 1% de toutes les espèces de psylles connues (moins de 25) sont considérées comme des bioagresseurs significatifs (Burckhardt, 1994; Munyaneza, 2010). Ils se nourrissent principalement de la sève du phloème ce qui peut entraîner la transmission de pathogènes (Capoor et al., 1967; Reynaud et al., 2022). La gestion des invasions de psylles a fait l'objet de nombreuses études (Knowlton, 1933; Leeper and Beardsley, 1976; Nakahara et al., 1987; Pérez-González et al., 2022; Pugh et al., 2015).

4.2.1. *Acizzia uncatoides* (Ferris & Klyver, 1932)

Synonymie - *Psylla uncatoides* Ferris & Klyver, 1932

Taxonomie - *Acizzia uncatoides* est une espèce d'insecte hémiptère appartenant à la famille des Psyllidae (Ouvrard, 2015) (Figure I-6C).

Régime alimentaire - *Acizzia uncatoides* est connu pour son rôle d'agent bioagresseur majeur, en particulier sur les plantes du genre *Acacia*.

Origine - Cette espèce a été identifiée en Australie, soulignant son rôle potentiel dans les écosystèmes locaux et son interaction avec les plantes hôtes (Leeper and Beardsley, 1976).

Invasion - *Acizzia uncatoides*, initialement identifié en Nouvelle-Zélande sur *Acacia melanoxydon*, a un régime alimentaire oligophage s'étendant à d'autres espèces d'*Acacia* et d'*Albizia* (Tuthill, 1952). En 1965, cette espèce a été introduite aux États-Unis (Munro, 1965) et a été observée en France métropolitaine sur le Mimosa (*Acacia floribunda*) dans les années 1970 (Bain et al., 1976).

Aujourd'hui, sa répartition s'étend à de nombreux pays : l'Algérie, le Chili, la Colombie, l'Espagne (îles Canaries), la France (y compris la Guadeloupe et La Réunion), Israël, l'Italie (y compris la Sicile), le Liban, Malte, le Mexique, le Monténégro, la Nouvelle-Zélande, le Portugal (y compris les Açores), le Royaume-Uni, les États-Unis (Californie et Hawaï'i), l'ex-Yougoslavie (Ouvrard, 2015). Des spécimens collectés en Grèce en 1994, conservés au Natural History Museum de Londres, prouvent également la présence de cette espèce en Grèce.

Programmes de lutte – Plusieurs programmes de lutte biologique ont été menés pour lutter contre *Acizzia uncatoides*. En Californie, par exemple, six agents de lutte ont été volontairement introduits : un neuroptère, *Mallada sp.* et cinq coccinelles, *Harmonia conformis*, *Harmonia dimittata*, *Diomus pumilio*, *Micraspis frenata* et *Scymnus sp.* (Dreistadt and Hagen, 1994). A Hawaï'i les coccinelles *Diomus pumilio* et *Harmonia conformis* ont été volontairement introduites (Leeper and Beardsley, 1976) et *Harmonia conformis* a été introduite en France hexagonale (Coutanceau, 2009).

4.2.2. *Heteropsylla cubana* Crawford, 1914

Synonymie - Ø

Taxonomie - *Heteropsylla cubana* est une espèce d'insecte hémiptère appartenant à la famille des Psyllidae (Ouvrard, 2015) (Figure I-6D).

Régime alimentaire - *Heteropsylla cubana* est connu pour son rôle d'agent bioagresseur majeur, en particulier sur les plantes du genre *Leucaena* (Aléné et al., 2012).

Origine - *Heteropsylla cubana* est originaire d'Amérique centrale et des Caraïbes (Chazeau, 1987).

Invasion biologique – Ce psylle n'a pas fait l'objet d'études avant son introduction à Hawaï'i. Il a probablement été introduit à Hawaii depuis la Floride où sa présence est documentée depuis les années 1920 (Beardsley and Uchida, 1990). Son invasion à Hawaï'i a marqué une étape décisive dans sa propagation vers l'Ouest. En février 1985, il a été repéré aux Philippines (Barrion et al., 1987) et aux Samoa-Occidentales, puis aux Îles Mariannes, à Niue et aux Fidji en juin, et presque simultanément au Vanuatu, aux Îles Caroline et aux Tongas en juillet, suivi par la Nouvelle-Calédonie en octobre, les Samoa Américaines en novembre, les Îles Salomon et Taiwan en décembre 1985, . Début 1986, *H. cubana* était identifié en Polynésie Française et en Indonésie. En avril, il atteignait l'Australie, puis Timor en mai, Bali en juin, la Malaisie en juillet, et la Thaïlande en septembre (Chazeau, 1987).

Durant les deux premières années d'infestation, le psylle a causé des dommages chiffrés en centaines de millions de dollars dans la région Asie-Pacifique (Heydon and Affonso, 1991), les pertes

en production de biomasse en *Leucaena leucocephala* atteignant 33% (Oka, 1989). L'importance économique de cet plante a incité à d'importantes recherches sur ses aspects agronomiques (Wheeler and Brewbaker, 1990) et le contrôle biologique de cette espèce de psylle (Napompeth, 1989).

Programmes de lutte - Des travaux de lutte biologique contre *Heteropsylla cubana* ont été entrepris partout dans ses zones d'introduction, Des introductions de coccinelles *Olla v-nigrum* et *Curinus coeruleus* (Barrion et al., 1987; Jean Chazeau et al., 1991; Jalali and Singh, 1992, 1989; Quilici et al., 1995) de parasitoïdes du genre *Tamariaxia* et *Psyllaephagus* (Beardsley and Uchida, 1990; Bouček, 1988; Patil et al., 1993) et même d'entomopathogènes (Villacarlos and Robin, 1989) ont été réalisés .

4.3. Auxiliaires

4.3.1. *Coccinella septempunctata* Linnaeus, 1758

Synonymie - Ø

Taxonomie - *Coccinella septempunctata*, communément appelée « coccinelle à sept points », appartient à la tribu des Coccinellini (MNHN and OFB, 2003).

Morphologie – Les adultes de *Coccinella septempunctata* mesurent généralement entre 5 et 8 mm de long. Ils se caractérisent par des élytres glabres rouge vif avec sept taches noires (Iperti, 1999; Zhou et al., 1995) (Figure I-7A & a).

Régime alimentaire - *Coccinella septempunctata* est une espèce aphidiphage (Kontodimas et al., 2008; Sato et al., 2005; Triltsch, 1999).

Répartition - Sa répartition s'étend d'origine largement à travers la région paléarctique, allant de la péninsule Ibérique à l'Ouest jusqu'au Japon à l'Est, du Sahara au Sud jusqu'à la toundra au Nord. Toutefois, cette espèce semble absente de la zone s'étendant du lac Baïkal à la région d'Okhotsk, isolant ainsi les populations de Kamtchatka, de Sakhaline, du Japon et du Sud de la Chine de celles de l'Ouest (Evans, 2000; Marin et al., 2010; Schaefer et al., 1987; Soleimani and Madadi, 2014)

Lutte biologique – Cette espèce est impliquée dans un grand nombre de programmes de lutte biologique à travers le monde, à tel point que *Coccinella septempunctata* ait été l'espèce de coccinellidé la plus étudiée entre 1995 et 2004 (Sloggett, 2005). Cette espèce a été introduite aux États-Unis et au Canada entre 1957 et 1986 (Angalet and Jacques, 1975; Schaefer et al., 1987), où elle est devenue dominante à travers l'Amérique du Nord (Evans, 2000; Hemptinne et al., 2012; Turnipseed et al., 2014).



Figure I-7. Photographies de *Coccinella septempunctata* adulte (A) et larve (a); *Exochomus laeviusculus* adulte (B) et larve (b); *Olla v-nigrum* adultes morphe noir et gris (C) et larve (c) et *Harmonia conformis* adulte (D) et larve (d)

Sources : Antoine Franck CIRAD (A,a, B, b c), Emeric Mahe (C) et GBIF (D,d)

4.3.2. *Exochomus laeviusculus* Weise, 1909

Synonymie - *Exochomus keiseri* Fursch, 1961

Exochomus nigromaculatus var. *flavipes* Sicard, 1909

Taxonomie - *Exochomus laeviusculus* appartient à la tribu des Chilocorini (MNHN and OFB, 2003; Poussereau et al., 2018) (Figure I-7B & b).

Morphologie - *Exochomus laeviusculus* est de taille intermédiaire entre 3 et 4 mm, se distingue par ses élytres noires et glabres et la présence de deux marques jaune-orange sur les côtés du prothorax. Les deux premiers segments de son abdomen sont noirs, tandis que la partie restante de l'abdomen affiche une couleur jaune. Elle présente un dimorphisme sexuel prononcé : la femelle arbore une tête entièrement noire, contrairement au mâle dont le front et les pièces buccales sont jaunes. Sa larve, initialement de couleur gris foncé à l'éclosion, s'éclaircit progressivement pour prendre une teinte jaunâtre, ornée de six taches noires sur le thorax juste avant de devenir nymphe. De plus, des excroissances foncées marquent la face dorsale de son abdomen (Poussereau et al., 2018).

Régime alimentaire - *Exochomus laeviusculus* est une espèce généraliste qui peut consommer une variété de proies incluant cochenilles, pucerons, psylles, aleurodes, et parfois des acariens (Poussereau et al., 2018).

Répartition - *Exochomus laeviusculus* est une espèce tropicale mentionnée comme indigène de la zone océan Indien (Poussereau et al., 2018).

Lutte biologique – Bien qu'aucun programme de lutte biologique à grande échelle n'ait utilisé cette coccinelle, des associations locales encouragent les particuliers à favoriser sa présence dans leurs jardins afin de combattre les infestations de pucerons et de cochenilles (FDGDON, 2014).

4.3.3. *Olla v-nigrum* (Mulsant, 1866)

Synonymie – *Harmonia v-nigrum* Mulsant, 1866

Coccinella v-nigrum Crotch, 1874

Coccinella abdominalis Say, 1824

Taxonomie - *Olla v-nigrum* appartient à la tribu des Coccinellini (Slipinski et al., 2019).

Morphologie – *Olla v-nigrum* mesure entre 4,4 et 6,0 mm et est une espèce polymorphe. Un des morphes est noire glabre et présente sur chacune de ses élytres une tache orangée plus ou moins marquée. L'autre morphe est gris et chacune de ses élytres arbore 8 taches souvent irrégulières (Slipinski et al., 2019) (Figure I-7C & c).

Régime alimentaire - Espèce connue pour son régime psylliphage et aphidiphage (Chazeau et al., 1991b; Giorgi et al., 2009; Michaud and Olsen, 2004)

Répartition - L'origine de cette espèce est inconnue (Slipinski et al., 2019). *Olla v-nigrum* est présente en Amérique du Nord (du Sud-Est du Canada jusqu'en Floride) (Gordon, 1985; Vandenberg, 2004, 1992), au Mexique, en Argentine, à Porto Rico, et aux Bahamas (Slipinski et al., 2019) et dans de nombreuses îles tropicales.

Lutte biologique – Introduite à Hawaï'i, à La Réunion et en Nouvelle-Calédonie pour la lutte biologique contre le psylle *Heteropsylla cubana* (Chazeau et al., 1991; Leeper, 1975; Nattier et al., 2015; Quilici et al., 1995a).

4.3.4. *Harmonia conformis* (Boisduval, 1835)

Synonymes – *Leis conformis* Mulsant, 1850

Coccinella conformis Boisduval, 1835

Taxonomie - *Harmonia conformis* appartient à la tribu des Coccinellini.

Morphologie – *Harmonia conformis* mesure entre 5.1 et 8.2 mm. Cette coccinelle est de couleur orange et arbore 20 points noirs (Slipinski et al., 2019) (Figure I-7D & d).

Régime alimentaire – Espèce connue pour son régime psylliphage et aphidiphage (Hales, 2020; Maelzer, 1978a; Mensah and Madden, 1993; Watson and Thompson, 1933)

Répartition - *Harmonia conformis*, est une espèce native d'Australie (Pope, 1988). Elle est acclimatée en Nouvelle-Zélande (Martin, 2016), à Hawaï'i (Leeper and Beardsley, 1976) et en France hexagonale (Coutanceau, 2009).

Lutte biologique – Les travaux de [Majerus and Kearns, 1989](#) ont souligné l'importance d'*Harmonia conformis* dans les écosystèmes naturels et cultivés. Cette espèce a été introduite volontairement à Hawaï'i, en France hexagonale et en Californie pour la lutte biologique contre le psylle *Acizzia uncatoides* mais ne s'est pas acclimatée en Californie.

5. Mise au point des élevages

La réussite d'un élevage d'insectes repose essentiellement sur la capacité à maintenir des générations successives, permettant ainsi une continuité et un développement stable de la population. Pour chaque espèce, il est important de connaître précisément le nombre de générations, car cela fournit des informations essentielles pour la planification et l'évaluation des expériences scientifiques.

Dans le cadre de notre projet au Pôle de Protection des Plantes à Saint-Pierre, sur l'île de La Réunion, nous avons finalisé une stratégie d'élevage pour quatre espèces de coccinelles, en se concentrant sur la collecte des individus, l'infrastructure d'élevage, et les particularités observées durant l'élevage. Ces décisions ont été guidées par les expériences et les défis rencontrés au début du projet.

5.1. Collectes des individus

Pour démarrer nos élevages, nous avons collecté 300 individus d'*Exochomus laeviusculus* et 90 individus d'*Olla v-nigrum* dans les zones de basse altitude de l'île sur les stations CIRAD de Bassin Plat et Ligne Paradis à Saint-Pierre de La Réunion. Une collaboration avec La Coccinelle® a permis d'obtenir 30 individus de *Coccinella septempunctata* issus de leur dixième génération. Ces actions ont été entreprises après avoir constaté un échec dans l'élevage initial amorcé par 70 individus de *Coccinella septempunctata* collectés dans les hauteurs de l'île associés à *Acizzia uncatoides*. Ces individus se sont avérés être parasités à plus de 98% par le parasitoïde *Dinocampus coccinellae* (Hymenoptera : Braconidae). Enfin, 263 individus d'*Harmonia conformis* ont été introduits en laboratoire de quarantaine au Pôle de Protection des Plantes issus de la 5^{ème} génération de l'élevage initié à l'INRAe de Sophia Antipolis. Cet élevage a débuté à partir de 22 individus collectés au Parc du Paradou dans les Alpes Maritimes.

5.2. Infrastructure

Les élevages ont été placés dans des chambres climatiques à une température moyenne de 26°C, une humidité relative variant de 60 à 80% et une photopériode de 12h jour 12h nuit, . *Harmonia conformis* n'étant pas présente à La Réunion, son élevage a été mené en laboratoire de confinement de Norme de Sécurité 3 (NS3) ou laboratoire de quarantaine, les trois autres espèces indigènes ou naturalisés ont été élevés en laboratoire de Norme de Sécurité 2 (NS2).

Hormis l'élevage de quarantaine, les élevages ont été menés dans une chambre climatique avec un puit de lumière naturelle après avoir constaté que *Olla v-nigrum* et *Coccinella septempunctata* étaient sensibles à la lumière artificielle et restaient cachées et immobiles la plupart du temps. *Exochomus laeviusculus* et *Harmonia conformis* ne semblaient pas y être sensibles.

5.3. Cages d'élevage

Pour les élevages de *Coccinella septempunctata*, *Olla v-nigrum* et *Harmonia conformis* nous avons utilisé des cages entomologiques de 45x45x45cm et de maille de 96 x 26 µm, soit une ouverture de 680 µm (Bugdorm®, modèle BD44545). Pour *Exochomus laeviusculus* nous avons utilisé un modèle de maille plus fine, 150 x 150 µm, soit une ouverture de 180 µm (Bugdorm®, modèle BD44545F), pour éviter les pontes à l'extérieur des cages par cette espèce plus petite et ainsi permettre une collecte et un suivi aisés des générations successives.

Chaque aspect de l'entretien a été soigneusement planifié pour maintenir des conditions sanitaires strictes, notamment par le remplacement et le nettoyage réguliers des cages à chaque changement de génération, afin de limiter les risques de contamination par des agents pathogènes.

5.4. Alimentation

Les élevages d'*Exochomus laeviusculus* et de *Harmonia conformis* ont été menés avec des œufs d'*Ephestia kuehniella*. Les œufs d'*Ephestia kuehniella* étaient commandés chez Bioline® surgelés. Ils ont été soupoudrés sur des feuilles cartonnées d'environ 6 cm², enduites de miel

Les élevages d'*Olla v-nigrum* et *Coccinella septempunctata* ont été effectués en offrant des pucerons *Myzus persicae* comme base de nourriture car une alimentation basée sur des œufs d'*Ephestia kuehniella* s'est révélée inadaptée (peu de pontes).

Une population de *Myzus persicae* a été fournie gracieusement par la biofabrique La Coccinelle. Les pucerons ont été élevés sur des plants de tabac *Nicotiana tabacum*, Ces élevages ont

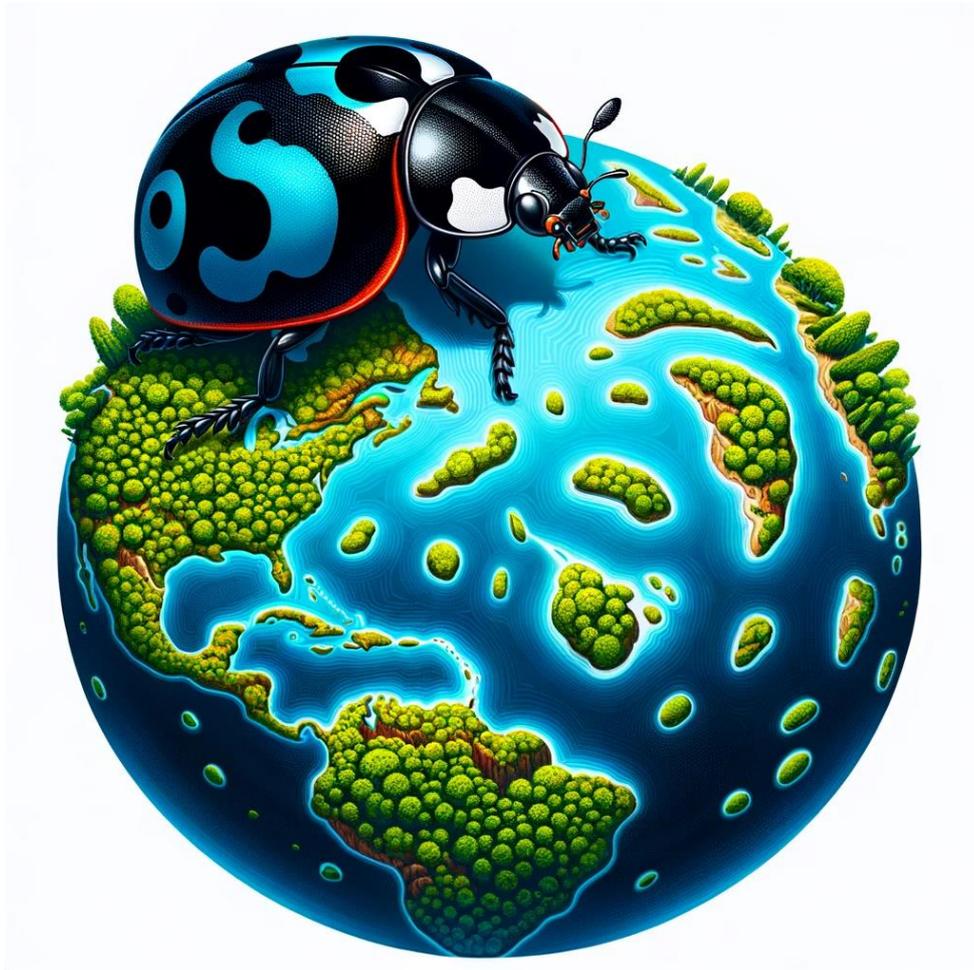
été menés en chambre climatique à une température moyenne de 26°C, une humidité relative variant de 60 à 80% et une photopériode de 12h jours 12h nuit. Les plants de tabac ont été produits à partir de graines sous serre, avec une lumière naturelle, à une température moyenne de 30°C et une hygrométrie moyenne de 80% et arrosés de façon hebdomadaire et en cas de besoin (contrôle de la dessiccation de la terre). Un excès d'eau altérerait la qualité des racines et donc du plant.

5.5. Collecte des œufs

Dans l'objectif de collecter un maximum d'œufs, des supports de ponte ont été disposés dans les cages. Un papier cartonné noir (Clairfontaine® C352910) disposé en accordéon incite *Olla v-nigrum*, *Coccinella septempunctata* et *Harmonia conformis* à pondre dessus malgré leurs pontes sur le plant de tabac. *Exochomus laeviusculus*, cachant ses œufs, préférerait pondre sous les cartons de nourriture.

Les œufs ont été collectés avec une pipette pasteur pour *Olla v-nigrum*, *Coccinella septempunctata* et *Harmonia conformis* et avec une aiguille de seringue sous loupe binoculaire pour *Exochomus laeviusculus*.

Chapitre 1



Chapitre I : Succès d'invasion des espèces de Coccinellidae indigènes et introduites pour la lutte biologique en milieu insulaire

Résumé

1. Le succès d'invasion d'une espèce dépend de divers facteurs environnementaux tels que la température ou la disponibilité en nourriture, qui définissent l'invasibilité du milieu. Il dépend également de traits spécifiques des espèces, comme le régime alimentaire ou la taille, qui déterminent l'invasivité de l'espèce. Les milieux insulaires présentent des particularités dues à leur isolement ; ainsi, la distance au continent et la superficie des îles doivent être prises en compte.
2. Étant donné l'existence de coccinelles indigènes dans les milieux insulaires et d'introductions programmées pour la lutte biologique, elles constituent un bon modèle d'étude pour les invasions dans les îles. De plus, les coccinelles appartiennent à une famille biologiquement diverse, présentant une variabilité de tailles, et de régimes alimentaires.
3. Afin de déterminer quels facteurs environnementaux et traits d'espèces influencent la colonisation et l'établissement des espèces de coccinelles dans les milieux insulaires tropicaux, cette étude compile des données de présence et d'introduction pour 86 îles formant 11 archipels. Pour La Réunion et Hawai'i, nous avons également analysé l'impact de ces facteurs sur le succès d'établissement.
4. Cette étude montre que le nombre de coccinelles indigènes des îles diminue avec la distance au continent alors que le nombre d'espèces introduites augmente. Le nombre total d'espèces de coccinelles totale augmente avec la surface des îles ce qui est conforme à « *the theory of island biogeography* » de MacArthur et Wilson, 1967. Les coccinelles des îles sont de petite taille et la diversité des régimes alimentaires est un échantillon représentatif de la diversité mondiale.

Mots clés : Succès d'établissement, biogéographie insulaire, distance au continent, régime alimentaire, taille,

Introduction

Le succès d'établissement d'une espèce est généralement défini par sa capacité à surmonter les barrières écologiques et environnementales d'un nouvel habitat, permettant non seulement sa survie mais aussi sa reproduction et la croissance soutenue de sa population sur plusieurs générations (Richardson et al., 2000; Williamson, 1996). Cette notion implique que l'espèce introduite s'adapte suffisamment pour former des populations autosuffisantes qui peuvent persister sans intervention humaine supplémentaire. Ce concept est crucial dans les études d'écologie des invasions et de biogéographie, car il aide à comprendre comment et pourquoi certaines espèces réussissent à s'établir dans de nouveaux environnements tandis que d'autres échouent (Blackburn et al., 2011; Hall et al., 1980).

La capacité d'une espèce à s'implanter dans un nouvel habitat dépend de nombreux facteurs, y compris (1) les caractéristiques écologiques de l'espèce elle-même et (2) les conditions environnementales de l'habitat cible (Bomford et al., 2010; Dufour et al., 2018; Liang et al., 2020; Marchetti et al., 2004). La compréhension des facteurs influençant le succès d'établissement des espèces introduites est nécessaire pour accroître l'efficacité des programmes de lutte biologique et pour la réintroduction des espèces natives et endémiques dans le cadre des programmes de conservation (Gibbs et al., 2008; Griffith et al., 2019; Oro et al., 2011; Samways et al., 1999; Santos et al., 2009; Seddon, 2010). En effet, le taux de réussite de l'établissement des espèces est faible, une analyse sur le succès d'établissement des espèces introduites dans le cadre des programmes de lutte biologique suggère que le taux de succès d'établissement est autour de 30% (Cock et al., 2016).

La réussite de l'établissement d'une espèce est fortement influencée par plusieurs caractéristiques intrinsèques à l'espèce introduite. La valence écologique, qui désigne la capacité d'une espèce à endurer et prospérer dans une variété de conditions environnementales, est fondamentale pour permettre à une espèce de s'adapter à de nouveaux habitats (Brown, 1984). Cette tolérance écologique est généralement positivement corrélée à la capacité de dispersion (Lester et al., 2007), qui influence la capacité d'une espèce à coloniser de nouveaux espaces, et qui est également cruciale pour l'expansion géographique et l'établissement réussi (Lester et al., 2007; Ochocki and Miller, 2017). La plasticité phénotypique, ou la capacité de modifier sa réponse phénotypique en réponse aux conditions environnementales, permet aux espèces de s'ajuster rapidement aux défis d'un nouvel écosystème (Pigliucci, 2005).

Le nombre total d'individus introduits contribue également au succès d'introduction, que ce soit pour le contrôle biologique ou à d'autres fins. Ce concept est défini comme la "pression de propagule", qui comprend à la fois la taille de chaque introduction (taille de la propagule) (Drake and Lodge, 2006) et la fréquence des introductions (nombre de propagules) (McDermott and Finnoff, 2016). Lorsque les populations sont peu abondantes, l'effet Allee, défini comme la dépression de composantes de la fitness individuelle due à une baisse d'effectif de la population, peut réduire considérablement la survie et la reproduction des individus (Stephens et al., 1999). En effet, une faible densité d'individus limite les interactions nécessaires pour une reproduction optimale et une survie efficace. Par conséquent, la taille réduite de la population amplifie les risques de perte de diversité génétique, de déclin, voire d'extinction de la population (Deredec and Courchamp, 2003; Wang et al., 2002). Conserver une diversité génétique élevée augmente la probabilité qu'une partie de la population possède des traits favorables à la survie et à la reproduction dans le nouvel environnement (Bajeux et al., 2019; Cassey et al., 2018; Crawford and Whitney, 2010; Dennis et al., 2016).

Un régime alimentaire généraliste favorise l'établissement en fournissant une gamme plus large de ressources alimentaires pouvant être exploitées (Sax et al., 2007). Les espèces généralistes, possèdent un avantage comparatif face aux spécialistes. Cela s'explique par leur capacité à accepter un compromis entre la compétitivité et la tolérance à un éventail plus large de conditions écologiques (Marvier et al., 2004; McIntyre et al., 2005; Sol, 2003). Par ailleurs, les espèces introduites pourraient se montrer plus efficaces si elles parviennent à survivre avec des niveaux inférieurs de ressources limitantes que ceux nécessaires aux espèces autochtones. Cette efficacité pourrait résulter de besoins en maintenance moins élevés ou d'une aptitude supérieure à acquérir ou à transformer ces ressources en descendance (Shea and Chesson, 2002; Tilman, 1990).

Un potentiel reproductif élevé assure une croissance rapide de la population et une grande capacité de résilience face aux pressions environnementales (Jaspers et al., 2015; Lawton et al., 1997). L'augmentation de la production de progéniture favorise une densité de population plus importante, ce qui stimule la dispersion et l'élargissement de leur territoire (Albert et al., 2015; Davis, 2009). En d'autres termes, la caractéristique des espèces envahissantes réside dans leur aptitude à se diffuser (Richardson et al., 2000), un phénomène souvent associé à un accroissement significatif du nombre de descendants (Burton et al., 2010).

Ces caractéristiques intrinsèques à l'espèce, additionnées ou en synergie, facilitent la réussite de l'établissement des espèces dans de nouveaux milieux, en soulignant l'importance de l'adaptabilité écologique et comportementale dans le processus d'invasion biologique.

Les conditions environnementales de l'habitat cible sont essentielles pour déterminer le succès d'établissement d'une espèce introduite. Une adéquation climatique entre l'habitat d'origine et l'habitat cible est primordiale, car elle assure que l'espèce introduite peut survivre, se reproduire et persister dans le nouvel environnement (Bacon et al., 2014; Bomford et al., 2010; Peterson et al., 2011). De plus, la disponibilité des ressources, telles que la nourriture et les sites de nidification ou de reproduction, influence directement les capacités de survie et de reproduction des espèces (Mata et al., 2013; Polačik et al., 2009).

Les interactions biotiques, y compris les négatives comme la compétition avec les espèces natives ou les positives comme le mutualisme, peuvent également affecter l'établissement et la dispersion des espèces introduites (Gioria and Osborne, 2014; Mitchell et al., 2006; Petren and Case, 1998).

Les perturbations environnementales, telles que les incendies, les inondations ou les activités humaines, peuvent créer des niches écologiques ouvertes qui facilitent l'installation de nouvelles espèces (Davis et al., 2000). Enfin, les régimes de stress environnemental, comme la sécheresse ou la salinité, peuvent limiter l'établissement des espèces moins tolérantes, tandis que celles adaptées à des conditions extrêmes peuvent trouver des niches écologiques moins concurrentielles (Alpert et al., 2000; Occhipinti-Ambrogi and Savini, 2003).

Parmi les organismes étudiés dans le contexte des invasions biologiques dont la lutte biologique, les coccinelles (famille des Coccinellidae) se distinguent comme un groupe particulièrement intéressant. En effet, cette famille présente une grande richesse spécifique, comprend environ 6000 espèces décrites, réparties en 360 genres (Bouchard et al., 2017; Ślipiński and Tomaszewska, 2011). Certaines de ces espèces sont phytophages ou mycophages (Sutherland and Parrella, 2009), mais la majorité sont des prédateurs d'arthropodes (Giorgi et al., 2009; Hodek and Honěk, 2009; Obrycki and Kring, 1998). Leur utilisation pour la lutte biologique contre divers insectes phytophages considérés comme bioagresseurs en milieu agricole a mené à de très nombreuses introductions programmées (Hodek and Honěk, 2009; Rondoni et al., 2021).

Certaines introductions de coccinelles ont été des succès dans des programmes de lutte biologique, mais nombreuses sont des échecs (Kajita et al., 2000; Soares et al., 2017). Day et al. (1994) firent d'ailleurs le bilan suivant : sur 179 espèces de coccinelles intentionnellement introduites en Amérique, 18 seulement ont connu un succès d'établissement. Les introductions de coccinelles dans de nouveaux milieux se font principalement de deux façons : elles sont soit délibérément lâchées comme agents de contrôle biologique dans les champs agricoles (Diraviam and Viraktamath, 1990; Gordon, 1985; Leeper, 2015; Quilici et al., 1995), soit introduites de manière accidentelle par le biais de l'exportation de végétaux et d'autres formes de fret (Schaefer et al., 1987).

Le polymorphisme peu favoriser l'invasivité d'une espèce de coccinelle. De nombreuses modifications, telles que les motifs des élytres, la forme et la taille du corps peuvent être adaptatives en conférant une tolérance accrue aux conditions défavorables (Dobzhansky, 1933; António Onofre Soares et al., 2003). Le polymorphisme génétique chez *Harmonia axyridis* semble être une adaptation pour utiliser divers habitats à différents moments. Dans les populations asiatiques de *H. axyridis*, la variation phénotypique à grande échelle géographique est essentiellement influencée par le climat. En effet, les phénotypes pâle et mélanique présentent des réponses physiologiques distinctes à des conditions climatiques spécifiques, notamment l'humidité et la température (Komai, 1956). En effet, la couleur des élytres chez les coccinelles peut modifier la température corporelle (Stewart and Dixon, 1989; Jong et al., 1996; Brakefield and Willmer, 1985), influençant ainsi leurs fonctions biologiques.

On sait que les succès d'acclimatation dépendent également du régime alimentaire des coccinelles (Michaud, 2012; Soares et al., 2018). Les coccinelles coccidiphages présentent une meilleure capacité de colonisation en comparaison avec les coccinelles aphidiphages. Cette différence pourrait s'expliquer par la disponibilité des ressources alimentaires, tant dans l'espace que dans le temps. Les pucerons, bien qu'extrêmement abondants, représentent une source de nourriture disponible sur une période limitée, tandis que les cochenilles, plus rares, restent accessibles plus longtemps (Borges et al., 2011; Borges et al., 2006; Evans, 2003). La dynamique des coccinelles aphidiphages et coccidiphages reflète celle de leurs proies respectives (Dixon, 2000) : chez les premières, le développement est plus rapide, la fécondité plus élevée et la durée de vie plus courte que chez les espèces se nourrissant de cochenilles (Borges et al., 2011; Dixon, 2000). Les secondes exploitent une ressource alimentaire formant de nombreuses colonies de petite taille, nécessitant davantage d'énergie pour localiser suffisamment de colonies de proies pour la ponte des œufs. Dans ce cas, il est avantageux d'accumuler plus de graisse dans le soma que dans les gonades (Borges et

al., 2011). Cette particularité pourrait conférer aux coccinelles coccidiphages un avantage lors de la phase de dispersion du processus d'invasion.

Chez les coccinelles, il a été démontré que la taille et la masse sont positivement corrélées au taux de reproduction et à la rapidité de dispersion (Hemptinne et al., 2012; Kajita and Evans, 2010; Soares et al., 2018). La capacité d'une espèce à produire des propagules, étroitement liée à sa taille corporelle, influence directement son potentiel à accroître sa densité de population et à élargir son aire géographique (Soares et al., 2018). Chez les coccinelles, la taille corporelle s'avère être un indicateur fiable de potentiel invasif, étant donné sa corrélation positive avec le taux de reproduction potentiel et la capacité de dispersion (Hemptinne et al., 2012).

La taille initiale de la propagule (Kajita et al., 2012), le taux d'introduction (Bajeux et al., 2019), et la diversité génétique sont aussi des facteurs cruciaux dans le succès des introductions de coccinelles (Krafsur et al., 2005). Si une diversité génétique faible entraîne souvent à terme une extinction de la population via la dépression de consanguinité elle a mené, dans le cas de l'invasion de *Harmonia axyridis*, à une purge des allèles délétères favorisant alors son invasivité (Facon et al., 2011). Un autre cas étonnant est celui de *Nephus voeltzkowi* capable de reproduction parthénogénétique (Magro et al., 2020b). Cette aptitude pourrait lui offrir une plus grande probabilité d'établissement, par rapport à une petite population d'espèces de coccinelles sexuées, en contournant l'effet Allee (Drake, 2004).

Les milieux insulaires tropicaux sont des cas uniques pour étudier l'établissement des coccinelles en raison de leur isolement géographique, de leur biodiversité pauvre mais singulière et de leurs écosystèmes fragiles. Ces caractéristiques les rendent particulièrement sensibles aux invasions biologiques (Moser et al., 2018; Whittaker, 1998). Malgré l'importance en lutte biologique des coccinelles, les recherches sur leurs succès d'introduction et d'établissement dans les milieux insulaires sont relativement limitées. « *The theory of island biogeography* » de MacArthur et Wilson (1967) énonce que plus une île est éloignée du continent, plus le taux d'immigration d'espèces nouvelles diminue, et que des îles plus petites ont généralement des taux d'extinction plus élevés en raison de ressources limitées et d'habitats restreints. Enfin, de nombreux travaux ont également démontré que l'altitude des îles joue un rôle significatif, maximise la diversité spécifique grâce à un gradient d'habitats (Dewar and Richard, 2007; Slaton, 2015; Steinbauer et al., 2016).

L'objectif est d'étudier les effets de la géographie des îles et des traits des espèces de coccinelles qui influent sur la distribution et l'établissement de ces espèces en milieu insulaire tropical. Cette étude vise à interroger les grandes théories sur les dynamiques d'invasions des îles et sur les traits des espèces sur un groupe taxonomique d'intérêt économique dont de nombreuses espèces ont été volontairement introduites à de multiples reprises pour la lutte biologique depuis plus de cent ans : les coccinelles.

Nous avançons l'hypothèse que la distribution des espèces de coccinelles répondra aux principes de la théorie biogéographique des îles de [MacArthur et Wilson \(1967\)](#). Premièrement, nous prédisons que la richesse spécifique des espèces de coccinelles indigènes diminuera avec l'augmentation de la distance des îles au continent, ce qui permettra l'invasion d'un plus grand nombre d'espèces exotiques. Deuxièmement, nous anticipons que la superficie et l'altitude des îles auront un effet significatif sur la richesse globale des espèces de coccinelles.

Concernant les caractéristiques des coccinelles, nous prédisons que les espèces indigènes seront de plus petite taille, tandis que les espèces introduites de plus grande taille auront un meilleur succès d'établissement à travers leur capacité de dispersion. Enfin, nous postulons qu'à l'instar des milieux continentaux, les espèces de coccinelles coccidiphages seront prédominantes et favorisées dans le mécanisme d'établissement sur les îles tropicales.

Matériel et Méthodes

Choix des archipels et collecte des données

Nous avons initialement sélectionné 18 archipels constitués d'îles océaniques situées entre les latitudes 38° et -21°. Notre objectif était de choisir des archipels présentant des caractéristiques géographiques variées et ayant bénéficié de programmes de lutte biologique incluant l'introduction de coccinelles prédatrices. Nous avons premièrement retenu : les Mascareignes, les Seychelles et les Comores dans l'océan Indien ; Hawai'i, la Nouvelle-Calédonie, la Société, les Marquises, les Tuamotu, les Salomon, les Fidji, le Vanuatu, Kiribati et les Samoa Américaines dans l'océan Pacifique ; et les Açores, les Canaries, les Petites-Antilles, les Grandes-Antilles et les Bahamas dans l'océan Atlantique et la mer des Caraïbes.

Pour collecter des données sur la présence des espèces dans ces archipels, nous avons utilisé « Google Scholar » comme outil principal pour rassembler des inventaires d'espèces publiés dans des

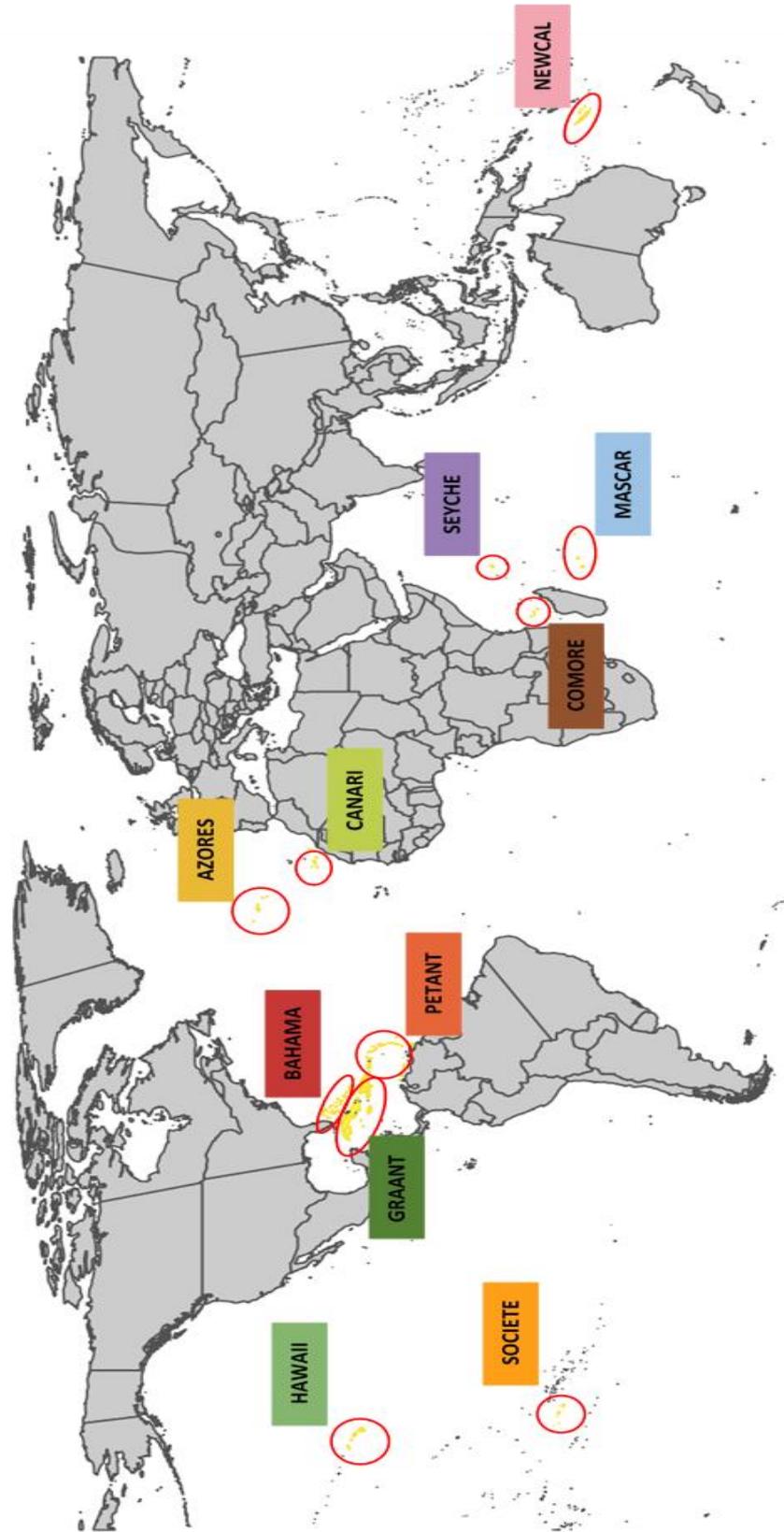


Figure II-1. Répartition géographique des archipels tropicaux et subtropicaux utilisées dans l'étude. Les codes utilisés sont détaillés dans le Tableau 1.

articles scientifiques. Les mots-clés employés pour cette recherche incluaient « ladybird », « ladybugs », « lady beetle », « Coccinellid », ainsi que « Coccinelles » en français, « joaninhas » en portugais, « mariquitas » en espagnol, et « Coccinellidae ». Ces termes ont été combinés avec les noms des archipels et, dans une phase ultérieure, avec les noms des îles qui les composent. Des ouvrages publiés sous forme de livres ont aussi contribué à enrichir nos inventaires d'espèces.

Cette première phase de compilation de données a aussi tenté de recueillir des informations sur la taille de la population initialement introduite, la date d'introduction, et le nombre de tentatives d'introduction. Cependant, face à la rareté de ces informations, nous avons décidé de ne pas les inclure dans notre recherche. Une seconde sélection des archipels a été réalisée sur la base de la disponibilité et de la quantité de données publiées dans la littérature scientifique. Nous avons donc sélectionné dans un second temps (Figure II-1 & II-2) :

- Hawai'i, état précurseur dans la lutte biologique, dont les efforts d'introduction de coccinelles à Hawai'i ont été exhaustivement catalogués par John J. Leeper.

- La Nouvelle-Calédonie qui a fait l'objet d'études par Romain Nattier et Vincent Nicolas.

- Les îles de la Société documenté par Vincent Nicolas et Christian Duverger à l'occasion de ses nombreux voyages.

- Les Grandes et Petites Antilles ainsi que les Bahamas étudiées et documentées en particulier par Stewart B. Peck.

- Les Comores, les Mascareignes et les Seychelles qui ont été particulièrement mises en avant dans nos recherches, bénéficiant d'études approfondies réalisées par Jean Chazeau, Yves Gomy, Serge Quilici et plus récemment par Jacques Poussereau.

- Les Açores et les Canaries qui ont été bien documentées par Jerzy Romanowski, Paulo A. V. Borges et António O. Soares.

Dans le but de recueillir des données sur les échecs d'introductions de coccinelles, souvent peu ou pas du tout documentés, et d'enrichir nos données de présence d'espèces, une exploration de la littérature grise a été menée. Nous avons consulté l'une des plus grandes collections de coccinelles au monde présente au Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN) à Paris, France. L'analyse minutieuse des informations associées à chaque spécimen, notamment leur identification, leur origine, et l'expert entomologiste à l'origine de ces identifications, a été essentielle pour évaluer la fiabilité des informations. De plus, l'accès aux archives du MNHN a permis de consulter des documents relatifs à

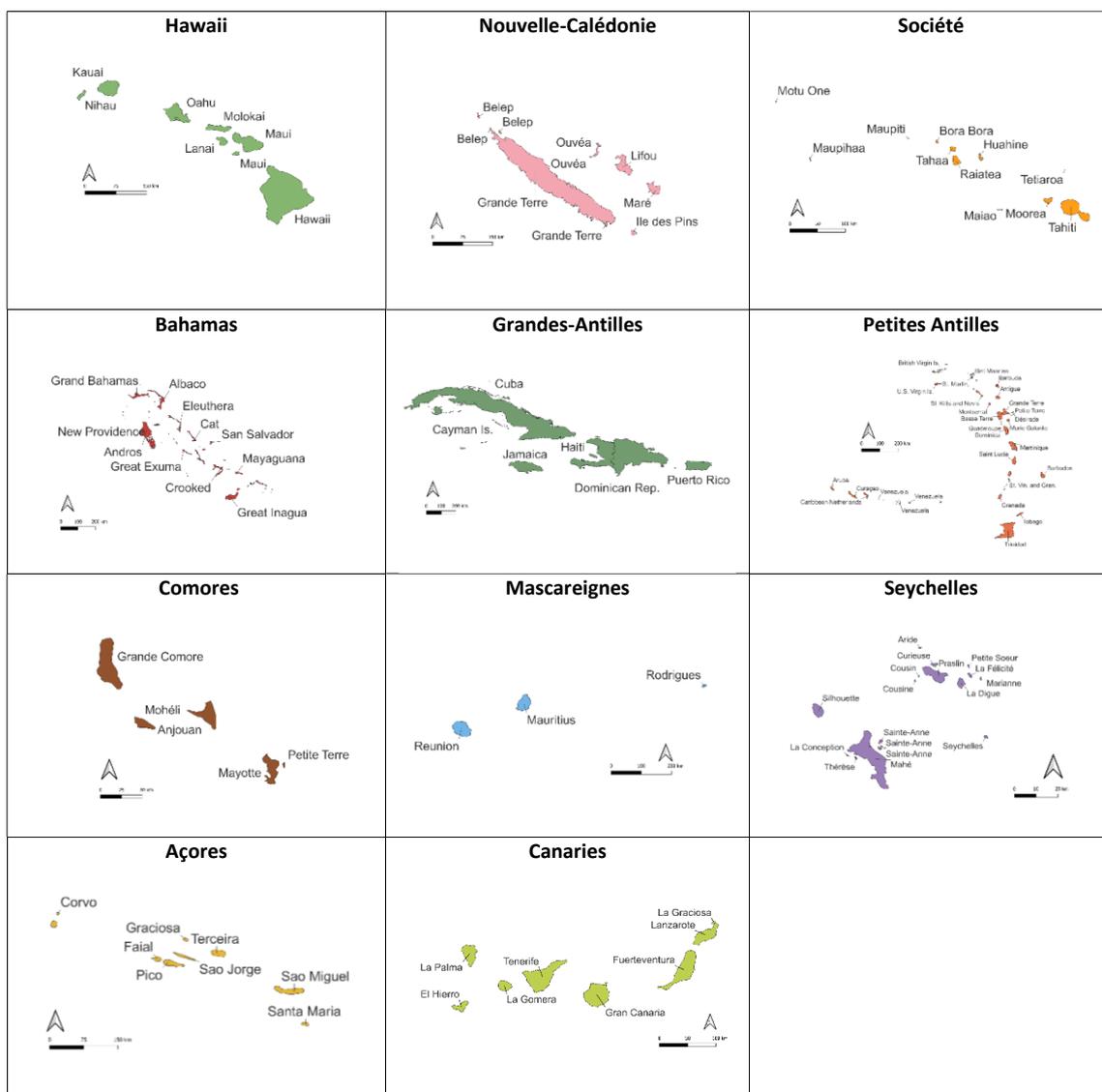


Figure II-2. Configurations des îles des archipels tropicaux et subtropicaux utilisés dans l'étude.

des expéditions dans les archipels polynésiens, ainsi que des fiches d'espèces soigneusement rédigées et illustrées par le coccinelliste Christian Duverger.

Une visite aux collections du Muséum d'Histoire Naturelle de Saint-Denis, situé à La Réunion dans l'archipel des Mascareignes, a permis de récolter des informations sur les espèces de coccinelles présentes sur l'île ainsi que sur certains échecs d'introductions. L'accès aux rapports annuels de l'Institut de Recherches Agronomiques Tropicales et des Cultures Vivrières (IRAT) et de l'Institut de Recherches des Fruits et des Agrumes (IRFA), publiés entre 1964 et 1984, a enrichi notre base de données. Cette période précède la fusion de ces deux instituts, qui a conduit à la création du CIRAD. Des informations supplémentaires ont été extraites de cahiers de laboratoire et de notes postérieures à 1984, détaillant diverses tentatives d'introduction de coccinelles sur l'île de La Réunion.

Des entretiens ont été réalisés auprès des personnes ayant participé à des projets de lutte biologique impliquant les coccinelles (Jean-Claude Malausa, Antoine Franck et Ronald Manikom). Cette approche a permis de valider et de compléter les informations issues des cahiers de laboratoire et des notes grâce aux témoignages et aux expériences de ces professionnels.

En conclusion, les informations concernant les tentatives infructueuses d'acclimatation des espèces de coccinelles se révèlent particulièrement abondantes pour les archipels d'Hawaï'i et des Mascareignes. Ces données serviront à analyser les échecs liés à l'introduction de ces insectes dans de nouveaux environnements.

Variables environnementales

Pour chaque île des archipels sélectionnés où les données sont disponibles nous avons compilé la distance au continent le plus proche (en km) et la surface de l'île (en km²), grâce au logiciel QGIS (version 3.22.7-Białowieża) et la carte « ne_10m_admin_0_scale_rank_minor_islands » (<https://www.naturalearthdata.com/>). Nous avons ensuite compilé les données liées à l'altitude maximum de chaque îles (en m) grâce à une carte topographique mondiale (<https://fr-ch.topographic-map.com/>) (Annexe 1).

La longitude et la latitude du centre des archipels ainsi que la distance moyenne au continent (en km) ont été compilées grâce au logiciel QGIS (version 3.22.7-Białowieża). De plus, la surface moyenne des îles et l'altitude moyenne des îles (en m) ont été calculées grâce aux données des îles précédemment compilées (Tableau II-1).

Tableau II-1. Codes et caractéristiques géographiques et nombre d'espèces de coccinelles des archipels tropicaux et subtropicaux utilisées dans l'étude

Nom de l'archipel	Code archipel	Zone	Longitude	Latitude	Superficie moyenne [km ²]	Distance moyenne au continent [km]	Altitude moyenne [m]	Nombre d'îles	Nombre d'espèces			
									Natives	Introduites	Totale	Proportion indigénat
Hawaï'i	HAWAII	Océan Pacifique	-157	20	2105	3691	1858	8	0	66	66	0,00
Nouvelle-Calédonie	NEWCAL	Océan Pacifique	166	-21	1884	1403	397	14	21	23	44	0,47
Société	SOCIET	Océan Pacifique	-151	-16	124	5741	1177	12	15	13	28	0,54
Bahamas	BAHAMA	Caraiïbes	-75	23	152	410	32	99	21	3	24	0,88
Grandes-Antilles	GRAANT	Caraiïbes	-75	19	2848	406	1894	81	57	13	70	0,81
Petites-Antilles	PETANT	Caraiïbes	-63	13	148	429	843	56	57	21	78	0,73
Comores	COMORE	Océan indien	44	-12	414	400	1364	5	31	2	33	0,94
Mascareignes	MASCAR	Océan indien	59	-20	1527	1989	1431	3	14	14	28	0,50
Seychelles	SEYCHE	Océan indien	55	-5	14	1307	416	20	10	5	15	0,67
Açores	AZORES	Macaronésie	-28	38	290	1611	1021	9	7	29	36	0,19
Canaries	CANARI	Macaronésie	-15	28	930	250	1795	8	53	13	66	0,80

Données de présences/absences

Concernant les espèces de coccinelles, les données de présence ont été encodées par île de l'archipel, avec des valeurs de 1 pour la présence et de 0 pour l'absence. L'exotisme ou l'indigénat de l'espèce de coccinelle, ainsi que son succès (1) ou échec (0) d'établissement (1) ont également été reportés lorsque les données étaient disponibles.

Les espèces de coccinelles ont été considérées comme absentes lorsqu'elles n'étaient pas mentionnées dans les inventaires explorés. Lorsque le statut d'une espèce dans les îles d'un archipel était inconnu ou douteux, la préférence a été donnée à l'indigénat. Le statut des espèces a permis de calculer un pourcentage d'indigénat par archipel (Tableau II-1).

Un effort d'harmonisation des synonymies a également été effectué pour réduire au maximum les doublons. Pour cela, nous avons vérifié la synonymie dans la littérature si elle était disponible, sur le référentiel TaxRef ([TAXREF, 2024](#)) et sur les sites de référence comme GBIF ([GBIF.org, 2022](#)).

Variables de traits d'espèces

Des données sur les traits de vie de ces mêmes espèces, telles que leur régime alimentaire, leur taille (minimum, maximum ou moyenne selon les données disponibles) et leur taxonomie, ont été compilées.

Pour rassembler des informations sur les caractéristiques des espèces dans ces îles, nous avons principalement utilisé « Google Scholar » pour consulter des listes d'espèces mentionnées dans des articles de recherche. Nos recherches étaient basées sur des mots-clés associant le nom de l'espèce à des termes comme sa taille (en utilisant "taille", "size" ou "length") ou son régime alimentaire ("régime alimentaire", "prey" ou "food"). Nous avons varié notre méthode de recherche en mettant ou non le nom de l'espèce entre guillemets, ce qui a permis de préciser si les deux termes devaient être présents ensembles dans les résultats. En complément, si nécessaire, nous avons consulté des sites gérés ou approuvés par des taxonomistes ou entomologistes (comme [iNaturalist](#) ou [GBIF](#)), suivis par les sites universitaires (comme ceux du [CSIRO](#)), puis les sites de naturalistes et, en dernier lieu, les forums. Pour ces derniers, nous avons vérifié les informations recueillies auprès de sources plus générales. Lorsque nous ne trouvions pas d'informations spécifiques, nous avons étendu nos recherches au genre de l'espèce, en nous basant notamment sur une étude de [Giorgi et al. \(2009\)](#) qui relie les régimes alimentaires au genre des coccinelles. L'extrapolation des informations sur la taille des coccinelles a aussi été appliquée au niveau du genre quand cela était approprié. Par exemple, les coccinelles du

genre *Scymus* sont reconnues pour être très petites, avec une taille inférieure à 3mm (Gordon, 1976; Xiong-fei and Gordon, 1986).

Afin d'harmoniser les données concernant les tailles des espèces de coccinelles, des catégories de classes de tailles ont été définies. Pour cela, les tailles moyennes ont été utilisées. Pour les espèces dont seules les valeurs minimum et maximum étaient connues, la moyenne de ces extrêmes a été calculée. Cela a permis de créer quatre classes de tailles : « très petites » pour les tailles en dessous de 3,5 mm, « petites » entre 3,5 et 5 mm, « moyennes » entre 5 et 7,5 mm, et « grandes » pour les tailles au-dessus de 7,5 mm.

Dans le but d'estimer la tolérance écologique des espèces de coccinelle nous avons procédé à une analyse spatiale visant à évaluer la répartition de ces espèces au sein des écorégions mondiales. Cette démarche s'est appuyée sur l'utilisation de la base de données publiques GBIF et de R® (R Core Team, 2023, v 4.3.2) avec l'interface Rstudio® (version 2023.12.1).

A l'aide du package 'rgbif' (version 3.7.9) (Chamberlain et al., 2024) sous R, nous avons téléchargé les données d'occurrence pour chaque espèce précédemment inventoriée, en nous assurant que ces données étaient accompagnées de coordonnées géographiques valides. Dans le but d'alléger le traitement des données parfois très abondantes, nous avons limité notre recherche à un maximum de 5000 occurrences aléatoires par espèce, en sélectionnant uniquement les données disposant de coordonnées GPS. Parallèlement, nous avons chargé une couche géospatiale des écorégions mondiales (Ecoregions, 2017) à partir de laquelle nous avons appliqué un buffer pour corriger d'éventuelles imperfections géométriques, assurant ainsi la fiabilité des géométries pour les analyses spatiales. Afin de procéder à l'analyse, chaque occurrence d'espèce a été convertie en un objet spatial grâce au package 'sf' (version 1.0.15) (Pebesma et al., 2023). Nous avons ensuite effectué une intersection spatiale entre les occurrences et les écorégions pour déterminer dans quelles écorégions chaque espèce était présente. Cette opération a permis d'identifier le nombre d'écorégions par espèce.

Nous avons enfin accordé une attention particulière aux espèces rares ou endémiques, souvent sous-représentées dans les bases de données globales telles que GBIF. Pour pallier l'absence de signalements complets de ces espèces, nous avons procédé à une vérification manuelle des occurrences. Cette démarche nous a permis d'intégrer ces espèces à notre analyse, en considérant les espèces strictement endémiques comme étant présentes dans une seule et unique écorégion. Pour les espèces dont les occurrences étaient dépourvues de coordonnées GPS, nous avons examiné les

informations associées au « Country or area » fourni par GBIF. Cette analyse a permis de déduire manuellement le nombre d'écorégions dans lesquelles chaque espèce était susceptible d'être présente.

Analyses des données

Les espèces de coccinelles dont l'identification est incomplète (mentionnées « sp » ou probables) et celles dont la biologie a été très peu étudiée, dont les données de traits (taille ou régime alimentaire) ne sont pas disponibles dans la littérature ont servi pour les calculs du pourcentage d'indigénat par archipel, mais ont été retirées pour effectuer les analyses statistiques. Au total, nous avons réuni des données complètes pour 228 espèces de coccinelles présentes sur 86 îles qui nous serviront pour les analyses (Annexe 2). L'ensemble des analyses statistiques ont été effectuées sur R® (version 4.3.2) avec l'interface Rstudio® (version 2023.12.1).

Effet de la géographie des îles sur la richesse spécifique

Afin de déterminer l'effet des variables géographiques des îles — distance au continent, superficie, et altitude maximale — sur la richesse en espèces de coccinelles indigènes, introduites et totales, nous avons réalisé des régressions linéaires avec les fonctions **stat_smooth** et **stat_poly_eq** du package 'ggplot2' (version 3.5.0) (Wickham et al., 2016). Ces analyses nous ont permis de déterminer la significativité des modèles ainsi que le pourcentage de variance expliquée, indiqué par le coefficient de détermination R².

Effets de la géographie sur la distribution des traits

Tailles – Pour tester l'effet de la distance au continent sur les caractéristiques géographiques sur la taille des espèces indigènes et introduites, nous avons effectué deux modèles linéaires généralisés (GLM) avec la fonction **glm** du package 'stats' (version 4.3.2). Les GLM sont des extensions des modèles de régression linéaire traditionnels qui permettent d'adapter l'analyse à divers types de données. Ces modèles peuvent gérer des réponses qui suivent différentes distributions, telles que binomiale ou Poisson, en employant des fonctions de lien appropriées pour relier les variables prédictives aux réponses. Ces modèles ont été formulés comme suit :

glm(taille du corps ~ scale(Superficie) + scale(Distance au continent) + scale(altitude), data = data_statut)

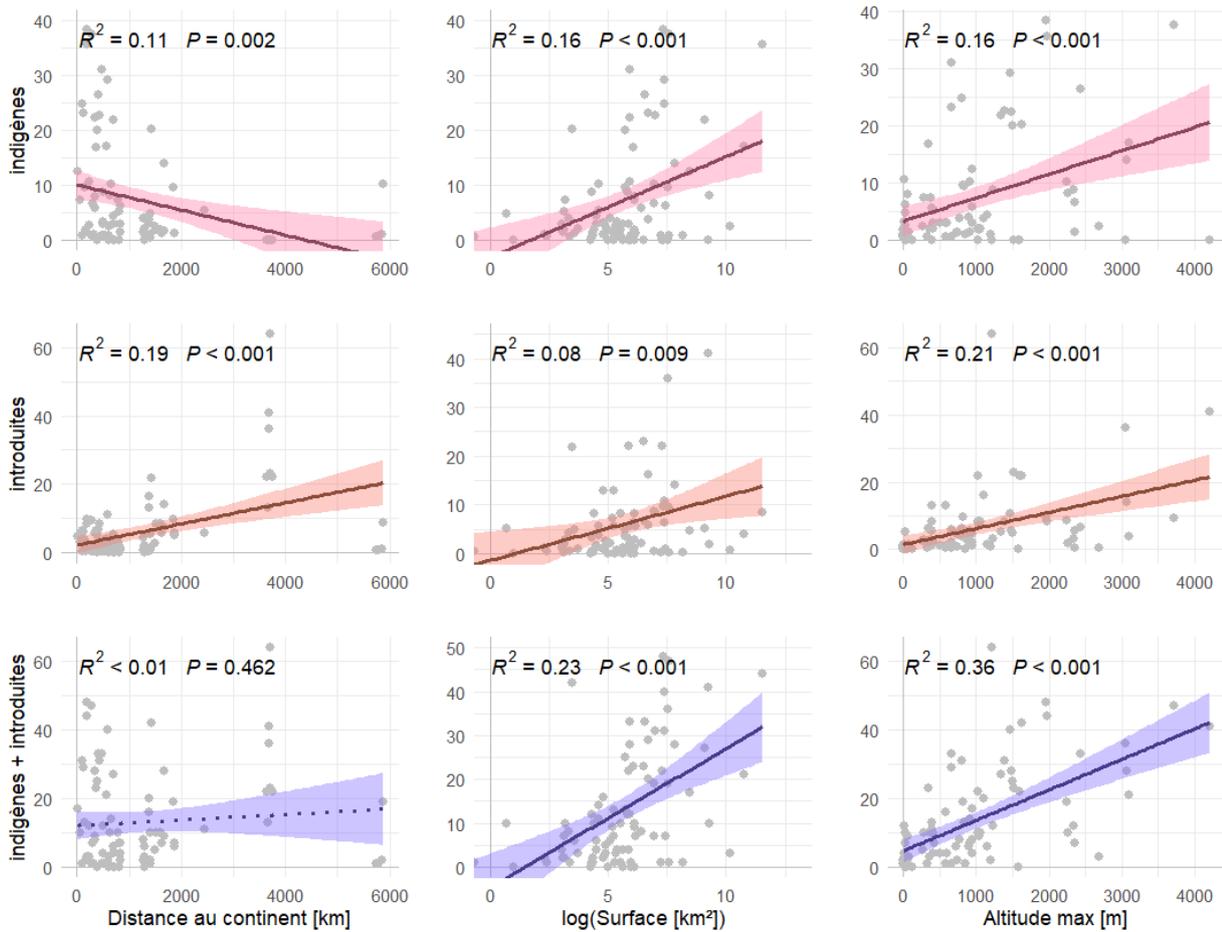


Figure II-3. Richesse en espèces de coccinelles indigènes (en haut), introduites (au milieu) et totales (en bas) sur les îles en fonction de l'isolement des îles (gauche), le logarithme de la surface de l'île (au centre) et l'altitude (à droite). Chaque point représente la richesse spécifique d'une île. Les droites sont des régressions linéaires et la zone colorée représente l'écart type avec un $\alpha = 0,05$.

Régimes alimentaires - Pour étudier les effets des variables liées aux îles sur la distribution des régimes alimentaires des espèces de coccinelles, nous avons choisi de tester les régimes alimentaires séparément en utilisant des GLM. Nous avons rencontré des problèmes de convergence avec les modèles portant sur les régimes rares. Par conséquent, nous nous sommes concentrés sur les analyses des régimes plus fréquents tels que les aphidiphages, les coccidiphages, les psylliphages, les acariphages, et les aleurodiphages. Les modèles ont été formulés comme suit :

$$\text{glm}(\text{Richesse Régime_alimentaire } n \sim \text{scale(Superficie)} + \text{scale(Distance au continent)} + \text{scale(altitude)}, \text{ data} = \text{data_statut})$$

Effet des traits des espèces sur les succès et échecs d'invasion

Dans le but de déterminer quels traits spécifiques contribuent le plus à expliquer le succès ou l'échec d'établissement des espèces de coccinelles introduites dans des îles tropicales, nous avons procédé à deux analyses distinctes en utilisant des modèles linéaires généralisés (GLM). Le premier modèle a été appliqué aux données concernant le succès et l'échec d'établissement des espèces de coccinelles dans l'archipel d'Hawaï'i, tandis que le second modèle a analysé des données similaires pour l'île de La Réunion. Ces modèles nous permettent de quantifier l'impact de différents traits biologiques et écologiques sur les probabilités d'établissement. Les modèles ont été formulés comme suit :

$$\text{glm}(\text{Succès/Echec d'établissement} \sim \text{Taille} + \text{Régime alimentaire} + \text{Nombre d'Ecorégions}, \text{ data} = \text{dataRéunion/Hawaï'i}).$$

Résultats

Effet de la géographie des îles sur la richesse spécifique

Dans un premier temps, il existe une corrélation inversement proportionnelle significative ($P = 0,002$) entre la richesse des espèces de coccinelles indigènes et la distance au continent. Par ailleurs, nous observons une corrélation significativement positive et linéaire ($P < 0,001$) entre la richesse spécifique des coccinelles introduites et la distance au continent. Cependant, la distance au continent ne semble pas affecter la richesse totale en coccinelles.

Dans un deuxième temps, nous constatons une corrélation logarithmique significative de la superficie des îles sur la richesse en espèces de coccinelles tant indigènes ($P < 0,001$), introduites ($P = 0,009$), que totale ($p < 0,001$).

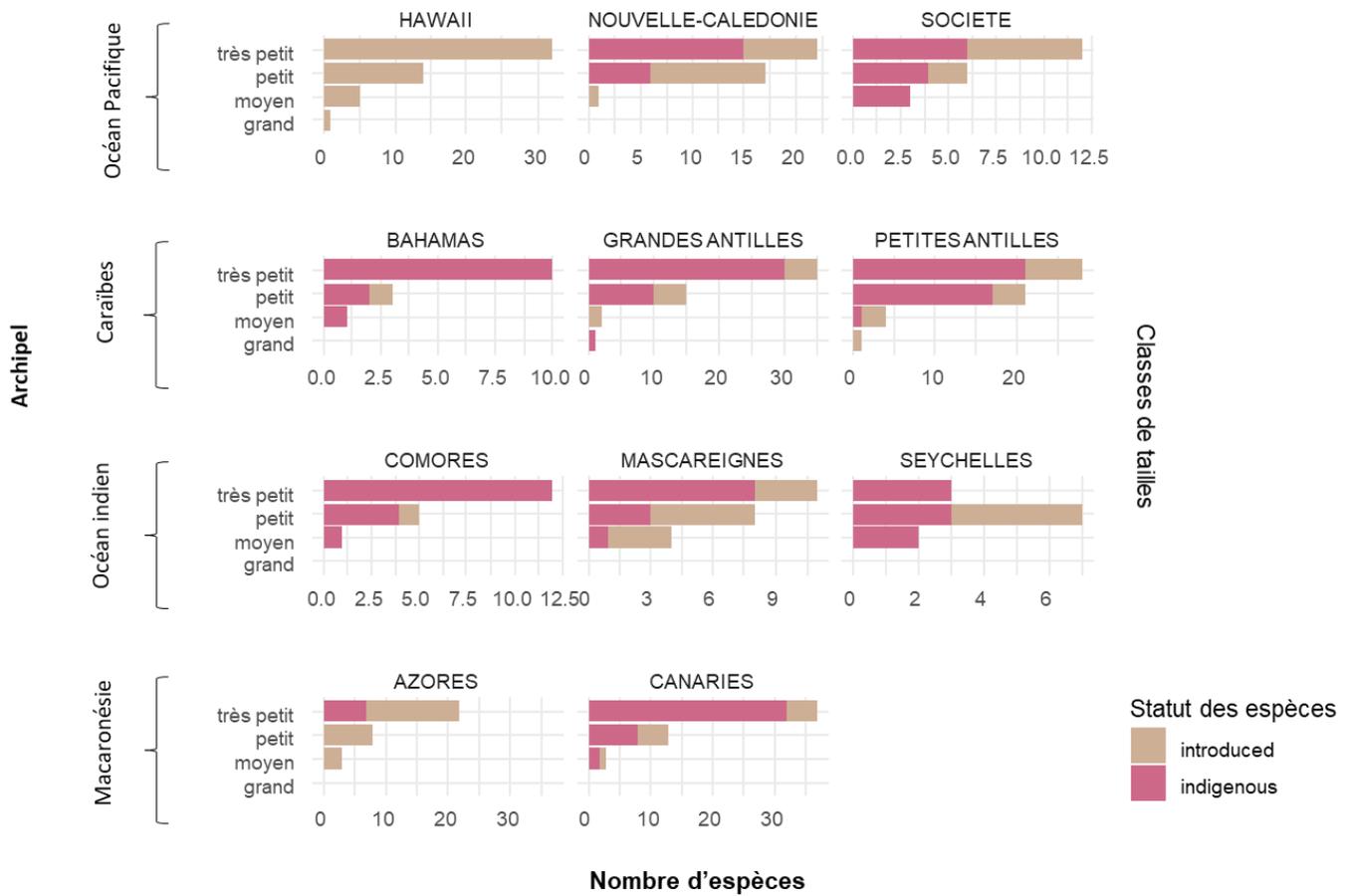


Figure II-4. Distribution des tailles du corps des coccinelles par statut (indigènes en marron et introduites en rose) dans les archipels.

Enfin, nous relevons une corrélation linéaire positive et significative entre l'altitude maximale des îles et la richesse en espèces de coccinelles, tant indigènes ($P < 0,001$), exotiques ($P < 0,001$), que totales ($P < 0,001$) (Figure II-3)

Effet de la géographie des îles sur la distribution des traits

Taille – Aucune des variables géographiques des îles n'a d'effet sur la taille des espèces indigènes ou celle des introduites ($P > 0.05$).

Régime alimentaire – La superficie de l'île n'a aucun effet significatif sur la richesse spécifique des coccinelles. En revanche, la distance au continent influence significativement la richesse spécifique par régime alimentaire. Cet effet est négatif pour les espèces indigènes aphidiphages, coccidiphages et aleurodiphages et positif pour toutes les espèces introduites. L'altitude de l'île a un effet significativement positif sur la richesse spécifique des coccinelles, indépendamment de leur régime alimentaire (Tableau 2).

Distribution des traits des espèces de coccinelles

Tailles (Figure II-4) - Dans les archipels tropicaux, 63,24% des espèces de coccinelles indigènes ou acclimatées sont de très petite taille (< 3.5 mm), 28,85% sont de petite taille (entre 3,5 et 5 mm) et 6,72% de moyenne taille (entre 5 et 7,5 mm) sont aussi moins fréquentes. Des espèces de grande taille (> 7.5 mm), sont présentes uniquement dans les Petites et Grandes Antilles et ne représentent que 1% des espèces présentes sur les îles, incluant une espèce indigène inféodée aux Grandes Antilles.

Les Seychelles constituent une exception notable à cette tendance, avec une diversité plus importante de coccinelles de petite taille. Bien que le nombre d'espèces indigènes de très petite et de petite taille soit le même (trois dans chaque catégorie), aux Seychelles c'est la quantité d'espèces acclimatées qui établit une différence significative dans la répartition des tailles.

Régimes alimentaires (Figure II-5) - Les archipels d'une même région affichent des proportions similaires d'espèces partageant le même régime alimentaire, à l'exception des archipels de la Macaronésie. Pour les Canaries, 44,44% des espèces indigènes et 45,46% des espèces introduites sont des espèces d'espèces aphidiphages et 42,59% des espèces indigènes et 36,36 % des espèces introduites sont coccidiphages, tandis que les Açores présentent une distribution plus variée parmi les différents régimes alimentaires, mais avec une 55,56% des espèces indigènes et 44,83% des espèces introduites aphidiphages.

Tableau II-2. Résultats des modèles statistiques sur les relations entre la géographie des îles et le nombre d'espèces par régimes alimentaires. Les tableaux suivants présentent les résultats des Modèles Linéaires Généralisés (GLM) par régimes alimentaires avec la valeur de la pente (Estimate) et les valeurs de significativité des variables (P-values). Les tests non significatifs sont notés n.s.

<i>Aphidiphages</i>					
	Indigènes			Introduites	
	Estimate	P-value		Estimate	P-value
Surface		n.s.			n.s.
Distance au continent	-0,95	0,010	*	0,55	0,071
Altitude	2,24	< 0.001	***	0,86	0,008
<i>Coccidiphages</i>					
	Indigènes			Introduites	
	Estimate	P-value		Estimate	P-value
Surface		n.s.			n.s.
Distance au continent	-1,17	0,015	*	2,28	< 0.001
Altitude	2,38	< 0.001	***	1,54	0,005
<i>Psylliphages</i>					
	Indigènes			Introduites	
	Estimate	P-value		Estimate	P-value
Surface		n.s.			n.s.
Distance au continent		n.s.		0,44	0,005
Altitude	0,38	0,005	**	0,43	0,009
<i>Acariphages</i>					
	Indigènes			Introduites	
	Chisq	P-value		Chisq	P-value
Surface		n.s.			n.s.
Distance au continent		n.s.		0,53	< 0.001
Altitude	0,44	< 0.001	***	0,28	0,061
<i>Aleurodiphages</i>					
	Indigènes			Introduites	
	Estimate	P-value		Estimate	P-value
Surface	0,90	< 0.001	***		n.s.
Distance au continent	-0,32	0,028	*	0,24	0,083
Altitude	0,29	0,059	.	0,30	0,042

La plus grande proportion d'espèces de coccinelles pour l'ensemble des archipels est donc aphidiphage ou coccidiphage. Ces archipels présentent également tous, en troisième ou quatrième position, une grande proportion d'espèces aleurodiphages indigènes (10,51% des espèces indigènes totales).

Une proportion plus élevée, entre 10,00 et 20,83% en espèces mycophages est observée au sein des archipels de l'Océan Indien et des Caraïbes par rapport aux autres régions prises en compte dans cette étude dont la proportion de mycophages se situe entre 0,00 et 15,38%.

Les coccinelles psylliphages indigènes sont représentées dans tous les archipels sauf les Bahamas. Ces espèces sont particulièrement représentées dans les archipels de l'Océan Indien. L'archipel des Mascareignes présente d'ailleurs 20,00% d'espèces psylliphages indigènes ce qui représente la proportion la plus élevée de tous les archipels étudiés.

Après les coccidiphages et les aphidiphages, les espèces psylliphages sont celles qui ont été introduites le plus fréquemment (8,78% des espèces totales), en particulier dans les Caraïbes avec une particularité aux Bahamas dont 100,00% des espèces introduites sont psylliphages. De même, les espèces aleurodiphages (7,80% des espèces totales) et/ou acariphages (6,83%) ont été introduites dans l'ensemble des zones étudiées à l'exception des Seychelles, des Comores et des Bahamas.

Sous-familles (Figure II-6) - De manière générale, les sous-familles Scymninae et Coccinellinae sont prédominantes dans les archipels tropicaux, représentant respectivement 39,41% et 32,44% des espèces totales. Les sous-familles telles que les Epilachninae, Microweiseinae et les Ortalliinae présentent une aire de répartition restreinte, étant exclusivement répertoriées chacune dans trois archipels et représentent moins de 3,00% des espèces totales.

Les Scymninae représentent la plus grande proportion d'espèces indigènes (44,60%). Les archipels situés dans une même région géographique, à l'exemple de ceux de l'Océan Indien et des Petites Antilles, abritent des espèces indigènes présentant des similarités taxonomiques. Les régions des Mascareignes, des Comores et des Seychelles sont caractérisées par une grande proportion de Coccinellinae (entre 33,33 et 62,50%), suivie par les Scymninae (entre 23,53 et 41,67%) et, en dernier lieu, les Sticholotidinae (12,50 et 16,67%). En contraste, les Bahamas, ainsi que les Petites et Grandes Antilles, montrent une prévalence des Scymninae (respectivement 63,23 et 48,78%), surpassant les Coccinellinae (23,08 et respectivement 19,51%) et les Sticholotidinae (respectivement 7,69 et 19,51%) en termes de proportion. L'importance des Scymninae indigènes est marquée aux Açores et aux Canaries

avec chacune 57,14% des espèces appartenant à cette sous-famille. Une autre particularité des Açores est sa grande proportion en Coccidulinae indigènes (28,57%).

Les Coccinelidae représentent la plus grande proportion d'espèces introduites (41,88%). Aux Bahamas et aux Comores 100,00% des espèces introduites appartiennent à cette sous-famille. Des particularités sont relevées aux Seychelles où 75,00% des espèces introduites sont des Chilocorinae, dans l'archipel de la Société où 50,00% des espèces introduites sont des Coccidulinae et à Hawaï'i et aux Açores où 50,00 et 42,31% des espèces introduites sont des Scymninae.

5.5.1. Effet des traits des espèces sur les succès et échec d'invasion

Pour l'archipel d'Hawaï'i, nous observons un effet négatif et significatif de la taille corporelle de l'espèce ($E = -58$, $P = 0.002$) sur le succès d'établissement d'une espèce de coccinelle. Un effet significatif et positif est également noté concernant le nombre d'écorégions dans lesquelles l'espèce est présente ($E = 0.30$, $P < 0.001$) sur le succès d'établissement. Enfin, un effet positif associé au régime psylliphage est constaté ($E = 2.75$, $P = 0.01$). Pour l'île de La Réunion, aucun des traits étudiés n'explique la proportion de succès d'établissement.

Discussion

Cette étude s'est intéressée aux effets de la géographie des îles et des traits des espèces de coccinelles sur leur distribution et leur succès d'invasion en milieu insulaire tropical.

Les résultats montrent un effet significatif des facteurs géographiques — notamment la distance au continent, la superficie des îles, et l'altitude — sur la richesse spécifique des coccinelles indigènes et introduites. La corrélation négative de la distance au continent avec les espèces indigènes suggère que l'isolement biogéographique peut limiter la dispersion naturelle et la diversification des espèces natives. Ces résultats pour les coccinelles vérifient « *The theory of island biodiversity* » (MacArthur & Wilson, 1967), qui postulent que l'isolement favorise l'unicité de la faune insulaire. Plus récemment, des études telles que celle de Fattorini (2011), qui s'est intéressée à la géographie des îles à l'échelle des îles Éoliennes (Italie), ont démontré que cet effet n'influence pas tous les taxons de la même façon, mais ont également souligné l'effet significatif en milieu tempéré sur d'autres coléoptères, comme les Carabidae. Nous avons également montré une relation positive entre la distance au continent et la richesse des espèces introduites. L'isolement géographique peut favoriser

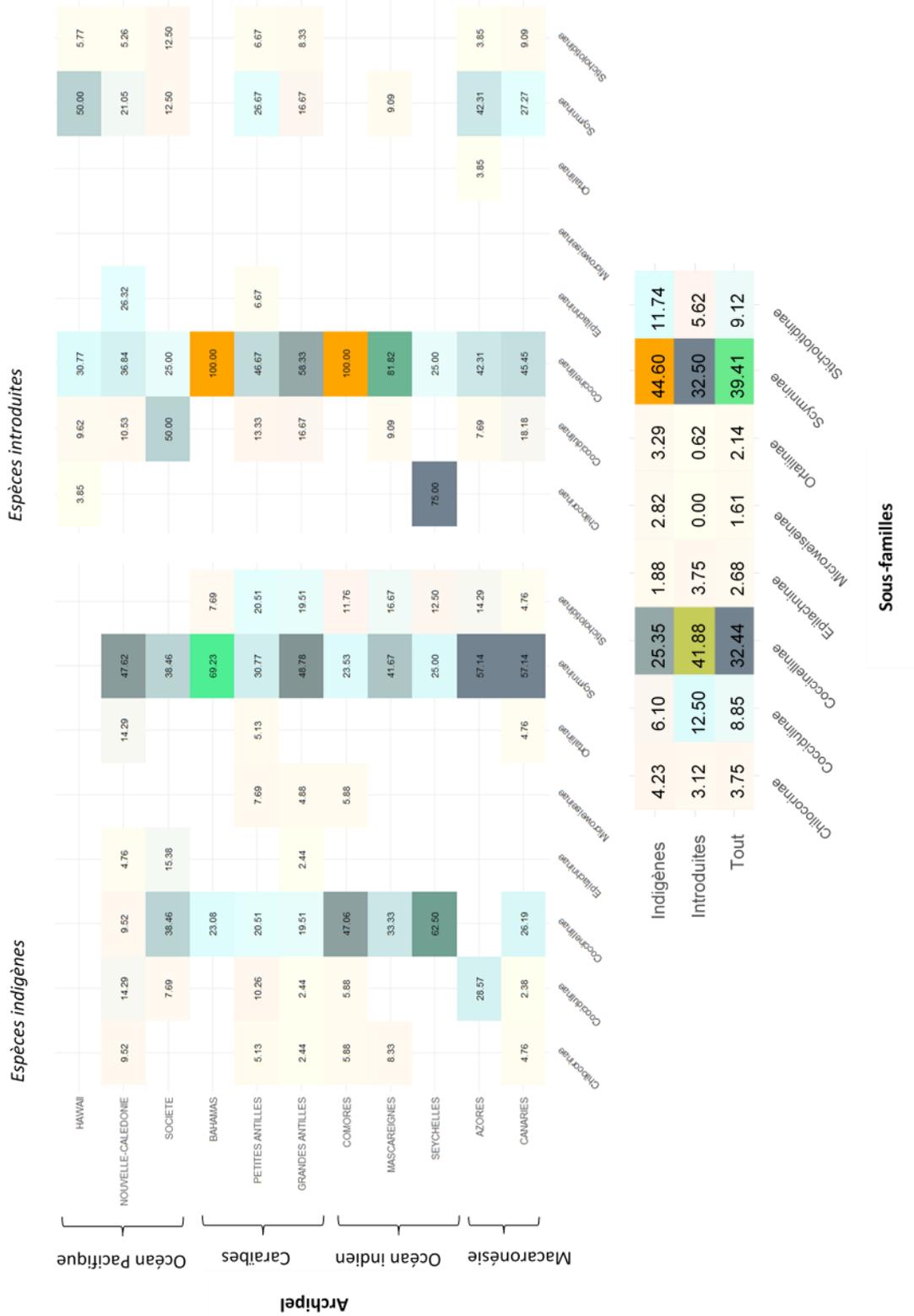


Figure II-6. Répartition des sous-familles dans les archipels (en proportion par statut (A) et répartition des régimes alimentaires des espèces indigènes, introduites et totales (B))

l'introduction et l'établissement de nouvelles espèces exotiques, possiblement en raison de la réduction de la concurrence avec les espèces indigènes et de la présence de niches écologiques libres. L'étude de Moser et al. (2018) qui s'est intéressée aux plantes vasculaires, aux fourmis, aux mammifères, aux reptiles et aux oiseaux sur 257 îles, a mis en évidence l'effet négatif de l'isolement des îles sur la richesse des espèces indigènes, favorisant significativement l'établissement d'espèces exotiques, à l'exception des oiseaux.

La corrélation logarithmique significative observée entre la superficie des îles et la richesse en espèces indigènes, introduites et totales de coccinelles confirme pour ce groupe le schéma classique en écologie insulaire : les grandes îles peuvent présenter des habitats plus divers et plus de ressources, soutenant ainsi une biodiversité plus riche (Kohn and Walsh, 1994). Cela est cohérent avec *The theory of island biodiversity* » de MacArthur et Wilson, qui postule que la taille de l'île est un facteur clé dans la détermination de l'équilibre entre l'extinction et la colonisation des espèces.

Cette étude révèle une corrélation positive entre l'altitude maximale des îles et la richesse en espèces de coccinelles, qu'elles soient indigènes, introduites ou totales. L'effet de l'altitude sur la biodiversité des coccinelles est significatif. Cela s'explique par les gradients écologiques marqués souvent présents sur de courtes distances dans les îles hautes, créant une mosaïque de micro-habitats (Steinbauer et al., 2016). L'altitude influence la diversité des espèces en modifiant les paramètres climatiques, telles que les températures et les précipitations, ce qui entraîne une variabilité accrue dans les habitats et, par conséquent, des niches écologiques disponibles pour les espèces (Dewar and Richard, 2007; Slaton, 2015).

Dans le but de déterminer si certains traits d'espèces étaient plus ou moins favorables pour franchir les barrières biogéographiques des îles, on s'est intéressé à la taille des espèces de coccinelles reconnues pour être un bon indicateur de leur capacité de dispersion (Hemptinne et al., 2012), leur couverture géographique et à leur régime alimentaire dont l'effet sur l'invasibilité de l'espèce a déjà été démontré en milieu continental (Dixon, 2000; Soares et al., 2018). Nous avons observé que les coccinelles indigènes ou introduites sont principalement de très petite ou de petite taille (< 5 mm) et que les coccinelles introduites sont significativement plus grosses ($3,61 \pm 1,5$ mm) que les espèces indigènes ($2,74 \pm 1,3$ mm) ($P < 0,001$). Ce constat est conforme à la théorie des espèces dans les îles, qui postule que les espèces de petite taille sont souvent plus aptes à coloniser de nouveaux habitats en raison de leurs besoins en ressources généralement inférieurs et de leur plus grande capacité de

dispersion à longue distance (Review, Tschardt et al. 2002). Cependant, nous n'avons pas constaté d'effet de l'isolement géographique sur la taille des espèces de coccinelles indigènes.

Une prédominance marquée des sous-familles Scymninae et Coccinellinae a été mise en évidence. Cette dominance peut être attribuée à polyphagie ou encore à leur valence écologique, facilitant ainsi leur prolifération dans des niches variées des milieux insulaires. La divergence des coccinelles remonte à environ 125 millions d'années (Mckenna et al., 2015), et il semble qu'il n'y ait pas eu de développement évolutif notable sur les îles. Cela indique que les communautés de coccinelles insulaires se constituent essentiellement via des introductions stochastiques, qui ne conduisent que rarement à une spéciation. Ce constat est étayé par la structure des populations où les Scymninae, en particulier les Scymnini dominant parmi les espèces indigènes. Les Scymnini ont une petite taille (< 3 mm), une forme allongée et un corps pubescent (Xiong-fei and Gordon, 1986), des caractères qui leur confèrent une capacité de dispersion à longue distance (Glick, 1939; Pedgley et al., 1982). A *contrario* les Coccinellinae, fréquemment introduites pour des applications en lutte biologique (Michaud, 2012), sont généralement plus grandes, plus visibles et donc plus étudiées. Ces espèces pourraient exploiter leur morphologie avantageuse pour une dispersion intra-insulaire efficace, leur conférant ainsi une supériorité notable pour l'établissement et la persistance dans ces écosystèmes (Hemptinne et al., 2012; Kajita and Evans, 2010).

La prévalence d'espèces aphidiphages ou coccidiphages introduites reflète l'importance de ces régimes alimentaires pour la lutte biologique, ces espèces étant souvent introduites pour contrôler les populations de pucerons et de cochenilles bioagresseurs (Hodek and Honěk, 2009). Ces régimes sont néanmoins très représentés chez les espèces de coccinelles indigènes insulaires. Nous n'avons pas constaté d'effet de l'éloignement au continent sur la sélection de régimes alimentaires particuliers. L'ensemble des espèces de coccinelles décroît avec la distance au continent indépendamment de leur régime alimentaire. Ces deux résultats montrent que la diversité des régimes alimentaires observée dans les îles représente un échantillonnage représentatif de celle des continents. En effet, la prédominance des aphidiphages et des coccidiphages est également vraie au niveau mondial, les espèces coccidiphages représentant environ 38% des espèces de Coccinellidae et les aphidiphages environ 20% (Giorgi et al., 2009; Hodek and Honěk, 2009). Cela indique que les espèces natives de coccinelles n'ont pas été spécifiquement sélectionnées sur leur régime alimentaire sur des îles où les proies abondent, une situation qui devrait s'intensifier avec l'expansion mondiale remarquable des

hémiptères (Hardy, 2018; Roques et al., 2020) notamment dans les régions tropicales (Bebber et al., 2014).

Pour comprendre le succès d'invasion des espèces de coccinelles introduites volontairement pour la lutte biologique en milieu insulaire, cette étude s'est également focalisée sur les effets des traits des espèces de coccinelles sur le succès et l'échec d'invasion dans l'archipel d'Hawaï'i et sur l'île de La Réunion.

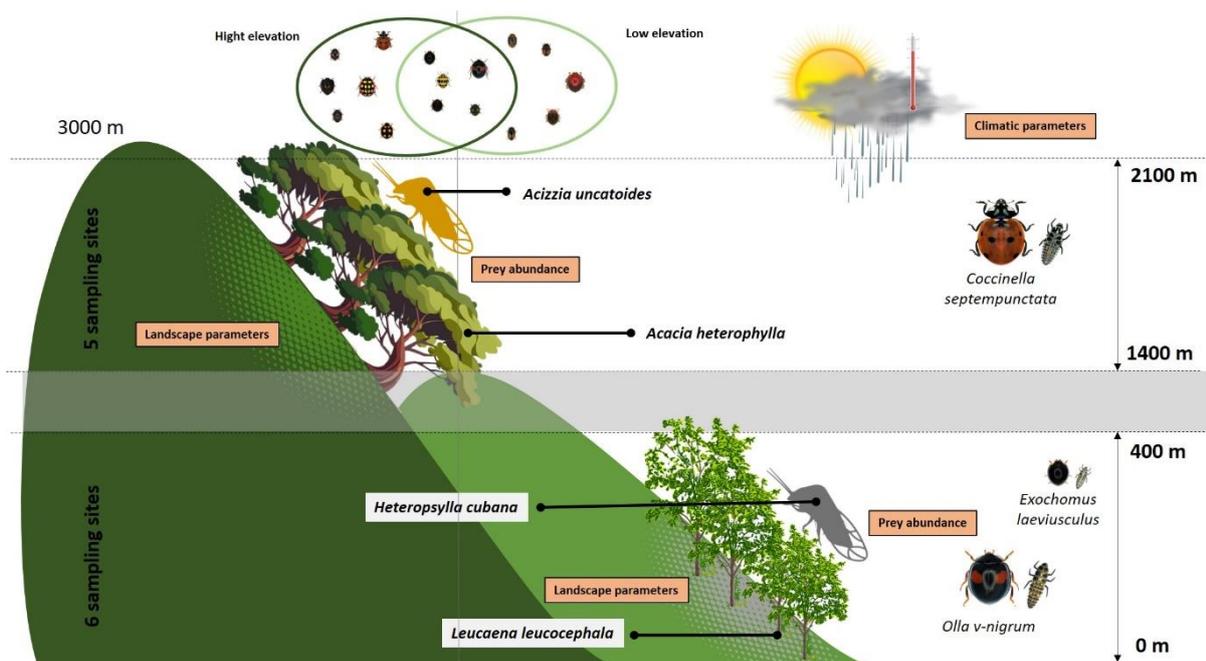
Les résultats obtenus dans l'archipel d'Hawaï'i illustrent l'influence complexe des traits morphologiques et écologiques des coccinelles sur leur succès d'établissement. La corrélation négative significative entre la taille corporelle et le succès d'établissement ($P = 0.002$) suggère une nouvelle fois que les espèces de plus petite taille pourraient avoir des avantages adaptatifs dans les environnements insulaires. Par ailleurs, le nombre d'écorégions où l'espèce est présente montre une corrélation positive significative avec le succès d'établissement à Hawaï'i ($P < 0.001$), indiquant que les espèces capables de s'adapter à divers habitats sont plus susceptibles de s'établir avec succès. Ce résultat renforce l'idée que la valence écologique est un facteur clé de succès pour les espèces invasives, comme le suggèrent plusieurs études antérieures (Duncan et al., 2003; Lester et al., 2007). L'effet positif du régime psylliphage sur le succès d'établissement ($P = 0.01$) à Hawaï'i pourrait être interprété comme une indication que les ressources alimentaires spécifiques sont déterminantes pour le succès des espèces invasives. Les coccinelles se nourrissant de psylles pourraient bénéficier de niches écologiques moins saturées, comparativement à celles qui se nourrissent d'aphides, plus nombreuses, et souvent déjà exploités par d'autres compétiteurs.

Toutefois ces tendances ne sont pas observées à La Réunion, où aucun des traits étudiés n'explique de manière significative le succès ou l'échec d'établissement. Cette divergence pourrait être attribuée à des différences écologiques ou historiques entre les deux archipels mais aussi par un déficit de données pour les autres îles des Mascareignes (Maurice et Rodrigues).

La principale difficulté de cette étude réside dans la disparité de qualité des données entre les différentes îles, une différence qui affecte particulièrement les données d'inventaires des espèces. Les informations sur les régimes alimentaires des coccinelles, souvent basées sur des observations visuelles de l'association entre prédateur et proie, peuvent limiter la précision de nos conclusions. En effet, les coccinelles consomment non seulement des proies essentielles et alternatives, mais

également des proies acceptées ou parfois même toxiques. Un progrès significatif serait réalisé en enrichissant cette étude avec de nouvelles données sur les échecs d'établissement, notamment dans la zone de l'océan Indien, comme à Maurice et Rodrigues. Cela permettrait d'affiner nos modèles relatifs aux succès et aux échecs d'établissement des coccinelles en milieu insulaire.

Chapitre 2



1. This study looks at psyllophagous ladybird communities in tropical areas. It explores how the landscape, weather, and prey availability affect the presence and abundance of ladybird species.
2. Sampling in Réunion targeted two psyllid host plants. 16 adult ladybird species were found, with three prevalent species at the juvenile stage, suggesting that they use psyllid as an essential food.
3. Ladybird community structure is influenced by psyllid species and temperature. The strict psyllophagous species' presence is explained by psyllid abundance, and generalist species' abundance is influenced by the landscape.

Chapitre II : The impact of landscape and prey on psyllophagous ladybird communities in a tropical environment

Baujeu¹, M., Moquet², L., Chiroleu², F., Becker-Scarpitta², A., Reynaud¹, B.

Summary

1. This study examines the community composition and structure of psyllophagous ladybirds in a tropical environment, focusing on their interactions with psyllids as a food resource. It investigates the effects of landscape composition, climatic conditions, and prey availability on the structure of all ladybird species associated with psyllids and the presence and abundance of species whose life cycles depend on psyllids.
2. Sampling was conducted in Reunion island on two psyllid-infested plant species, *Leucaena leucocephala* and *Acacia heterophylla*. Ladybirds and psyllids were regularly collected for two years using a thermal aspirator, and visual inspection was conducted at eleven sites visited monthly.
3. In this study, 16 ladybird species were identified, and only juveniles from *Coccinella septempunctata*, *Exochomus laeviusculus*, and *Olla v-nigrum* were frequently present, suggesting they can complete their biological cycle on psyllids.
4. The structure of psyllophagous ladybird communities in a tropical environment is driven by the psyllid host plant and the monthly average temperature. When studied separately, landscape variables, climate, or food resources did not significantly affect the communities. The distribution of *Coccinella septempunctata* is limited to high elevations, where it is recognized as an aphid-eating species, mainly in its juvenile form. Conversely, at low elevation, we encountered juvenile individuals of the generalist species *Exochomus laeviusculus* and the specialist species *Olla v-nigrum*. The presence and abundance of the generalist were positively influenced by the landscape, and the presence of the specialist was positively influenced by prey abundance only.

Keywords

Psyllidae, Coccinellidae, climatic effect, Reunion island, trophic interactions, predation

Acknowledgements

We are grateful to the FEADER of European Union, which funded this study. We also thank The Parc National de Reunion island, The Office National des Forêts and the Conservatoire du Littoral for authorising the sampling on their sites. We would like to thank Samuel Nibouche for proofreading the manuscript.

We wish to express our thanks to all students, David Idmont, Thomas Nacaouelle, Manon Dijoux, Coline Dubois, Pauline de Martin de Viviés, Théo Sechet, Evan Techer, Saïna El Had et Luna Kim-Foo, who helped with the fieldwork, sample sorting and data encoding.

Introduction

Understanding communities is fundamental to ecology. Ecological communities are dynamic entities; their composition and structure are influenced by various abiotic factors such as climate (Anderson et al., 2007; Boukoftane and Benrima, 2018; Corcos et al., 2018; Facey et al., 2014; Srivastava et al., 2020), land type and cover (Anderson et al., 2007; Egerer et al., 2017), resource availability (Tilman, 1990, 1982) and geographical characteristics (Stevens and Willig, 2002). It provides insights into the relationships between species, biodiversity, and ecosystem dynamics (Simberloff and Dayan, 1991; Vellend, 2010). Research on ladybird communities has played a central role in testing concepts of community ecology (Snyder, 2009). The Coccinellidae (Coleoptera) represent around 6000 described species, divided into 360 genera (Bouchard et al., 2017; Ślipiński and Tomaszewska, 2011). Most of the group is arthropod predators (Hodek and Honěk, 2009; Obrycki et al., 2009), but some species are phytophagous or mycophagous (Sutherland and Parrella, 2009). A special feature of predatory ladybirds is how they cluster into a community around the same food resource when it is abundant, (Alyokhin and Sewell, 2004; Bahlai et al., 2015, 2013; Grez et al., 2021; Kenis et al., 2017; Polis and Holt, 1992).

Most studies on ladybird communities have been conducted on aphidiphagous ladybird species in temperate continental agricultural ecosystems (Egerer et al., 2017; Gardiner et al., 2009; Grez et al., 2021; Honek et al., 2017, 2014; Yang et al., 2018).

In temperate continental environments, the community structure of ladybirds is influenced by various factors at different scales. For example, Gardiner et al. (2009) showed that landscape composition in an agroecosystem influenced the pattern of aphidiphagous ladybird communities: less

diverse environments are conducive to exotic species. [Skuhrovec et al. 2021](#) showed that urbanization can negatively influence the diversity of ladybird communities. Ladybird communities may be more diverse in undisturbed natural areas than in areas of intensive agricultural production ([Honek et al., 2014](#)). The availability of breeding habitats can also influence species distribution, such as host plants for the prey ladybird larvae feed on ([Pervez and Yadav, 2018](#)). Landscape fragmentation has a significant impact on insect communities ([Diekötter et al., 2008](#); [Rösch et al., 2013](#); [Tschardt et al., 2002](#)) by limiting the ability of ladybirds to move around and find suitable habitats ([With et al., 2002](#)).

Climatic parameters may also influence temperate aphidophagous ladybird communities. Temperature affects ladybird development, activity, and reproduction ([Aksit et al., 2007](#); [Ge et al., 2023](#); [Jalali et al., 2014](#); [Wang et al., 2013](#)). Rainfall indirectly influences ladybird communities through its negative effects on their prey populations such as hemipterans ([Ahmed et al., 2014](#); [Boukoftane and Benrima, 2018](#); [Sundararaj and Muthukrishnan, 2011](#)). Diapause termination is triggered by various factors, such as extended photoperiod, increased solar radiation intensity, temperature, and occasionally the onset of rainfall ([Hodek, 2012](#)). [Magagula and Samways \(2001\)](#) conducted a study in a tropical environment in Swaziland. They demonstrate that climatic parameters, such as temperature, solar radiation intensity, or humidity, do not appear to have a significant effect on the structuring of ladybird communities.

In temperate areas the primary factor explaining habitat-scale aphidophagous ladybird community composition is the prey availability ([Galecka, 1962](#); [Honěk, 2012](#); [Neuenschwander et al., 1975](#); [Radcliffe et al., 1976](#)). As generalists, adult ladybirds have a varied diet and, therefore, flexible feeding habits ([Evans, 2009](#)). Physiological parameters like growth, reproduction, and mortality are decisive criteria used to distinguish three primary prey types: (i) essential prey ([Hodek, 1962](#)), also called nursery prey ([Dixon, 2000](#)), which is crucial for oviposition and larval development ([Berkvens et al., 2010](#); [Evans et al., 1999](#); [Giorgi et al., 2009](#); [Mills, 1981](#)); (ii) accepted prey, which constitutes a secondary or less favourable prey species; and (iii) alternative prey, which only provides energy for survival during a famine. Generally, aphidophagous ladybird communities are made up of mobile generalist adults, feeding on essential, accepted or alternative prey ([Sarwar, 2016](#)); and sedentary specialist larvae, which can only complete their life cycles if certain types of essential prey are available ([Evans et al., 1999](#); [Hodek, 1962](#)). Prey abundance influences the presence and abundance of adults ladybirds ([Agarwala and Bardhanroy, 1999](#)), the oviposition choices of females and, therefore, the presence and abundance of ladybird larvae ([Evans, 2003](#)).

Finally, intrinsic characteristics of ladybird species can explain their assembly. For example, it has been demonstrated that size and mass are positively correlated with the rate of reproduction and the speed of dispersal (Hemptinne et al., 2012; Soares et al., 2018). The ability of a species to produce propagules, closely linked to its body size, directly influences its potential to increase its population density and to expand its geographical range (Burton et al., 2010; Davis, 2009). In ladybirds, body size proves to be a reliable indicator of invasive potential, given its positive correlation with potential reproduction rate and dispersal capacity (Hemptinne et al., 2012). It is also known that food specificity influence community's composition. Generalist species, which have a better capacity to adapt to various habitats, possess a comparative advantage over specialists. This is explained by their ability to strike a balance between competitiveness and tolerance to a wider range of ecological conditions (Marvier et al., 2004; McIntyre et al., 2005).

Few ladybird species use psyllids as their essential prey (Klausnitzer, 1993). Psyllids are an alternative and potentially essential dietary choice for some Coccinellini, (Hodek and Honěk 2009). The evolution of food preferences in ladybirds was studied by Giorgi et al. 2009, who found that out of 62 species representing 24 of the 38 ladybird tribes, psyllids are an essential prey for only three species. A few other studies describe psyllids as an essential prey for certain ladybird species (Mensah and Madden, 1993; Michaud, 2001; Michaud and Olsen, 2004; Pluke et al., 2005). Little research has been conducted on psylliphagous ladybirds; associations between psyllids and ladybirds have mainly been established by direct observation or by correlation of their abundances (Michaud, 2001; Pluke et al., 2005). Despite our limited knowledge of psyllophagous ladybirds, numerous studies have been conducted worldwide on introduction of ladybirds to control psyllid invasions (Knowlton 1933; Leeper and Beardsley 1976; Nakahara et al. 1987; Diraviam and Viraktamath 1990; Vandeschricke et al. 1992; Askari Seyahooei et al. 2012; Pugh et al. 2015; Khan et al. 2016; Pérez-González et al. 2022; Özgen et al. 2022). Psyllids are the most consistently host-plant-specific group among Sternorrhyncha. Less than 1% of all known psyllid species (less than 25 species) are considered to be significant pests in agriculture and forestry (Burckhardt, 1994; Munyaneza, 2010). Psyllids feed on phloem sap and occasionally on xylem and parenchyma tissue (Ameline et al., 2023; Cen et al., 2012), which can cause pathogen transmission. For example, the bacterial pathogen *Candidatus Liberibacter* is known to cause citrus huanglongbing (HLB), also known as citrus-greening disease (Capoor et al., 1967; Reynaud et al., 2022).

Our study focuses on the composition of ladybird communities that feed on psyllids in a tropical island in the southwest of the Indian Ocean, at Reunion island. Our research focuses on

analyzing communities to compile a comprehensive list of species that prey on psyllids. Our objective is to distinguish between species that consume psyllids as a part of their diet, either as an alternative or preferred food source, and those for which psyllids are a crucial nutritional resource. By investigating ladybird communities on Reunion Island, we aim to understand their organization in relation to the availability of psyllids. This involves a systematic examination of how factors such as climate, food resource availability, and landscape characteristics influence these communities.

We test the following hypothesis: (i) Psyllophagous ladybird communities are mainly composed of generalist adults, supplemented by a minority of specialist species that rely on psyllids as essential prey. (ii) Diverse landscapes will significantly benefit generalist species due to the high diversity of available prey, conversely, they will have a negative influence for psyllid-dependent species. Indeed, greater landscape diversity increases fragmentation at the landscape scale and reduces the abundance of psyllid host plants (i.e. *Acacia* and *Leucaena* genus). (iii) The body size of ladybird species can explain variations in abundance through the level of competition and the dispersal capacity of the species. We did not have a strong hypothesis on the direction and magnitude of the effect of climatic variables on ladybird community structure. Still, we included annual mean temperature and precipitation variables in statistical models to elucidate the local effect in our study system.

We predict that prey abundance significantly influences the presence and the abundance of psyllophagous ladybird species, and this relationship is modulated by the species' dietary preferences.

Material and methods

Site selection

All sampling was carried out in Reunion island, a French oceanic island located in the south-western part of the Indian Ocean (long: 55°30'; lat: 21°11') (Figure III-1). Reunion island is characterized by abundant rainfall, especially during the warm season. Rainfall distribution varies significantly across the island, with the south-eastern region receiving up to eight times more precipitation than the north-western region. Additionally, the island's coastal and low-elevation areas typically experience lower levels of rainfall compared to its central, mountainous regions ([Météo-France, 2020](#)). Temperatures vary along the elevational gradient and across the seasons at low elevations, on the coast, average temperatures vary between 20°C and 30°C during the wet season. In the dry season,

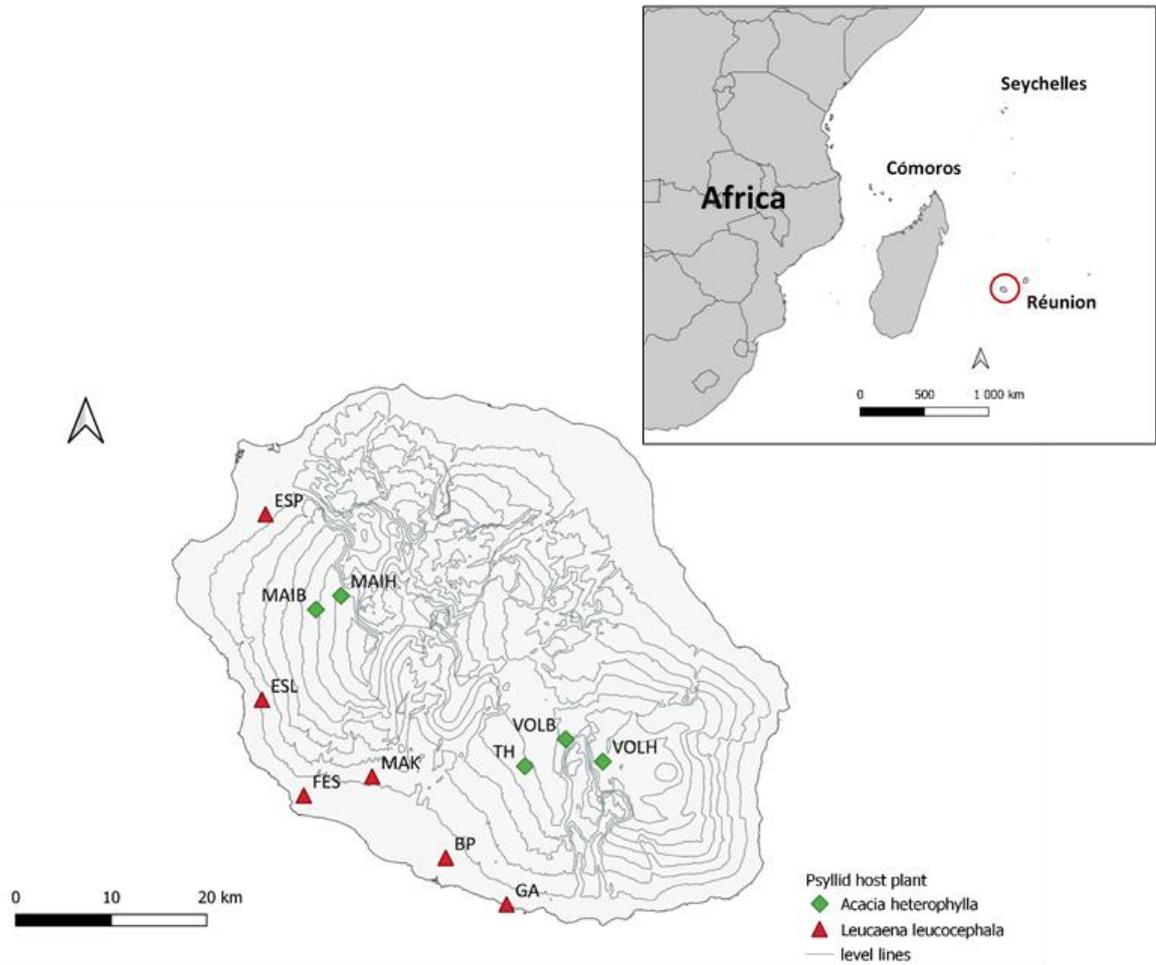


Figure III-1. Locations of sampling sites on Reunion, french island located at the south west of the Indian ocean.

temperatures can drop to 15°C at night. Temperatures are lower in mountainous regions and temperatures close to 0°C have been recorded at the highest peaks. Annual solar radiation intensity ranges from 1400–2500 h and can reach 2900 h at elevations below 400 m (Badosa et al., 2015).

Coccinellidae sampling design has been based on the psyllid host plants's presence, and we specifically targeted two heavily infested species: *Leucaena leucocephala* and *Acacia heterophylla*.

Leucaena leucocephala Wit, 1961 (Fabales: Fabaceae) has been infested since 1991 by *Heteropsylla cubana* (Vandeschricke et al., 1992b). The IUCN classifies this plant species as one of the world's 100 most invasive exotic plants. It can be found in Reunion island at elevations of between 0 and 400 meters. The plant was traditionally used in Reunion island as a windbreak and fodder plant for livestock. A biological control programme has been initiated in the 1990s to control *H. cubana* and two species of psyllid ladybird were introduced to Reunion island (Quilici et al., 1995): *Curinus coeruleus* Mulsant, 1850 and *Olla v-nigrum* (Mulsant, 1866), the latest has acclimatized locally, while the former has not been seen since 1996 (Poussereau et al., 2018).

Acacia heterophylla Wild., 1806 is a tree species that is endemic in Reunion island and is part of the island's heritage (Fabales: Fabaceae). Since 2006, it has been infested by an exotic Australian psyllid *Acizzia uncatoides* (Ouvrard et al., 2016). Tamarin Forests extend from an elevation of 1400 to 2000 m (Le Roux et al., 2014; Strasberg et al., 2005).

Eleven sites were sampled (Figure III-1): six at low elevations corresponding to the distribution area of *L. leucocephala* and five at high elevations corresponding to the distribution area of *A. heterophylla*. The sites were selected on the basis of accessibility and the abundance of psyllid host plants over a perimeter of approximately 50 m² to facilitate sampling. All the sampling sites are located on the less humid west coast, which reduces the likelihood of frequent psyllid leaching.

Psyllids and ladybird count

Each site was sampled between 5 and 10 times (Table III-1) between December 2021 and April 2022 during the hot rainy season. For each sampling (=each visit to a site on a given date), monthly average temperature, monthly cumulated precipitation and monthly average solar radiation intensity were calculated over the thirty days preceding the sampling using data from the Smart IS database (©CIRAD, 2022, <https://smartis.re/>).

TABLE III-1. Site characteristics and sampling effort

<i>Site name</i>	<i>Site identification</i>	<i>Altitude (meter)</i>	<i>Number of sampling</i>	<i>Number of trees sampled</i>
<i>Volcan Haut</i>	<i>VOLH</i>	2400	7	83
<i>Volcan Bas</i>	<i>VOLB</i>	1900	6	65
<i>Tamar'haut</i>	<i>TH</i>	1400	10	84
<i>Maïdo Haut</i>	<i>MAIH</i>	2000	5	70
<i>Maïdo Bas</i>	<i>MAIB</i>	1500	7	76
<i>Etang de Saint-Paul</i>	<i>ESP</i>	65	7	56
<i>Etang Saint-Leu</i>	<i>ESL</i>	380	6	57
<i>Foret de l'Etang Salé</i>	<i>FES</i>	65	10	87
<i>Les Makes</i>	<i>MAK</i>	400	6	50
<i>Bassin Plat</i>	<i>BP</i>	120	9	79
<i>Grande Anse</i>	<i>GA</i>	35	8	85
		<i>Totals</i>	<u>81</u>	<u>792</u>

A Garden Vacuum ([Garden Vacuum STIHL® D-71336 Waiblingen](#)), coupled with a fine mesh cloth, was used to collect the samples by vacuuming for one minute. Each sampling involved collecting one sample from each of ten unique trees, resulting in ten samples per sampling session. Using this method, we were able to quantify the psyllid population based on the presence of adult psyllids. Each sample was complemented with a hand collecting of the ladybird larvae and adults' ladybirds found on the same branches previously sampled with the GVAC. This made ladybird sampling more effective and provided an accurate estimate of ladybird abundance and species richness.

We counted the ladybird larvae and adults, as well as adult psyllids. Ladybird larvae and adults were identified in the laboratory, using the keys provided by [Chazeau et al. 1974](#), supplemented by [Quilici et al. 2003](#), [Poussereau et al. 2018](#) and [Magro et al. 2020](#).

The pupal stage is immobile; therefore, the presence of pupae is directly linked to the presence of larvae. For our analyses, we added up the number of larvae and nymphs per tree to give us the number of "juveniles".

We crosschecked our identifications for the juvenile ladybird stages. This involved randomly selecting 10% of the individuals for molecular identification by sequencing the traditional cytochrome oxidase 1 using LCO/HCO primers ([Huang et al., 2020](#)). The sequences obtained were processed with Geneious® software ([version 10.2.6](#)) (<https://www.geneious.com>) and compared with BLAST (Basic Local Alignment Search Tool), using the GenBank® reference database. The identifications were validated for all larvae with a pair-wise sequence identity greater than 97%.

Psyllid adults were counted one by one when their number did not exceed 1000 individuals per sample. When samples had more than 1000 individuals, we separated the psyllid adults and larvae using a filtration and sieving system (mesh size = 1 mm). The psyllid adults recovered in this way were freeze dried ([ALPHA® 1-2 LDplus](#)) for 24 hours and then weighed using a precision balance ([Cubis® MCE125P-2S00-A](#)). The number of psyllids was estimated by dividing the mass of psyllids by the average mass of one freeze-dried psyllid, previously determined from 1000 individuals ($m_{H.Cubana}=0.077 \pm 0.012$ mg; $m_{A.uncatooides}= 0.111 \pm 0.020$ mg).

We determined the average body length of adults of the species cycling on psyllid, by measuring 30 random individuals per species collected. This involved photographing the 30 individuals from each species on a four-colour sheet, using a smartphone ([Samsung Galaxy S23](#)), and measuring them using ImageJ software ([version 1.54](#)).

Measures of landscape composition

We studied the landscape using QGIS® mapping software (version 3.22.7-Białowieża).

A geographical reference point was positioned at the centre of each site. The coordinates were read using a handheld GPS (Garmin Forerunner® 745). The land use map created by CIRAD (Le Mezo et al., 2022) provided raw data (crop type, natural vegetation type, building type/inert surface). This allowed us to calculate the soil diversity index for a radius of 1 km (Grez et al., 2021) around the geographical reference points using Simpson's index, which considers habitat richness and landscape homogeneity. The equation for Simpson's index is as follows:

$$D = \frac{1}{\sum(p_i)^2}$$

p_i is the proportion of habitat in the i^{th} land use category, based on 29 landscape categories (Gardiner et al., 2009).

Using the same radii around the geographical reference points, we also counted the number of different plots to determine landscape fragmentation.

Statistical analysis

All data processing and statistical analysis were carried out using R (R Core Team, 2023, version 4.2.3).

For every statistical analysis conducted, with the exception for canonical multivariate analysis, we opted to analyze data from psyllid and ladybird sampling on *A. heterophylla* and *L. leucocephala* separately, mainly because of the significant difference between community composition and ecosystem structure. Additionally, individuals collected using both the GVAC method and manual collection from the same tree were combined for analysis.

Community structure - For the community analysis, given the different numbers of trees sampled per survey, we averaged numbers of ladybird larvae and adults per species and the psyllid abundance per survey -i.e. the numbers of individual collected using the thermal aspirator. To preserve the quality of the information, species abundance data were transformed into the Hellinger distance matrix following the approach presented by (Legendre and Gallagher, 2001). Environmental variables were standardized.

To test the relationships between ladybird community composition and the landscape (i.e., diversity of habitat, fragmentation and psyllid host plant cover), the climate (i.e., the monthly average temperature, rainfall and solar intensity radiation over the thirty days prior to sampling) and the prey abundance we performed a canonical analysis using a redundancy analysis, with the function **rda** from the R package '*vegan*' (version 2.6.4) (Oksanen et al., 2022).

To separate the effect of site variables (diversity of habitat, fragmentation and psyllid host plant cover) from that of the other explanatory variables on community composition, in order to control pseudo-replication effects, we build a partial RDA by setting all the parameters relating to the site as a condition factor in the model.

We conducted three independent models: one model with all data including the psyllid species as an unconstrained variable only for this model; two models with a subset of the data including only the community associated with only one host species: *A. heterophylla*, or *L. leucocephala*. All three models followed the same structure:

$$\mathbf{rda}(\mathit{matrix_community} \sim \mathit{monthly_cumulated_rainfall} + \mathit{monthly_average_temperature} + \mathit{monthly_average_solar_radiation_intensity} + \mathit{food_resource} + \mathit{Condition}(\mathit{landscape_diversity} + \mathit{landscape_fragmentation} + \mathit{psyllid_host_plant_cover}))$$

The models were tested using **anova** function with 999 permutations. The adjusted-R² will quantify the variance explained by all environmental variables.

Presence and abundance of ladybirds whose life cycle depends on psyllids - To assess the effect of landscape (diversity, fragmentation and psyllid host plant cover), climate (monthly average temperature, monthly cumulated rainfall and monthly average solar intensity radiation over the thirty days prior to sampling), and prey resource (number of psyllids collected in one minute using the GVAC) on the presence and abundance of ladybird adults and larvae whose life cycle depends on psyllids, we used a generalized linear mixed-effects model (GLMM) through the **glmer** function from the 'lme4' R package (version 1.1.35) (Bates et al., 2015). GLMM is well-suited for analysing complex datasets where the response variable does not follow a normal distribution and may exhibit non-constant variance, discrete outcomes or other non-Gaussian characteristics. Moreover, we collected our samples several times at the same sites, i.e. our data was not independent. Therefore, careful analysis was essential to avoid any criticism of an artificial increase in degrees of freedom (i.e. so-

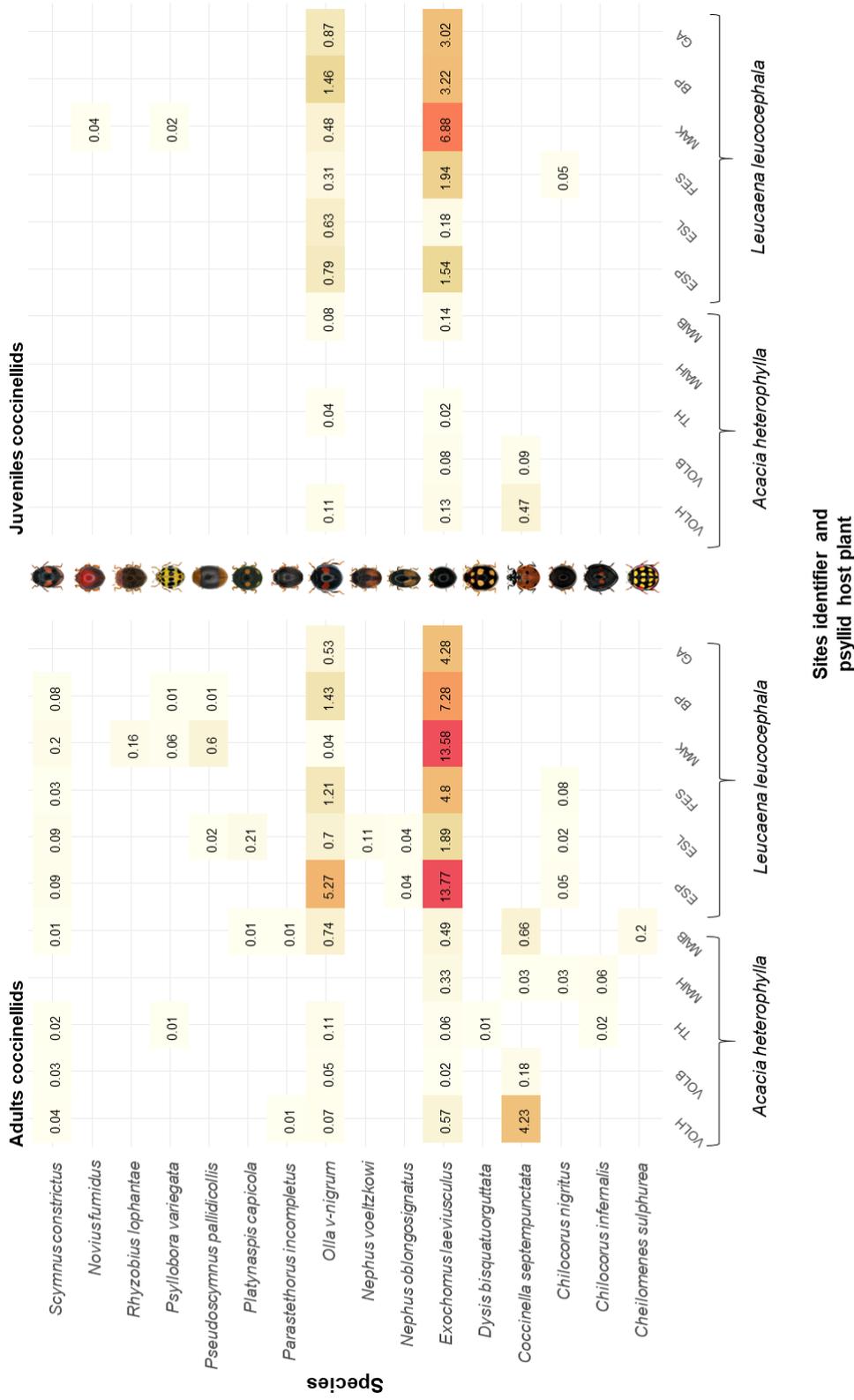


Figure III-2. Heatmap showing the mean number of individuals per tree sampled (abundance) for each ladybird species, sites and psyllid host plant, for adults (left) and juveniles (right). The colour gradient from beige to red indicates a low to high relative

called pseudo-replication) (Van De Pol and Wright, 2009). Pseudo-replication refers to the incorrect analysis or interpretation of replications that are not statistically independent, such as repeated observation of the same subjects (in our case, populations) (Hurlbert, 1984). However, GLMMs are capable of handling hierarchically structured and unbalanced datasets, similar to ours, and effectively solving the statistical problem of pseudo-replication (Van De Pol and Wright, 2009; Zuur et al., 2009). Specifically, we included random intercepts for both the site identifier and the sampling event. By incorporating random effects, we enhance the robustness of our statistical model, by accounting for the unique characteristics associated with each site and each sampling event in our study. This comprehensive framework provides a more accurate representation of the underlying data structure and strengthens the validity of our statistical inferences.

Therefore, for this analysis, we chose to focus on just three species found in their juvenile stages on psyllid colonies: *Coccinella septempunctata* on *A. heterophylla*; and *Exochomus laeviusculus* and *Olla v-nigrum* on *L. leucocephala*. Given the wide range of values, we log-transformed the number of psyllids collected per minute to help models convergence. Presence/absence was analysed for each development stage (adult and juveniles), using nested GLMER assuming binomial distribution with species background and landscape, climatic and food resource variables as fixed factors, the statement as a nesting factor, and site sampling as a random factor. The abundance of adults and juveniles for the 3 species were analysed by nested GLMER with Poisson distribution and the same explanatory variables. The significance of each specified fixed effect in the model was assessed using "Type II Tests of Fixed Effects". We checked the "normality" of residuals, homogeneity of variance and independence of residuals.

Results

Global ladybird community structure

A total of 4259 adult and 1539 juvenile ladybirds were collected. Sixteen species were identified, including 15 at the adult stage and 6 at the larval stage (Figure III-2).

The first canonical analysis including all data was statistically significant (F-value = 2.71, Df = 7, P = 0.001) and explained 50.02% of the total variance. The conditioned variables linked to the site (i.e., *landscape_diversity*, *fragmentation* and *psyllid_host_plant_cover*) explained 37.35% of the total

variance, while the explanatory variables (i.e., monthly *average_temperature*, *cumulated_rainfall* and *solar_intensity_radiation* and *prey_abundance*) explained 12.07% of the total variance.

In the general model, the monthly average temperature and the psyllid host plant cover significantly influence the structure of the psyllophagous ladybird community (F-value = 5.51, Df = 1, P = 0.001; F-value = 5.05, Df = 1, P = 0.004, respectively).

Figure III-3 show that the sub-community of psyllid ladybirds associated with *A. uncatoides* (in pink in the figure) generally found at high elevations is more diverse than psyllid ladybirds associated with *Leucaena leucocephala* (in blue in the figure), generally found at low elevations. The beta diversity of the tow sub-community is not significantly different (betadisper test: F-value = 3.79, Df = 1, P = 0.056). We also found that species from lower elevations are found in higher elevations, but not vice versa. Lastly, we found that *Exochomus laeviusculus*, *Olla v-nigrum* and *Coccinella septempunctata* were the three most abundant species.

The average sizes (\pm standard deviation), calculated in the laboratory using individuals collected from the three most abundant ladybird species, are: *L.C. septempunctata* = $0,718 \pm 0,071$ cm; *L.O.v-nigrum* = $0,518 \pm 0,054$ cm; *L.E. laeviusculus* = $0,351 \pm 0,035$ cm.

Ladybird Community structure in specific-host-plant

First, for the community subset associated with Leucaena leucocephala, we found ten ladybird species, with a total of 3,621 adults and 1,447 juveniles. The site ESL and MAK were the most diverse, with 8 and 6 species collected, respectively. The site ESP had the greatest abundance of ladybirds, with an average of 19.21 adults and 2.32 juveniles per tree in average, ahead of MAK, with an average of 14.64 adults and 7.42 juveniles per tree in average. The two most abundant species were *Exochomus laeviusculus* and *Olla v-nigrum*, with 2,915 and 600 individuals, respectively, i.e. 80.5% and 16.6% of the total individuals collected at all low elevation sites (Figure III-2). Canonical analysis conducted on the ladybird community associated with *L. leucocephala* (cf second RDA model in section statistical analysis) is not statistically significant (F-value = 1.01, Df = 4, P = 0.422), and no variables emerge as a significant driver of ladybird's abundance matrix.

Second, the community subset associated with Acacia heterophylla, we found eleven ladybird species, with a total of 638 adults and 92 juveniles. The sites TH and VOLH showed the highest richness

Table III-2. The statistical significances of the General Linear Mixed Models for the presence /absence data for adults (A) and Juveniles (B) of each ladybird species which use psyllid as an essential food. We analysed data from *Exochomus laeviusculus* and *Olla v-nigrum* collected on *Leucaena leucocephala* and data from *Coccinella septempunctata* collected on *Acacia heterophylla*. Significant values are shown in bold. The missing data on juveniles of *Coccinella septempunctata* did not permit the attainment of model convergence (N.D.). Statistical values codes: E: Estimate; Z: Z-value; P < z: P-value.

(A) Adults

Psyllid host plant		<i>Leucaena leucocephala</i>						<i>Acacia heterophylla</i>		
Variables		<i>Exochomus laeviusculus</i>			<i>Olla v-nigrum</i>			<i>Coccinella septempunctata</i>		
		E	Z	P < z	E	Z	P < z	E	Z	P < z
Landscape	Diversity	9.73	2.34	0.01	-1.72	-0.25	0.80	46.26	1.48	0.14
	Fragmentation	-0.01	-2.96	0.003	0.002	0.44	0.66	-0.002	-0.61	0.54
	Host plant covering	-0.02	-2.23	0.03	0.02	1.43	0.15	0.12	0.05	0.02
Climatic	Rainfall	-0.01	-1.81	0.07	0.004	1.35	0.18	-0.001	-1.09	0.27
	Temperature	0.27	1.02	0.31	-0.23	-1.02	0.31	-0.29	-1.71	0.09
	SRI	0.0001	0.10	0.92	-0.001	-1.09	0.28	-0.004	-1.81	0.07
Food resource	Prey abundance	0.66	6.84	<0.001	0.35	3.82	<0.001	0.45	5.74	<0.001

(B) Juveniles

Psyllid host plant		<i>Leucaena leucocephala</i>						<i>Acacia heterophylla</i>		
Variables		<i>Exochomus laeviusculus</i>			<i>Olla v-nigrum</i>			<i>Coccinella septempunctata</i>		
		E	Z	P < z	E	Z	P < z	E	Z	P < z
Landscape	Diversity	1.34	0.19	0.85	2.86	0.54	0.59			
	Fragmentation	-0.003	-0.65	0.52	0.002	0.35	0.73			
	Host plant covering	-0.01	-0.34	0.74	-0.001	-0.06	0.95			
Climatic	Rainfall	-0.003	-1.44	0.15	-0.001	-0.22	0.83			
	Temperature	0.16	1.15	0.25	0.42	1.28	0.20			N.D.
	SRI	-0.001	-0.95	0.34	-0.001	-0.15	0.88			
Food resource	Prey abundance	0.53	7.10	<0.001	0.47	4.15	<0.001			

with 6 and 5 species, respectively. VOLH was the site with the greatest abundance of ladybirds, with an average of 4.91 adults and 0.14 juveniles per tree in average, ahead of MAIB, with an average of 2.11 adults and 0.22 juveniles per tree in average. The most abundant species was *Coccinella septempunctata*, with 415 adults and 45 juveniles collected (Figure III-2). Canonical analysis conducted on the ladybird community associated with *Acacia heterophylla* is not statistically significant (F-value = 0.76, Df = 4, P = 0.70, and no variables emerge as a significant driver of the ladybird's abundance matrix variance.

Presence and abundance of species whose life cycle depends on psyllid

Leucaena leucocephala - Models show (Table III-2A) that the presence of *E. laeviusculus* adults was negatively influenced by landscape fragmentation (z-value= -2.96, P-value = 0.003) and by host plant cover (z-value = -2.23, P = 0.03) and positively influenced by landscape diversity (z-value = 2.34, P = 0.01) and prey abundance (z-value = 6.84, P < 0.001). The presence of *O. v-nigrum* adults and juveniles (Table III-2A & B) was only influenced by prey abundance (z-value = 3.82, P < 0.001).

The abundance of *E. laeviusculus* adults (Table III-3A) was negatively influenced by landscape fragmentation (z-value= -3.43, P < 0.001) and by host plant cover (z-value = -2.06, P = 0.04), and positively influenced by landscape diversity (z-value = 2.46, P = 0.01) and prey abundance (z-value = 8.18, P < 0.001), but not by climate (P > 0.05). Abundance of *E. laeviusculus* juveniles (Table III- 3B) was only positively influenced by prey abundance (z-value = 6.49, P < 0.001). Abundance of *O. v-nigrum* adults and juvenils (Table III- 3A & B) was not influenced by parameters included in our models.

Acacia heterophylla - The low number of *Coccinella septempunctata* juveniles collected during our sampling did not allow us to test the influence of all the landscape-related parameters on their abundance and the presence/absence model did not converge. Thus, we performed the analysis on adults alone (Table III-2 A).

The presence of *Coccinella septempunctata* adults (Table III-2 A) was positively influenced by host plant cover (z-value = 0.05, P = 0.02) and prey abundance (z-value = 5.74, P < 0.001). The effect of the weather (rainfall) on the abundance of *C. septempunctata* adults (Table III-3 A) was near to the significance threshold (z-value = 1.95, P = 0.05).

Table III-3. The statistical significances of General Linear Mixed Models for adults (A) and Juveniles (B) abundance of each ladybird species which use psyllid as an essential food. We analysed data from *Exochomus laeviusculus* and *Olla v-nigrum* collected on *Leucaena leucocephala* and data from *Coccinella septempunctata* collected on *Acacia heterophylla*. Significant values are shown in bold. The missing data on *Coccinella septempunctata* juveniles did not permit obtaining values for fragmentation and host plant covering variable (N.D.). Statistical values codes: E: Estimate; Z: Z-value; P>z: P-value.

(A) Adults

Psyllid host plant		<i>Leucaena leucocephala</i>						<i>Acacia heterophylla</i>		
Parameters		<i>Exochomus laeviusculus</i>			<i>Olla v-nigrum</i>			<i>Coccinella septempunctata</i>		
		E	Z	P < z	E	Z	P < z	E	Z	P < z
Landscape	Diversity	3.36	2.46	0.01	-0.65	-0.30	0.77	-5.87	-0.49	0.64
	Fragmentation	-0.004	-3.43	<0.001	0.001	0.13	0.90	0.0003	0.102	0.92
	Host plant covering	-0.01	-2.06	0.04	-0.003	-0.61	0.54	-0.002	-0.01	0.92
Climatic	Rainfall	0.002	1.41	0.16	0.002	1.26	0.21	0.003	1.95	0.05
	Temperature	-0.09	-1.02	0.31	0.14	1.20	0.23	-0.05	-0.33	0.74
	SRI	0.000	0.96	0.34	-0.001	-1.37	0.17	0.001	1.65	0.10
Food resource	Prey abundance	0.12	8.18	<0.001	0.01	0.21	0.84	0.019	1.00	0.32

(B) Juveniles

Psyllid host plant		<i>Leucaena leucocephala</i>						<i>Acacia heterophylla</i>		
Parameters		<i>Exochomus laeviusculus</i>			<i>Olla v-nigrum</i>			<i>Coccinella septempunctata</i>		
		E	Z	P < z	E	Z	P < z	E	Z	P < z
Landscape	Diversity	0.99	0.61	0.54	-0.68	-0.19	0.85	29.29	2.01	0.05
	Fragmentation	2.79	-0.87	0.38	0.004	1.12	0.27			
	Host plant covering	-0.003	-0.36	0.72	-0.0001	-0.02	0.99		N.D.	
Climatic	Rainfall	-0.004	-0.56	0.58	-0.002	-0.84	0.40	-0.001	-0.45	0.65
	Temperature	-0.001	0.68	0.50	0.34	1.75	0.08	1.63	3.31	0.001
	SRI	0.07	-2.34	0.02	-0.002	-1.63	0.10	-0.003	-1.27	0.21
Food resource	Prey abundance	0.17	6.49	<0.001	0.06	1.20	0.23	0.57	1.45	0.15

Discussion

Species richness

We identified 16 species of ladybirds associated with the psyllid resource, 15 species were found at the adult stage and 6 at the juvenile stage. [Poussereau et al. 2018](#) described 26 ladybird species in Reunion island. This species richness increased after reports of *Coccinella septempunctata* in 2020 ([Préfet de La Réunion, 2020](#)) and the description of *Nephus apollonia* by [Magro et al. 2020](#). The species richness identified around psyllid resources represented about 55% of the total ladybird diversity on the island.

Only 3 of the 16 species were collected in large quantities (over 20 individuals). Thus, our community of psyllophagous ladybirds was mainly composed of rare species, with three predominant species. This follows a classic pattern found in community ecology ([Krebs, 2014](#)), which also applies to ladybirds ([Honěk, 2012](#); [Smith, 1971](#)).

Six of these species are indigenous or endemic to Reunion island: *Scymnus constrictus* Mulsant, 1850, *Cheilomenes sulphurea* (Olivier, 1791), *E. laeviusculus*, *Dysis bisquatuorguttata* Mulsant, 1850, *Platynaspis capicola* Crotch, 1874 and *Psyllobora variegata* ([Fabricius, 1781](#)). Other species were either introduced accidentally or, in most cases, deliberately for biological control programmes. Only *C. septempunctata* is native to temperate climates. Among the 15 adult species, four are mentioned as psyllophagous in the literature, namely *E. laeviusculus*, *D. bisquatuorguttata*, *P. capicola*, and *O. v-nigrum* ([Chazeau et al., 1974](#); [Poussereau et al., 2018](#); [Quilici et al., 2003](#)). It is likely that the other species are present because they feed on psyllids, which are accepted or alternative prey (e.g., *Chilocorus nigritus* ([Fabricius, 1798](#)) and *Novius fumidus* (Mulsant, 1850)). Other species may use the resources associated with psyllids or the host plant (sooty mould, honeydew, e.g., *P. variegata*) ([Hodek, 1996b](#)).

Lastly, six species were collected in the juvenile stage, which suggests that they complete their life cycle on psyllids, using this resource as an essential prey. Among them, one larva of *C. nigritus*, one of *N. fumidus*, both strictly coccidiphagous, and one larva of *P. variegata*, strictly mycophagous, are clearly accidentale collections ([Quilici et al., 2003](#)). The other three species, *E. laeviusculus*, *O. v-nigrum*, and *C. septempunctata*, were found in sufficient abundance to rule out the hypothesis of accidental collections. The detection of predatory ladybird larvae alongside a specific prey species is typically viewed as reliable evidence for assessing prey specificity in a natural setting. However, caution is advised in habitats with multiple potential prey species.

E. laeviusculus is a generalist species that feeds on aphids, mealybugs or psyllids as essential prey. This species is relatively small, measuring 0.351 ± 0.035 cm. It is the smallest species cycling on psyllid in our study.

Olla v-nigrum is described in the literature as a specialist predator that eats aphids and psyllids (Hodek and Honěk, 2009). This tropical ladybird is native to French Polynesia and was voluntarily introduced to Reunion island in 1990 as part of a biological programme to control the psyllid *H. cubana* (Quilici et al., 1995). *Olla v-nigrum* measures 0.518 ± 0.054 cm, which makes it the medium-sized species whose life cycle depends on psyllids in our study.

Contrary to *E. laeviusculus* and *O. v-nigrum*, *C. septempunctata* is widely known as a continental aphidophagous species (Angalet et al., 1979; Cartwright et al., 1979; Schaefer et al., 1987). Originally from Eurasia, a temperate continental region, its presence in Reunion island was reported in March 2020. This species measures 0.718 ± 0.071 cm and is the largest species whose life cycle depends on psyllids in our study. The climate in Reunion island is almost temperate at high elevations, therefore, it is not surprising that *C. septempunctata* is found at high elevations. However, given its food preference, its presence in adult and larval stages on the psyllid *A. uncatoides* populations was unexpected. Their unusual use of psyllids as essential prey could be explained by the lifting of dormancy, which may occur in Reunion island in October, with the increase in daylight hours and temperature (Wang et al. 2013). It is possible that *C. septempunctata* is abundant on aphids at high elevations and some individuals make a host jump. According to Jalali (2001) and Mehrnejad (2014), *C. septempunctata* populations are often observed in psylla colonies on both wild and cultivated pistachio trees in the spring and autumn, which coincides with the periods when there is a decline in the aphid populations found on herbaceous plants. Mills, in 1981, confirmed that during the early and late seasons, adults may be observed in association with prey types and habitats not used for reproduction. Furthermore, the anatomy of *C. septempunctata* is not adapted to the shrub layer because it lacks an enlarged anal disc that would help prevent it from falling (Leather et al., 1999). In its native habitat, *C. septempunctata* prefers herbaceous to shrubby strata (Pruszyński and Lipa, 1970). This species is rarely found on trees, such as *A. heterophylla*. We only found *C. septempunctata* juveniles at volcanic sites (VOLH and VOLB), where *A. heterophylla* are smaller.

Community structuration

We were able to demonstrate that the psyllophagous ladybird community was structured by the psyllid host plant and the monthly average temperature in a tropical island environment. We found

11 species associated with *A. heterophylla* versus 10 with *L. leucocephala*. It was also far less abundant than the low elevation community, associated with *L. leucocephala* (730 individuals associated with *A. heterophylla* versus 5068 with *L. leucocephala*). The results are not surprising given the differences between the two sub-communities in terms of landscape, climate, host plants and psyllid species. The lack of predators at high elevations means that psyllid populations are not controlled (Dixon, 2000; Kindlmann and Dixon, 2002), and annual outbreaks occur (Angebault et al., 2019). The area of distribution of the psyllid host plant *Leucaena leucocephala* extends from 0 to 400 m above sea level and that of *Acacia heterophylla* from an elevation of 1400 to 2000 m (Strasberg et al. 2005; Le Roux et al. 2014). Therefore, the two variables, psyllid host plant and monthly average temperature, are correlated. Moreover, psyllid species are strongly associated with plant species (*A. uncatoides* on *A. heterophylla* and *H. cubana* on *L. leucocephala*). We cannot clearly determine which of the three variables – monthly average temperature, psyllid host plant or psyllid species - has the most influence on ladybird community structure.

When studied separately, none of the studied factors related to landscape, climate or prey resources structure the two sub-communities. Camarota et al. (2023) have shown that landscape structure has no significant influence on the distribution of insect species in tropical forests. However, it is widely demonstrated that landscape composition (Egerer et al., 2017; Gardiner et al., 2009; Pan et al., 2020; Yang et al., 2018), climate (Honěk, 1982; Tschardt et al., 2002), and prey availability are the primary factors that induce ladybird assemblages; adults seek prey not only for their own welfare, but as a resource for their progeny (Agarwala and Bardhanroy, 1999; Galecka, 1962; Honěk, 2012; Neuenschwander et al., 1975; Pan et al., 2020; Radcliffe et al., 1976). It is possible that in our tropical environment, the psyllid resource is not essential for ladybird communities because a large number of ladybird species feed on psyllids as an alternative or accepted prey. The non-significant result may also indicate that the variables considered in our analysis, which were selected on the basis of knowledge or hypotheses, may not be the main drivers of the community patterns observed. It would be interesting to study other factors that influence ladybird communities, for example, other psyllid species (Ouvrard 2015), agrochemical use (Duru et al., 2015; Kibulei et al., 2023; Reddy and Giraddi, 2019), the invasion rate of non-native species (Kindlmann et al., 2011; Lenzner et al., 2020; Pan et al., 2020; Simberloff, 1995; Wilcove et al., 1998), or interactions with other predators or parasites (Haelewaters et al., 2020; Hoogendoorn and Heimpel, 2002; Howe et al., 2016; Knapp et al., 2022; Riddick et al., 2009; Vinot et al., 2023). The temporal scale should also be considered (Tatsumi et al., 2021) to improve our understanding of the fluctuations in the ladybird communities

Species whose life cycle depends on psyllid

We demonstrate that the main area of distribution of the two tropical species, whose life cycle depends on the psyllids, *Exochomus laeviusculus* and *Olla v-nigrum*, is at lower elevations. The temperate species collected, *Coccinella septempunctata*, was only found at higher elevations with a more temperate climate.

Our results show that the landscape influenced the presence and abundance of adults of tropical and temperate psyllophagous ladybird species in a tropical island environment. Several authors have reported the influence of landscape diversity and fragmentation on insect communities (Bottero et al., 2023; Lange et al., 2023; Tschardt et al., 2002), including ladybird species (Gardiner et al., 2009; Rösch et al., 2013; Stoner and Joern, 2004). Lange et al. (2023) also highlight that plant diversity encourages the establishment of natural grassland communities and stabilizes insect assemblages.

In addition, our results show that the landscape does not have the same influence on the three species that depend on psyllids. The presence and abundance of the generalist *E. laeviusculus* (both adults and juveniles) are influenced by the landscape at all levels (diversity, fragmentation and host plant covering). This is not the case for *C. septempunctata* and *O. v-nigrum*. Statistically, a more diverse landscape is favourable to generalist species because it offers a greater variety of prey (Landis et al., 2000; Rusch et al., 2010), despite lower local abundance (Barnes et al., 2020; Letourneau et al., 2011; Wan et al., 2020). Landscape fragmentation hinders ladybird movement because in a fragmented landscape, encountering an unfavourable habitat is more likely (With et al., 2002). The small size of *E. laeviusculus* may reduce its flying ability compared to *O. v-nigrum* and *C. septempunctata* (Hemptinne et al., 2012). The comparative size of the coccinellid and its prey is also a determining factor when it comes to feeding preference. An analysis of ladybirds' prey indicates that the smaller the ladybird species, the smaller the prey and/or the greater the ladybird's mobility (Dixon and Hemptinne, 2001). This may explain why *E. laeviusculus* is more sensitive to landscape fragmentation than other species. More specialized ladybirds, such as *O. v-nigrum*, are less mobile because they can tolerate low prey densities (Sloggett, 2008), which means they are less influenced by the landscape. Lastly, according to the "predator satiation hypothesis" defined by Sweeney and Vannote (1982), an increase in host plant cover, correlated with prey availability at the landscape scale, dilutes *E. laeviusculus* populations.

We showed that psyllid abundance had a positive influence on the presence of all psyllophagous species, both adults and larvae. Adults are mobile organisms that can migrate between

different environments. Prey attracts and constitutes a stopping point for migrating adults. Ladybirds lay their eggs in sites where they feed. Therefore, the factors that influence the distribution of larvae are likely to be similar to those affecting adults distribution (Honek, 1979; Honěk, 1982). Egg laying follows successful predation. Various factors influence the number of eggs laid and the duration of egg laying. For example, Honek (1980) identified that *C. septempunctata* starts laying when the aphid population reaches approximately one aphid per 300 cm² of leaf surface, a threshold that is consistent across different crops. Hemptinne and Dixon (1991) reported that *A. bipunctata*, which prefers clusters of aphids, starts ovipositing at a higher minimum density of about two aphids per 150 cm². In our case, adult psyllid-eating ladybirds lay eggs on essential resources, which means the abundance of psyllids directly influences the presence of larvae.

Psyllid abundance positively influences the abundance of *E. laeviusculus* adults and larvae, but not the other species. Due to its smaller size, *E. laeviusculus* can target psyllids at different stages of their development, often feeding on their small larvae or eggs. This has not been observed in larger species (Sloggett, 2008). Compared to larger ladybirds, small aphid-eating ladybirds thrive even when aphid numbers are low. Smaller ladybirds may feed on colonies of aphids early in the aphid population surge, while larger species arrive later (Honěk et al., 2008). This can explain why *E. laeviusculus* responds better to psyllid density. Unlike generalist ladybirds, such as *E. laeviusculus*, specialist species, such as *O. v-nigrum*, only perform well on a few types of prey. This is a further demonstration that specialist ladybirds can persist at lower aphid densities than generalists (Sloggett, 2008; Sloggett and Majerus, 2000). In temperate continental environments, habitat generalists may have an advantage over specialists because, despite being less competitive, they can tolerate a wider range of environmental conditions (Marvier et al., 2004; McIntyre et al., 2005). Exotic species, including ladybirds, are also widely recognized as being more successful colonizers than native species (Shea and Chesson, 2002; Tilman, 1990), both in temperate continental (Roy et al., 2012) and insular continental (Brown et al., 2011) environments. However, in tropical island environments, ecological release may benefit smaller species, which can flourish in an environment with few predators and abundant resources, thereby conserving energy (Clegg and Owens, 2002). Therefore, *Exochomus laeviusculus* has several natural advantages, namely, a generalist diet and a smaller size. In comparison, *Olla v-nigrum*, another island species, appears to be less competitive due to its own ecological release, despite being larger and more specialized.

Conclusion

In conclusion, this study on ladybird species that interact with psyllid populations in Reunion island reveals unexpected species richness. We observed a mix of rare and predominant ladybird species, with a few common species. The community structure can be explained by the prey species associated with climatic parameters, such as monthly average temperature. It highlights the diversity and ecology of ladybird species, emphasizing the importance of both native and introduced species in the ecosystem. The findings underscore the influence of environmental factors like elevation, temperature and landscape on the ladybird species depending on their origin and life traits. This study highlights the unbalanced ratio between Hemiptera pests and predators, such as ladybirds, particularly at high elevations. More generally, the study helps improve our understanding of the role that ladybirds play in biological control and ecosystem balance, offering insights for future conservation and management strategies in tropical environments.

Chapitre 3



Chapitre III : Relations de prédation intragilde chez les coccinelles psylliphages en milieu insulaire tropical

Résumé

1. La prédation intragilde est une relation antagoniste entre deux espèces appartenant à la même guild, c'est-à-dire au même niveau trophique. Elle survient donc lorsqu'un prédateur tue et consomme un autre prédateur. La prédation intragilde est l'un des effets non-ciblés les plus étudiés dans le cadre de la lutte biologique, en partie parce qu'elle implique des effets négatifs sur des organismes qui ne sont pas des bioagresseurs, mais aussi parce qu'elle réduit l'efficacité de l'auxiliaire.
2. Les coccinelles sont particulièrement sensibles à la prédation intragilde, car elles sont, dans la grande majorité des cas, des prédatrices d'hémiptères qui forment des colonies par patch, favorisant ainsi l'agrégation de ces prédateurs et augmentant les probabilités de rencontre. Les psylles, des hémiptères piqueurs-suceurs, sont vecteurs de certaines maladies. Ils ont été et sont toujours l'objet de nombreux programmes de lutte biologique, ce qui rend l'étude des relations de prédation intragilde chez les coccinelles psylliphages intéressante.
3. Afin de caractériser les relations de prédation intragilde chez les coccinelles psylliphages, nous avons étudié les interactions entre *Harmonia conformis*, une coccinelle psylliphage australienne non introduite à La Réunion, et les espèces réalisant leur cycle biologique sur les psylles, déterminées dans le Chapitre 2. Cette étude a cherché à déterminer si les coccinelles adultes recherchaient activement des œufs interspécifiques pour leur consommation à l'aide d'olfactomètres en Y. Elle s'est également intéressée à la symétrie, la direction et l'intensité des relations de prédation intragilde entre ces espèces en présence de psylles.
4. Cette étude a montré que les coccinelles ne recherchent pas activement les œufs pour les consommer. Les relations de prédation intragilde entre *H. conformis* et les trois espèces sont multidirectionnelles : symétriques pour le couple *H. conformis*/*C. semptempunctata* et asymétriques pour les couples *H. conformis*/*Olla v-nigrum* et *H. conformis*/*E. laeviusculus*, en faveur de *H. conformis*. Les résultats montrent une intensité plus forte de la prédation intragilde de *H. conformis* sur *E. laeviusculus*. La biologie et l'écologie des coccinelles doivent également être prises en compte, notamment la spécificité alimentaire des espèces ainsi que leur stratégie de ponte.

Mots clés : Psyllidae, Coccinellidae, Communautés, Invasion, Lutte biologique

Remerciements

Je tiens à adresser mes plus sincères remerciements à Corey Bouchard qui a su mener son stage de master 2 Biodiversité et Ecosystèmes Tropicaux Terrestre consacré à cette étude. Sa contribution pour la bibliographie, les tests en laboratoire de quarantaine NS3 ainsi que pour l'analyse statistique a été très fructueuse et appréciée.

Introduction

La prédation intragilde, initialement définie par [Polis et al. en 1989](#), décrit une interaction de prédation entre deux espèces appartenant à la même guilda, un groupe composé d'espèces exploitant les mêmes ressources, indépendamment de leur classification taxonomique. Au moins trois organismes sont impliqués : un prédateur et une proie intragilde, et une ressource ou une proie partagée par les deux appelée proie extragilde (Figure IV-1) ([Lucas, 2012](#)). Cette dynamique représente principalement un phénomène de prédation interspécifique, où un compétiteur direct est ciblé, intégrant ainsi simultanément les dimensions de prédation et de compétition interspécifique.

Contrairement à la compétition, la prédation intragilde est caractérisée par un bénéfice énergétique et, à l'opposé de la prédation classique, elle engendre une réduction de la compétition par l'élimination du concurrent ([Polis et al., 1989](#)). Cette interaction implique de nombreux groupes taxonomiques ([Arim and Marquet, 2004](#)) comme les oiseaux ([Lourenço and Rabaça, 2006](#); [Sergio and Hiraldo, 2008](#)), les arachnides ([Polis and McCormick, 1987](#); [Rypstra and Samu, 2005](#)), les mammifères ([de Oliveira and Pereira, 2014](#); [Fedriani et al., 2000](#)), les reptiles ([Gagnon et al., 2011](#); [Gerber and Echternacht, 2000](#); [Nifong and Lowers, 2017](#)) ou les insectes ([Currie et al., 1996](#); [Gagnon et al., 2011](#); [Snyder et al., 2004](#)).

Les interactions de prédation intragilde se caractérisent par leur intensité, leur direction, et leur symétrie (Figure IV-1) ([Lucas, 2012](#)), où l'intensité reflète la probabilité d'occurrence de la PIG, influencée par le comportement, la mobilité, et la phénologie des espèces concernées ([Kindlmann and Houdková, 2006](#)). La direction indique qui est la proie et qui est le prédateur, pouvant varier entre des rôles fixes et mutuellement interchangeables ([Lucas, 2013](#); [Polis et al., 1989](#)). La symétrie, dans le cas de PIG mutuelles, questionne l'équilibre de dominance entre les espèces impliquées, indiquant une interaction soit équilibrée (symétrique), soit déséquilibrée (asymétrique) en faveur de l'un des protagonistes ([Lucas, 2013](#)).

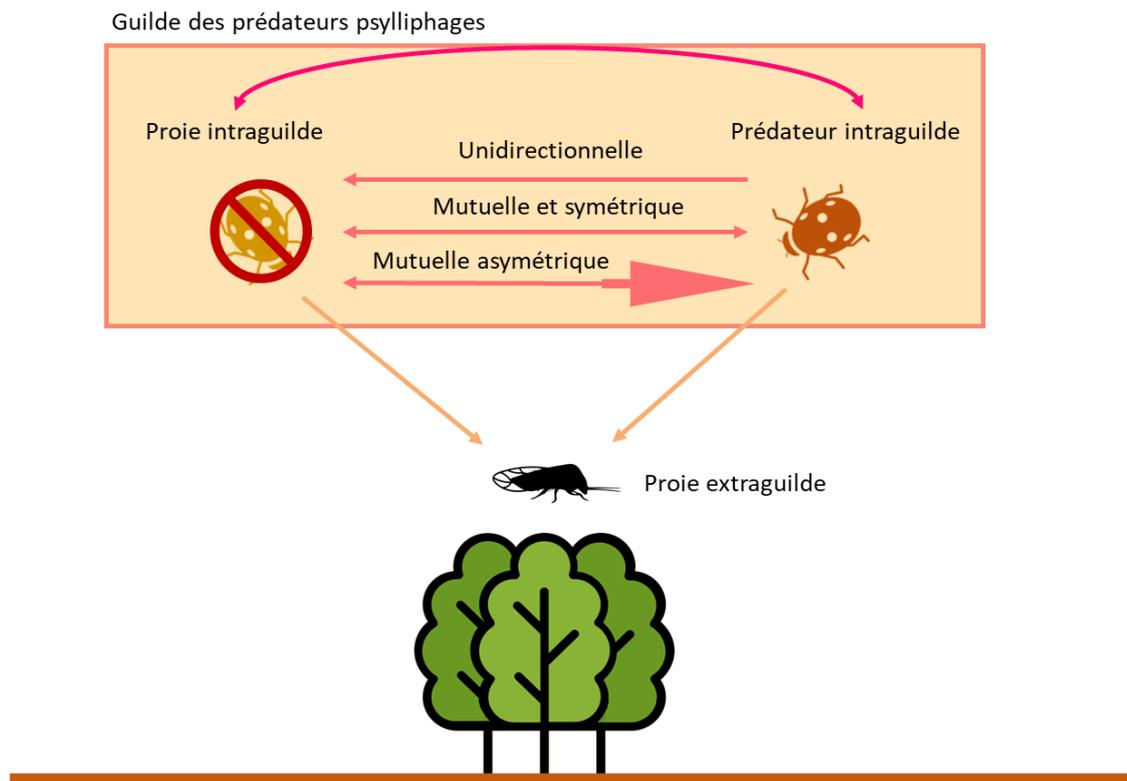


Figure IV-1. Schéma des différentes relations de prédation intraguilde, avec deux coccinelles représentant la guilde des psylliphages (représentée en vert) et un psylle comme proie commune extraguilde. Les flèches indiquent une relation de prédation, pointant vers la proie, en orange la prédation classique et en rose la prédation intraguilde, la taille de la flèche est témoin de l'intensité de la relation.

Les traits comportementaux et écologiques des organismes jouent un rôle fondamental dans les dynamiques des relations de prédation intragilde. Les prédateurs généralistes survivent généralement grâce à leur capacité à consommer une grande diversité de proies, s'otant ainsi d'un tampon environnemental lorsque les ressources commencent à manquer (Kang and Wedekin, 2013; Polis et al., 1989; Rosenheim et al., 1993; Uiterwaal et al., 2023). Un prédateur spécialiste serait peut-être moins apte à attaquer une proie non préférée, et donc désavantagé lors des confrontations avec des prédateurs généralistes (Chakraborty, 2015; Kang and Wedekin, 2013; Snyder and Ives, 2003).

La vulnérabilité des proies est souvent corrélée à leur taille, avec les plus petites proies étant généralement plus susceptibles d'être prédatées (Mittelbach and Persson, 1998; Pembury Smith and Ruxton, 2021; Shine, 1991; Unzeta et al., 2020). De plus, comme le niveau trophique tend à augmenter avec la taille corporelle, la prédation intragilde présente souvent une forte asymétrie. Des boucles trophiques peuvent se former, impliquant à la fois la prédation entre différentes espèces (prédation mutuelle) à différents stades de développement et au sein d'une même espèce (cannibalisme), ce qui complique davantage la dynamique du réseau (Woodward and Hildrew, 2001).

La mobilité des organismes détermine également l'issue des relations de FIG. D'une part la fuite est l'une des stratégies défensives les plus courantes et efficaces des proies (Edmunds, 1974; Sih, 1987) et d'autre part les individus les plus mobiles peuvent avoir accès à des espaces où la compétition est moins forte (Amarasekare, 2007). Par conséquent, les stades sessiles ou à mobilité réduite sont particulièrement vulnérables car ils sont plus facilement capturés (Lucas, 2012; New, 1992).

Une réduction de la densité des proies extraguildes accentue dans la grande majorité des cas la FIG, soit par une modification du ratio nombre de prédateurs/disponibilité des proies, soit par une augmentation de l'effort de recherche de nourriture (Hurd, 1988; Lucas et al., 1998; Moran et al., 1996; Sih, 1987).

Plusieurs études se sont intéressées à la FIG dans le cadre de la lutte biologique (Bampfylde and Lewis, 2007; Hatherly et al., 2005; Hodge, 1999; Müller and Brodeur, 2002; Jay A. Rosenheim et al., 1995; Rosenheim and Harmon, 2006; Salas Gervassio et al., 2017). La prédation intragilde joue un rôle complexe en lutte biologique, influençant à la fois l'efficacité des agents de contrôle et les dynamiques écosystémiques (Müller and Brodeur, 2002; J. A. Rosenheim et al., 1995). Alors que la combinaison de plusieurs prédateurs peut avoir un effet additionnel voir synergique sur la régulation de leur proie commune, la prédation intragilde peut réduire l'efficacité de la lutte biologique par une compétition accrue entre agents de contrôle (Sih, 1987; Vance-Chalcraft et al., 2007). Cette

compétition peut entraver la capacité des auxiliaires à réguler les populations de bioagresseurs. Elle existe entre les auxiliaires prédateurs et parasitoïdes (Snyder and Ives en 2003), entre plusieurs prédateurs (Hambäck et al., 2021; Snyder et al., 2022), entre des prédateurs et des entomopathogènes (Wilken et al., 2014) ou entre parasitoïdes et entomopathogènes (Brodeur and Rosenheim, 2000)

Les coccinelles représentent un taxon clé en lutte biologique, largement reconnues pour leur prédation d'espèces de phytophages bioagresseurs tels que les pucerons, cochenilles, acariens, aleurodes, et psylles (Giorgi et al., 2009; Hodek and Honěk, 2009; Michaud, 2012; Obrycki and Kring, 1998; Weber and Lundgren, 2009). Comme ces proies extraguildes sont exploitées par diverses espèces de coccinelles (Chazeau, 1985; Drea and Gordon, 1990; Frazer, 1988) la probabilité de rencontres antagonistes et d'interactions de prédation intragilde parmi les prédateurs coccinellidés est importante (Felix and Soares, 2004; Michaud and Grant, 2003; Schellhorn and Andow, 1999; Takahashi, 1989; Yasuda and Ohnuma, 1999).

Les espèces de coccinelles prédatrices ont une variété de traits d'histoire de vie qui favorise les rapports de prédation intragilde avec des variations en termes d'intensité, de directionnalité et de symétrie des interactions.

Les coccinelles exploitent leurs proies, majoritairement des hémiptères (Hodek and Honěk, 2009), selon leur besoin physiologique, on distingue alors plusieurs types de proies : (i) les proies essentielles (Dixon, 2000; Hodek, 1962), qui sont nécessaires pour la ponte des œufs et le développement larvaire (Berkvens et al., 2010; Evans et al., 1999; Giorgi et al., 2009; Mills, 1981) ; (ii) les proies acceptées, qui représentent une proie secondaire ou moins favorable; et (iii) les proies alternatives, qui fournissent uniquement l'énergie nécessaire pour survivre pendant une période de famine (Hodek, 1996b). Les communautés de coccinelles se composent donc d'adultes généralistes mobiles qui se nourrissent de proies essentielles, acceptées ou alternatives (Sarwar, 2016) ; et de larves spécialistes aptères, à mobilité réduite, qui ne peuvent achever leur cycle de vie que si certains types de proies essentielles sont disponibles (Evans et al., 1999; Hodek, 1962).

Les hémiptères, souvent regroupés en colonies, facilitent des rencontres fréquentes entre les individus, augmentant ainsi les occasions de prédation intragilde. Sur des végétaux caractérisés par des densités élevées de pucerons, la prédation sur les pucerons parasités est augmentée. Cette

augmentation de la prédation est attribuée à une concentration accrue de prédateurs, elle-même induite par une abondance supérieure de proies disponibles (Chacón and Heimpel, 2010).

Cependant, il est important de noter que toutes les populations de proies des coccinelles ne présentent pas des dynamiques populationnelles uniformes. Les pucerons, par exemple, constituent une ressource dont la distribution est ponctuelle tant spatialement que temporellement, alors que les cochenilles offrent une ressource plus continue et plus diffuse à la fois dans le temps et dans l'espace. (Borges et al., 2013, 2011; Dixon, 2000; Evans, 2003).

Les coccinelles présentent également une grande variation de tailles allant par exemple de 3 à 18 mm chez les Coccinellini (Slipinski et al., 2019). Au cours du cycle de développement d'une espèce, la taille varie considérablement de l'œuf à l'adulte alternant entre des stades immobiles et mobiles (Lucas, 2013; Nedvěd and Honěk, 2012). De ce fait, un phénomène de prédation mutuelle se met en place, où les jeunes stades d'une espèce sont souvent les proies des stades plus matures d'une autre, et vice versa. La vulnérabilité à la PIG est particulièrement marquée pour les œufs et les stades larvaires, petits peu mobiles ou sessiles, tandis que les adultes, plus grands et mobiles, ne sont jamais prédatés avec succès (Lucas, 2012).

La mobilité des espèces de coccinelles, très souvent corrélée à la taille de l'espèce (Hemptinne et al., 2012), implique une réponse modulée à la prédation. La variation de mobilité au long du cycle de vie des coccinelles, permet une transition du rôle de proie à celui de prédateur intragilde au cours de l'ontogenèse (Lucas, 2012).

Hormis la fuite, les coccinelles ont différentes stratégies d'évitement. Avant la ponte, les femelles gravides détectent des substances chimiques de communication, appelées « phéromones de dissuasion de la ponte » trouvées dans les traces larvaires pour éviter de déposer leurs œufs là où des larves de la même espèce ont précédemment circulé (Klewer et al., 2007; Pettersson, 2012; Růžička, 2006, 2002). Une recherche menée par Hemptinne et al. (2001 b) a montré que la barrière chimique de dissuasion de la ponte d'*Adalia bipunctata* est composée d'un ensemble d'alcanes, similaires à ceux trouvés sur la surface des œufs de la même espèce. Ces alcanes se diffusent aisément sur la cuticule hydrophobe des plantes, permettant ainsi au message chimique de couvrir une plus grande surface. De plus, ces alcanes sont résistants à l'oxydation, ce qui les rend stables et durables dans l'environnement, avec certaines signatures chimiques de coccinelles persistant jusqu'à un mois, comme observé chez *Cycloneda limbifer* (Růžička, 2002).

Différentes stratégies de ponte permettent d'éviter la découverte des œufs. Si les œufs sont découverts, des défenses chimiques à leur surface agissent comme des produits sémiocchimiques pour

éviter la prédation intragilde (Hemptinne et al., 2000; Sloggett et al., 2009). Les larves et les adultes sont également capables de sécréter ou « saigner » spontanément de l'hémolymphe riche en alcaloïdes et très répulsive pour leurs éventuels prédateurs (le saignement réflexe) (Holloway et al., 1993, 1991; Pettersson, 2012).

Cette étude a pour objectif de caractériser la symétrie, la direction et l'intensité des relations de prédation intragilde entre *Harmonia conformis* une coccinelle australienne mesurant entre 5.1 et 8.2 mm (Slipinski et al., 2019) et les coccinelles utilisant les psylles comme ressource essentielle ou alternative à La Réunion (Baujeu et al., soumis, cf. Chapitre 2), à savoir : *Exochomus laeviusculus*, une généraliste (Poussereau et al. 2018) mesurant entre $3,51 \pm 0,35$ mm, *Coccinella septempunctata*, une aphidiphage (Iperti, 1999; Zhou et al., 1995) mesurant entre $7,18 \pm 0,71$ mm, et *Olla v-nigrum*, une psylliphage et aphidiphage (Chazeau et al., 1991b; Giorgi et al., 2009; Michaud and Olsen, 2004) mesurant entre $5,18 \pm 0,54$ mm. Cette étude cherche également à vérifier si les coccinelles adultes détectent et recherchent activement les œufs interspécifiques pour le nourrissage à jeun.

Nous avançons les hypothèses que (i) Les espèces de coccinelles détectent mais ne choisissent pas les œufs interspécifiques pour la consommation, (ii) les espèces de coccinelles psylliphages en milieu insulaire tropical de plus grande taille auront une plus grande intensité de prédation intragilde sur les espèces de plus petites tailles ce qui impactera la symétrie des interactions. Nous prédisons donc (i) qu'aucune des espèces ne choisira de se déplacer vers les œufs pour les consommer (ii) qu'*Harmonia conformis* aura une relation de prédation intragilde de moyenne intensité et symétrique avec *Coccinella septempunctata* car leurs tailles sont proches, (ii) *Harmonia conformis* aura une relation de prédation intragilde de moyenne intensité mais dissymétrique avec *Olla v-nigrum*, plus petite et enfin (iii) *Harmonia conformis* aura une relation de prédation intragilde de forte intensité et dissymétrique avec *Exochomus laeviusculus*.

Matériel et Méthodes

Elevage des insectes

Cette étude a nécessité la mise en place d'élevages de 5 espèces, dont quatre espèces de coccinelles prédatrices : *Coccinella septempunctata*, *Olla v-nigrum*, *Harmonia conformis* et *Exochomus laeviusculus* et une espèce de psylles comme proie : *Acizzia uncatoides*.

Prédateurs - Les prédateurs ont été élevés dans une chambre climatique (Température : 26°C, photopériode : 12h/12h jour/nuit) au Pôle Protection des Plantes (3P), à La Réunion (-21.320, 55.485), dans des cages de 60x60 cm d'ouverture de maille de 180 µm (Bugdorm®, modèle BD44545F) et de maille 680 µm (Bugdorm®, modèle BD44545) uniquement pour *Ecochomus laeviusculus* qui ont tendance à pondre à travers les mailles plus grandes.

L'élevage de *Coccinella septempunctata* a été constitué à partir de 15 individus fondateurs de la population obtenus auprès de la biofabrique La Coccinelle provenant du Guillaume à Saint Paul (97423). L'élevage d'*Exochomus laeviusculus* a été constitué à partir de 150 individus prélevés à la station Ligne Paradis du Cirad à Saint Pierre (97410). L'élevage d'*Olla v-nigrum* a été constitué à partir de 35 individus à la station de Bassin Plat du Cirad à Saint Pierre (97410). Ces trois espèces ont été nourries avec des colonies de pucerons (*Myzus persicae*), sur des plants de tabac (*Nicotinia tabacum*) qui leur ont également servi de substrat de ponte. Leur alimentation a été complétée par des œufs d'*Ephestia kuehnniella* congelés en cas de manque de pucerons.

L'élevage de *Harmonia conformis* a été mené dans une chambre climatique du laboratoire de quarantaine NS3 (Température : 26°C, photopériode : 12h/12h jour/nuit). Les 22 adultes fondateurs de l'élevage proviennent de l'élevage de l'Institut National de Recherche en Agriculture, Alimentation et Environnement (INRAE) Sophia Antipolis, prélevés dans le parc du Paradou à Vallauris (13520). Cette espèce a été nourrie aux œufs d'*Ephestia kuehnniella*.

Du papier cartonné noir (Clairfontaine® C352910) plié en accordéon a été utilisé comme support de ponte pour toutes les espèces.

Proies - Les psylles *Acizzia uncatoides* ont été récoltés sur la route du Volcan (2000 m d'altitude) dans la commune du Tampon (97430) avec un Garden Vacuum GVAC (Garden Vacuum STIHL® D-71336 Waiblingen) et ont été élevés en chambre climatique (Température : 17/23 °C ??, photopériode : 12h/12h jour/nuit) dans des cages de 60x60 cm (Bugdorm®, modèle BD44545F) sur des plants de Tamarins des Hauts (*Acacia heterophylla*) issus de la pépinière communale du Tampon (97430). L'élevage du puceron *Myzus persicae* a également été réalisé en chambre climatique (26°C, photopériode : 12h/12h) et provient de la biofabrique La Coccinelle. L'élevage s'est fait sur des plants de tabac (*Nicotiana tabacum*) cultivés en serre NS2 au 3P.

Démarche expérimentale

Test de détection des œufs – Dans l'objectif de déterminer si les adultes des coccinelles détectaient et recherchaient activement les œufs interspécifiques pour la prédation, nous avons testé la détection des œufs à moyenne distance. Des coccinelles adultes ont été isolées et également maintenues en jeûne pendant 24 heures avant le début de la manipulation. Elles ont été placées dans des tubes Eppendorf de 2 ml, lesquels étaient obturés à l'aide d'une éponge permettant une aération, et tapissés de tissu en nylon pour faciliter l'adhérence des coccinelles. Lors de la manipulation, chaque tube Eppendorf a été fixé à un dispositif expérimental servant de chambre de départ, qui débouchait directement sur la partie inférieure d'un raccord en forme de « Y » de 10 mm de diamètre interne (Figure IV-2). Les deux autres extrémités du raccord étaient reliées à des tubes flexibles transparents de 10 cm de long, également tapissés de tissu en nylon. À l'extrémité de chaque tube se trouvait un autre tube Eppendorf : l'un contenait 20 œufs de coccinelle âgés de moins de 48 heures, l'autre était vide. Les variables mesurées incluaient l'espèce de l'adulte et des œufs, le sexe de l'adulte et la chambre sélectionnée par la coccinelle. Si au bout de deux heures d'observation, la coccinelle n'avait pénétré dans aucune des deux chambres, elle était considérée comme n'ayant pas fait de choix. Après deux heures, les coccinelles étaient de nouveau isolées avec des œufs d'*Ephestia*, et la survie était vérifiée après 24 heures. Entre chaque session, le dispositif était immergé dans du TFD4 pendant 24 heures puis rincé à l'eau pour éliminer toute trace d'odeurs.

Harmonia conformis a été testé avec les œufs des trois autres espèces, tandis que les autres espèces ont été testées uniquement avec les œufs de *Harmonia conformis*, avec un total de 30 répétitions par traitement.

Tests de prédation intragilde - Des tests avec nourriture alternative ont été réalisés : 20 larves de stade L4/L5 de *A. uncatoides* ont été introduites dans des boîtes de pétri de 9 cm de diamètre, sans ergots de ventilation, où 20 œufs de coccinelles avaient été préalablement répartis aléatoirement. Une coccinelle adulte, maintenue en jeûne depuis 24h, pour calibrer le niveau de faim et induire un comportement actif de recherche de nourriture, a ensuite été introduite dans la boîte de pétri. Elle a été retirée et sexée au bout d'une heure, puis isolée avec des œufs d'*Ephestia* pour relever son état physiologique 24h après l'expérimentation. Les larves de psylle et les œufs de coccinelle intacts restants ont été comptabilisés dès le retrait de la coccinelle, et la consommation du prédateur a ainsi

été enregistrée. Un œuf entamé a été considéré comme consommé. Entre chaque session, le dispositif était immergé dans un détergent dégraissant alcalin (TFD4) pendant 24h puis rincé à l'eau pour éliminer toute trace d'odeurs.

Analyses statistiques

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées sur le logiciel R (R Core Team, 2023, version 4.2.3).

L'ensemble des tests a été mené sur des « couple Adulte/Œuf ») avec *H. conformis* étant soit le prédateur (Adultes) soit la proie (Œufs) face aux 3 autres espèces de coccinelles (*O. v-nigrum*, *E. laeviusculus* et *C. septempunctata*)

Test de détection des œufs - Les choix réalisés par les coccinelles adultes ont été analysés au moyen d'un test binomial, qui a testé pour chaque espèce si la probabilité que les adultes fassent un certain choix était significativement différente de la probabilité de faire l'autre choix.

Tests de prédation intragilde - Pour tester la préférence des adultes pour les œufs interspécifiques ou les psylles nous avons observé la proportion de psylles et d'œufs consommée. Nous avons testé l'égalité de ces proportions pour chaque couple Adulte/Œuf (test sur la moyenne de Welsh avec la fonction `t.test`).

Dans le but de tester la symétrie et l'intensité de la relation de prédation intragilde entre nos trois couples d'espèces de coccinelles, nous avons effectué une anova avec la fonction `aov` du package 'stats' (Team et al., 2018) sur le nombre d'œufs interspécifiques consommés pour chaque couple suivi d'un test *post hoc* de Tukey avec la fonction `TukeyHSD` du package 'stats' (Team et al., 2018) sur cette anova.

Enfin, pour déterminer quelle espèce consommait le plus de proies extraguildes (psylles) dépendamment du couple Adulte/Œuf, nous avons effectué une anova sur le nombre de psylles consommés pour chaque couple suivi d'un test *post hoc* de Tukey sur cette anova.

Résultats

Test de détection des œufs – Ces tests montrent une tendance plus forte de choisir la chambre vide que la chambre avec des œufs pour *C. septempunctata* ($P = 0,04$) et *E. laeviusculus* ($P = 0,05$),

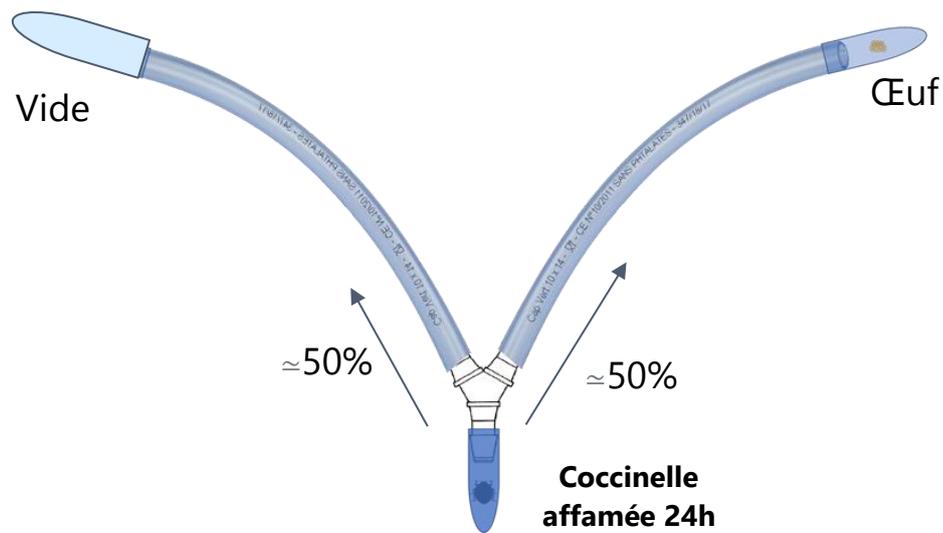


Figure IV-2. Schéma du dispositif en Y pour les tests de détection des œufs interspécifiques par les adultes de coccinelles. Chaque test, un adulte de coccinelle affamé pendant 24h est placé en bas de l'olfactomètre en Y puis son choix est relevé au bout de 2h d'expérimentation.

avec respectivement 70 et 69% des choix dirigés vers la chambre vide. A l'inverse, *H. conformis* ($P = 1$) et *O. v-nigrum* ($P = 0,7$) ne font pas de choix préférentiel. Les analyses des choix de *H. conformis* selon l'espèce des œufs ($P > 0,05$) ou le sexe de l'adulte ($P > 0,05$) montrent également que la fréquence des choix n'est pas significativement différente du hasard.

Aucun individu n'est mort 24 h après l'expérimentation.

Tests de prédation intraguilde - La proportion de psylles consommés est comparée à la proportion d'œufs consommés, et ce pour chaque couple de Adulte/Œufs (Figure IV-3).

Quatre des six couples de proie/prédateur ont consommé significativement plus de psylles que d'œufs (Figure IV-3). Seuls les cas de *Coccinella septempunctata*/*Harmonia conformis* et de *Harmonia conformis*/*Exochomus laeviusculus* ont montré une consommation des deux types de proie qui n'est pas significativement différente ($P = 0,96$ et $0,73$) (Figure IV-3).

La proportion d'œufs consommés ne diffère pas significativement entre *C. septempunctata* ($25 \pm 6\%$) et *H. conformis* ($32 \pm 7\%$) ($P > 0,05$). Toutefois, la proportion d'œufs d'*E. laeviusculus* consommés par *H. conformis* ($67 \pm 8\%$) est significativement supérieure de celle des œufs de *H. conformis* consommés par *E. laeviusculus* ($8 \pm 3\%$) ($P < 0,05$). De même, *H. conformis* ont consommé en moyenne une plus grande quantité d'œufs d'*O. v-nigrum* ($34 \pm 8\%$) par rapport à la quantité d'œufs de *Harmonia conformis* consommés par *O. v-nigrum* ($12 \pm 4\%$, $P < 0,05$).

On remarque également une consommation significativement plus élevée des œufs de *E. laeviusculus* par *H. conformis* par rapport aux 5 autres tests de consommation des œufs. Et inversement, *E. laeviusculus* a consommé significativement moins d'œufs de *H. conformis* que tous les autres tests de consommation des œufs.

La consommation des œufs de *C. septempunctata* et de *O. v-nigrum* par *Harmonia conformis* ne diffère pas significativement (Figure IV-4).

Coccinella septempunctata affiche la consommation la plus faible de psylles, avec une moyenne de $22 \pm 5\%$, significativement plus basse que celle d'*E. laeviusculus*, qui est de $41 \pm 8\%$. Le troisième groupe comporte les adultes de *Olla v-nigrum* contre les œufs de *H. conformis* et les adultes

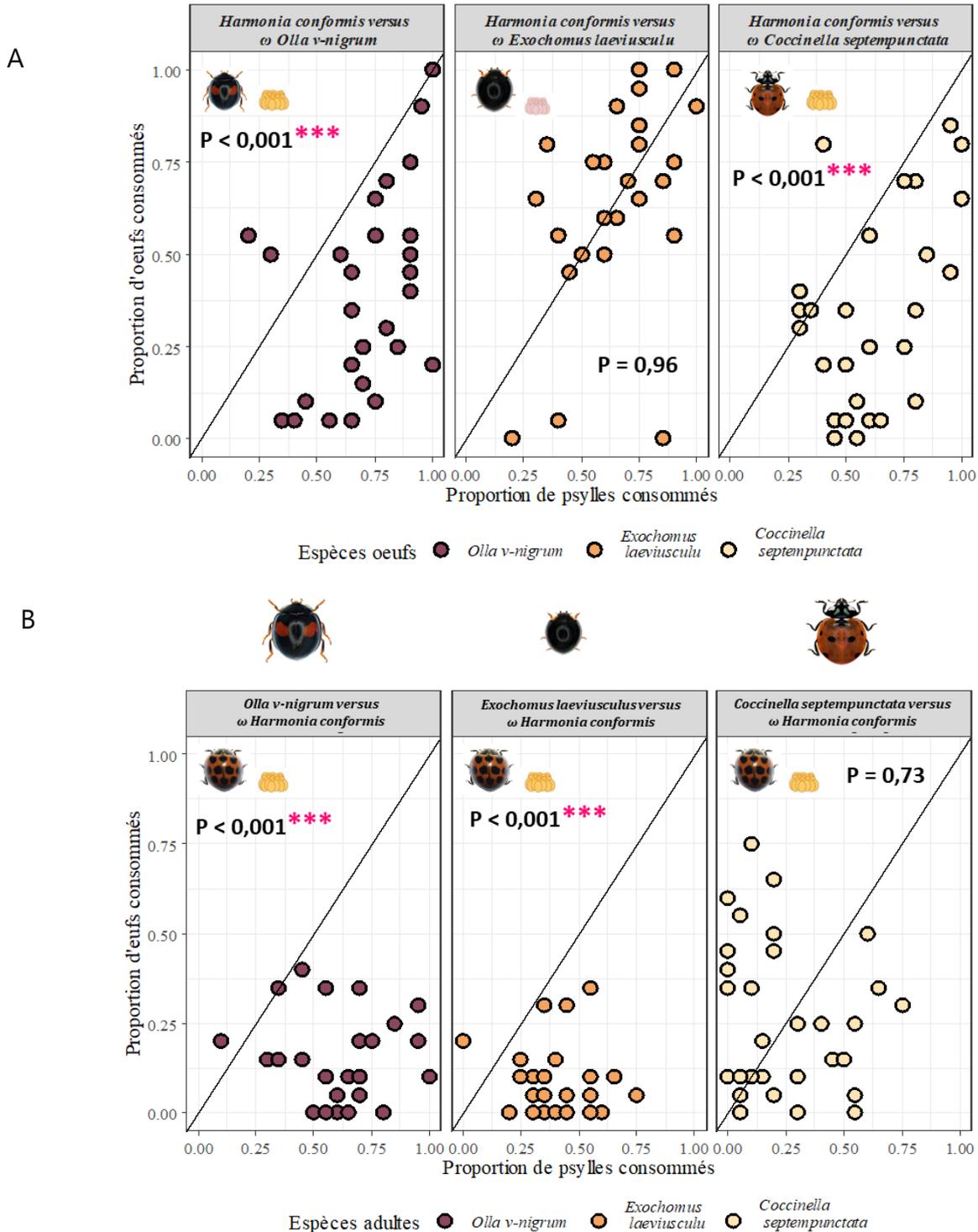


Figure IV-3. Relation entre la proportion de psylles consommés et la proportion d'œufs consommés pour chaque couple de prédateur intragilde /proie intragilde, avec tracé de la bissectrice. Les points sur la bissectrice sont les tests pour lesquels les adultes ont consommé les deux proies dans les mêmes proportions, sous la bissectrice, les adultes qui ont consommé plus de psylles que d'œufs. (A) *H. conformis* adulte vs les œufs des espèces présentes à La Réunion et (B) Les adultes des espèces présentes à La Réunion vs les œufs de *H. conformis*.

de *H. conformis* contre les œufs des trois autres espèces avec des proportions moyennes respectives allant de $64 \pm 9\%$ à $72 \pm 6\%$ (Figure IV-5).

Le couple proie/prédateur a un effet significatif sur le nombre total de proies totales consommées (psylles + œufs) ($P < 0,001$). Les groupes distingués sont les adultes *E. laeviusculus* et *C. septempunctata* qui consomment en moyenne 10 ± 2 proies en 1h. Le deuxième groupe est uniquement composé des adultes de *Olla v-nigrum* avec une consommation moyenne de 15 ± 2 proies. Enfin l'espèce avec les adultes les plus voraces est *Harmonia conformis*, avec un nombre de proies consommées moyen de 22 ± 2 . Aucun individu n'est mort après l'expérimentation.

Discussion

Recherche active des œufs - Les adultes des espèces *Coccinella septempunctata* et *Exochomus laeviusculus* semblent choisir préférentiellement la chambre vide. *Harmonia conformis* et *Olla v-nigrum* sont très proches du ratio aléatoire de 50%, avec des effectifs beaucoup plus conséquents pour *Harmonia conformis*. ($P = 1$ et $0,743$). Ces résultats peuvent signifier soit que les deux choix proposés représentent la même attractivité pour les adultes de ces espèces soit qu'ils ne sont pas capables de détecter les œufs dans notre dispositif expérimental. Il a largement été démontré que les coccinelles s'aident d'une large gamme de données sensorielles comme l'odorat, la vue, le toucher ou le goût (Togni et al., 2016). Les adultes s'appuient sur des indices visuels tels que la structure des plantes et la forme générale de l'habitat (Nakamuta, 1984). L'odorat est utilisé pour localiser les proies (Hodek and Evans, 2012; Pettersson, 2012; Sarmiento et al., 2007a) et aussi pour détecter les concurrents ou les prédateurs intraguïdes (Sarmiento et al., 2007a). Cette étude montre que les coccinelles ne recherchent pas activement ou ne détectent pas les œufs interspécifiques pour leur consommation ce qui peut entraîner une diminution de la fréquence des interactions intraguïdes. D'autant que les stratégies d'oviposition diffèrent significativement entre les espèces. *Exochomus laeviusculus* adopte une stratégie d'oviposition unique en pondant des œufs isolés dans les aspérités à la surface des plantes hôtes, les rendant moins accessibles aux prédateurs comparativement aux autres espèces qui déposent leurs œufs sur les feuilles en position verticale (Pers. obs). Cette adaptation pourrait réduire le risque de rencontre et donc de prédation intraguïde dans des conditions naturelles.

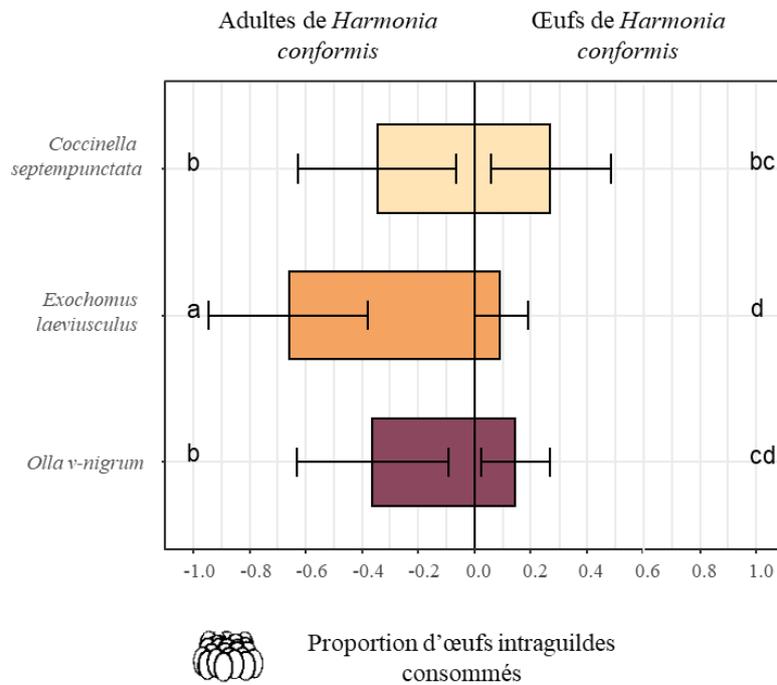


Figure IV-4. Proportion d'œufs de *C. septempunctata*, *E. laeviusculus* et d'*O. v-nigrum* consommées par les adultes de *H. conformis* (à gauche) et proportion d'œufs d'*H. conformis* consommés par les adultes de ces 3 espèces (à droite). Les lettres indiquent les résultats du test de Tuckey sur l'anova et les lettres différentes démontrent une différence significative entre deux consommations.

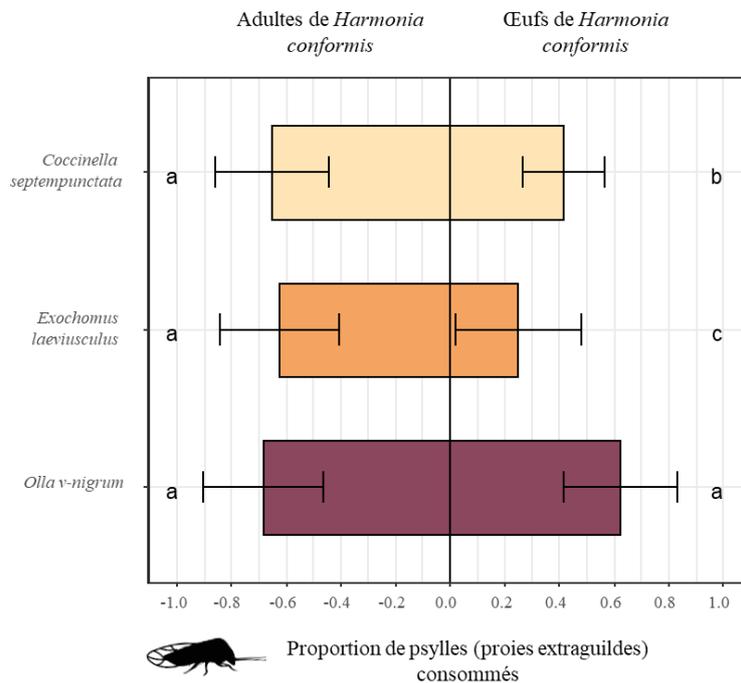


Figure IV-5. Proportion de larves de psylles *Acizzia uncatoides* consommés par les adultes de *H. conformis* (à gauche) et proportion d'œufs d'*H. conformis* consommés par les adultes de ces 3 espèces (à droite). Les lettres indiquent les résultats du test de Tuckey sur l'anova et les lettres différentes démontrent une différence significative entre deux consommations

Consommation de psylles - La consommation de psylles par les différentes espèces testées se structure très clairement selon le régime alimentaire. En effet, l'espèce qui consomme le moins de psylles est *C. septempunctata*, une espèce aphidiphage, suivie par *Exochomus laeviusculus* qui est polyphage et donc non spécialiste. Enfin, les plus grosses consommatrices de psylles sont les coccinelles qualifiées de psylliphages à savoir *Harmonia conformis* et *Olla v-nigrum*. Les deux espèces ayant consommé les larves de psylles dans les mêmes proportions, l'efficacité de *Harmonia conformis* peut être comparable à celle de *Olla v-nigrum*. *Olla v-nigrum* est une coccinelle largement utilisée en lutte biologique contre les psylles, elle a été introduite en Nouvelle-Calédonie puis à La Réunion pour des objectifs de lutte biologique contre *Heteropsylla cubana* (Chazeau et al., 1991 ; Nicolas et al., 2015 ; Vandeschricke et al., 1992).

Préférence pour les œufs par rapport aux psylles – Pour la comparaison des consommations d'œufs et de psylles pour les trois couples Adulte/Œuf, aucun des cas n'a montré une consommation d'œufs supérieure à la consommation de psylles. Cela dit, deux couples ont présenté une équivalence statistique entre la consommation des deux types de proies : *Coccinella septempunctata* contre *Harmonia conformis* et *Harmonia conformis* contre *Exochomus laeviusculus*. Les autres couples consomment tous significativement plus de psylles que d'œufs. Cette observation est conforme aux prédictions de la théorie de la prédation intraguilde nutritive, selon laquelle la prédation intraguilde se manifeste en réponse à une pénurie de ressources alimentaires essentielles ou alternatives (Lucas, 2012). Les larves de psylles, représentant la proie essentielle ou alternative de ces coccinelles, elles sont consommées préférentiellement jusqu'à ce que leur densité soit trop faible.

La forte consommation d'œufs d'*Exochomus laeviusculus* par *Harmonia conformis* pourrait correspondre à cette théorie au vu de la forte proportion de psylles consommés. Pour ce qui est des adultes de *Coccinella septempunctata*, la faible proportion de psylles consommés va à l'encontre de cette théorie. Cette coccinelle est aphidiphage et est donc spécialisée pour la consommation de pucerons (Cheng et al., 2018), la rendant potentiellement moins efficace pour la capture et la consommation de proies plus rapides comme les psylles. Cette hypothèse peut alors mieux expliquer la faible proportion de psylles consommés. Il est cependant survenu que lors de certains tests les adultes de *H. conformis* consommaient la totalité des proies extraguildes les obligeant alors à consommer des œufs.

Voracité totale - *Harmonia conformis* manifeste une voracité supérieure à celle d'*Olla v-nigrum* et à toutes les autres espèces étudiées, ce qui pourrait contribuer à un contrôle biologique efficace des psylles. Cette voracité remarquable a entraîné dans plusieurs cas la consommation intégrale des proies, tant intraguilde qu'extraguilde. Ce phénomène a également été observé par MacDonald et al. (2016), où le nombre de proies disponibles s'est révélé insuffisant pour mettre à satiété cette espèce. La différence de voracité observée entre les espèces psylliphages et les autres peut être attribuée à la spécificité de la proie disponible, comme l'ont démontré Lucas et al. (1998). Une étude réalisée par Lucas et al. (1998) sur la voracité comparative de trois espèces de coccinelles prédatrices, incluant *Coccinella septempunctata* et une espèce du genre *Harmonia*, a mis en évidence l'impact de la spécificité alimentaire sur la voracité. En particulier, la consommation plus faible observée chez *Coccinella septempunctata* par rapport aux coccinelles du genre *Harmonia* est imputable à une différence dans leur spécificité alimentaire, la première étant principalement aphidiphage, tandis que la seconde est psylliphage, corroborant les résultats rapportés dans l'étude de Lucas et al. (1998).

La voracité est directement liée à la différence de taille entre le prédateur et la proie : plus cette différence est conséquente, plus le prédateur sera vorace (Lucas et al., 1998). La taille du prédateur est donc importante pour expliquer les différences de voracité observées, surtout dans le cas de prédateurs avec le même régime alimentaire comme *Harmonia conformis* et *Olla v-nigrum*. La plus grande taille de *Harmonia conformis*, par rapport aux coccinelles psylliphages présentes à La Réunion, pourrait expliquer pourquoi cette espèce est la plus vorace.

Intensité, direction et symétries de la prédation intraguilde – Cette étude montre qu'*Harmonia conformis* consomme les œufs des trois autres espèces étudiées et que les 3 autres espèces consomment les œufs d'*H. conformis*.

La consommation d'œufs de *Olla v-nigrum* consommés par *H. conformis* ($34 \pm 8\%$) est significativement supérieure à la proportion d'œufs d'*H. conformis* consommés par *Olla v-nigrum* ($15 \pm 4\%$) ($P < 0,05$). La proportion d'œufs d'*E. laeviusculus* consommés par *H. conformis* est significativement supérieure à celle des œufs de *H. conformis* consommés par *E. laeviusculus* ($8 \pm 3\%$). De plus, les adultes de *Harmonia conformis* consommaient les œufs d'*Exochomus laeviusculus* en plus grande quantité que tous les autres tests de consommation d'œufs. La petite taille des œufs d'*Exochomus laeviusculus* (environ 1mm) pourrait être une des raisons de cette consommation accrue.

En effet, selon [Nedvĕd and Honĕk \(2012\)](#), la taille des œufs, qui est proportionnelle à celle des adultes, pourrait influencer la satiété et la tolérance à la toxicité des œufs de coccinelles lors de la consommation par des prédateurs intraguildes. D'autant plus que la défense chimique des œufs chez *Exochomus laeviusculus* implique des alcaloïdes spécifiques à la sous-famille des *Chilocorinae*, notamment l'exochomine et les chilacorines A, B, C et D. Ces composés, décrits par [Daloze et al. 1994](#), [Glisan King et Meinwald 1996](#); [Laurent et al. 2002](#), diffèrent structurellement de ceux présents chez les *Coccinellinae*. Il reste à déterminer si cette différence structurelle influence l'efficacité de ces alcaloïdes en tant que mécanismes de défense contre les prédateurs, une question peu explorée à ce jour ([Daloze et al., 1994](#); [Laurent et al., 2005](#)). Les relations de prédateurs intraguildes sont donc mutuelles et asymétriques entre *Harmonia conformis* et *E. laeviusculus* ou *Olla v-nigrum*.

A contrario, la consommation d'œufs d'*Harmonia conformis* par *Coccinella septempunctata* ($25 \pm 6\%$ des œufs) n'est pas significativement différente de la consommation d'œufs de *Coccinella septempunctata* par *Harmonia conformis* ($32 \pm 7\%$ des œufs). Cela montre que la relation de prédation intragilde est mutuelle et symétrique entre *Harmonia conformis* et *Coccinella septempunctata*.

Il est nécessaire de prendre en compte l'écologie des espèces de coccinelles pour comprendre ces phénomènes dans un contexte plus complexe que celui d'un milieu contrôlé. La spécificité alimentaire des espèces joue un rôle déterminant. Par exemple, *Coccinella septempunctata*, principalement aphidiphage, peut réduire les interactions de prédation intragilde car les psylles ne constituent pas sa proie principale pour la reproduction ([Cheng et al., 2018](#)). Cette spécificité lui permet de sélectionner des sites de ponte inaccessibles aux espèces strictement psylliphages. À l'opposé, *Olla v-nigrum*, qui est psylliphage, dépend en partie de cette ressource pour se reproduire. Cette spécialisation pourrait la rendre plus vulnérable à la prédation intragilde, étant donné son incapacité à opter pour une autre source de nourriture pour sa reproduction ([Chakraborty, 2015](#); [Kang and Wedekin, 2013](#); [Snyder and Ives, 2003](#)). Enfin, *Exochomus laevisuculus*, étant polyphage, peut se nourrir de divers types de proies, réduisant ainsi l'impact de la prédation intragilde que pourraient subir les espèces spécialisées en psylles ([Kang and Wedekin, 2013](#); [Polis et al., 1989](#); [Rosenheim et al., 1993](#); [Uiterwaal et al., 2023](#)).

La densité de psylles observée à La Réunion est beaucoup plus élevée que celle des proies intraguildes ([Baujeu et al., soumis](#)). La réalisation de tests de prédation intragilde avec plusieurs

densités de psylles permettrait ainsi de combler les limites de cette étude et d'apporter des informations essentielles sur les impacts de la prédation intragilde chez les coccinelles psylliphages.

Conclusion

Cette étude met en évidence des interactions de prédatons intraguildes complexes au sein des communautés de coccinelles psylliphages. Ces interactions sont multidirectionnelles au sein de la communauté d'espèces présentes à La Réunion et *Harmonia conformis*. Entre des espèces de tailles similaires présentant des défenses chimiques des œufs analogues, telles que *Coccinella septempunctata* et *Harmonia conformis*, la relation est symétrique et d'intensité moyenne par rapport aux autres interactions étudiées. Entre des espèces dont la taille diffère légèrement et qui possèdent des défenses chimiques des œufs similaires, comme *Olla v-nigrum* et *Harmonia conformis*, la prédation intragilde est asymétrique, favorisant l'espèce la plus grande qui subira cette interaction à une intensité plus faible que l'espèce plus petite. Enfin, entre des espèces de tailles très différentes et présentant des défenses chimiques des œufs divergentes, à savoir *Exochomus laevisuculus* et *Harmonia conformis*, la relation est asymétrique en faveur de la plus grande et de forte intensité par rapport aux autres interactions étudiées. Ces tests menés en laboratoire montrent l'existence, la direction, la symétrie et les différences d'intensité des relations de prédation intragilde entre les espèces psylliphages. Des tests en milieu naturel permettraient de moduler ces résultats en prenant en compte la biologie et l'écologie des modèles d'étude.

Discussion Générale

6. Discussion générale

Les invasions biologiques des archipels tropicaux et subtropicaux par les coccinelles

Importance de la biogéographie des îles océaniques sur la richesse des coccinelles

En dressant l'inventaire des espèces de coccinelles dans 86 îles océaniques appartenant à 11 archipels, cette thèse a permis de démontrer l'impact significatif de la géographie des îles sur la richesse spécifique des coccinelles.

Nos analyses ont mis en évidence l'effet significatif de la distance au continent sur la richesse spécifique des coccinelles en milieu insulaire tropical. Plus l'île est éloignée du continent, moins elle abrite d'espèces de coccinelles indigènes et plus le nombre d'espèces exotiques augmente. Notre étude détaillée pour les coccinelles est conforme aux résultats obtenus pour les fourmis ou plus largement pour les plantes vasculaires, les oiseaux, ou les reptiles dans l'étude de [Moser et al. en 2018](#). Les espèces de coccinelles en milieu insulaire répondent alors à « *the theory of island biogeography* » avancée par [MacArthur et Wilson en 1967](#).

Nous en déduisons donc que la colonisation naturelle des îles par les espèces de coccinelles est entravée par la distance des îles au continent. D'autant plus que, malgré une divergence phylogénétique estimée entre 125 millions d'années ([Mckenna et al., 2015](#)), aucun phénomène de radiation évolutive des coccinelles n'a été démontré dans les îles. Cela implique que la totalité des espèces de coccinelles présentes dans les îles sont issues d'évènements de colonisation successifs à partir des continents menant, que dans de très rares cas, à une spéciation.

Néanmoins, le petit nombre d'espèces indigènes dans les îles isolées les rendent particulièrement sensibles aux invasions biologiques ([MacArthur and Wilson, 1967](#); [Moser et al., 2018](#)). En effet, la faible diversité des espèces entraîne l'existence de niches écologiques vacantes et donc disponibles pour une nouvelle espèce colonisatrice ([Borges et al., 2006](#); [MacArthur and Wilson, 1967](#); [Moser et al., 2018](#)). Ainsi, les îles éloignées du continent sont plus à même d'être colonisées par de nouvelles espèces de coccinelles. On ne connaît par exemple aucune espèce de coccinelle indigène de l'archipel d'Hawaï'i situé à 6000 km des côtes continentales. Pourtant, cet archipel est le plus riche en espèces de coccinelles avec 66 espèces exotiques établies.

La distance au continent n'explique pas seule la répartition des coccinelles. En effet nous avons démontré que la superficie et surtout l'altitude des îles ont un impact significatif sur la richesse spécifique des espèces indigènes et introduites. Les îles de plus grande taille offriraient potentiellement des habitats plus divers, soutenant ainsi une biodiversité plus riche (Dewar and Richard, 2007; Slaton, 2015; Steinbauer et al., 2016). Les îles à fort relief présentent, par leur gradient altitudinal et les effets orographiques, une gamme de niches climatiques plus large ce qui influence également la diversité des espèces. Les hautes altitudes, souvent plus froides, présentent également des niches écologiques favorables aux espèces tempérées (Meyer III and Cowie, 2010). Nous pouvons citer pour exemple l'établissement récent de la coccinelle de région tempérée *Coccinella septempunctata* (Zhou et al., 1995) en mars 2020 à La Réunion île dont le climat est globalement considéré comme tropical mais avec un fort gradient altitudinal (Davidson et al., 2023).

Bien que « *the theory of island biogeography* » jouisse d'une large acceptation, elle ne suffit pas, à elle seule, à expliquer les échecs d'établissement d'espèces. En effet, de nombreux autres paramètres environnementaux interviennent dans le processus d'invasion d'une espèce. Parmi ces facteurs, l'adéquation de la niche climatique s'avère déterminante (Bacon et al., 2014; Bomford et al., 2010; Peterson et al., 2011). Cette adéquation, en interdépendance avec l'origine de la population d'origine introduite, a été déterminante dans l'échec d'établissement de *Harmonia axyridis* aux Açores (Soares et al., 2017). Cette même espèce, introduite à La Réunion (Manikom, 1986), ne s'est pas acclimatée malgré son potentiel invasif reconnu (Brown et al., 2011; Facon et al., 2011; Soares et al., 2008).

De plus, si les paramètres environnementaux sont importants il est évidemment essentiel que les traits d'histoire de vie des espèces soient en adéquation avec l'insularité et les conditions spécifiques dans le nouvel environnement.

Importance des traits des espèces sur le transport et la colonisation

Nous avons également mis en évidence la prédominance des espèces de petite taille dans les îles, ainsi qu'une différence significative en termes de taille entre les espèces indigènes et celles introduites, ces dernières étant généralement plus grandes. Les petites coccinelles semblent être de meilleures colonisatrices à longue distance, probablement en raison de leur capacité accrue à être emportées par les vents. En effet une fois en vol, la taille, la masse et la forme d'un insecte influencent considérablement sa flottabilité, ce qui affecte l'altitude et la distance qu'il peut atteindre lors de sa

dispersion (Glick, 1939). Les insectes plus petits et plus légers atteignent généralement des altitudes plus élevées et parcourent de plus grandes distances comparés à leurs homologues plus grands et plus lourds (Taylor et al., 1979).

Le rapidité de chute des insectes varie également ; les insectes plus denses redescendent plus rapidement, tandis que ceux au corps plus plat, en particulier ceux qui sont allongés ou ornés d'épines ou de poils, ont tendance à avoir des taux de descente plus lents (Pedgley et al., 1982). Les Scymninae, en particulier la tribu des Scymnini, sont généralement de taille inférieure à 3,0 mm ; de forme ovale, arrondie ou oblongue ; avec une surface dorsale et des yeux pubescents (Xiong-fei and Gordon, 1986). Elles remplissent donc tous les critères pour être les meilleures colonisatrices des îles et représentent 44,60% des espèces indigènes et 39,41% des espèces totales de coccinelle de l'ensemble des îles étudiées.

Sélection stochastique des régimes alimentaires des coccinelles

Notre recherche a révélé que, sur les îles, aucun régime alimentaire spécifique n'est préférentiellement sélectionné. Ainsi, la diversité des régimes alimentaires observée sur ces îles reflète l'évolution des préférences alimentaires à l'échelle globale (Giorgi et al., 2009). Ce résultat est d'ailleurs aussi conforme à « *the theory of island biodiversity* » qui suggère qu'il n'y a pas de relation entre l'amplitude du régime alimentaire et la superficie de l'île, puisqu'il postule que la diversité locale est un échantillon aléatoire des ensembles régionaux (MacArthur and Wilson, 1967). Nous avons montré que les communautés insulaires sont principalement composées de coccinelles coccidiphages et aphidiphages.

Pourtant, en milieu continental, les espèces de coccinelles coccidiphages sont connues pour être de meilleures colonisatrices car les cochenilles sont des proies dont la dynamique temporelle est en générale constante. Les coccinelles coccidiphages ne connaissent donc que rarement de pénuries de ressources alimentaires (Dixon, 2000). Ce qui est contraire aux espèces aphidiphages pour qui la disponibilité des populations de pucerons varie rapidement au fil de l'année, influençant également les taux de cannibalisme et la prédation intraguilde (Yasuda et al., 2004).

La difficulté de l'étude de l'effet des régimes alimentaires des coccinelles sur les invasions réside notamment dans le manque de connaissance de la biologie des espèces. En effet, les préférences alimentaires des coccinelles sont souvent déterminées par association visuelle (Hodek and Evans, 2012; Hodek and Honěk, 2009). Cependant, les coccinelles consomment parfois des proies

acceptés, voir même des proies toxiques, qui ont un effet négatif sur la fitness (Guroo et al., 2017; Hodek, 1967). Cela peut amener une confusion sur les régimes de certaines espèces peu étudiées. De plus, si la présence de larves est souvent déterminante pour la déduction des proies essentielles ou alternatives (Hodek and Evans, 2012), certaines espèces pondent sur des ressources inappropriées, particulièrement lorsque la dynamique de leurs proies essentielles ou alternatives s'effondre (Mills, 1981) entraînant de nouvelles confusions. Enfin, notre analyse n'a pas pris en compte l'effet des régimes alimentaires polyphages. Pourtant, une plus grande diversité alimentaire pourrait accroître le potentiel invasif d'une espèce (Berkvens et al., 2010), en permettant aux coccinelles de se nourrir de proies alternatives, et ainsi en facilitant son établissement dans des habitats où les proies préférées sont peu nombreuses (Evans et al., 1999). Par exemple, *Harmonia axyridis*, initialement introduite comme agent de biocontrôle, est devenue invasive en exploitant une large gamme alimentaire incluant les pucerons et les cochenilles ou des psylles (Berkvens et al., 2010; Majerus et al., 2006).

L'importance des traits d'histoire de vie dans le succès d'établissement des espèces de coccinelles en milieu insulaire

Malgré l'implication de l'homme dans le transport des espèces exotiques, notre étude démontre que le succès d'établissement d'une espèce de coccinelle en milieu tropical insulaire va en faveur des petites espèces. Pourtant, il est reconnu que si la petite taille facilite la dispersion des petites espèces à travers la facilitation de leur transport (Glick, 1939), les grandes coccinelles présentent une grande capacité de dispersion à courtes distances (Hemptinne et al., 2012; Soares et al., 2018). Cela pouvant leur conférer une meilleure invasivité une fois leurs arrivées dans le nouvel environnement. En effet, la taille généralement corrélée avec la capacité de vol et de reproduction est un atout pour coloniser de nouveaux habitats et accroître sa population (Hemptinne et al., 2012; Lester et al., 2007; Tripathi and Omkar, 2017).

Cependant, la limitation des ressources en milieu insulaire est un paramètre déterminant pour l'invasion de ces milieux par une espèce exotique (Carey et al., 2023; Triantis et al., 2003; Wright, 1983). Les espèces de petite taille, étant moins voraces, présentent une efficacité accrue dans le maintien de leur croissance due à une demande plus faible en ressources alimentaires et une capacité supérieure de conversion de ces ressources (Omkar et al., 2014). Les petites coccinelles montrent souvent une capacité à prospérer, même en présence de faibles densités de pucerons. Elles peuvent généralement exploiter les colonies dès les premières phases de l'accroissement de la population de pucerons, alors

que les espèces de plus grande taille ne commencent à se nourrir que lorsque la population de pucerons a déjà significativement augmenté (Honěk et al., 2008). Les petites coccinelles arrivent donc plus tôt sur les ressources avant les grosses espèces plus voraces et souvent plus compétitives.

Les espèces présentes dans un grand nombre d'écorégions ont un meilleur taux de succès d'établissement. Ces espèces présentent probablement une plus grande amplitude écologique ce qui leur permet de s'adapter à divers habitats, leur permettant à la fois de coloniser des milieux singuliers comme les îles océaniques mais aussi d'accéder à des habitats avec parfois moins de contraintes écologiques comme la compétition (Soares et al., 2018).

Alors qu'au niveau de la richesse spécifique globale nous avons démontré que la sélection des régimes alimentaires résultait d'un échantillonnage aléatoire de la population régionale, nous démontrons qu'à Hawaï'i les espèces psylliphages s'établissent significativement plus que les aphidiphages, les coccidiphages et les aleurodiphages. Cela va à l'encontre des conclusions de Dixon 2000 qui avance que les espèces coccidiphages sont de meilleures colonisatrices. Cependant, l'expansion mondiale des psylles en particulier à Hawaï'i et à La Réunion avec l'invasion de *Acizzia uncatoides* (Leeper and Beardsley, 1976; Ouvrard et al., 2016), *Heteropsylla cubana* (Beardsley and Uchida, 1990; Quilici et al., 1995), *Diaphorina citri* (Lu et al., 2021) et *Glycaspis brimblecombei* (Vinot et al., 2023), peut expliquer l'élargissement de la niche écologique des coccinelles psylliphages dans ces archipels. En effet les invasions biologiques perturbent fortement les réseaux trophiques ce qui favorise en général l'établissement d'espèces exotiques (Wainright et al., 2021). Nous n'avons pas constaté cette tendance à La Réunion ce qui peut s'expliquer par le fait que seulement deux espèces de coccinelles psylliphages y ont été volontairement introduites (Quilici et al., 1995). *Olla v-nigrum* s'est établie à l'inverse de *Curinus coeruleus*. Cette différence de succès d'établissement peut s'expliquer par divers facteurs. Premièrement, *Olla v-nigrum* est une espèce polymorphe ce qui lui confère un avantage adaptatif par rapport à *Curinus coeruleus* (Evans et al., 2011). Il nous a d'ailleurs été rapporté que la population d'origine était principalement composée d'individus gris à taches noires alors qu'aujourd'hui le morphe dominant est le noir (Frank, Manikom, Com. Pers). Cela suggère une potentielle sélection de traits adaptatifs. De plus, d'après les cahiers de laboratoires consultés, *Olla v-nigrum* a bénéficié d'une pression de propagule bien supérieure à *Curinus coeruleus*. En effet, *Olla v-nigrum* a été introduite dans 24 stations dispersées dans l'Ouest de l'île tandis que *Curinus coeruleus* n'a été introduite que dans une seule station. Ce qui montre l'importance de la prise en compte des événements stochastiques dans l'étude des succès d'invasion d'espèce. De plus, les événements stochastiques comme les perturbations de l'habitat (Borges et al., 2006) ont pu impacter

le succès d'établissement de ces deux espèces. (Bacon et al., 2014; Bajeux et al., 2019; Drake, 2004; Fauvergue, 2022). Cependant, malgré leur importance, ces événements restent souvent très difficiles à mesurer sur une communauté entière.

Implication des invasions biologiques des coccinelles pour la lutte biologique

Dans le cadre d'un programme de lutte biologique, comprendre les invasions biologiques des coccinelles en milieu insulaire est un point clé. En effet, le premier risque encouru lors de la mise en pratique d'un programme de lutte biologique est celui du non-établissement de l'auxiliaire menant de façon précoce à l'échec du programme (Morin et al., 2009). Notre étude montre que les îles les plus éloignées du continent et par conséquent les plus pauvres en espèces sont les plus enclines à accueillir de nouveaux organismes de lutte. Les grandes îles et surtout à fort gradient altitudinal y sont également favorables.

La taille de l'auxiliaire semble aussi être un facteur influençant les établissements en milieu insulaire probablement via des mécanismes de compétition et d'accès aux ressources. Le régime alimentaire de la coccinelle ne semble pas être un facteur de présence des espèces dans les îles. Cependant, en cas d'invasions biologiques successives par un type de proie particulier, les espèces de coccinelles au régime alimentaire associé peuvent être avantagées. Comme par exemple, les coccinelles psylliphages qui montrent un meilleur taux d'établissement à Hawaï'i à la suite de l'invasion de *Acizzia uncatoides*.

Parmi ces multiples introductions de coccinelles, deux espèces se sont montrées invasives. La première *Harmonia axyridis* a une dispersion exceptionnelle en Amérique du Nord (Chapin and Brou, 1991). Cette espèce possède tous les traits favorables à une invasion réussie : une grande taille, une capacité de reproduction accrue, un polymorphisme important, un régime alimentaire très varié (Soares et al., 2008). En plus de son invasivité, il a été démontré que la sous population de cette espèce introduite avait bénéficié d'une purge d'allèles délétères entraînant la sélection d'un 'super-organisme' parfaitement adapté à son environnement (Facon et al., 2011). Pourtant, cette espèce a été introduite aux Açores (Alaniz et al., 2020), à Hawaï'i (Leeper, 2015) et à La Réunion (Manikom, 1986) mais n'a pas connu de tel essor puisqu'elle ne s'est établie dans aucun de ces archipels.

Coccinella septempunctata a également démontré une expansion spectaculaire en Amérique du Nord (Evans, 2000) où elle exerce une compétition élevée vis-à-vis des espèces natives

(Turnipseed et al., 2014). Cette espèce a également été introduite en milieu insulaire et s'est établie à Hawaï'i (Leeper, 2015), aux Açores (Israelson, 1984) et à La Réunion (Baujeu et al, soumis).

Ce **premier chapitre** met en lumière l'importance de la biogéographie des îles et des traits spécifiques des coccinelles prédatrices dans le cadre de leurs invasions. Bien que des résultats similaires aient été obtenus pour les fourmis et les lézards (Moser et al., 2018), ils restent rares pour les prédateurs carnivores telles que les coccinelles prédatrices. Il est important de reconnaître que les milieux insulaires constituent des écosystèmes fragiles, abritant des communautés biologiques uniques et souvent sous-étudiées. Les invasions par des espèces exotiques représentent des perturbations majeures pour ces environnements. De plus, la compétition interspécifique peut agir comme un mécanisme régulateur, potentiellement limitant pour l'introduction de nouvelles espèces. Ainsi, il est impératif de continuer les recherches pour déchiffrer comment les espèces invasives s'intègrent et modifient la dynamique de ces communautés insulaires. C'est pourquoi cette étude s'est ensuite intéressée au cas des communautés de coccinelles, en faisant un focus sur les psylliphages à La Réunion afin de définir les paramètres qui influent sur la composition et la structuration de ces communautés.

Une communauté de psylliphages diversifiée

L'importance de l'espèce de proies et de l'altitude dans la structuration des communautés

Notre étude de la structuration des communautés de coccinelles psylliphages a montré que la composition en espèces est différente entre les deux systèmes étudiés : *Acizia uncatoïdes* sur *Acacia heterophylla* dans les hauts de l'île, composée de tamarinaies et de forêts ericoïdes (de 1400 à 2000 m) et *Heteropsylla cubana* sur *Leucaena leucocephala* à basse et moyenne altitude (de 0 à 400 m) composée de milieux très anthropisés.

Cette étude a d'abord montré que la communauté de coccinelles psylliphages était scindée en deux sous-communautés structurées par l'altitude et l'espèce de psylles.

De part leurs types d'habitats et leur niveau d'anthropisation très différents, les hautes et les basses altitudes diffèrent grandement impliquant aussi des différences importantes sur la structuration des communautés de coccinelles psylliphages.

En effet, les basses altitudes sont chaudes et en général moins arrosées que les hautes altitudes (Davidson et al., 2023). On y trouve une grande abondance d'adultes et de larves d'*Exochomus laevisculus* et de *Olla v-nigrum*, deux espèces tropicales

Les hautes altitudes de l'île, quant à elles, offrent un climat frais proche des climats tempérés (Davidson et al., 2023), ne convenant pas aux espèces tropicales. On trouve en abondance des adultes et des larves de *Coccinella septempunctata*, une espèce de climat tempéré, notamment au volcan sur les arbustes d'*Acacia heterophylla* en fin de saison.

Dans sa revue Honěk, 2012, conclut que l'abondance des proies est le facteur principal influençant la composition des communautés de coccinelles. Il note également un manque de connaissances sur les situations où l'abondance des proies est plus déterminante que les types de proies pour la présence des coccinelles dans un habitat, et les moments où cette importance s'inverse. Le cas des coccinelles psylliphages peut donc être un bon exemple pour déterminer si l'espèce de proies est un facteur prédominant l'abondance. En effet, bien que les coccinelles soient spécialisées pour un type de proies souvent délimité, toutes les proies ne se valent pas (Hodek, 1962; Mills, 1981). Il en effet été démontré que certaines espèces de pucerons ne conféraient pas une valeur nutritive suffisante ou étaient toxiques pour des espèces pourtant aphidiphages (Hodek and Evans, 2012). Il n'est donc pas exclu que les deux espèces de psylles étudiées ne confèrent pas des nutriments favorables à toutes les espèces de la communauté de coccinelles psylliphages à La Réunion. Ce qui pourrait expliquer la structuration des communautés de coccinelles psylliphages à La Réunion.

Une communauté d'espèces influencées par leurs spécificités écologiques

L'étude de la richesse spécifique des coccinelles psylliphages à La Réunion a révélé la présence de 16 espèces associées aux psylles. Cette richesse totale correspond à la richesse des communautés de coccinelles aphidiphages en milieu continental comme observée avec 12 espèces au Chili (Grez et al., 2021) et entre 10 et 15 espèces en Angleterre (Brown and Roy, 2018)).

A La Réunion 15 espèces ont été observées à l'état adulte et seulement trois au stade juvénile consommant des psylles. Ces coccinelles psylliphages représentent environ 55 % de la diversité totale des coccinelles sur l'île. Parmi ces espèces, six sont indigènes ou endémiques à La Réunion, tandis que les autres ont été introduites, souvent dans le cadre de programmes de lutte biologique. Quatre des espèces adultes sont connues comme psylliphages (Poussereau et al., 2018).

Nous avons identifié six espèces de coccinelles indigènes associées aux psylles et dix espèces introduites, ce qui correspond à un taux d'indigénat de 37,5%. Ce taux est inférieur à celui observé pour l'ensemble des coccinelles de l'archipel des Mascareignes, qui est de 50 %. Situées à environ 2000 km du continent le plus proche, les îles Mascareignes affichent des résultats néanmoins conformes à « *the theory of island biogeography* » (cf. Chapitre 1).

Cette communauté est principalement constituée d'espèces qui consomment les psylles comme proie alternative ou acceptée, mais qui ne dépendent pas exclusivement de celles-ci pour leur développement. Autrement dit, ces espèces ne partagent pas l'entièreté de leur niche écologique avec les espèces phylliphages, car elles se nourrissent également d'autres proies telles que les cochenilles ou les pucerons. Cela leur permet de ne pas être strictement dépendantes du système alimentaire basé sur les psylles (Evans et al., 1999; Kang and Wedekin, 2013).

Parmi les trois espèces qui utilisent les psylles pour compléter leur cycle de développement, de la larve à la reproduction adulte, *Olla v-nigrum* est spécialisée et se nourrit principalement de psylles (Chazeau et al., 1991). *Coccinella septempunctata*, est spécialiste des pucerons (Kontodimas et al., 2008; Sato et al., 2005; Triltsch, 1999) mais utilise les psylles comme source de nourriture alternative. La dernière, *Exochomus laeviusculus*, est une espèce généraliste indigène (Poussereau et al., 2018).

Ces trois espèces répondent différemment aux variations du paysage et à l'abondance des proies selon leur spécificité alimentaire. L'influence du paysage sur la présence et l'abondance des coccinelles psylliphages dépend de leur spécialisation et de leur mobilité. Les espèces généralistes, comme *Exochomus laeviusculus*, sont plus sensibles à la fragmentation du paysage, tandis que les espèces spécialisées, comme *C. septempunctata* et *Olla v-nigrum*, sont moins affectées (Landis et al., 2000; Rusch et al., 2010). L'abondance des psylles influence positivement la présence et l'abondance des coccinelles psylliphages, en particulier pour *E. laeviusculus*. Les plus petites espèces peuvent cibler les psylles à différents stades de leur développement, ce qui leur permet de prospérer même lorsque les populations de proies sont faibles (Omkar et al., 2014).

La communauté de coccinelles psylliphages à La Réunion présente un intérêt écologique particulier. Elle se compose d'espèces indigènes ainsi que d'autres introduites, tant volontairement qu'involontairement. Cette communauté affiche une diversité de tailles et un éventail de degrés et

types de spécialisation, ce qui résulte en une variété de tailles de niches et de positions écologiques. Cette diversité fonctionnelle est notable, car l'importance d'une espèce au sein d'une communauté ne repose pas uniquement sur sa manière d'utiliser les ressources, mais également sur la diversité des ressources qu'elle exploite. Les espèces spécialistes, ciblant des ressources spécifiques, développent des adaptations qui leur permettent soit d'accéder à des ressources inaccessibles à d'autres, soit de les exploiter plus efficacement, améliorant ainsi leur survie et leur compétitivité (Jorge et al., 2014; Levine and HilleRisLambers, 2009). Les espèces généralistes, qui exploitent un large éventail de ressources et dont les niches écologiques sont vastes, interagissent quant à elles avec de nombreuses autres espèces, contribuant à la robustesse des interactions écologiques (Chase and Leibold, 2009; Grime, 1998; Lyons et al., 2005; Violle et al., 2017). Il faut aussi considérer que les communautés écologiques sont dynamiques et changeantes, influencées par plusieurs facteurs comme le climat (Aksit et al., 2007; Ge et al., 2023; Jalali et al., 2014; Wang et al., 2013), le type d'occupation du sol (Gardiner et al. 2009), la disponibilité des ressources (Galecka, 1962; Honěk, 2012; Neuenschwander et al., 1975; Radcliffe et al., 1976) ou la géographie (Stevens and Willig, 2002). Ces éléments déterminent quels types d'espèces y vivent et en quelle quantité. Au cours du temps, ces communautés peuvent évoluer naturellement (Palmer et al., 1997; Webb et al., 2002) ou du fait de l'activité humaine (Grez et al., 2008; McWilliams et al., 2019; Nee and May, 1992) comme le changement climatique (Kordas et al., 2011).

Cette étude s'est concentrée sur les coccinelles psylliphages mais il est évident que d'autres compétiteurs (comme, Anthochoridae, Syrphidae, ou de Neuroptera) ou parasitoïdes (*Dinocampus coccinellae* sur *Coccinella septempunctata* ou *Homalotylus sp.* sur *Olla v-nigrum*) interagissent avec ces coccinelles. Cette simplification nous a permis de définir quelques facteurs influant sur la structuration et la composition des communautés de coccinelles en milieu insulaire tropical. Afin de contribuer à la caractérisation des interactions au sein de la communauté des coccinelles psylliphages, cette étude s'est intéressée à un type d'interaction négative : la prédation intraguilde. Nous avons donc choisi comme modèles d'étude les espèces de coccinelles locales réalisant leur cycle biologique sur psylles à La Réunion : *Olla v-nigrum*, *Coccinella septempunctata* et *Exochomus laeviusculus*. Nous avons mis ces espèces en interaction avec une autre espèce de coccinelle psylliphage absente du réseau (non présente à La Réunion) *Harmonia conformis*. *Harmonia conformis* est une coccinelle qui a fait l'objet de plusieurs introductions volontaires dans le cadre de programmes de lutte biologique dans le monde, notamment dans des îles comme Hawaï'i (Leeper and Beardsley, 1976; Pinnock et al.,

1978) en Nouvelle-Zelande (Martin, 2016) ou en France hexagonale (Coutanceau, 2009) où elle s'est acclimatée.

Des interactions biotiques antagonistes chez les espèces psylliphages

La prédation intragilde chez les coccinelles psylliphages en milieu insulaire tropical

Notre étude révèle que pour nos trois couples d'espèces (*H. conformis* vs les 3 autres espèces) la prédation intragilde est bidirectionnelle c'est-à-dire que toutes les espèces au stade adulte consomment les œufs des autres. Les coccinelles étant des prédateurs opportunistes (Hodek and Evans, 2012), il n'est pas surprenant que les œufs interspécifiques soient considérés comme des proies potentiellement intéressantes surtout après une diète. La symétrie de ces interactions est équilibrée entre *Harmonia conformis* et *Coccinella septempunctata* mais présente un fort déséquilibre en défaveur de *Olla v-nigrum* et particulièrement de *Exochomus laeviusculus*. De plus, au niveau de l'intensité de ces interactions nous avons constaté qu'*Harmonia conformis* avait la capacité de consommer la totalité des œufs d'*Exochomus laeviusculus* en 2h ce qui n'a jamais été le cas pour les autres espèces de coccinelles. Ces constats sont très probablement liés en partie à la petite taille des œufs de *E. laeviusculus*, qui pourrait influencer la satiété et la tolérance à la toxicité lors de leur consommation. De plus *H. conformis*, *C. septempunctata* et *O. v-nigrum* appartiennent à la tribu des Coccinellini (TAXREF, 2024). Bien que cette famille ne soit pas monophylétique, ces espèces partagent certains caractères comme les défenses chimiques des œufs ce qui les différencie de *E. laeviusculus* appartenant à la tribu des Chilocorini (TAXREF, 2024). *E. laeviusculus* emploie une stratégie de défense différente (Daloze et al. 1994, Glisan King et Meinwald 1996; Laurent et al. 2002) potentiellement moins efficace contre la prédation par *H. conformis*.

Cette étude met donc en avant l'existence d'une interaction de prédation intragilde entre les coccinelles acclimatées ou indigènes de La Réunion et une coccinelle non présente sur le territoire. Ce résultat suggère donc de possibles modifications des interactions entre espèces lors de l'introduction d'une nouvelle espèce au sein d'une communauté de coccinelles résidentes.

Des relations modifiées mais des impacts modérés par l'écologie des espèces de coccinelles

Il est toutefois important de considérer que ces interactions sont modulées par d'autres paramètres dans un environnement naturel. Notre étude s'est basée sur une confrontation directe des œufs interspécifiques avec des coccinelles adultes. Nous avons donc testé la capacité de détecter les œufs interspécifiques à moyenne distance par les adultes. Bien que les coccinelles se servent de leur vue et de leur odorat pour la prédation (Nakamuta, 1984; Sarmiento et al., 2007b; Togni et al., 2016; Zhang et al., 2022), cette étude a démontré que les coccinelles psylliphages adultes ne détectent pas ou ne choisissent pas préférentiellement de se diriger vers les œufs pour les consommer. Ce résultat peut être lié à la faible valeur odorante des œufs de coccinelles souvent enrobés d'hydrocarbures à chaînes lourdes (Hemptinne et al., 2000) mais aussi à un désintérêt pour cette ressource pour les coccinelles psylliphages adultes.

De plus, les femelles coccinelles gravides, choisissent avec soin leur site de ponte. Premièrement, elles sont capables de détecter la présence de larves sur un potentiel site afin de limiter la compétition entre larves pour la ressource alimentaire (Klewer et al., 2007; Pettersson, 2012; Růžička, 2006, 2002). Secondairement, elles choisissent des sites avec de fortes abondances de proies pour garantir la meilleure survie à leur descendance (Hodek and Evans, 2012).

En outre, la densité de psylles dans les habitats naturels étant significativement plus élevée que celle des proies intraguildes (Angebault et al., 2019), la conduite d'expériences de prédation intragilde à différentes densités de psylles est nécessaire pour fournir des données sur les impacts réels de la prédation intragilde chez les coccinelles psylliphages.

Enfin, il est essentiel de tenir compte de leur régime alimentaire. Par exemple, *Coccinella septempunctata*, principalement aphidiphage (Kontodimas et al., 2008; Sato et al., 2005; Triltsch, 1999), présente des interactions de prédation intragilde réduites car les psylles ne sont pas sa principale source de nourriture pour la reproduction. Cette spécificité alimentaire lui permet de choisir des sites de ponte qui ne sont pas accessibles aux espèces strictement psylliphages. En contraste, *Olla v-nigrum*, qui dépend des psylles pour sa reproduction (Chazeau et al., 1991b; Giorgi et al., 2009; Michaud and Olsen, 2004), pourrait être plus vulnérable à la prédation intragilde en raison de sa dépendance à cette seule source de nourriture. *Exochomus laeviusculus*, en tant qu'espèce polyphage, peut se nourrir d'une variété de proies, ce qui pourrait diminuer l'impact de la prédation intragilde par rapport aux espèces spécialisées sur les psylles.



Figure V-1. Parasitisme chez les coccinelles psylliphages à La Réunion (A) *Dinocampus coccinellae* parasitant un adulte de *Coccinella septempunctata* et (B) Champignon entomopathogène du genre *Hirsutella* parasitant un adulte de *Olla v-nigrum*.

Source : Antoine Franck CIRAD

Implication pour la lutte biologique

L'introduction de nouvelles espèces de coccinelles psylliphages à La Réunion peut avoir des implications significatives pour les stratégies de lutte biologique, étant donné les dynamiques complexes de prédation intragilde. La prédation intragilde, où les prédateurs consomment non seulement les mêmes proies, mais aussi les prédateurs entre eux, joue un rôle clé dans la régulation des bioagresseurs par l'interférence des chaînes alimentaires existantes. Ce phénomène peut influencer de manière substantielle l'établissement des espèces introduites en modifiant la structure de la communauté, les niches écologiques et les comportements de recherche de nourriture (Felix and Soares, 2004; Janssen et al., 2006; Lucas, 2013; N'óia et al., 2008; Polis and Holt, 1992).

Cependant, nous avons montré dans le [Chapitre 2](#) que la communauté de coccinelles psylliphages à La Réunion est composée d'espèces avec des fonctions écologiques différentes. Ce qui peut moduler ces relations dans un environnement naturel. La spécificité alimentaire influence fortement ces interactions. Par exemple, *Coccinella septempunctata*, qui se nourrit principalement de pucerons, peut présenter des interactions de prédation intragilde réduites car les psylles ne sont pas essentiels pour sa reproduction. Cette particularité lui permet de choisir des sites de ponte à l'écart des espèces strictement psylliphages (Cheng et al., 2018). En revanche, *Olla v-nigrum*, dépendant des psylles pour sa reproduction, pourrait être plus exposée à la prédation intragilde du fait de sa spécialisation alimentaire et de son incapacité à se diversifier (Chakraborty, 2015; Kang and Wedekin, 2013; Snyder and Ives, 2003). À l'inverse, *Exochomus laevisuculus*, étant polyphage, peut se nourrir de diverses proies et ainsi atténuer l'impact de la prédation intragilde sur les espèces spécialisées en psylles (Kang and Wedekin, 2013; Polis et al., 1989; Rosenheim et al., 1993; Uiterwaal et al., 2023).

Nous avons donc réalisé un focus sur les relations de prédateurs intragildes dans les communautés de coccinelles psylliphages en milieu insulaire tropical. Toutes ces espèces interagissent entre elles et avec d'autres comme des parasitoïdes (Brodeur and Rosenheim, 2000) des prédateurs (Holt, 2009), des compétiteurs (Tilman, 1982) ou des mutualistes (Fath, 2007), formant un réseau complexe d'interactions (Levins and Lewontin, 1980; Vellend, 2010). La prise en compte de l'ensemble de ces liens est essentielle pour comprendre la structure, la composition et le fonctionnement de la communauté, qui assurent sa conservation et sa stabilité globale (Krebs, 2014; Morin, 1999) (Figure V-1).

2. Conclusion et perspectives

Dans le cadre de cette thèse, nous avons examiné en détail une communauté spécifique de coccinelles dans un environnement insulaire à un instant donné. Cette focalisation nous a permis de mettre en lumière divers aspects de l'écologie des coccinelles, y compris leur succès d'établissement et leur interaction avec les proies disponibles. Toutefois, cette approche ciblée, bien que révélatrice, n'appréhende qu'une fraction de la complexité écologique associée à ces organismes.

Les communautés écologiques, comme celles des coccinelles, sont des systèmes dynamiques qui ne peuvent être pleinement compris sans tenir compte des interactions variées et évolutives avec d'autres organismes. Les coccinelles interagissent non seulement avec leurs proies, comme les aphides et les psylles, mais aussi avec un éventail d'autres espèces, y compris les prédateurs, les parasites et les compétiteurs (Tilman, 1990; Fauth et al., 1996, Ceryngier et al., 2012). Ces interactions sont influencées par une multitude de facteurs abiotiques et biotiques, dont la disponibilité des ressources, le climat, et la structure du paysage (Anderson et al., 2007; Boukoftane and Benrima, 2018; Egerer et al., 2017).

Les dynamiques temporelles jouent également un rôle dans la structure des communautés écologiques. La succession écologique, par exemple, peut entraîner des changements dans la composition des communautés et dans les interactions entre les espèces au fil du temps (Palmer et al., 1997; Webb et al., 2002). De plus, les influences humaines, telles que les modifications de l'habitat et les introductions d'espèces exotiques, peuvent moduler ces interactions de manière significative (Greze et al., 2008; McWilliams et al., 2019; Kordas et al., 2011).

L'étude des communautés de coccinelles, tout en étant focalisée sur des interactions spécifiques à un instant donné, doit donc être contextualisée dans un cadre plus large. La complexité des réseaux trophiques et des interactions biotiques est telle que des interactions non observées à un moment précis peuvent devenir significatives dans d'autres contextes ou périodes (Morin, 1999). Les relations entre les coccinelles et leurs prédateurs ou parasites, par exemple, peuvent varier selon les saisons, les conditions environnementales, et les fluctuations de la population de leurs proies (Hairston et al., 1960; Lindeman, 1942; Oksanen et al., 1981).

Ainsi, bien que cette thèse ait fourni des aperçus importants sur les interactions des coccinelles dans un environnement spécifique, elle souligne également l'importance de considérer la dynamique temporelle et les interactions complexes dans l'étude des communautés écologiques. Pour obtenir une compréhension complète des impacts des invasions biologiques et des interactions écologiques,

il est essentiel d'intégrer des perspectives à long terme et d'explorer les relations entre les différents niveaux trophiques et groupes taxonomiques (Foissner, 1999; Hughes et al., 2001; Wilson, 1992). En tenant compte de ces facteurs, nous pouvons mieux appréhender la complexité des communautés écologiques et les implications des changements environnementaux sur leur structure et leur dynamique.

Cette thèse permet également d'apporter des éléments de réponse quant à la viabilité d'un programme de lutte biologique utilisant une coccinelle contre un hémiptère en milieu insulaire tropical. A La Réunion, *Harmonia conformis* est un candidat potentiel contre le psylle *Acizzia uncatoides*, qui infeste depuis 2006 et décime *Acacia heterophylla*, (Figure V-2 et V-3) une espèce végétale endémique de La Réunion. La dynamique de ce psylle invasif est suivie depuis 2016, et depuis cette date, des pullulations spectaculaires sont relevées chaque année, entraînant sur certaines parcelles d'étude jusqu'à 30% de mortalité des arbres en un an (Angebault et al., 2019).

En réponse à cette problématique, l'Université de La Réunion a obtenu en 2020 le projet de recherche CREME (Conservation et Restauration des Espèces et Milieux Endémiques) financé par le FEDER (UE) et la Région Réunion. Pour faire echo aux travaux de Morin et al, 2009, ce projet a permis entre autres (1) l'évaluation des impacts du bioagresseur et des coûts et bénéfices d'une possible opération de lutte biologique et (2) la recherche et sélection des agents potentiels de lutte biologique.

Deux candidats ont alors été retenus : un micro-hyménoptère parasitoïde du genre *Psyllaephagus* et *Harmonia conformis*, une coccinelle prédatrice (Figure V-4).

L'utilisation d'un parasitoïde du genre *Psyllaephagus* nécessite une détermination au niveau spécifique et une étude de biologie approfondie ainsi que la prise en compte des défis liés aux difficultés d'élevage, qui n'ont jamais été résolus lors des tentatives d'acclimatation en France hexagonale. L'utilisation de coccinelles prédatrices, facilement identifiables et d'élevage plus aisé, représente donc une première option pour le programme de lutte préalable à l'emploi ultérieur d'un parasitoïde.

Les interactions potentielles entre *Harmonia conformis* et *Psyllaephagus sp.* nécessitent d'être précisées. En effet, dans le scénario où ces deux agents de lutte biologique sont introduits dans l'environnement, il sera nécessaire de porter une attention particulière à la compétition, à la complémentarité ou aux synergies entre leurs effets (Alhadidi et al., 2018; Cardinale et al., 2003). Il est également essentiel de déterminer l'efficacité de ces deux auxiliaires pour évaluer le potentiel de ce programme de lutte biologique.



Figure V-2. Dégâts causés par Acizzia uncatoides sur Acacia heterophylla à Notre Dame de La Paix (Le Tampon 97430). Ces photographies ont été prises à un an d'intervalle en 2021 et en 2022.



Figure V-3. Pullulation d'Acizzia uncatoides sur des jeunes phyllodes d'Acacia heterophylla

Harmonia conformis a fait l'objet d'introductions volontaires à plusieurs reprises dans le cadre de programmes de lutte. À la suite de l'invasion d'*A. uncatoides* à Hawaï'i et en Californie, les introductions réussies de *Harmonia conformis* et *Diomus pumilio* dans les années 1970 ont démontré une réduction significative des populations de psylles (Leeper et Beardsley, 1976; Pinnock et al., 1978). En 2008, l'introduction de *H. conformis* par l'INRA dans les Alpes-Maritimes pour lutter contre l'invasion du mimosa 4 saisons par *A. uncatoides* (Coutanceau, 2009) souligne l'adaptabilité et le potentiel de ces coccinelles comme agents de contrôle biologique, même si leur impact reste à évaluer précisément.

Cette thèse a donc permis (3) l'évaluation de certains risques (établissement et interaction avec la communauté locale), (4) l'introduction pour mise en quarantaine de l'auxiliaire, (5) l'élevage en laboratoire et l'augmentation des populations de l'auxiliaire, et enfin (6) les tests de prédation intragilde (ou inocuité) (Figure V-4). Les conclusions tirées de ce travail fournissent dès à présent certains points clés pour préparer un dossier sollicitant l'introduction de la coccinelle *Harmonia conformis* sur l'île.

Des questions demeurent quant à l'étude des invasions biologiques des coccinelles dans les îles tant leur impact sur les communautés locales de coccinelles que l'efficacité globale des communautés.

C'est pourquoi le projet RéMiNat (Restauration des Milieux Naturels) qui a commencé fin 2023 va permettre de (6') tester les efficacités des auxillaires, (7) de lâcher ou non le ou les agents de lutte sur le terrain selon les autorisations et (8) d'effectuer des premiers suivis et évaluations post lâchers (Figure V-4).

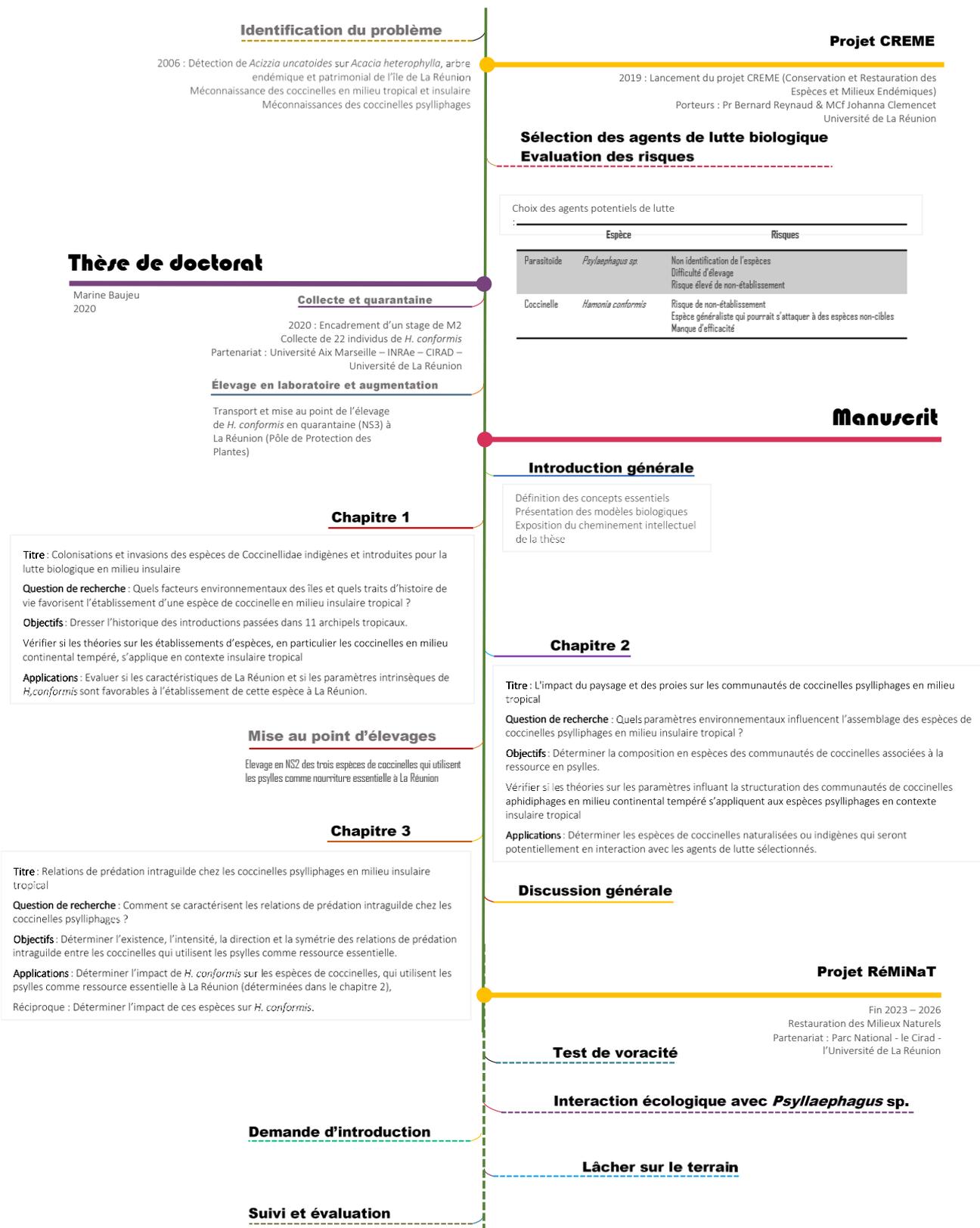


Figure V-4. Cheminement intellectuel de la thèse en vue de l'évaluation d'un programme de lutte biologique contre *Acizzia uncatoides* à La Réunion. Cette thèse s'insère entre deux projets : Le projet CREME et le projet RéMiNat qui contribuent respectivement à la pré faisabilité et à la faisabilité d'un programme de lutte biologique contre *Acizzia uncatoides* à La Réunion.

3. Références bibliographiques

- Abdel-Salam, A.H., El-Serafi, H.A.K., Bayoumy, M.H., Abdel-Hady, A.A.A., 2018. Effect of Temperature and Aphid-Host Plant Variety on Performance and Thermal Requirements of *Coccinella undecimpunctata* L. and *Cheilomenes propinqua* isis (mulsant). *Journal of Plant Protection and Pathology* 9, 375–380. <https://doi.org/10.21608/jppp.2018.42077>
- Aberlenc, H.-P., 2020. Les insectes du monde. Biodiversité, classification, clés de détermination des familles. Museo.
- Agarwala, B.K., Bardhanroy, P., 1999. Numerical response of ladybird beetles (Col., Coccinellidae) to aphid prey (Hom., Aphididae) in a field bean in north-east India. *Journal of Applied Entomology* 123, 401–405. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0418.1999.00392.x>
- Agarwala, B.K., Yasuda, H., 2000. Competitive ability of ladybird predators of aphids: a review of *Cheilomenes sexmaculata* (Fabr.) (Coleoptera: Coccinellidae) with a worldwide checklist of preys. *Journal of Aphidophagy* 1–20.
- Agarwala, B.K., Yasuda, H., Sato, S., 2008. Life history response of a predatory ladybird, *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae), to food stress. *Applied Entomology and Zoology* 43, 183–189. <https://doi.org/10.1303/aez.2008.183>
- Ahmad, G., Khan, A., Khan, A.A., Ali, A., Mohhammad, H.I., 2021. Biological control: a novel strategy for the control of the plant parasitic nematodes. *Antonie van Leeuwenhoek* 114, 885–912. <https://doi.org/10.1007/s10482-021-01577-9>
- Ahmed, A., Avilés, L., Solorio-Sanchez, F., Al-Zyoud, F., Barros-Rodríguez, M., 2014. An overview on some biotic and abiotic factors affecting the population dynamics of *Leucaena psyllid*, *Heteropsylla cubana* Crawford (Homoptera: Psyllidae): Contributory factors for pest management. *Tropical and Subtropical Agroecosystems* 17, 437–446.
- Aksit, T., Cakmak, I., Ozer, G., 2007. Effect of temperature and photoperiod on development and fecundity of an acarophagous ladybird beetle, *Stethorus gilvifrons*. *Phytoparasitica* 35, 357–366. <https://doi.org/10.1007/BF02980698>
- Alaniz, A., Soares, A., Vergara, P., Azevedo, E., Grez, A.A., 2020. The failed invasion of *Harmonia axyridis* in the Azores, Portugal: Climatic restriction or wrong population origin? *Insect Science* 00, 1–13. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12756>
- Albert, A., Brisson, J., Belzile, F., Turgeon, J., Lavoie, C., 2015. Strategies for a successful plant invasion: the reproduction of *Phragmites australis* in north-eastern North America. *Journal of Ecology* 103, 1529–1537. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12473>
- Alemán-Ramirez, J.L., Okoye, P.U., Torres-Arellano, S., Mejía-Lopez, M., Sebastian, P.J., 2022. A review on bioenergetic applications of *Leucaena leucocephala*. *Industrial Crops and Products* 182, 114847. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2022.114847>
- Aléné, D.C., Djijéto-Lordon, C., Tadu, Z., Burckhardt, D., 2012. Infestation of *Heteropsylla cubana* (Hemiptera: Psylloidea) on *Leucaena leucocephala* (Fabaceae: Mimosoideae) in Cameroon. *African Entomology* 20, 207–216.
- Alhadidi, S.N., Griffin, J.N., Fowler, M.S., 2018. Natural enemy composition rather than richness determines pest suppression. *BioControl* 63, 575–584. <https://doi.org/10.1007/s10526-018-9870-z>
- Allen, C.R., Nemeč, K.T., Wardwell, D.A., Hoffman, J.D., Brust, M., Decker, K.L., Fogell, D., Hogue, J., Lotz, A., Miller, T., Pummill, M., Ramirez-Yañez, L.E., Uden, D.R., 2013. Predictors of regional establishment success and spread of introduced non-indigenous vertebrates. *Global Ecology and Biogeography* 22, 889–899. <https://doi.org/10.1111/geb.12054>
- Alpert, P., Bone, E., Holzapfel, C., 2000. Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 3, 52–66. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00004>
- Alyokhin, A., Sewell, G., 2004. Changes in A Lady Beetle Community Following the Establishment of Three Alien Species. *Biological Invasions* 6, 463–471. <https://doi.org/10.1023/B:BINV.0000041554.14539.74>
- Amarasekare, P., 2007. Spatial Dynamics of Communities with Intraguild Predation: The Role of Dispersal Strategies. *The American Naturalist* 170, 819–831. <https://doi.org/10.1086/522837>

- Ameline, A., Karkach, A., Denoirjean, T., Grondin, M., Molinari, F., Turpin, P., Delatte, H., Reynaud, B., 2023. Bacterial plant pathogens affect the locomotor behavior of the insect vector: a case study of *Citrus volkameriana*–*Triozae erytreae*–*Candidatus Liberibacter asiaticus* system. *Insect Science* 0, 1–10. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.13279>
- Andersen, J.C., Elkinton, J.S., 2022. Predation and Climate Limit Establishment Success of the Kyushu Strain of the Biological Control Agent *Aphalara itadori* (Hemiptera: Aphalaridae) in the Northeastern United States. *Environmental Entomology* 51, 545–556. <https://doi.org/10.1093/ee/nvac031>
- Anderson, J.M.E., 1982. Seasonal Habitat Utilization and Food of the Ladybirds *Scymnodes Lividigaster* (Mulsant) and *Leptothea Galbula* (Mulsant) (Coleoptera: Coccinellidae). *Aust. J. Zool.* 30, 59–70. <https://doi.org/10.1071/zo9820059>
- Anderson, T.M., Ritchie, M.E., McNaughton, S.J., 2007. Rainfall and Soils Modify Plant Community Response to Grazing in Serengeti National Park. *Ecology* 88, 1191–1201. <https://doi.org/10.1890/06-0399>
- Angalet, G.W., Jacques, R.L., 1975. The establishment of *Coccinella septempunctata* L. in the continental United States. *Cooperative Economic Insect Report* 25, 883–884.
- Angalet, G.W., Tropp, J.M., Eggert, A.N., 1979. *Coccinella septempunctata* in the United States: Recolonizations and notes on its ecology. *Environmental Entomology* 8, 896–901. <https://doi.org/10.1093/ee/8.5.896>
- Angebault, G., Vinot, M., Marquereau, L., Dervin, S., Salamolard, M., Rouget, M., Reynaud, B., 2019. Population dynamics and damages of the invasive phloem-feeder psyllid *Acizzia uncatoides* (Hemiptera : Psyllidae) on the endemic tree *Acacia heterophylla* on La Reunion Island. Presented at the Island Biology, Université de la Réunion, La Réunion France, p. 80.
- Arechavaleta, M.S., Rodríguez, S., Zurita, N., García, A., 2010. Lista de especies silvestres de canarias hongos, plantas y animales terrestres. *Gobierno de Canaria* 579 pp.
- Arim, M., Marquet, P.A., 2004. Intraguild predation: a widespread interaction related to species biology. *Ecology Letters* 7, 557–564. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00613.x>
- Askari seyahooei, M., Sadeghi, A., Samavi, S., 2012. Study on the possibility of biological control of citrus Asian psyllid, *Diaphorina citri*, in Iran. *International System for Agricultural Science and Technology* 1–17.
- Askew, R.R., 1980. The insect fauna of little Cayman. *Atoll Research Bulletin* 97–114.
- Austin, J.J., Arnold, E.N., Jones, C.G., 2004. Reconstructing an island radiation using ancient and recent DNA: the extinct and living day geckos (*Phelsuma*) of the Mascarene islands. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31, 109–122. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2003.07.011>
- Australian Government, n.d. CSIRO [WWW Document]. Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation. URL <https://www.csiro.au/en/> (accessed 2.26.24).
- Bacon, S.J., Aebi, A., Calanca, P., Bacher, S., 2014. Quarantine arthropod invasions in Europe: the role of climate, hosts and propagule pressure. *Diversity and Distributions* 20, 84–94. <https://doi.org/10.1111/ddi.12149>
- Badosa, J., Haeffelin, M., Kalecinski, N., Bonnardot, F., Jumaux, G., 2015. Reliability of day-ahead solar irradiance forecasts on Reunion Island depending on synoptic wind and humidity conditions. *Solar Energy* 115, 306–321. <https://doi.org/10.1016/j.solener.2015.02.039>
- Bageel, A., Honda, M.D.H., Carrillo, J.T., Borthakur, D., 2020. Giant leucaena (*Leucaena leucocephala* subsp. *glabrata*): a versatile tree-legume for sustainable agroforestry. *Agroforest Syst* 94, 251–268. <https://doi.org/10.1007/s10457-019-00392-6>
- Bahlai, C.A., Colunga-Garcia, M., Gage, S.H., Landis, D.A., 2015. The role of exotic ladybeetles in the decline of native ladybeetle populations: evidence from long-term monitoring. *Biol Invasions* 17, 1005–1024. <https://doi.org/10.1007/s10530-014-0772-4>
- Bahlai, C.A., Colunga-Garcia, M., Gage, S.H., Landis, D.A., 2013. Long-term functional dynamics of an aphidophagous coccinellid community remain unchanged despite repeated invasions. *PLOS ONE* 8, 1–11. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0083407>
- Bain, C., Labit, B., Mimaud, J., Tanguy, M., 1976. The results of trials carried out in 1975 by the Plant Protection Service. II. The control of pests and diseases. *Phytoma* 28, 7–13.
- Bajeux, N., Grogard, F., Mailleret, L., 2019. Influence of the components of propagule pressure, Allee effects, and stochasticity on the time to establish introduced populations. *Journal of Theoretical Biology* 471, 91–107. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2019.03.012>

- Baker, K.F., Cook, R.J., 1974. Biological control of plant pathogens. WH Freeman and Company.
- Bampfyilde, C.J., Lewis, M.A., 2007. Biological control through intraguild predation: case studies in pest control, invasive species and range expansion. *Bulletin of Mathematical biology* 69, 1031–1066.
- Baret, S., Le Bourgeois, T., Riviere, J.-N., Pailler, T., Sarrailh, J.-M., Strasberg, D., 2007. Can species richness be maintained in logged endemic *Acacia heterophylla* forests (Réunion island, Indian ocean)? *Revue d'Écologie* 62, 273–284.
- Baret, S., Rouget, M., Richardson, D.M., Lavergne, C., Egoh, B., Dupont, J., Strasberg, D., 2006. Current distribution and potential extent of the most invasive alien plant species on La Réunion (Indian Ocean, Mascarene islands). *Austral Ecology* 31, 747–758. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2006.01636.x>
- Barnes, A.D., Scherber, C., Brose, U., Borer, E.T., Ebeling, A., Gauzens, B., Giling, D.P., Hines, J., Isbell, F., Ristok, C., Tilman, D., Weisser, W.W., Eisenhauer, N., 2020. Biodiversity enhances the multitrophic control of arthropod herbivory. *Science Advances* 6, 1–8. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abb6603>
- Barrion, A.T., Aguda, R.M., Litsinger, J.A., 1987. The natural enemies and chemical control of the Leucaena psyllid, *Heteropsylla cubana* Crawford (Hemiptera: Psyllidae), in the Philippines. Presented at the Proceedings of a workshop on biological and genetic control strategies for the leucaena psyllid.
- Bastin, S., González Hernández, A., Siverio, F., Ouvrard, D., Hernández Suárez, E., 2021. Primera cita de *Heteropsylla cubana* Crawford, 1914 (Hemiptera, Psyllidae) para las Islas Canarias y España. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA)* 68, 437–438.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., Walker, S., 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software* 67, 1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Beardsley, J.W., Uchida, G.K., 1990. Parasites Associated with the Leucaena Psyllid, *Heteropsylla cubana* Crawford, in Hawaii. *Journal Series of the Hawaii Institute of Tropical Agriculture and Human Resources* 30, 155–156.
- Bebber, D.P., Holmes, T., Gurr, S.J., 2014. The global spread of crop pests and pathogens. *Global Ecology and Biogeography* 23, 1398–1407. <https://doi.org/10.1111/geb.12214>
- Begum, M.A., Jahan, M., Bari, M.N., Mofazzel Hossain, M., Afsana, N., 2002. Pontentiality of *Micraspis discolor* (F.) as au Biocontrol Agent of *Nilaparvata lugens* (Stal). *OnLine Journal of Biological Sciences* 2, 630–632.
- Beingolea Guerrero, O., 1967. Notes on *O. olivicola* sp. n. a pest of olive in Peru. *Revista Peruana de Entomologia Agrícola* 8, 1–44.
- Beingolea, O., 1967. Control Biológico de las Plagas de los Cítricos en el Perú. *Revista Peruana de Entomología* 10, 67–81.
- Bennett, F.D., Alam, M.M., 1985. An annotated check-list of the insects and allied terrestrial arthropods of Barbados. *CABI Databases* 81, 81.
- Bennett, F.D., Simmonds, F.J., 1964. Distribution and host records of Coccinellidae in the Caribbean area. *CABI Databases* 81, 81–94.
- Berger, S., Wikelski, M., Romero, L.M., Kalko, E.K.V., Rödl, T., 2007. Behavioral and physiological adjustments to new predators in an endemic island species, the Galápagos marine iguana. *Hormones and Behavior* 52, 653–663. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2007.08.004>
- Berkvens, N., Landuyt, C., Deforce, K., Berkvens, D., De Clercq, P., 2010. Alternative foods for the multicoloured Asian lady beetle *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *European Journal of Entomology* 107, 189–195. <https://doi.org/10.14411/eje.2010.025>
- Bi, K., Huo, L., Wang, X., 2022. A Taxonomic Review of the Genus *Telsimia* Casey (Coleoptera, Coccinellidae) from China, with Descriptions of Eight New Species. *Insects* 13, 869. <https://doi.org/10.3390/insects13100869>
- Biddinger, D.J., Weber, D.C., Hull, L.A., 2009. Coccinellidae as predators of mites: Stethorini in biological control. *Biological Control, Trophic Ecology of the Coccinellidae* 51, 268–283. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.05.014>
- Bielawski, R., 1973. Rhyzobiini, Stethorini, Scymnini et Pharini (Coleoptera, Coccinellidae) de Nouvelle Calédonie. *Annales Zoologici* 30, 387–409.
- Bielawski, R., 1964. A review of the new Guinean species of the genus *Harmonia* Muls. (Coleoptera: Coccinellidae). *Pacific Insects* 6, 9.

- Bieńkowski, A.O., Orlova-Bienkowskaja, M.J., 2020. Rigorous morphological studies confirm that the classical object of pest control *Chilocorus kuwanae* is the same species as *Ch. renipustulatus* (Coleoptera: Coccinellidae). *Insects* 11, 368. <https://doi.org/10.3390/insects11060368>
- Biggs, C.R., Yeager, L.A., Bolser, D.G., Bonsell, C., Dichiera, A.M., Hou, Z., Keyser, S.R., Khursigara, A.J., Lu, K., Muth, A.F., Negrete Jr., B., Erisman, B.E., 2020. Does functional redundancy affect ecological stability and resilience? A review and meta-analysis. *Ecosphere* 11, e03184. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3184>
- Bind, R.B., 2007. Reproductive behaviour of a generalist aphidophagous ladybird beetle *Cheilomenes sexmaculata* (Coleoptera: Coccinellidae). *International Journal of Tropical Insect Science* 27, 78–84. <https://doi.org/10.1017/S1742758407814688>
- Biranvand, A., Hesami, S., Gheibi, M., Fekrat, L., Nedvěd, O., Shakarami, J., 2019. Contribution to the knowledge of Coccinellidae (Coleoptera) of Iran. *Oriental Insects* 53, 231–250. <https://doi.org/10.1080/00305316.2018.1482804>
- Biranvand, A., Nedvěd, O., Nattier, R., Nepaeva, E., Haelewaters, D., 2021. Review of the genus *Hippodamia* (Coleoptera: Coccinellidae) in the Palearctic region. *Oriental Insects* 55, 293–304. <https://doi.org/10.1080/00305316.2020.1763871>
- Blackburn, T.M., Cassey, P., Lockwood, J.L., 2009. The role of species traits in the establishment success of exotic birds. *Global Change Biology* 15, 2852–2860. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01841.x>
- Blackburn, T.M., Duncan, R.P., 2001. Determinants of establishment success in introduced birds. *Nature* 414, 195–197. <https://doi.org/10.1038/35102557>
- Blackburn, T.M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J.T., Duncan, R.P., Jarošík, V., Wilson, J.R.U., Richardson, D.M., 2011. A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 26, 333–339. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.03.023>
- Blackman, R.L., 1967. Selection of aphid prey by *Adalia bipunctata* L. and *Coccinella 7-punctata* L. *Annals of Applied Biology* 59, 331–338. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1967.tb04449.x>
- Blackwelder, R.E., 1944. Checklist of the Coleopterous Insects of Mexico, Central America, the West Indies, and South America, United States National Museum Bulletin 185. U.S. Government Printing Office.
- Blondel, J., 1995. Biologie insulaire et le syndrome d'insularité. *Les Cahiers du Conservatoire du littoral* 84–95.
- Blondel, J.-F., 1986. *Biogéographie évolutive*. Masson 218p.
- Blumstein, D.T., Daniel, J.C., 2005. The loss of anti-predator behaviour following isolation on islands. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272, 1663–1668. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3147>
- Bomford, M., Barry, S.C., Lawrence, E., 2010. Predicting establishment success for introduced freshwater fishes: a role for climate matching. *Biol Invasions* 12, 2559–2571. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9665-3>
- Bonsall, M.B., Hassell, M.P., 1997. Apparent competition structures ecological assemblages. *Nature* 388, 371–373. <https://doi.org/10.1038/41084>
- Booth, R.G., 1998. A review of the species resembling *Chilocorus nigrita* (Coleoptera: Coccinellidae): potential agents for biological control. *Bulletin of Entomological Research* 88, 361–367. <https://doi.org/10.1017/S0007485300042115>
- Booth, R.G., Cross, A.E., Flower, S.V., Shaw, R.H., 1995. The biology and taxonomy of *Hyperaspis pantherina* (Coleoptera: Coccinellidae) and the classical biological control of its prey, *Orthezia insignis* (Homoptera: Ortheziidae). *Bulletin of Entomological Research* 85, 307–314. <https://doi.org/10.1017/S0007485300036026>
- Bordat, D., 2008. Mission d'identification d'insectes ravageurs et auxiliaires des cultures maraîchères (Rapport de mission). CIRAD.
- Borges, I., Canepari, C., Rodriguez, I., Soares, A.O., 2017. First Record of *Rhyzobius forestieri* (Mulsant) (Coleoptera: Coccinellidae) for the Azores Archipelago of Portugal. *cole* 71, 796–797. <https://doi.org/10.1649/0010-065X-71.4.796>
- Borges, I., Hemptinne, J.-L., Soares, A.O., 2013. Contrasting population growth parameters of the aphidophagous *Scymnus nubilus* and the coccidophagous *Nephus reunioni*. *BioControl* 58, 351–357. <https://doi.org/10.1007/s10526-012-9490-y>

- Borges, I., Soares, A.O., Hemptinne, J.-L., 2006. Abundance and spatial distribution of aphids and scales select for different life histories in their ladybird beetle predators. *Journal of Applied Entomology* 130, 356–359. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2006.01071.x>
- Borges, I., Soares, A.O., Magro, A., Hemptinne, J.-L., 2011. Prey availability in time and space is a driving force in life history evolution of predatory insects. *Evol Ecol* 25, 1307–1319. <https://doi.org/10.1007/s10682-011-9481-y>
- Borges, Lobo, J.M., de Azevedo, E.B., Gaspar, C.S., Melo, C., Nunes, L.V., 2006. Invasibility and species richness of island endemic arthropods: a general model of endemic vs. exotic species. *Journal of Biogeography* 33, 169–187. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01324.x>
- Borges, P.A.V., 1990a. A checklist of Coleoptera from the Azores with some systematic and biogeographic comments. *Boletim do Museu Municipal do Funchal* 42, 87–136.
- Borges, P.A.V., 1990b. Estudo preliminar dos coleópteros (Insecta, Coleoptera) da Ilha das Flores. *Relatórios e Comunicações do Departamento de Biologia* 47–61.
- Borges, P.A.V., Serrano, A.R.M., 1989. New records of the coleopterous fauna (Insecta, Coleoptera) from the Azores. *Boletim do Museu Municipal do Funchal* 209, 4–24.
- Bosch, R., Messenger, P.S., Gutierrez, A.P., 1982. An introduction to biological control. Springer.
- Bottero, I., Dominik, C., Schweiger, O., Albrecht, M., Attridge, E., Brown, M.J.F., Cini, E., Costa, C., De la Rúa, P., de Miranda, J.R., Di Prisco, G., Dzul Uuh, D., Hodge, S., Ivarsson, K., Knauer, A.C., Klein, A.-M., Mänd, M., Martínez-López, V., Medrzycki, P., Pereira-Peixoto, H., Potts, S., Raimets, R., Rundlöf, M., Schwarz, J.M., Senapathi, D., Tamburini, G., Talaván, E.T., Stout, J.C., 2023. Impact of landscape configuration and composition on pollinator communities across different European biogeographic regions. *Frontiers in Ecology and Evolution* 11, 1–16.
- Bouček, Z., 1988. *Tamarixia leucaenae* sp. n. (Hymenoptera: Eulophidae) parasitic on the *Leucaena* psyllid *Heteropsylla cubana* Crawford (Hemiptera) in Trinidad. *Bulletin of Entomological Research* 78, 545–547. <https://doi.org/10.1017/S0007485300013298>
- Bouchard, P., Smith, A.B.T., Douglas, H., Gimmel, M.L., Brunke, A.J., Kanda, K., 2017. Biodiversity of Coleoptera, in: *Insect Biodiversity*. John Wiley & Sons, Ltd, pp. 337–417. <https://doi.org/10.1002/9781118945568.ch11>
- Boukoftane, A., Benrima, A., 2018. Effect of climatic factors on spatiotemporal distribution of aphids of citrus fruits in central Mitidja (Algeria). *AgroBiologia* 8, 958–966.
- Brakefield, P.M., Willmer, P.G., 1985. The basis of thermal melanism in the ladybird *Adalia bipunctata*: differences in reflectance and thermal properties between the morphs. *Heredity* 54, 9–14.
- Brewbaker, J.L., MacDicken, K., Withington, D., 1985. *Leucaena*: forage production and use.
- Brito, A.A., Brito, A., Fontes, L., 2021. Biological control of the Coconut Scale Insect, *Aspidiotus destructor* Signoret, in East Timor using the ladybird beetle, *Chilocorus politus* Mulsant. First National Conference on Agriculture and the Environment, Dili, Timor Leste, 29 July 2004. TimorAgri. East Timor Virtual Network and Virtual Library (DVD). MAFF, Dili, East Timor. 13 pp. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.26296.67846>
- Brodeur, J., Rosenheim, J.A., 2000. Intraguild interactions in aphid parasitoids. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 97, 93–108. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.2000.00720.x>
- Brown, D.D., 1984. The role of stable complexes that repress and activate eucaryotic genes. *Cell* 37, 359–365. [https://doi.org/10.1016/0092-8674\(84\)90366-0](https://doi.org/10.1016/0092-8674(84)90366-0)
- Brown, P.M.J., Frost, R., Doberski, J., Sparks, T., Harrington, R., Roy, H.E., 2011. Decline in native ladybirds in response to the arrival of *Harmonia axyridis*: early evidence from England. *Ecological Entomology* 36, 231–240.
- Brown, P.M.J., Roy, H.E., 2018. Native ladybird decline caused by the invasive harlequin ladybird *Harmonia axyridis*: evidence from a long-term field study. *Insect Conservation and Diversity* 11, 230–239. <https://doi.org/10.1111/icad.12266>
- Buchberger, F., Stockenreiter, M., 2018. Unsuccessful invaders structure a natural freshwater phytoplankton community. *Ecosphere* 9, e02158. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2158>
- Burckhardt, D., 1994. Psylloid pests of temperate and subtropical crop and ornamental plants (Hemiptera, Psylloidea): A review. *Trends in Agricultural Sciences, Entomology* 2, 173–186.

- Burton, O.J., Phillips, B.L., Travis, J.M.J., 2010. Trade-offs and the evolution of life-histories during range expansion. *Ecology Letters* 13, 1210–1220. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01505.x>
- Cabral, S., Soares, A.O., Garcia, P., 2011. Voracity of *Coccinella undecimpunctata*: effects of insecticides when foraging in a prey/plant system. *J Pest Sci* 84, 373–379. <https://doi.org/10.1007/s10340-011-0373-2>
- Camarota, F., Dáttilo, W., da Silva, P.G., de Castro, F.S., do Vale Beirão, M., Perillo, L.N., Corro, E., Fernandes, G.W., de Siqueira Neves, F., 2023. The spatial distribution of insect communities of a mountaintop forest archipelago is not correlated with landscape structure: A multitaxa approach. *Insect Conservation and Diversity* 16, 790–800. <https://doi.org/10.1111/icad.12670>
- Campbell, C.A.M., Cone, W.W., 1999. Consumption of Damson-hop Aphids (*Phorodon humuli*) by Larvae of *Coccinella transversoguttata* and *Hippodamia convergens* (Coleoptera: Coccinellidae). *Biocontrol Science and Technology* 9, 75–78. <https://doi.org/10.1080/09583159929929>
- Canovai, R., Loni, A., Andrea, L., 2014. Ladybirds in Tuscan vineyards (Coleoptera Coccinellidae). *IOBC/WPRS bulletin* 105, 241–244.
- Capoor, S.P., Rao, D.G., Viswanath, S.M., 1967. *Diaphorina citri* Kuway., a vector of the greening disease of Citrus in India. *Indian Journal of Agricultural Science* 37, 572–576.
- Cardinale, B.J., Harvey, C.T., Gross, K., Ives, A.R., 2003. Biodiversity and biocontrol: emergent impacts of a multi-enemy assemblage on pest suppression and crop yield in an agroecosystem. *Ecology Letters* 6, 857–865. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00508.x>
- Carey, M., Boland, J., Keppel, G., 2023. Habitat diversity, resource availability and island age in the species-area relationship. *Journal of Biogeography* 50, 767–779. <https://doi.org/10.1111/jbi.14571>
- Cartwright, B.O., Eikenbary, R.D., Angalet, G.W., Campbell, R.K., 1979. Release and Establishment of *Coccinella septempunctata* in Oklahoma. *Environmental Entomology* 8, 819–823. <https://doi.org/10.1093/ee/8.5.819>
- Case, T.J., 1991. Invasion resistance, species build-up and community collapse in metapopulation models with interspecies competition. *Biological Journal of the Linnean Society* 42, 239–266. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1991.tb00562.x>
- Casey, Thos.L., 1899. A Revision of the American Coccinellidae. *Journal of the New York Entomological Society* 7, 71–169.
- Cassey, P., Delean, S., Lockwood, J.L., Sadowski, J.S., Blackburn, T.M., 2018. Dissecting the null model for biological invasions: A meta-analysis of the propagule pressure effect. *PLOS Biology* 16, e2005987. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2005987>
- Cavender-Bares, J., Kothari, S., Pearse, W., 2019. Evolutionary Ecology of Communities 1–30. <https://doi.org/10.1093/OBO/9780199941728-0111>
- Celli, N., Almeida, L., Basilio, D., Guedes, C., 2021. The way to maturity: taxonomic study on immatures of Southern Brazilian Coccinellini (Coleoptera: Coccinellidae) species important in biological control. *Zoologia* 38, 1–18. <https://doi.org/10.3897/zoologia.38.e64154>
- Cen, Y., Yang, C., Holford, P., Beattie, G.A.C., Spooner-Hart, R.N., Liang, G., Deng, X., 2012. Feeding behaviour of the Asiatic citrus psyllid, *Diaphorina citri*, on healthy and huanglongbing-infected citrus. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 143, 13–22. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2012.01222.x>
- Ceryngier, P., Romanowski, J., Van Caenegem, W., Haelewaters, D., 2024. Parasitism of ladybirds by *Hesperomyces* in the Canary Islands. *Arthropod-Plant Interactions*. <https://doi.org/10.1007/s11829-024-10040-1>
- Chacón, J.M., Heimpel, G.E., 2010. Density-dependent intraguild predation of an aphid parasitoid. *Oecologia* 164, 213–220. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1611-7>
- Chakraborty, D., Korat, D., 2014. Biology, morphometry and feeding potential of *Coccinella transversalis* Fabricious. *The Bioscan* 9, 1101–1105.
- Chakraborty, S., 2015. The influence of generalist predators in spatially extended predator–prey systems. *Ecological complexity* 23, 50–60.
- Chamberlain, S., Oldoni, D., Barve, V., Desmet, P., Geffert, L., Mcglinn, D., Ram, K., rOpenSci (<https://ropensci.org/>), Waller [aut, J., cre, 2024. *rgbif*: Interface to the Global Biodiversity Information Facility API.

- Chapin, E.A., 1940. New genera and species of lady-beetles related to *Serangium* Blackburn (Coleoptera: Coccinellidae). *Journal of the Washington Academy of Sciences* 30, 263–272.
- Chapin, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., Lavorel, S., Sala, O.E., Hobbie, S.E., Mack, M.C., Díaz, S., 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405, 234–242. <https://doi.org/10.1038/35012241>
- Chapin, J.B., 1985. Revision of the Genus *Mulsantina* Weise (Coleoptera: Coccinellidae). *Annals of the Entomological Society of America* 78, 348–368. <https://doi.org/10.1093/aesa/78.3.348>
- Chapin, J.B., Brou, V.A., 1991. Proceedings of the Entomological Society of Washington. *Harmonia axyridis* (Pallas), the third species of the genus to be found in the United States (Coleoptera: Coccinellidae) 93, 630–635.
- Chapman, R.N., 1938. Biological control: (Project 26). Experiment Station of Pineapple Producers Cooperative Association Monthly Report (Monthly Report). Pineapple Producers Cooperative Association.
- Chase, J.M., Leibold, M.A., 2009. Ecological niches: linking classical and contemporary approaches. University of Chicago Press.
- Chazeau, J., 1991. Coleoptera Coccinellidae Noviini de Nouvelle-Calédonie. Genre *Rodolia* Mulsant, in: *Zoologia Neocaledonica, Memoires du Museum National d'Histoire Naturelle Série A, Zoologie. Éd. du Muséum, Paris*, pp. 151–159.
- Chazeau, J., 1987. Le psylle de faux mimosa en Asie du Sud-est et dans le Pacifique: état du problème et perspectives de lutte (*Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit-*Heteropsylla cubana* Crawford. *Revue d'Élevage et de Médecine Veterinaire de Nouvelle Caladonie* 9, 23–27.
- Chazeau, J., 1985. Predaceous insects. Spider mites: their biology, natural enemies and control 1, 211–246.
- Chazeau, J., 1983a. Deux prédateurs de Tetranychidae en nouvelle-guinee: *Stethorus expectatus* n.sp. et *Stethorus exultabilis* n.sp. [Col.: Coccinellidae]. *Entomophaga* 28, 373–378. <https://doi.org/10.1007/BF02372191>
- Chazeau, J., 1983b. The biogeography of Coccinellidae in the Pacific area. *GeoJournal* 7. <https://doi.org/10.1007/BF00218526>
- Chazeau, J., 1981. Données sur la biologie de *Coelophora quadrivittata* (Col.: Coccinellidae), prédateur de *Coccus viridis* (Hom.: Coccidae) en Nouvelle-Calédonie. *Entomophaga* 26, 301–311. <https://doi.org/10.1007/BF02371880>
- Chazeau, Jean, 1981. Présence du genre *Rodolia* Mulsant en Nouvelle-Calédonie, et description d'une nouvelle espèce : *Rodolia delobeli* [Col. Coccinellidae]. *Bulletin de la Société entomologique de France* 86, 57–59. <https://doi.org/10.3406/bsef.1981.17943>
- Chazeau, J., 1979. Mise au point sur le genre *Stethorus* en océanie et Description de deux Espèces Nouvelles de Mélanésie [Col., Coccinellidae]. *Entomophaga* 24, 295–303. <https://doi.org/10.1007/BF02374244>
- Chazeau, J., 1978. Les espèces du genre *Coelophora* en Nouvelle-Calédonie et aux Nouvelles-Hébrides (coleopteres, Coccinellidae). *ORSTOM*, 1, 5-69.
- Chazeau, J., 1975. *Sukunahikona australis*, nouvelle espèce de Coccinellidae de l'Ouest de l'Océan Indien (Col.). *Bulletin de la Société entomologique de France* 80, 134–137. <https://doi.org/10.3406/bsef.1975.21455>
- Chazeau, J., 1971. *Stethorus comoriensis*, nouvelle espèce de Coccinellidae de l'archipel des Comores [Col.]. *Bulletin de la Société entomologique de France* 76, 60–63. <https://doi.org/10.3406/bsef.1971.21180>
- Chazeau, J., Bouyé, E., Bonnet de Larbogne, L., 1991a. Cycle de développement et table de vie d' *Olla v-nigrum* (Col.: Coccinellidae) ennemi naturel d' *Heteropsylla cubana* [Hom.: Psyllidae] introduit en nouvelle-calédonie. *Entomophaga* 36, 275–285. <https://doi.org/10.1007/BF02374563>
- Chazeau, Jean, Bouyé, E., Bonnet De Larbogne, L., 1991. Cycle de développement et table de vie d' *Olla v-nigrum* (Col.: Coccinellidae) ennemi naturel d' *Heteropsylla cubana* [Hom.: Psyllidae] introduit en nouvelle-calédonie. *Entomophaga* 36, 275–285.
- Chazeau, J., Bouye, E., Larbogne, L. de, 1991b. Development and life table of *Olla v-nigrum* (Col.: Coccinellidae), a natural enemy of *Heteropsylla cubana* (Hom.: Psyllidae) introduced in New Caledonia.
- Chazeau, J., Capart, I., Bennet de Larbogne, L., 1992. Biological control of the *Leucaena* psyllid in New Caledonia : the introduction of *Curinus coeruleus* (Coccinellidae). *Leucoma Res. Reports* 13, 59–61.
- Chazeau, J., de Larbome, L.B., 1990. Les travaux de l'ORSTOM/Nouvelle-Calédonie dans les domaines de l'entomologie agricole, la lutte biologique, et la zoologie appliquée.

- Chazeau, J., Etienne, J., Fursh, H., 1974. Les Coccinellidae de l'île de La Reunion (Insecta Coleoptera). Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle 265–297.
- Ceryngier P3, Roy H.E., Poland RL, 2012. Natural Enemies of Ladybird Beetles. In: Ecology and Behaviour of the Ladybird Beetles (Coccinellidae). John Wiley & Sons, Ltd, pp 375–443
- Chen, J.C., Chen, C.T., Jump, A.S., 2012. Forest disturbance leads to the rapid spread of the invasive *Leucaena leucocephala* in Taiwan. Int. Arch. Photogramm. Remote Sensing and Spatial Information 2, 35–40. <https://doi.org/10.5194/isprsarchives-XXXIX-B2-35-2012>
- Chen, X., Xie, X., Ren, S., Wang, X., 2016. Discovery of a New World ladybird beetle *Nephaspis indus* Gordon, 1996 (Coleoptera, Coccinellidae) on the Island of Taiwan. Biodiversity Data Journal 4, 1–9. <https://doi.org/10.3897/BDJ.4.e10537>
- Chen, X.-S., Wang, X.-M., Ren, S.-X., 2013. A Review of the Subgenus Scymnus of Scymnus From China (Coleoptera: Coccinellidae). Annales Zoologici 63, 417–499. <https://doi.org/10.3161/000345413X672483>
- Cheng, Y., Zhi, J., Li, F., Jin, J., Zhou, Y., 2018. An artificial diet for continuous maintenance of *Coccinella septempunctata* adults (Coleoptera: Coccinellidae). Biocontrol science and technology 28, 242–252.
- Chesson, P., 2000. Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. Annual Review of Ecology and Systematics 31, 343–366. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343>
- Clay, K., 2001. Symbiosis and the Regulation of Communities. American Zoologist 41, 810–824. <https://doi.org/10.1093/icb/41.4.810>
- Clegg, S.M., Owens, P.F., 2002. The 'island rule' in birds: medium body size and its ecological explanation. The Royal Society 269, 1359–1365. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2024>
- Clúa, J., Roda, C., Zanetti, M.E., Blanco, F.A., 2018. Compatibility between Legumes and Rhizobia for the Establishment of a Successful Nitrogen-Fixing Symbiosis. Genes 9, 125. <https://doi.org/10.3390/genes9030125>
- Cock, M.J., van Lenteren, J.C., Brodeur, J., Barratt, B.I., Bigler, F., Bolckmans, K., Cónsoli, F.L., Haas, F., Mason, P.G., Parra, J.R.P., 2010. Do new access and benefit sharing procedures under the convention on biological diversity threaten the future of biological control? BioControl 55, 199–218.
- Cock, M.J.W., Murphy, S.T., Kairo, M.T.K., Thompson, E., Murphy, R.J., Francis, A.W., 2016. Trends in the classical biological control of insect pests by insects: an update of the BIOCAT database. BioControl 61, 349–363. <https://doi.org/10.1007/s10526-016-9726-3>
- Coles, L.W., 1964. Collection of predaceous lady beetle, *Hyperaspis trilineata*, in Barbados, and shipment to Hawaii. Journal of Economic Entomology 57.
- Comont, R.F., Roy, H.E., Harrington, R., Shortall, C.R., Purse, B.V., 2014. Ecological correlates of local extinction and colonisation in the British ladybird beetles (Coleoptera: Coccinellidae). Biological Invasions 16, 1805–1817. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0628-3>
- Conant, P., Hauff, R., Loope, L., King, C., 2009. Forest and forestry insect pests in Hawaii: past, present, and future. IUFRO Working Party 7.03. 04 Diseases and Insects in Forest Nurseries 16.
- Condamine, F.L., Allio, R., Reboud, E.L., Dupuis, J.R., Toussaint, E.F.A., Mazet, N., Hu, S.-J., Lewis, D.S., Kunte, K., Cotton, A.M., Sperling, F.A.H., 2023. A comprehensive phylogeny and revised taxonomy illuminate the origin and diversification of the global radiation of Papilio (Lepidoptera: Papilionidae). Molecular Phylogenetics and Evolution 183, 107758. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2023.107758>
- Cook, R.J., Baker, K.F., 1983. The nature and practice of biological control of plant pathogens. American Phytopathological Society.
- Corcos, D., Cerretti, P., Mei, M., Vigna Taglianti, A., Paniccia, D., Santoiemma, G., De Biase, A., Marini, L., 2018. Predator and parasitoid insects along elevational gradients: role of temperature and habitat diversity. Oecologia 188, 193–202. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4169-4>
- Costamagna, A.C., Landis, D.A., Brewer, M.J., 2008. The role of natural enemy guilds in *Aphis glycines* suppression. Biological Control 45, 368–379. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2008.01.018>
- Costanza, R., d'Arge, R., De Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R.V., Paruelo, J., 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. nature 387, 253–260.

- Coulaud, J., Brown, S.C., Siljak-Yakovlev, S., 1995. First Cytogenetic Investigation in Populations of *Acacia heterophylla*, Endemic from La Réunion Island, with Reference to *A. melanoxylon*. *Annals of Botany* 75, 95–100. [https://doi.org/10.1016/S0305-7364\(05\)80013-7](https://doi.org/10.1016/S0305-7364(05)80013-7)
- Coutanceau, J.-P., 2009. *Harmonia conformis* (Boisduval, 1835) : une Coccinelle australienne introduite et acclimatée en France (Col., Coccinellidae). *Bulletin de la Société entomologique de France* 114, 110–110.
- Cowie, R.H., Holland, B.S., 2006. Dispersal is fundamental to biogeography and the evolution of biodiversity on oceanic islands, *Journal of Biogeography*. Wiley Online Library.
- Crawford, K.M., Whitney, K.D., 2010. Population genetic diversity influences colonization success. *Molecular Ecology* 19, 1253–1263. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04550.x>
- Crotch, G.R., 1867. On the coleoptera of the Azores. *Proceedings of the Zoological Society of London*, *Proceedings of the Zoological Society of London* 359–391.
- Crowson, R.A., 1967. Natural classification of the families of Coleoptera.
- Crutzen, P.J., Stoermer, E.F., 2021. The 'Anthropocene' (2000), in: Benner, S., Lax, G., Crutzen, P.J., Pöschl, U., Lelieveld, J., Brauch, H.G. (Eds.), *Paul J. Crutzen and the Anthropocene: A New Epoch in Earth's History*. Springer International Publishing, Cham, pp. 19–21. https://doi.org/10.1007/978-3-030-82202-6_2
- Culliney, T.W., 2005. Benefits of Classical Biological Control for Managing Invasive Plants. *Critical Reviews in Plant Sciences* 24, 131–150. <https://doi.org/10.1080/07352680590961649>
- Currie, C.R., Spence, J.R., Niemelä, J., 1996. Competition, Cannibalism and Intraguild Predation among Ground Beetles (Coleoptera: Carabidae): A Laboratory Study. *The Coleopterists Bulletin* 50, 135–148.
- Cybèle, C., Flores, O., Baret, S., Chiroleu, F., Reynaud, B., Rivière, J.-N., Rouget, M., Sauroy-Toucouere, S., Zitte, Y., Strasberg, D., 2021. An assessment of biological control of *Rubus alceifolius* invasion on Réunion Island (Mascarene archipelago). *Biological Control* 163, 104670. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2021.104670>
- Dalerum, F., Cameron, E.Z., Kunkel, K., Somers, M.J., 2012. Interactive effects of species richness and species traits on functional diversity and redundancy. *Theor Ecol* 5, 129–139. <https://doi.org/10.1007/s12080-010-0104-y>
- Daloz, D., Braekman, J.-C., Pasteels, J.M., 1994. Ladybird defence alkaloids: structural, chemotaxonomic and biosynthetic aspects (Col.: Coccinellidae). *Chemoecology* 5, 173–183.
- Daltry, J., 2009. Biodiversity assessment of Saint Lucia's forests, with management recommendations. (Technical report No. 10). National Forest Demarcation and Bio-Physical Resource Inventory Project.
- Darwin, C., 1859. *On the Origin of Species*. Harvard University Press.
- Davidson, A.S., Malet-Damour, B., Praene, J.P., 2023. A new microclimate zoning method based on multivariate statistics: The case of Reunion Island. *Urban Climate* 52, 101687. <https://doi.org/10.1016/j.uclim.2023.101687>
- Davis, C.J., 1961. Recent Introductions for Biological Control in Hawaii—VI. *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* 17, 389–393.
- Davis, M.A., 2009. *Invasion biology*. Oxford University Press.
- Davis, M.A., Grime, J.P., Thompson, K., 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88, 528–534. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00473.x>
- Day, W.H., Prokrym, D.R., Ellis, D.R., Chianese, R.J., 1994. (Coleoptera: Coccinellidae) in the united states, and thoughts on the origin of this species and five other exotic lady beetles in eastern North America.
- de Oliveira, T.G., Pereira, J.A., 2014. Intraguild Predation and Interspecific Killing as Structuring Forces of Carnivorous Communities in South America. *J Mammal Evol* 21, 427–436. <https://doi.org/10.1007/s10914-013-9251-4>
- De Queiroz, A., 2005. The resurrection of oceanic dispersal in historical biogeography. *Trends in Ecology & Evolution* 20, 68–73. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.11.006>
- De Schutter, O., 2010. Report Submitted by the Special Rapporteur on the Right to Food: Human Rights Council Sixteenth Session: Agenda Item 3: Promotion and Protection of All Human Rights, Civil, Political, Economic, Social and Cultural Rights, Including the Right to Develop. United Nations (UN).
- Debach, 1964. Manipulation of entomophagous species. *Biological Control of Insect Pests and Weeds* 429–458.

- DeBach, P., 1964. Successes, trends, and future possibilities. DeBach, Paul Biological Control of Insect Pests and Weeds 1964.
- DeBach, P., Rosen, D., 1991. Biological Control by Natural Enemies. CUP Archive.
- Debaraj, Y., Singh, T.K., 1990. Biology of an Aphidophagous Coccinellid Predator, *Coccinella transversalis* Fab. Journal of Biological Control 4, 93–95.
- Deguine, J.-P., Gloanec, C., Laurent, P., Ratnadass, A., Aubertot, J.-N., 2016. Protection agroécologique des cultures. Editions Quae.
- Dennis, B., Assas, L., Elaydi, S., Kwessi, E., Livadiotis, G., 2016. Allee effects and resilience in stochastic populations. Theor Ecol 9, 323–335. <https://doi.org/10.1007/s12080-015-0288-2>
- Denno, R.F., Finke, D.L., 2006. Multiple predator interactions and food-web connectance: implications for biological control, in: Trophic and Guild in Biological Interactions Control. Springer, pp. 45–70.
- Deredec, A., Courchamp, F., 2003. Extinction thresholds in host—parasite dynamics. Annales Zoologici Fennici 40, 115–130.
- Dewar, R.E., Richard, A.F., 2007. Evolution in the hypervariable environment of Madagascar. Proceedings of the National Academy of Sciences 104, 13723–13727.
- DeWitt, T.J., Sih, A., Wilson, D.S., 1998. Costs and limits of phenotypic plasticity. Trends in Ecology & Evolution 13, 77–81. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(97\)01274-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(97)01274-3)
- Deyrup, S.T., Eckman, L.E., Lucadamo, E.E., McCarthy, P.H., Knapp, J.C., Smedley, S.R., 2014. Antipredator activity and endogenous biosynthesis of defensive secretion in larval and pupal *Delphastus catalinae* (Horn) (Coleoptera: Coccinellidae). Chemoecology 24, 145–157. <https://doi.org/10.1007/s00049-014-0156-3>
- Diaz, R., Wang, Z., Chen, Y., 2016. Bug Biz: The Cactus Lady Beetle: A Voracious Predator of Scale Insects. LSU AgCenter.
- Dick, J.T.A., Lavery, C., Lennon, J.J., Barrios-O'Neill, D., Mensink, P.J., Robert Britton, J., Médoc, V., Boets, P., Alexander, M.E., Taylor, N.G., Dunn, A.M., Hatcher, M.J., Rosewarne, P.J., Crookes, S., MacIsaac, H.J., Xu, M., Ricciardi, A., Wasserman, R.J., Ellender, B.R., Weyl, O.L.F., Lucy, F.E., Banks, P.B., Dodd, J.A., MacNeil, C., Penk, M.R., Aldridge, D.C., Caffrey, J.M., 2017. Invader Relative Impact Potential: a new metric to understand and predict the ecological impacts of existing, emerging and future invasive alien species. Journal of Applied Ecology 54, 1259–1267. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12849>
- Diekötter, T., Billeter, R., Crist, T.O., 2008. Effects of landscape connectivity on the spatial distribution of insect diversity in agricultural mosaic landscapes. Basic and Applied Ecology 9, 298–307. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2007.03.003>
- Diraviam, J., Viraktamath, C.A., 1990. Population dynamics of the introduced ladybird beetle, *Curinus coeruleus* Mulsant in relation to its psyllid prey *Heteropsylla cubana* Crawford in Bangalore. Journal of Biological Control 4, 99–104.
- Dixon, A.F.G., 2000. Insect Predator-Prey Dynamics: Ladybird beetles and biological control. Cambridge University Press.
- Dixon, A.F.G., 1958. The escape responses shown by certain aphids to the presence of the coccinellid *Adalia bipunctata* (L.). Transactions of the Entomological Society of London 110, 391–334.
- Dixon, A.F.G., Hemptinne, J.-L., 2001. Body size distribution in predatory ladybird beetles reflects that of their prey. Ecology 82, 1847–1856. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[1847:BSDIPL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[1847:BSDIPL]2.0.CO;2)
- Doak, D.F., Bigger, D., Harding, E.K., Marvier, M.A., O'Malley, R.E., Thomson, D., 1998. The Statistical Inevitability of Stability-Diversity Relationships in Community Ecology. The American Naturalist 151, 264–276. <https://doi.org/10.1086/286117>
- Dobzhansky, T., 1941. Beetles of the Genus *Hyperaspis* Inhabiting the United States. Annals of the Entomological Society of America 101, 1–104. <https://doi.org/10.1093/aesa/35.2.242b>
- Dobzhansky, T., 1933. Geographical variation in lady-beetles. The American Naturalist 67, 97–126.
- Dobzhansky, T., 1930. The North American beetles of the genus *Coccinella*. Proceedings of the United States National Museum 80, 1–32. <https://doi.org/10.5479/si.00963801.80-2904.1>
- Dowell, R.V., Cherry, R.H., 1981. Survey Traps for Parasitoids, and Coccinellid Predators of the Citrus Blackfly, *Aleurocanthus woglumi*. Entomologia Experimentalis et Applicata 29, 356–362. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1981.tb03079.x>

- Drake, J.M., 2004. Allee Effects and the Risk of Biological Invasion. *Risk Analysis* 24, 795–802. <https://doi.org/10.1111/j.0272-4332.2004.00479.x>
- Drake, J.M., Lodge, D.M., 2006. Allee Effects, Propagule Pressure and the Probability of Establishment: Risk Analysis for Biological Invasions. *Biol Invasions* 8, 365–375. <https://doi.org/10.1007/s10530-004-8122-6>
- Drea, J.J., Gordon, R.D., 1990. Coccinellidae, in: *World Crop Pests, Armored Scale Insects*. New York, pp. 19–40.
- Dreistadt, S.H., Hagen, K.S., 1994. Classical biological control of the Acacia psyllid, *Acizzia uncatoides* (Homoptera: Psyllidae), and Predator-Prey-Plant interactions in the San Francisco bay area. *Biological Control* 4, 319–327. <https://doi.org/10.1006/bcon.1994.1040>
- Drouët, H., 1864. *Éléments de la faune Açoréenne*. J.B. Baillière & Fils ; J. Rothschild, Paris. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.120171>
- Drouët, H., 1859. *Coléoptères Açoréens, Revue et magasin de zoologie*. chez Baillière, Paris. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.120161>
- Dufour, C.M.S., Losos, J.B., Herrel, A., 2018. Do differences in bite force and head morphology between a native and an introduced species of anole influence the outcome of species interactions? *Biological Journal of the Linnean Society* 125, 576–585. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/bly130>
- Duncan, R.P., Blackburn, T.M., Sol, D., 2003. The ecology of bird introductions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34, 71–98.
- Duru, M., Therond, O., Martin, G., Martin-Clouaire, R., Magne, M.-A., Justes, E., Journet, E.-P., Aubertot, J.-N., Savary, S., Bergez, J.-E., Sarthou, J.P., 2015. How to implement biodiversity-based agriculture to enhance ecosystem services: a review. *Agron. Sustain. Dev.* 35, 1259–1281. <https://doi.org/10.1007/s13593-015-0306-1>
- Duverger, C., 2001. A new genus and new species of Sticholotidinae (Coleoptera: Coccinellidae) for the Caribbean. *Bulletin de la Société linnéenne de Bordeaux* 95–97.
- Edirisinghe, H.M., 2021. *Biology and behaviour of New Zealand ladybirds : insights into the establishment success of introduced species (Zoology)*. Massey University, New Zealand.
- Edmunds, M., 1974. *Defence in animals: a survey of anti-predator defences*. (No Title).
- EENY575/IN1012: Ladybird Beetles Recent Immigrants to Florida (Insecta: Coleoptera: Coccinellidae) [WWW Document], n.d. . Ask IFAS - Powered by EDIS. URL <https://edis.ifas.ufl.edu/publication/IN1012> (accessed 2.21.24).
- Egelie, A.A., Gillett-Kaufman, J.L., 2015. Pineapple Mealybug, *Dysmicoccus brevipes* (Cockerell)(Insecta: Hemiptera: Pseudococcidae). EDIS 2015, 5–5.
- Egerer, M.H., Bichier, P., Philpott, S.M., 2017. Landscape and local habitat correlates of lady beetle abundance and species richness in urban agriculture. *Annals of the Entomological Society of America* 110, 97–103. <https://doi.org/10.1093/aesa/saw063>
- Eilenberg, J., Hajek, A., Lomer, C., 2001. Suggestions for unifying the terminology in biological control. *BioControl* 46, 387–400.
- Eizaguirre, S., 2007. Revisión de los coleópteros coccinéidos de las islas canarias (Coleoptera: Coccinellidae). *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa* 101–118.
- El Aalaoui, M., Bouharroud, R., Sbaghi, M., El Bouhssini, M., Hilali, L., 2019. Predatory potential of eleven native Moroccan adult ladybird species on different stages of *Dactylopius opuntiae* (Cockerell) (Hemiptera: Dactylopiidae). *EPPPO Bulletin* 49, 374–379. <https://doi.org/10.1111/epp.12565>
- El-Abdin, A.M.Z., Siragelnour, B.G., 1991. Biological aspects, food preference and chemical control of the cucurbit beetle, *Henosepilachna elaterii* (Rossi)(Coleoptera; Coccinellidae). *Arab Journal of Plant Protection* 9, 103–110.
- El-Shafie, H., 2012. Review: List of arthropod pests and their natural enemies identified worldwide on date palm, *Phoenix dactylifera* L. *ABJNA* 3, 516–524. <https://doi.org/10.5251/abjna.2012.3.12.516.524>
- Elton, C.S., 2020. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Springer Nature.
- Emerson, B.C., 2002. Evolution on oceanic islands: molecular phylogenetic approaches to understanding pattern and process. *Molecular ecology* 11, 951–966.

- Endo, N., Abe, M., Sekine, T., Matsuda, K., 2004. Feeding stimulants of Solanaceae-feeding lady beetle, *Epilachna vigintioctomaculata* (Coleoptera: Coccinellidae) from potato leaves. *Applied Entomology and Zoology* 39, 411–416. <https://doi.org/10.1303/aez.2004.411>
- EPPO, 2024. EPPO Global Database [WWW Document]. URL <https://gd.eppo.int/> (accessed 2.26.24).
- Escalona, H.E., Ślipiński, A., 2012. Generic revision and phylogeny of Microweiseinae (Coleoptera: Coccinellidae). *Systematic Entomology* 37, 125–171. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2011.00601.x>
- Escalona, H.E., Ślipiński, A., 2010. *Sticholotis Ruficeps* Weise: New Synonymies and Description of its Mature Larva (Coleoptera: Coccinellidae: Sticholotidini). *Annales Zoologici* 60, 309–318. <https://doi.org/10.3161/000345410X535307>
- Evans, E.W., 2009. Lady beetles as predators of insects other than Hemiptera. *Biological Control, Trophic Ecology of the Coccinellidae* 51, 255–267. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.05.011>
- Evans, E.W., 2003. Searching and reproductive behaviour of female aphidophagous ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae): a review. *Eur. J. Entomol.* 100, 1–10. <https://doi.org/10.14411/eje.2003.001>
- Evans, E.W., 2000. Morphology of invasion: body size patterns associated with establishment of *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) in western North America. *European Journal of Entomology* 97, 469–474.
- Evans, E.W., Gunther, D.I., 2005. The link between food and reproduction in aphidophagous predators: a case study with *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *Eur. J. Entomol.* 102, 423–430. <https://doi.org/10.14411/eje.2005.060>
- Evans, E.W., Soares, A.O., Yasuda, H., 2011. Invasions by ladybugs, ladybirds, and other predatory beetles. *BioControl* 56, 597–611. <https://doi.org/10.1007/s10526-011-9374-6>
- Evans, E.W., Stevenson, A.T., Richards, D.R., 1999. Essential versus alternative foods of insect predators: benefits of a mixed diet. *Oecologia* 121, 107–112. <https://doi.org/10.1007/s004420050911>
- Facey, S.L., Ellsworth, D.S., Staley, J.T., Wright, D.J., Johnson, S.N., 2014. Upsetting the order: how climate and atmospheric change affects herbivore–enemy interactions. *Current Opinion in Insect Science* 5, 66–74. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2014.09.015>
- Facon, B., Hufbauer, R.A., Tayeh, A., Loiseau, A., Lombaert, E., Vitalis, R., Guillemaud, T., Lundgren, J.G., Estoup, A., 2011. Inbreeding depression is purged in the invasive insect *Harmonia axyridis*. *Current Biology* 21, 424–427.
- Fagan, W.F., Lewis, M.A., Neubert, M.G., Van Den Driessche, P., 2002. Invasion theory and biological control. *Ecology Letters* 5, 148–157. https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.0_285.x
- Fath, B.D., 2007. Network mutualism: Positive community-level relations in ecosystems. *Ecological Modelling, Special Issue on Ecological Network Theory* 208, 56–67. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.04.021>
- Fattorini, S., 2011. Influence of island geography, age and landscape on species composition in different animal groups. *Journal of Biogeography* 38, 1318–1329. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02486.x>
- Fauth, J.E., Bernardo, J., Camara, M., Resetarits, W.J., Van Buskirk, J., McCollum, S.A., 1996. Simplifying the Jargon of Community Ecology: A Conceptual Approach. *The American Naturalist* 147, 282–286. <https://doi.org/10.1086/285850>
- Fauvergue, X., 2022. The Biology of Introduced Populations, in: Fauvergue, X., Rusch, A., Barret, M., Bardin, M., Jacquin-Joly, E., Malausa, T., Lannou, C. (Eds.), *Extended Biocontrol*. Springer Netherlands, Dordrecht, 19–30. https://doi.org/10.1007/978-94-024-2150-7_2
- FDGDON, 2014. *Exochomus laeviusculus* Coccinelle prédatrice indigène. Fédération Départementale des Groupements de Défense contre les Organismes Nuisibles.
- Fedriani, J.M., Fuller, T.K., Sauvajot, R.M., York, E.C., 2000. Competition and intraguild predation among three sympatric carnivores. *Oecologia* 125, 258–270. <https://doi.org/10.1007/s004420000448>
- Felix, S., Soares, A.O., 2004. Intraguild predation between the aphidophagous ladybird beetles *Harmonia axyridis* and *Coccinella undecimpunctata* (Coleoptera: Coccinellidae): the role of body weight. *European Journal of Entomology* 101, 237–242.
- Ferrer, A., Dixon, A.F.G., Hemptinne, J.-L., 2008. Prey preference of ladybird larvae and its impact on larval mortality, some life-history traits of adults and female fitness. *Bulletin of Insectology* 61, 5–10.

- Finlayson, C., Alyokhin, A., Gross, S., Porter, E., 2010. Differential consumption of four aphid species by four lady beetle species. *Journal of Insect Science* 10, 1–10. <https://doi.org/10.1673/031.010.3101>
- Flanders, S.E., 1951. Mass cultures of California red scale and its golden chalcid parasites. *Hilgardia* 21, 1–41.
- Flanders, S.E., 1930. Mass Production of Egg Parasites of the Genus *Trichogramma*.
- Flores, A., Olvera, H., Rodríguez, S., Barranco, J., 2013. Predation Potential of *Chilocorus cacti* (Coleoptera: Coccinellidae) to the Prickly Pear Cacti Pest *Dactylopius opuntiae* (Hemiptera: Dactylopiidae). *Neotrop Entomol* 42, 407–411. <https://doi.org/10.1007/s13744-013-0139-z>
- Foissner, W., 1999. Protist Diversity: Estimates of the Near-Imponderable. *Protist* 150, 363–368. [https://doi.org/10.1016/S1434-4610\(99\)70037-4](https://doi.org/10.1016/S1434-4610(99)70037-4)
- Follett, P.A., Roderick, G.K., 1996. Genetic estimates of dispersal ability in the leucaena psyllid predator *Curinus coeruleus* (Coleoptera: Coccinellidae): implications for biological control. *Bulletin of Entomological Research* 86, 355–361. <https://doi.org/10.1017/S0007485300034933>
- Fomenko, R.B., 1970. effect of aggregation of preimaginal stages of *Chilocorus bipustulatus* L. (Coleoptera, Coccinellidae) on the duration of development. *Entomological review*.
- Fonseca, M.M., Montserrat, M., Guzmán, C., Torres-Campos, I., Pallini, A., Janssen, A., 2017. How to evaluate the potential occurrence of intraguild predation. *Exp Appl Acarol* 72, 103–114. <https://doi.org/10.1007/s10493-017-0142-x>
- Formusoh, E.S., Wilde, G.E., 1993. Preference and development of two species of predatory coccinellids on the Russian wheat aphid and greenbug biotype E (Homoptera: Aphididae). *Journal of Agricultural Entomology* 10, 65–70.
- Frank, J.H., 2009. Control of Pests and Weeds by Natural Enemies. An Introduction to Biological Control. *flen* 92, 406–406. <https://doi.org/10.1653/024.092.0237>
- Frank, J.H., McCoy, E.D., 1992. Introduction to the Behavioral Ecology of Immigration. The Immigration of Insects to Florida, with a Tabulation of Records Published Since 1970. *The Florida Entomologist* 75, 1–28. <https://doi.org/10.2307/3495477>
- Frankham, R., 2005. Genetics and extinction. *Biological Conservation* 126, 131–140. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.05.002>
- Frankham, R., 1997. Do island populations have less genetic variation than mainland populations? *Heredity* 78, 311–327. <https://doi.org/10.1038/hdy.1997.46>
- Franks, S.J., Pratt, P.D., Tsutsui, N.D., 2011. The genetic consequences of a demographic bottleneck in an introduced biological control insect. *Conservation Genetics* 12, 201–211. <https://doi.org/10.1007/s10592-010-0133-5>
- Frazer, B.D., 1988. Coccinellidae, in: *World Crop Pests, Aphids*. pp. 231–247.
- Frazer, B.D., Gill, B., 1981. Hunger, movement, and predation of *Coccinella californica* on pea aphids in the laboratory and in the field. *Can Entomol* 113, 1025–1033. <https://doi.org/10.4039/Ent1131025-11>
- Fréchette, B., Dixon, A.F.G., Alauzet, C., Boughenou, N., Hemptinne, J.-L., 2006. Should aphidophagous ladybirds be reluctant to lay eggs in the presence of unsuitable prey? *Entomologia Experimentalis et Applicata* 118, 121–127. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2006.00366.x>
- Froggatt, W., 1903. Australian ladybird beetles. *Agricultural Gazette of New South Wales* 895–911.
- Fukunaga, Y., Akimoto, S., 2007. Toxicity of the aphid *Aulacorthum magnoliae* to the predator *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) and genetic variance in the assimilation of the toxic aphids in *H. axyridis* larvae. *Entomological Science* 10, 45–53. <https://doi.org/10.1111/j.1479-8298.2006.00197.x>
- Fürsh, H., 1987. Die Scymninae der Kanaren, Azoren und Madeiras (Coleoptera Coccinellidae). *Acta Coleopterologica (Munich)* 3, 1–14.
- Fürsh, H., 1966. Die Coccinelliden der Azoren. *Boletim do Museu Municipal do Funchal, Lund University Expedition* 57, 29–33.
- Futuyma, D.J., Moreno, G., 1988. The Evolution of Ecological Specialization. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19, 207–233. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.19.110188.001231>
- Fye, R.E., 1981. Rearing and release of coccinellids for potential control of pear psylla. *Advances in Agricultural Technology* 1–9.
- Gagné, W.C., Martin, J.L., 1968. The insect ecology of red pine plantations in central Ontario. The Coccinellidae (Coleoptera). *The Canadian Entomologist* 100, 835–846. <https://doi.org/10.4039/Ent100835-8>

- Gagnon, A.-È., Heimpel, G.E., Brodeur, J., 2011. The Ubiquity of Intraguild Predation among Predatory Arthropods. PLOS ONE 6, e28061. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0028061>
- Galecka, B., 1962. The influence of patches of wood in fields on changes in the numbers of potato aphids and predatory Coccinellidae. *Ekologia polska* 10, 21–44.
- Ganga, G., Sulochana Chetty, J., Senthamil Selvi, R., Manoharan, T., 1985. Influence of food plants on the food utilization and chemical composition of *Henosepilachna septima* (Coleoptera: coccinellidae). *Proc Ani Sci* 94, 161–167. <https://doi.org/10.1007/BF03186341>
- Garcia, G.W., Ferguson, T.U., Neckles, F.A., Archibald, K.A.E., 1996. The nutritive value and forage productivity of *Leucaena leucocephala*. *Animal Feed Science and Technology* 60, 29–41. [https://doi.org/10.1016/0377-8401\(95\)00922-1](https://doi.org/10.1016/0377-8401(95)00922-1)
- Garcia, J.F., O'Neil, R.J., 2000. Effect of *Coleus* Size and Variegation on Attack Rates, Searching Strategy, and Selected Life History Characteristics of *Cryptolaemus montrouzieri* (Coleoptera: Coccinellidae). *Biological Control* 18, 225–234. <https://doi.org/10.1006/bcon.2000.0831>
- Garcia, R., Caltagirone, L.E., Gutierrez, A.P., 1988. Comments on a Redefinition of Biological Control. *BioScience* 38, 692–694. <https://doi.org/10.2307/1310871>
- Gardiner, M., 2015. *Good Garden Bugs: Everything You Need to Know about Beneficial Predatory Insects*. Quarry Books.
- Gardiner, M.M., Landis, D.A., Gratton, C., Schmidt, N., O'Neal, M., Mueller, E., Chacon, J., Heimpel, G.E., DiFonzo, C.D., 2009. Landscape composition influences patterns of native and exotic lady beetle abundance. *Diversity and Distributions* 15, 554–564. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2009.00563.x>
- Gargominy, O., Bouchet, P., Pascal, M., Jaffre, T., Tourneur, J.-C., 1996. Conséquences des introductions d'espèces animales et végétales sur la biodiversité en Nouvelle-Calédonie. *Revue d'Écologie* 51, 375–402.
- Gassmann, A., Louda, S.M., 2001. *Rhinocyllus conicus*: initial evaluation and subsequent ecological impacts in North America, in: *Evaluating Indirect Ecological Effects of Biological Control*. Key Papers from the Symposium 'Indirect Ecological Effects in Biological Control', Montpellier, France, 17–20 October 1999. CABI Publishing Wallingford UK, pp. 147–183.
- Gaymer, C.F., Thiel, M., 2011. Predation contributes to invasion resistance of benthic communities against the non-indigenous tunicate *Ciona intestinalis*. *Biol Invasions* 13, 2023–2034. <https://doi.org/10.1007/s10530-011-0018-7>
- GBIF.org, 2022. GBIF [WWW Document]. GBIF Home Page. URL <https://www.gbif.org>
- Ge, X., Griswold, C.K., Newman, J.A., 2023. Warmer and more seasonal climates reduce the effect of top-down population control: An example with aphids and ladybirds. *Functional Ecology* 37, 1604–1619. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14326>
- Geiger, C.A., Gutierrez, A.P., 2000. Ecology of *Heteropsylla cubana* (Homoptera: Psyllidae): Psyllid Damage, Tree Phenology, Thermal Relations, and Parasitism in the Field. *Environmental Entomology* 29, 76–86. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-29.1.76>
- Gerber, G.P., Echternacht, A.C., 2000. Evidence for asymmetrical intraguild predation between native and introduced *Anolis* lizards. *Oecologia* 124, 599–607. <https://doi.org/10.1007/s004420000414>
- Ghani, M.A., Ahmad, R., 1966. Biology of *Pharoscyrnus ftexibilis* Muls. (Col. Coccinellidae). *Technical Bulletin*. Commonwealth Institute of Biological Control 4, 107–111.
- Gibbs, J.P., Marquez, C., Sterling, E.J., 2008. The Role of Endangered Species Reintroduction in Ecosystem Restoration: Tortoise–Cactus Interactions on Española Island, Galápagos. *Restoration Ecology* 16, 88–93. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2007.00265.x>
- Gillerfors, G., 1986. Contribution to the coleopterous fauna of the Azores. *Boletim do Museu Municipal do Funchal* 172, 16–27.
- Giorgi, J.A., Vandenberg, N.J., McHugh, J.V., Forrester, J.A., Ślipiński, S.A., Miller, K.B., Shapiro, L.R., Whiting, M.F., 2009. The evolution of food preferences in Coccinellidae. *Biological Control*, *Trophic Ecology of the Coccinellidae* 51, 215–231. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.05.019>
- Gioria, M., Osborne, B.A., 2014. Resource competition in plant invasions: emerging patterns and research needs. *Front. Plant Sci.* 5. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00501>

- Glick, P.A., 1939. The distribution of insects, spiders, and mites in the air. United States Department of Agriculture 673, 1.
- Glisan King, A., Meinwald, J., 1996. Review of the defensive chemistry of coccinellids. Chemical Reviews 96, 1105–1122.
- Gonzalez, G.F., 2006. Inicio - Coccinellidae de Chile [WWW Document]. Coccinellidae de Chile. URL <https://www.coccinellidae.cl/paginasWebChile/Paginas/InicioChi.php> (accessed 2.27.24).
- González-Hernández, H., Reimer, N.J., Johnson, M.W., 1999. Survey of the natural enemies of *Dysmicoccus mealybugs* on pineapple in Hawaii. BioControl 44, 47–58. <https://doi.org/10.1023/A:1009954625169>
- González-Muñoz, N., Castro-Díez, P., Fierro-Brunnenmeister, N., 2011. Establishment Success of Coexisting Native and Exotic Trees Under an Experimental Gradient of Irradiance and Soil Moisture. Environmental Management 48, 764–773. <https://doi.org/10.1007/s00267-011-9731-3>
- Gordon, R.D., 1999. South American Coccinellidae (Coleoptera), Part VI: A Systematic Revision of the South American Diomini, New Tribe (Scymninae). Annales Zoologici 49, 1–219.
- Gordon, R.D., 1996. South American Coccinellidae (Coleoptera). Part V: A taxonomic revision of the genus *Nephaspis* Casey. Frustula entomologica 1–50.
- Gordon, Robert D, 1994a. South American Coccinellidae (Coleoptera) part III: Taxonomic revision of the western hemisphere genus *Delphastus* Casey. Frustula Entomologica 71–133.
- Gordon, Robert D., 1994. West Indian Coccinellidae V (Coleoptera): A Review of Coccidulini and Additions to *Psorolyma* Sicard. Journal of the New York Entomological Society 102, 222–231.
- Gordon, Robert D, 1994b. South American Coccinellidae (Coleoptera). Part III: Definition of Exoplectrinae Crotch, Azyinae Mulsant, and Coccidulinae Crotch; a taxonomic revision of Coccidulini. CABI Databases 38, 681–775.
- Gordon, R.D., 1985. The Coccinellidae (Coleoptera) of America North of Mexico. Journal of the New York Entomological Society 93, i–912.
- Gordon, R.D., 1982. An Old World species of *Scymnus* (Pullus) established in Pennsylvania and New York (Coleoptera: Coccinellidae). Proceedings of the Entomological Society of Washington 84, 250–255.
- Gordon, R.D., 1980. The Tribe Azyini (Coleoptera: Coccinellidae): Historical Review and Taxonomic Revision. Transactions of the American Entomological Society (1890-) 106, 149–203.
- Gordon, R.D., 1978. West Indian Coccinellidae II (Coleoptera): Some Scale Predators with Keys to Genera and Species. The Coleopterists Bulletin 32, 205–218.
- Gordon, R.D., 1977. Classification and Phylogeny of the New World Sticholotidinae (Coccinellidae). The Coleopterists Bulletin 31, 185–228.
- Gordon, R.D., 1976. Scymnini (Coleoptera: Coccinellidae) of the United States and Canada: key to genera and revision of *Scymnus*, *Nephus* and *Diomus*. Bulletin 1976.
- Gordon, R.D., 1975. A Revision of the Epilachninae of the Western Hemisphere (Coleoptera: Coccinellidae), US Department of Agriculture, Agricultural Research Service. ed. U.S. Department of Agriculture, Agricultural Research Service.
- Gordon, R.D., 1895. Ladybug Catalogue. Journal of the New York Entomological Society 93, 1–912.
- Gordon, R.D., Canepari, C., 2008. South American coccinellidae (Coleoptera). Part XI: A systematic revision of hyperaspidini (Hyperaspidinae). Annali del Museo Civico di Storia Naturale "Giacomo Doria" 99, 245–512.
- Gordon, R.D., Chapin, E.A., 1983. A Revision of the New World Species of *Stethorus* Weise (Coleoptera: Coccinellidae). Transactions of the American Entomological Society (1890-) 109, 229–276.
- Gouvernement des Territoires du Nord-Ouest. Ministère de l'Environnement et des Ressources naturelles., 2018. Les coccinelles des Territoires du Nord-Ouest Guide d'identification.
- Grant, P.R., Grant, B.R., 2002. Adaptive radiation of Darwin's finches: Recent data help explain how this famous group of Galapagos birds evolved, although gaps in our understanding remain. American scientist 90, 130–139.
- Grež, A.A., Zaviezo, T., Casanoves, F., Oberti, R., Plissock, P., 2021. The positive association between natural vegetation, native coccinellids and functional diversity of aphidophagous coccinellid communities in alfalfa. Insect Conservation and Diversity 14, 464–475. <https://doi.org/10.1111/icad.12473>

- Grez, A.A., Zaviezo, T., Diaz, S., Camousseigt, B., Cortés-Hinojosa, G., 2008. Effects of habitat loss and fragmentation on the abundance and species richness of aphidophagous beetles and aphids in experimental alfalfa landscapes. *European Journal of Entomology* 105, 411–420. <https://doi.org/10.14411/eje.2008.052>
- Griffith, T.C., Paterson, I.D., Owen, C.A., Coetzee, J.A., 2019. Thermal plasticity and microevolution enhance establishment success and persistence of a water hyacinth biological control agent. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 167, 616–625. <https://doi.org/10.1111/eea.12814>
- Grimaldi, D., Engel, M.S., 2005. *Evolution of the Insects*. Cambridge University Press.
- Grime, J.P., 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86, 902–910.
- Guerlach, J., 2009. *The Coleoptera of the Seychelles islands*, Pensoft. ed.
- Guershon, M., Gerling, D., 2006. Effects of plant and prey characteristics on the predatory behavior of *Delphastus catalinae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 121, 15–21. <https://doi.org/10.1111/j.1570-8703.2006.00455.x>
- Guroo, M.A., Pervez, A., Srivastava, K., Gupta, R.K., 2017. Effect of nutritious and toxic prey on food preference of a predaceous ladybird, *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae). *European Journal of Entomology* 114, 400–406.
- Gurr, G.M., Wratten, S.D., Barbosa, P., 2000. Success in Conservation Biological Control of Arthropods, in: Gurr, G., Wratten, S. (Eds.), *Biological Control: Measures of Success*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 105–132. https://doi.org/10.1007/978-94-011-4014-0_4
- Guttin, M., 2022. Galerie du Monde des insectes [WWW Document]. URL <https://www.galerie-insecte.org/> (accessed 2.26.24).
- Haelewaters, D., Hiller, T., Kemp, E.A., Wielink, P.S. van, Shapiro-Ilan, D.I., Aime, M.C., Nedvěd, O., Pfister, D.H., Cottrell, T.E., 2020. Mortality of native and invasive ladybirds co-infected by ectoparasitic and entomopathogenic fungi. *PeerJ* 8, 1–16. <https://doi.org/10.7717/peerj.10110>
- Hairston, N.G., Smith, F.E., Slobodkin, L.B., 1960. Community Structure, Population Control, and Competition. *The American Naturalist* 94, 421–425. <https://doi.org/10.1086/282146>
- Hajek, A.E., Dahlsten, D.L., 1987. Behavioral interactions between three birch aphid species and *Adalia bipunctata* larvae. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 45, 81–87. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1987.tb02258.x>
- Hales, D., 2020. Population dynamics of *Harmonia conformis* (Boisd.) (Coleoptera: Coccinellidae) on “Acacia.” *General and Applied Entomology: The Journal of the Entomological Society of New South Wales* 11, 3–8. <https://doi.org/10.3316/informit.232767207373165>
- Hall, D.G., Bennett, F.D., 1994. Biological control and IPM of sugarcane pests in Florida 1, 297–325.
- Hall, R.W., Ehler, L.E., Bisabri-Ershadi, B., 1980. Rate of Success in Classical Biological Control of Arthropods. *Bulletin of the Entomological Society of America* 26, 111–114. <https://doi.org/10.1093/besa/26.2.111>
- Hambäck, P.A., Cirtwill, A.R., García, D., Grudzinska-Sterno, M., Miñarro, M., Tasin, M., Yang, X., Samnegård, U., 2021. More intraguild prey than pest species in arachnid diets may compromise biological control in apple orchards. *Basic and Applied Ecology* 57, 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2021.09.006>
- Hammer, T.J., Moran, N.A., 2019. Links between metamorphosis and symbiosis in holometabolous insects. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 374, 20190068. <https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0068>
- Hammond, P., 1992. Species Inventory, in: Groombridge, B. (Ed.), *Global Biodiversity: Status of the Earth's Living Resources*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 17–39. https://doi.org/10.1007/978-94-011-2282-5_4
- Hardy, N.B., 2018. The Biodiversity of Sternorrhyncha: Scale Insects, Aphids, Psyllids, and Whiteflies, in: *Insect Biodiversity*. John Wiley & Sons, Ltd, pp. 591–625. <https://doi.org/10.1002/9781118945582.ch20>
- Haskell, B.D., Norton, B.G., Costanza, R., 1992. What is ecosystem health and why should we worry about it. *Ecosystem health: New goals for environmental management* 3–19.
- Hatherly, I.S., Bale, J.S., Walters, K.F., 2005. Intraguild predation and feeding preferences in three species of phytoseiid mite used for biological control. *Experimental & applied acarology* 37, 43–55.

- Hatt, S., Osawa, N., 2021. High Variability in Pre-Oviposition Time Independent of Diet Available at Eclosion: A key Reproductive Trait in the Ladybird Beetle *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) in Its Native Range. *Insects* 12, 382. <https://doi.org/10.3390/insects12050382>
- Heimpel, G.E., Mills, N.J., 2017. *Biological Control*. Cambridge University Press.
- Heinz, K.M., Brazzle, J.R., Parrella, M.P., Pickett, C.H., 1999. Field Evaluations of Augmentative Releases of *Delphastus catalinae* (Horn) (Coleoptera: Coccinellidae) for Suppression of *Bemisia argentifolii* Bellows & Perring (Homoptera: Aleyrodidae) Infesting Cotton. *Biological Control* 16, 241–251. <https://doi.org/10.1006/bcon.1999.0750>
- Heinz, K.M., Parrella, M.P., 1994. Biological Control of *Bemisia argentifolii* (Homoptera: Aleyrodidae) Infesting *Euphorbia pulcherrima*: Evaluations of Releases of *Encarsia luteola* (Hymenoptera: Aphelinidae) and *Delphastus pusillus* (Coleoptera: Coccinellidae). *Environmental Entomology* 23, 1346–1353. <https://doi.org/10.1093/ee/23.5.1346>
- Hemptinne, J.-L., Dixon, A., 1991. Why ladybirds have generally been so ineffective in biological control? Behaviour and Impact of Aphidophaga 149–157.
- Hemptinne, J.-L., Dixon, A.F.G., Adam, B., 2001a. Do Males and Females of the Two-Spot Ladybird, *Adalia bipunctata* (L.), Differ in When They Mature Sexually? *Journal of Insect Behavior* 14, 411–419. <https://doi.org/10.1023/A:1011131615226>
- Hemptinne, J.-L., Lognay, G., Doumbia, M., Dixon, A.F.G., 2001b. Chemical nature and persistence of the oviposition deterring pheromone in the tracks of the larvae of the two spot ladybird, *Adalia bipunctata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Chemoecology* 11, 43–47. <https://doi.org/10.1007/PL00001831>
- Hemptinne, J.-L., Lognay, G., Gauthier, C., Dixon, A.F.G., 2000. Role of surface chemical signals in egg cannibalism and intraguild predation in ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae). *Chemoecology* 10, 123–128. <https://doi.org/10.1007/PL00001813>
- Hemptinne, J.-L., Magro, A., Evans, E.W., Dixon, A.F.G., 2012. Body size and the rate of spread of invasive ladybird beetles in North America. *Biol Invasions* 14, 595–605. <https://doi.org/10.1007/s10530-011-0101-0>
- Henneman, M.L., Memmott, J., 2001. Infiltration of a Hawaiian Community by Introduced Biological Control Agents. *Science* 293, 1314–1316. <https://doi.org/10.1126/science.1060788>
- Hernández, D., López, H., Pérez, A.J., Oromí, P., 2008. Fauna de artrópodos del Malpaís de la Rasca (islas Canarias). I: coleópteros. *Rev. Acad. Canar. Cienc.* 20, 83–101.
- Hernández-González, I.A., Cruz-Rodríguez, J.A., 2018. *Chilocorus cacti* (Coleoptera: Coccinellidae) as a Biological Control Agent of the Wild Cochineal (Hemiptera: Dactylopiidae) of Prickly Pear Cactus. *Environmental Entomology* 47, 334–339. <https://doi.org/10.1093/ee/nvy006>
- Herridge, V.L., Lister, A.M., 2012. Extreme insular dwarfism evolved in a mammoth. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279, 3193–3200.
- Hesler, L.S., Perreira, W.D., Yee, D.A., Silva, J.H.S., 2020. New state and island records of Coccinellidae (Coleoptera) in Hawai'i, USA. *Insecta Mundi* 1–4.
- Hesler, L.S., Perreira, W.D., Yee, D.A., Silva, J.H.S., 2019. New Records of Coccinellidae (Coleoptera) from Hawai'i, USA. *cole* 73, 382–386. <https://doi.org/10.1649/0010-065X-73.2.382>
- Heydon, D., Affonso, M., 1991. Economic review of psyllid damage on leucaena in South East Asia and Australia.
- Hippa, H., Koponen, S., Roine, R., 1984. Larval growth of *Coccinella heiroglyphica* (Coleoptera: Coccinellidae) fed on aphids and preimaginal stages of *Galerucella sagittariae* (Coleoptera: Chrysomelidae) (Reports from the Kevo Subarctic Research Station 19). Kevo Subarctic Research.
- Hodek, I., 2013. *Biology of Coccinellidae*. Springer Science & Business Media.
- Hodek, I., 2012. Diapause/Dormancy, in: *Ecology and Behaviour of the Ladybird Beetles (Coccinellidae)*. John Wiley & Sons, Ltd, pp. 275–342.
- Hodek, I., 1996a. Food relations, in: *Ecology of Coccinellidae*. pp. 143–238.
- Hodek, I., 1996b. Food Relationships, in: *Ecology of Coccinellidae*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 143–238. https://doi.org/10.1007/978-94-017-1349-8_6
- Hodek, I., 1973. *Biology of Coccinellidae*. Academia Prague.

- Hodek, I., 1967. Bionomics and ecology of predaceous Coccinellidae. *Annual Review of Entomology* 12, 79–104.
- Hodek, I., 1962. Essential and alternative food in insects.
- Hodek, I., Evans, E.W., 2012. Food Relationships, in: *Ecology and Behaviour of the Ladybird Beetles (Coccinellidae)*. John Wiley & Sons, Ltd, pp. 141–274.
- Hodek, I., Honěk, A., 2009. Scale insects, mealybugs, whiteflies and psyllids (Hemiptera, Sternorrhyncha) as prey of ladybirds. *Biological Control* 51, 232–243. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.05.018>
- Hodge, M.A., 1999. The implications of intraguild predation for the role of spiders in biological control. *Journal of Arachnology* 27, 351–362.
- Hoelmer, K.A., Osborne, L.S., Yokomi, R.K., 1994. Interactions of the Whitefly Predator *Delphastus pusillus* (Coleoptera: Coccinellidae) with Parasitized Sweetpotato Whitefly (Homoptera: Aleyrodidae). *Environmental Entomology* 23, 136–139. <https://doi.org/10.1093/ee/23.1.136>
- Hoffmann, J.H., 1995. Biological control of weeds: the way forward, a South African perspective. Presented at the Weeds in a changing world. Proceedings of a symposium, Brighton, UK, 20 November 1995, pp. 77–89.
- Hokkanen, H., Pimentel, D., 1984. New approach for selecting biological control agents. *The Canadian Entomologist* 116, 1109–1121. <https://doi.org/10.4039/Ent1161109-8>
- Holloway, G.J., de Jong, P.W., Brakefield, P.M., de Vos, H., 1991. Chemical defence in ladybird beetles (Coccinellidae). I. Distribution of coccinelline and individual variation in defence in 7-spot ladybirds (*Coccinella septempunctata*). *Chemoecology* 2, 7–14. <https://doi.org/10.1007/BF01240660>
- Holloway, G.J., de Jong, P.W., Ottenheim, M., 1993. The genetics and cost of chemical defense in the two-spot ladybird (*Adalia bipunctata* L.). *Evolution* 47, 1229–1239.
- Holt, R.D., 2009. *Predation and Community Organization*, Princeton University Press, pp. 274–281. <https://doi.org/10.1515/9781400833023.274>
- Holt, R.D., Bonsall, M.B., 2017. Apparent Competition. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 48, 447–471. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-022628>
- Honda, J.Y., Luck, R.F., 1995. Scale Morphology Effects on Feeding Behavior and Biological Control Potential of *Rhyzobius lophanthae* (Coleoptera: Coccinellidae). *Annals of the Entomological Society of America* 88, 441–450. <https://doi.org/10.1093/aesa/88.4.441>
- Honěk, A., 2012. Distribution and Habitats, in: *Ecology and Behaviour of the Ladybird Beetles (Coccinellidae)*. John Wiley & Sons, Ltd, pp. 110–140.
- Honěk, A., 1982. Factors which determine the composition of field communities of adult aphidophagous Coccinellidae (Coleoptera). *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 94, 157–168. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1982.tb02561.x>
- Honek, A., 1979. Plant density and occurrence of *Coccinella septempunctata* and *Propylaea quatuordecimpunctata* (Coleoptera, Coccinellidae) in cereals. *Acta Entomologica Bohemoslovaca* 76, 308–312.
- Honek, A., Dixon, A.F., Soares, A.O., Skuhrovec, J., Martinkova, Z., 2017. Spatial and temporal changes in the abundance and composition of ladybird (Coleoptera: Coccinellidae) communities. *Current Opinion in Insect Science* 20, 61–67. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2017.04.001>
- Honěk, A., Dixon, A.F.G., Martinková, Z., 2008. Body size and the temporal sequence in the reproductive activity of two species of aphidophagous coccinellids exploiting the same resource. *European Journal of Entomology* 105, 421–425. <https://doi.org/10.14411/eje.2008.053>
- Honěk, A., Kocourek, F., 1990. Temperature and development time in insects: a general relationship between thermal constants.
- Honek, A., Martinkova, Z., Kindlmann, P., Ameixa, O.M.C.C., Dixon, A.F.G., 2014. Long-term trends in the composition of aphidophagous coccinellid communities in Central Europe. *Insect Conservation and Diversity* 7, 55–63. <https://doi.org/10.1111/icad.12032>
- Hoogendoorn, M., Heimpel, G.E., 2002. Indirect interactions between an introduced and a native ladybird beetle species mediated by a shared parasitoid. *Biological Control* 25, 224–230. [https://doi.org/10.1016/S1049-9644\(02\)00101-9](https://doi.org/10.1016/S1049-9644(02)00101-9)

- Houck, M.A., 1991. Time and Resource Partitioning in *Stethorus punctum* (Coleoptera: Coccinellidae). *Environmental Entomology* 20, 494–497. <https://doi.org/10.1093/ee/20.2.494>
- Houck, M.A., 1986. Prey Preference in *Stethorus punctum* (Coleoptera: Coccinellidae). *Environmental Entomology* 15, 967–970. <https://doi.org/10.1093/ee/15.4.967>
- Howarth, F.G., 1991. Environmental Impacts of Classical Biological Control. *Annual Review of Entomology* 36, 485–509. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.36.010191.002413>
- Howe, A.G., Ravn, H.P., Jensen, A.B., Meyling, N.V., 2016. Spatial and taxonomical overlap of fungi on phylloplanes and invasive alien ladybirds with fungal infections in tree crowns of urban green spaces. *FEMS Microbiology Ecology* 92, fiw143. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiw143>
- <https://www.coleoptera.org.uk/>, 2024. UK Beetle Recording [WWW Document]. URL <https://www.coleoptera.org.uk/> (accessed 2.27.24).
- Huang, W., Xie, X., Huo, L., Liang, X., Wang, X., Chen, X., 2020. An integrative DNA barcoding framework of ladybird beetles (Coleoptera: Coccinellidae). *Sci Rep* 10, 10063. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-66874-1>
- Hughes, J.B., Hellmann, J.J., Ricketts, T.H., Bohannan, B.J.M., 2001. Counting the Uncountable: Statistical Approaches to Estimating Microbial Diversity. *Applied and Environmental Microbiology* 67, 4399–4406. <https://doi.org/10.1128/AEM.67.10.4399-4406.2001>
- Hughes, L., 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology & Evolution* 15, 56–61. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01764-4](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01764-4)
- Hunter, Loiselle, B.A., 1996. *Fundamentals of conservation biology*. Ecology-Ecological Society of America 77, 2573.
- Huo, L., Li, W., Chen, X., Ren, S., Wang, X., 2015. New species, new synonymies and a new record of the genus *Cryptogonus* Mulsant, 1850 (Coleoptera, Coccinellidae) from China. *Deutsche Entomologische Zeitschrift* 62, 203–210. <https://doi.org/10.3897/dez.62.5242>
- Hurd, L.E., 1988. Consequences of divergent egg phenology to predation and coexistence in two sympatric, congeneric mantids (Orthoptera: Mantidae). *Oecologia* 76, 549–552.
- Hurlbert, S.H., 1984. Pseudoreplication and the Design of Ecological Field Experiments. *Ecological Monographs*.
- Hutchinson, G.E., 1978. *Introduction to population ecology*.
- İbrikov-Khznoriān, S.M., 1982. Les coccinelles, Coléoptères-Coccinellidae: tribu coccinellini des régions paléarctique et orientale. Société nouv. des Editions Boubée.
- iNaturalist, 2023. iNaturalist [WWW Document]. iNaturalist. URL <https://www.inaturalist.org/> (accessed 2.27.24).
- info@bestioles.ca, 2005. Les bestioles, insectes et animaux [WWW Document]. URL <https://www.bestioles.ca/> (accessed 2.27.24).
- Ingabire, C.M., Hakizimana, E., Rulisa, A., Kateera, F., Van Den Borne, B., Muvunyi, C.M., Mutesa, L., Van Vugt, M., Koenraadt, C.J.M., Takken, W., Alaii, J., 2017. Community-based biological control of malaria mosquitoes using *Bacillus thuringiensis* var. *israelensis* (Bti) in Rwanda: community awareness, acceptance and participation. *Malar J* 16, 399. <https://doi.org/10.1186/s12936-017-2046-y>
- Iowa State University, 2023. BugGuide.Net [WWW Document]. BugGuide. URL <https://bugguide.net/node/view/15740> (accessed 2.24.24).
- Iperti, G., 1999. Biodiversity of predaceous coccinellidae in relation to bioindication and economic importance. *Agriculture, ecosystems & environment* 74, 323–342.
- Iperti, G., Laudeho, Y., 1968. Intervention bio-écologique en Adrar mauritanien destinée à lutter contre la cochenille du palmier-dattier : *Parlatoria blanchardi* (Targ.) (Coccoidea-Diaspididae). *Fruits* 23, 543–552.
- Iqbal, Z., Nasir, M.F., Bodlah, I., Szawaryn, K., 2019. Review of *Clitostethus* Weise, *Parastethorus* Pang et Mao and *Stethorus* Weise (Coleoptera: Coccinellidae) from Pakistan. *Oriental Insects* 53, 340–355. <https://doi.org/10.1080/00305316.2018.1492987>
- IRFA, 1991. Rapport annuel 1991. Institut de Recherches sur les Fruits et Agrumes Réunion.
- IRFA, 1990. Rapport annuel 1990. Institut de Recherches sur les Fruits et Agrumes Réunion.
- IRFA, 1989. Rapport annuel 1989. Institut de Recherches sur les Fruits et Agrumes Réunion.

- IRFA, 1988. Rapport annuel 1988. Institut de Recherches sur les Fruits et Agrumes Réunion.
- IRFA, 1987. Rapport annuel 1986. Institut de Recherches sur les Fruits et Agrumes Réunion.
- IRFA, 1986. Rapport annuel 1987. Institut de Recherches sur les Fruits et Agrumes Réunion.
- Işıkber, A., 2005. Functional Response of Two Coccinellid Predators, *Scymnus levaillanti* and *Cycloneda sanguinea*, to the Cotton Aphid, *Aphis gossypii*. Turkish Journal of Agriculture and Forestry 29, 347–355. <https://doi.org/>-
- Işıkber, A.A., Copland, M. J. w., 2002. Effects of various aphid foods on *Cycloneda sanguinea*. Entomologia Experimentalis et Applicata 102, 93–97. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.2002.00928.x>
- Işıkber, A.A., Copland, M.J.W., 2001. Food consumption and utilisation by larvae of two coccinellid predators, *Scymnus levaillanti* and *Cycloneda sanguinea*, on cotton aphid, *Aphis gossypii*. BioControl 46, 455–467. <https://doi.org/10.1023/A:1014181920308>
- Islam, M., Nahar, T.N., Islam, M.R., 1995. Productivity and nutritive value of *Leucaena leucocephala* for ruminant nutrition - Review. Asian-Australasian Journal of Animal Sciences 8, 213–217.
- Israelson, G., 1985. Notes on the Coleopterous fauna of the Azores, with description of new species of *Athta Thomson* (Coleoptera). Boletim do Museu Municipal do Funchal 165, 1–15.
- Israelson, G., 1984. Coleoptera from the Azores. Boletim do Museu Municipal do Funchal 161, 142–161.
- Ives, P.M., 1981. Feeding and egg production of two species of coccinellids in the laboratory. Can Entomol 113, 999–1005. <https://doi.org/10.4039/Ent113999-11>
- Iwata, K., 1965. Supplement on the biology of two large lady-birds in Japan. Niponius—Acta Coleopterologica 2, 57–68.
- Jäkel, T., Promkerd, P., Sitthirath, R., Guedant, P., Khoprasert, Y., 2019. Biocontrol of rats in an urban environment in Southeast Asia using *Sarcocystis singaporensis*. Pest Management Science 75, 2148–2157. <https://doi.org/10.1002/ps.5335>
- Jalali, M.A., 2001. Study of food consumption in lady beetles of the common pistachio psyllid, *Agonoscena pistaciae* in Rafsanjan and compiling a life table in controlled conditions. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.2153.4886>
- Jalali, M.A., Mehrnejad, M.R., Kontodimas, D.C., 2014. Temperature-dependent development of the five psyllophagous ladybird predators of *Agonoscena pistaciae* (Hemiptera: Psyllidae). Annals of the Entomological Society of America 107, 445–452. <https://doi.org/10.1603/AN13112>
- Jalali, S.K., Singh, S.P., 1992. Biology and feeding potential of *Curinus coeruleus* (Mulsant) and *Chrysoperla carnea* (Stephens) on subabul psyllid, *Heteropsylla cubana* Crawford.
- Jalali, S.K., Singh, S.P., 1989. Release and recovery of an exotic coccinellid predator, *Curinus coeruleus* (Muls.) on subabul psyllid, *Heteropsylla cubana* Crawf. in India.
- Janssen, A., Montserrat, M., HilleRisLambers, R., Roos, A.M. de, Pallini, A., Sabelis, M.W., 2006. Intraguild predation usually does not disrupt biological control. Trophic and guild in biological interactions control 21–44.
- Jaspers, C., Møller, L.F., Kiørboe, T., 2015. Reproduction rates under variable food conditions and starvation in *Mnemiopsis leidyi*: significance for the invasion success of a ctenophore. Journal of Plankton Research 37, 1011–1018. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbv017>
- Johnson, M.T., Follett, P.A., Taylor, A.D., Jones, V.P., 2005. Impacts of biological control and invasive species on a non-target native Hawaiian insect. Oecologia 142, 529–540. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1754-5>
- Jong, P.W.D., Gussekloo, S.W., Brakefield, P.M., 1996. Differences in thermal balance, body temperature and activity between non-melanic and melanic two-spot ladybird beetles (*Adalia bipunctata*) under controlled conditions. Journal of Experimental Biology 199, 2655–2666.
- Jordan, K., Dalmaso, M., Zentek, J., Mader, A., Bruggeman, G., Wallace, J., De Medici, D., Fiore, A., Prukner-Radovic, E., Lukac, M., Axelsson, L., Holck, A., Ingmer, H., Malakauskas, M., 2014. Microbes versus microbes: control of pathogens in the food chain. Journal of the Science of Food and Agriculture 94, 3079–3089. <https://doi.org/10.1002/jsfa.6735>
- Jorge, L.R., Prado, P.I., Almeida-Neto, M., Lewinsohn, T.M., 2014. An integrated framework to improve the concept of resource specialisation. Ecology Letters 17, 1341–1350.

- Jorgensen, T.H., Olesen, J.M., 2001. Adaptive radiation of island plants: evidence from *Aeonium* (Crassulaceae) of the Canary Islands. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 4, 29–42.
- Jourdheuil, P., Grison, P., Fraval, A., 1991. La lutte biologique : un aperçu historique. *Courrier de la cellule environnement intra* 15, 37–60.
- Julia, J.-F., Rad-Cp, C., 2003. Rapport de Mission Entomologique aux Comores En appui au projet DECVAS (Rapport de mission). Comores.
- Kaddou, I.K., 1960. The Feeding Behavior of *Hippodamia quinquesignata* (Kirby) Larvae. University of California Publications in Entomology 181–230.
- Kairo, M.T.K., Paraiso, O., Gautam, R.D., Peterkin, D.D., 2013. *Cryptolaemus montrouzieri* (Mulsant) (Coccinellidae: Scymninae): a review of biology, ecology, and use in biological control with particular reference to potential impact on non-target organisms. *CABI Reviews* 8, 1–20. <https://doi.org/10.1079/PAVSNR20138005>
- Kajita, Y., Evans, E.W., 2010. Relationships of Body Size, Fecundity, and Invasion Success Among Predatory Lady Beetles (Coleoptera: Coccinellidae) Inhabiting Alfalfa Fields. *Annals of the Entomological Society of America* 103, 750–756. <https://doi.org/10.1603/AN10071>
- Kajita, Y., O'Neill, E.M., Zheng, Y., Obrycki, J.J., Weisrock, D.W., 2012. A population genetic signature of human releases in an invasive ladybeetle. *Molecular Ecology* 21, 5473–5483. <https://doi.org/10.1111/mec.12059>
- Kajita, Y., Takano, F., Yasuda, H., Agarwala, B.K., 2000. Effects of indigenous ladybird species (Coleoptera: Coccinellidae) on the survival of an exotic species in relation to prey abundance. *Applied Entomology and Zoology* 35, 473–479. <https://doi.org/10.1303/aez.2000.473>
- Kamiya, H., 1961. A revision of the tribe Scymnini from Japan and the Loochoos (Coleoptera: Coccinellidae) : Part II. Genus *Scymnus* (Subgenus *Pullus*). *Journal of the Faculty of Agriculture, Kyushu University* 11, 303–330. <https://doi.org/10.5109/22689>
- Kaneko, S., 2021. Seasonal adult occurrence of a coccidophagous ladybird, *Telsimia nigra* (Coleoptera: Coccinellidae), in citrus groves in central Japan. *Appl Entomol Zool* 56, 1–8. <https://doi.org/10.1007/s13355-020-00700-y>
- Kang, B., Sipkens, L., Wilson, G., Nangju, D., 1981. *Leucaena* (*Leucaena leucocephala* (Lam) de Wit) prunings as nitrogen source for maize (*Zea mays* L.). *Fertilizer Research* 2, 279–287. <https://doi.org/10.1007/BF01050199>
- Kang, Y., Wedekin, L., 2013. Dynamics of a intraguild predation model with generalist or specialist predator. *Journal of mathematical biology* 67, 1227–1259.
- Kapur, A.P., 1948. On the Old World Species of the Genus *Stethorus* Weise (Coleoptera, Coccinellidae). *Bulletin of Entomological Research* 39, 297–320. <https://doi.org/10.1017/S0007485300022434>
- Kato-Noguchi, H., Kurniadie, D., 2022. Allelopathy and Allelochemicals of *Leucaena leucocephala* as an Invasive Plant Species. *Plants* 11, 16-72. <https://doi.org/10.3390/plants11131672>
- Katsarou, I., Margaritopoulos, J.T., Tsitsipis, J.A., Perdikis, D.Ch., Zarpas, K.D., 2005. Effect of temperature on development, growth and feeding of *Coccinella septempunctata* and *Hippodamia convergens* reared on the tobacco aphid, *Myzus persicae* nicotianae. *Biocontrol* 50, 565–588. <https://doi.org/10.1007/s10526-004-2838-1>
- Kehat, M., 1968. The Feeding Behaviour of *Pharoscymnus numidicus* (coccinellidae), Predator of the Date Palm Scale *Parlatoria Blanchardi**. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 11, 30–42. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1968.tb00071.x>
- Kempel, A., Chrobock, T., Fischer, M., Rohr, R.P., van Kleunen, M., 2013. Determinants of plant establishment success in a multispecies introduction experiment with native and alien species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110, 12727–12732. <https://doi.org/10.1073/pnas.1300481110>
- Kenis, M., Adriaens, T., Brown, P.M.J., Katsanis, A., Martin, G.S., Branquart, E., Maes, D., Eschen, R., Zindel, R., Van Vlaenderen, J., Babendreier, D., Roy, H.E., Hautier, L., Poland, R.L., 2017. Assessing the ecological risk posed by a recently established invasive alien predator: *Harmonia axyridis* as a case study. *BioControl* 62, 341–354. <https://doi.org/10.1007/s10526-016-9764-x>

- Khan, A.A., Qureshi, J.A., Afzal, M., Stansly, P.A., 2016. Two-spotted ladybeetle *Adalia bipunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae): A commercially available predator to control asian citrus psyllid *Diaphorina citri* (Hemiptera: Liviidae). PLOS ONE 11, 1–12. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0162843>
- Khan, I., Spooner-Hart, R., 2017. Temperature-dependent development of immature stages of predatory ladybird beetle *Stethorus vagans* (Coleoptera: Coccinellidae) at constant and fluctuating temperatures. Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae 63, 83–96. <https://doi.org/10.17109/AZH.63.1.83.2017>
- Khan, I., Spooner-Hart, R., Bailey, P., Khalil, S.K., Ullah, F., 2002. Morphological Studies of the Predatory Ladybird Beetle *Stethorus vagans* (Blackburn) (Coleoptera: Coccinellidae). Journal of Asia-Pacific Entomology 5, 29–33. [https://doi.org/10.1016/S1226-8615\(08\)60129-6](https://doi.org/10.1016/S1226-8615(08)60129-6)
- Khan, Inamullah, 2000. Aspects of the biology of the ladybird beetle *Stethorus vagans* (Blackburn) (Coleoptera: Coccinellidae) (Doctor of Philosophy). University of Western Sydney.
- Khonje, D.J., 1989. The potential of *Leucaena leucocephala* in the agroforestry systems of Malawi., in: Trees for Development in Sub-Saharan Africa. Proceedings of a Regional Seminar Held by the International Foundation for Science (IFS), ICRAF House, Nairobi, Kenya, February 20-25, 1989. International Foundation for Science (IFS), pp. 143–149.
- Kibulei, E., Kudra, A., Kabota, S., Bakengesa, J., 2023. Diversity of ladybird beetle communities (Coleoptera: Coccinellidae) under different cucurbit farming practices in Morogoro, Tanzania: Influence of management practices on diversity of ladybird beetles. Journal of Current Opinion in Crop Science 76–88.
- Kier, G., Kreft, H., Lee, T.M., Jetz, W., Ibsch, P.L., Nowicki, C., Mutke, J., Barthlott, W., 2009. A global assessment of endemism and species richness across island and mainland regions. Proceedings of the National Academy of Sciences 106, 9322–9327. <https://doi.org/10.1073/pnas.0810306106>
- Kindlmann, P., Ameixa, O.M.C.C., Dixon, A.F.G., 2011. Ecological effects of invasive alien species on native communities, with particular emphasis on the interactions between aphids and ladybirds. BioControl 56, 469–476. <https://doi.org/10.1007/s10526-011-9384-4>
- Kindlmann, P., Dixon, A.F.G., 2002. Insect predator-prey dynamics and the biological control of aphids by ladybirds. Presented at the Ma bibliothèque Mon historique 1st International Symposium on Biological Control of Arthropods, USDA Forest Service, Forest Health Technology Enterprise Team, pp. 118–128.
- Kindlmann, P., Houdková, K., 2006. Intraguild predation: fiction or reality? Popul Ecol 48, 317–322. <https://doi.org/10.1007/s10144-006-0006-4>
- King, C., Rubinoff, D., 2008. First Record of Fossorial Behavior in Hawaiian Leafroller Moth Larvae, *Omiodes continuatalis* (Lepidoptera: Crambidae) 1. pasc 62, 147–150. [https://doi.org/10.2984/1534-6188\(2008\)62\[147:FROFBI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2984/1534-6188(2008)62[147:FROFBI]2.0.CO;2)
- Klausnitzer, B., 1993. Zur Nahrungsökologie der mitteleuropäischen Coccinellidae (Col.). Jber. naturwiss. Ver. Wuppertal 46, 15–22.
- Klausnitzer, B., 1992. Coccinellids as predators on the elder aphid (*Aphis sambuci* L.) in 1992, a year with a hot spring. Entomologische Nachrichten und Berichte 36, 185–190.
- Klausnitzer, B., 1969. Zur Unterscheidung der Eier mitteleuropäischer Coccinellidae. Anzeiger für Schädlingkunde 42, 63–63. <https://doi.org/10.1007/BF02330165>
- Klewer, N., Růžicka, Z., Schulz, S., 2007. (Z)-Pentacos-12-ene, an Oviposition-detering Pheromone of *Cheilomenes sexmaculata*. J Chem Ecol 33, 2167–2170. <https://doi.org/10.1007/s10886-007-9372-4>
- Knapp, M., Nedvěd, O., 2013. Gender and Timing during Ontogeny Matter: Effects of a Temporary High Temperature on Survival, Body Size and Colouration in *Harmonia axyridis*. PLOS ONE 8, e74984. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0074984>
- Knapp, M., Řeřicha, M., Haelewaters, D., González, E., 2022. Fungal ectoparasites increase winter mortality of ladybird hosts despite limited effects on their immune system. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 289. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.2538>
- Knowlton, G.E., 1933. Ladybird beetles as predators of the potato psyllid. The Canadian Entomologist 65, 241–243. <https://doi.org/10.4039/Ent65241-11>

- Koebele, A., 1894. Biennial Report of the Minister of the Interior to the President and Members of the Executive and Advisory Councils of the Provisional Government of the Hawaiian Islands (Report of Entomologist).
- Koebele, A., 1892. Report on the Importation of Parasites and Predaceous Insects. State Board of Horticulture.
- Kohn, D.D., Walsh, D.M., 1994. Plant Species Richness--The Effect of Island Size and Habitat Diversity. *Journal of Ecology* 82, 367–377. <https://doi.org/10.2307/2261304>
- Komai, T., 1956. Genetics of ladybeetles. *Advances in Genetics* 8, 155–188.
- Kondo, T., Guillermo González, F., Guzmán Sarmiento, Y.C., 2017. Enemigos naturales de *Diaphorina citri*, in: Protocolo de cría y liberación de *Tamarixia radiata* (Waterston) (Hymenoptera: Eulophidae). pp. 23–32.
- Kontodimas, D.C., Eliopoulos, P.A., Stathas, G.J., Economou, L.P., 2004. Comparative Temperature-Dependent Development of *Nephus includens* (Kirsch) and *Nephus bisignatus* (Boheman) (Coleoptera: Coccinellidae) Preying on *Planococcus citri* (Risso) (Homoptera: Pseudococcidae): Evaluation of a Linear and Various Nonlinear Models Using Specific Criteria. *Environmental Entomology* 33, 1–11. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-33.1.1>
- Kontodimas, D.C., Milonas, P.G., Stathas, G.J., Papanikolaou, N.E., Skourti, A., Matsinos, Y.G., 2008. Life table parameters of the aphid predators *Coccinella septempunctata*, *Ceratomegilla undecimnotata* and *Propylea quatuordecimpunctata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Eur. J. Entomol.* 105, 427–430. <https://doi.org/10.14411/eje.2008.054>
- Kontodimas, D.C., Stathas, G.J., 2005. Phenology, fecundity and life table parameters of the predator *Hippodamia variegata* reared on *Dysaphiscrataegi*. *Biocontrol* 50, 223–233. <https://doi.org/10.1007/s10526-004-0455-7>
- Kordas, R.L., Harley, C.D.G., O'Connor, M.I., 2011. Community ecology in a warming world: The influence of temperature on interspecific interactions in marine systems. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, Global change in marine ecosystems* 400, 218–226. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2011.02.029>
- Kovář, I., 1996. Phylogeny, in: *Ecology of Coccinellidae*, Kluwer Academic Publishers. pp. 19–31.
- Krafsur, E., Obrycki, J., Harwood, J., 2005. Comparative genetic studies of native and introduced Coccinellidae in North America.
- Krahulec, F., Lepš, J., 1994. Establishment success of plant immigrants in a new water reservoir. *Folia Geobot* 29, 3–14. <https://doi.org/10.1007/BF02807773>
- Krebs, C.J., 2014. *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*, 6. ed., Pearson new international ed. ed, Always learning. Pearson, Harlow.
- kumar, M.V.S., Chakraborty, N., 1997. Biology of *Scymnus nubilus* Mulsant (Coleoptera: Coccinellidae), a native predator of pink mealy bug, *Maconellicoccus hirsutus* (Green) (Hemiptera: Pseudococcidae). *Journal of Entomological Research* 21, 329–334.
- Kumashiro, B.R., Heu, R.A., Nishida, G.M., 2001. New State Records of Immigrant Insects in the Hawaiian Islands for the Year 1999 35, 170–184.
- Kundoo, A.A., Khan, A.A., 2017. Coccinellids as biological control agents of soft bodied insects: A review. *Journal of Entomology and Zoology Studies* 5, 1362–1373.
- Lacey, L.A., Frutos, R., Kaya, H.K., Vail, P., 2001. Insect Pathogens as Biological Control Agents: Do They Have a Future? *Biological Control* 21, 230–248. <https://doi.org/10.1006/bcon.2001.0938>
- Lahlali, R., Ezrari, S., Radouane, N., Kenfaoui, J., Esmaeel, Q., El Hamss, H., Belabess, Z., Barka, E.A., 2022. Biological Control of Plant Pathogens: A Global Perspective. *Microorganisms* 10, 596. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10030596>
- Lai, P., Funasaki, G.Y., Higa, S.Y., 1982. Introductions for Biological Control in Hawaii: 1979 and 1980 24, 109–111.
- Lai, P.Y., Funasaki, G.Y., 1986. List of beneficial organisms purposely introduced for biological control in Hawaii (Hawaii State Department of Agriculture Report).
- Lam, T.X.M., Trinh, T.X., Huynh, K., Rivière, J.-N.E., Rouget, M., Nguyen, T.N.T., Do Van, T., Dang, H.T., Deguine, J.-P., 2023. Biological control of *Hiptage benghalensis* (Malpighiaceae) in Réunion (France). Research of natural enemies in Vietnam. Can Tho University.

- Landis, D.A., Wratten, S.D., Gurr, G.M., 2000. Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual Review of Entomology* 45, 175–201. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.45.1.175>
- Lange, M., Ebeling, A., Voigt, W., Weisser, W., 2023. Restoration of insect communities after land use change is shaped by plant diversity: a case study on carabid beetles (Carabidae). *Sci Rep* 13, 2140. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-28628-7>
- Laurent, P., Braekman, J.-C., Daloze, D., 2005. Insect Chemical Defense, in: Schulz, S. (Ed.), *The Chemistry of Pheromones and Other Semiochemicals*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 167–229. <https://doi.org/10.1007/b98317>
- Laurent, P., Braekman, J.-C., Daloze, D., Pasteels, J.M., 2002. Chilocorine D, a novel heptacyclic alkaloid from a coccinellid beetle (*Chilocorus renipustulatus*). *Tetrahedron letters* 43, 7465–7467.
- Lawton, J.H., Brown, K.C., Crawley, M.J., Way, M.J., Holdgate, M.W., May, R.M., Southwood, S.R., O'Connor, R.J., Kornberg, H.L., Williamson, M.H., 1997. The population and community ecology of invading insects. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences* 314, 607–617. <https://doi.org/10.1098/rstb.1986.0076>
- Łążyński, P., Tomaszewska, W., 2009. Revision of the Genus *Orcus* Mulsant (Coleoptera: Coccinellidae: Chilocorini). *Annales Zoologici* 59, 585–611. <https://doi.org/10.3161/000345409X484955>
- Le Mezo, L., Dupuy, S., Gaetano, R., 2022. La Réunion - occupation du sol - carte 2022 (Spot6/7) - 1.5m.
- Le Péchon, T., Sanchez, M., Humeau, L., Gigord, L.D., Zhang, L.-B., 2013. Vertebrate pollination of the endemic *Trochetia granulata* (Malvaceae) on Réunion. *Journal of tropical Ecology* 29, 353–356.
- Le Pelley, R.H., 1968. Pests of Coffee, in: *Experimental Agriculture*. p. 550.
- Le Roux, J.J., Strasberg, D., Rouget, M., Morden, C.W., Koordom, M., Richardson, D.M., 2014. Relatedness defies biogeography: the tale of two island endemics (*Acacia heterophylla* and *A. koa*). *New Phytol* 204, 230–242. <https://doi.org/10.1111/nph.12900>
- Leather, S.R., Cooke, R.C.A., Fellowes, M.D.E., Rombe, R., 1999. Distribution and abundance of ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae) in non-crop habitats. *European Journal of Entomology* 23–27.
- Leeper, J., 2016. Key to the Coccinellide (Coleoptera: Coccinellidae) Established in Hawaii. University of Hawaii eVols series, <http://hdl.handle.net/10524/49028> 13.
- Leeper, J., Beardsley, J.W., 1976. The biological control of *Psylla uncatoides* (Ferris & Klyver) (Homoptera: Psyllidae) on Hawaii. *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* 22, 307–321.
- Leeper, J.R., 2015. An annotated checklist of the coccinellid (coleoptera: Coccinellidae) introductions and establishments in hawaii: 1885 to 2015 96.
- Leeper, J.R., 1976. A review of the hawaiian Coccinellidae. *Proceedings, Hawaiian Entomological Society* 22, 279–306.
- Legendre, P., Gallagher, E.D., 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129, 271–280. <https://doi.org/10.1007/s004420100716>
- Leng, C.W., 1908. Notes on Coccinellidae. III. *Journal of the New York Entomological Society* 16, 33–44.
- Lenteren, J.C. van, Bueno, V.H.P., Luna, M.G., Colmenarez, Y.C., 2020. Biological control in Latin America and the Caribbean: information sources, organizations, types and approaches in biological control., in: Lenteren, J.C. van, Bueno, V.H.P., Luna, M.G., Colmenarez, Y.C. (Eds.), *Biological Control in Latin America and the Caribbean: Its Rich History and Bright Future*. CABI, Wallingford, pp. 1–20. <https://doi.org/10.1079/9781789242430.0001>
- Lenzner, B., Latombe, G., Capinha, C., Bellard, C., Courchamp, F., Diagne, C., Dullinger, S., Golivets, M., Irl, S.D.H., Kühn, I., Leung, B., Liu, C., Moser, D., Roura-Pascual, N., Seebens, H., Turbelin, A., Weigelt, P., Essl, F., 2020. What will the future bring for biological invasions on islands? An expert-based assessment. *Frontiers in Ecology and Evolution* 8, 1–16. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.00280>
- Lester, S.E., Ruttenberg, B.I., Gaines, S.D., Kinlan, B.P., 2007. The relationship between dispersal ability and geographic range size. *Ecology Letters* 10, 745–758. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01070.x>
- Letourneau, D.K., Armbrecht, I., Rivera, B.S., Lerma, J.M., Carmona, E.J., Daza, M.C., Escobar, S., Galindo, V., Gutiérrez, C., López, S.D., Mejía, J.L., Rangel, A.M.A., Rangel, J.H., Rivera, L., Saavedra, C.A., Torres, A.M., Trujillo, A.R., 2011. Does plant diversity benefit agroecosystems? A synthetic review. *Ecological Applications* 21, 9–21. <https://doi.org/10.1890/09-2026.1>

- Letourneau, D.K., Jedlicka, J.A., Bothwell, S.G., Moreno, C.R., 2009. Effects of Natural Enemy Biodiversity on the Suppression of Arthropod Herbivores in Terrestrial Ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 40, 573–592. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120320>
- Levine, J.M., HilleRisLambers, J., 2009. The importance of niches for the maintenance of species diversity. *Nature* 461, 254–257.
- Levins, R., Lewontin, R., 1980. Dialectics and reductionism in ecology. *Synthese* 43, 47–78. <https://doi.org/10.1007/BF00413856>
- Li, W., Chen, X., Wang, X., Ren, S., 2015. A review of the genus *Parastethorus* Pang & Mao, 1975 (Coleoptera: Coccinellidae) in China. *panp* 91, 108–127. <https://doi.org/10.3956/2015-91.2.108>
- Li, W., Łączyński, P., Escalona, H.E., Eberle, J., Huo, L., Chen, X., Huang, W., Chen, B., Ahrens, D., Ślipiński, A., Tomaszewska, W., Wang, X., 2020. Combined molecular and morphological data provide insights into the evolution and classification of Chilocorini ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae). *Systematic Entomology* 45, 447–463. <https://doi.org/10.1111/syen.12409>
- LI, W.-J., Chen, X.-S., Ren, S.-X., 2013. Review of the Subgenus *Allostethorus* of *Stethorus* (Coleoptera: Coccinellidae) From China. *Annales Zoologici* 63, 319–341. <https://doi.org/10.3161/000345413X669586>
- Liang, S.-H., Walther, B.A., Shieh, B.-S., 2020. Determinants of establishment success: Comparing alien and native freshwater fishes in Taiwan. *PLOS ONE* 15, 1–16. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0236427>
- Liere, H., Perfecto, I., 2008. Cheating on a Mutualism: Indirect Benefits of Ant Attendance to a Coccidophagous Coccinellid. *Environmental Entomology* 37, 143–149. [https://doi.org/10.1603/0046-225X\(2008\)37\[143:COAMIB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0046-225X(2008)37[143:COAMIB]2.0.CO;2)
- Lima, M.S.D., Melo, J.W.S., Barros, R., 2016. Biology of *Zagreus bimaculosus* Mulsant (Coleoptera: Coccinellidae), a Predator of *Ferrisia dasyliirii* (Cockerell) (Hemiptera: Pseudococcidae). *cole* 70, 314–320. <https://doi.org/10.1649/0010-065X-70.2.314>
- Lindeman, R.L., 1942. The Trophic-Dynamic Aspect of Ecology. *Ecology* 23, 399–417. <https://doi.org/10.2307/1930126>
- Lindsey, R., Dahlman, L., 2020. Climate change: Global temperature. *Climate.gov* 16, 1–5.
- Lionnet, J.F.G., 1959. A Review of the Biological Control of Agricultural Pests in the Seychelles. *The East African Agricultural Journal* 254–256.
- Liu, T.-X., Stansly, P.A., 1999. Searching and Feeding Behavior of *Nephaspis oculatus* and *Delphastus catalinae* (Coleoptera: Coccinellidae), Predators of *Bemisia argentifolii* (Homoptera: Aleyrodidae). *Environmental Entomology* 28, 901–906. <https://doi.org/10.1093/ee/28.5.901>
- Liu, T.-X., Stansly, P.A., Hoelmer, K.A., Osborne, L.S., 1997. Life History of *Nephaspis oculatus* (Coleoptera: Coccinellidae), a Predator of *Bemisia argentifolii* (Homoptera: Aleyrodidae). *Annals of the Entomological Society of America* 90, 776–782. <https://doi.org/10.1093/aesa/90.6.776>
- Lo, P.L., Chapman, R.B., 2001. Predation by *Halmus chalybeus* (Coleoptera: Coccinellidae) on *Ceroplastes destructor* and *C. sinensis* (Hemiptera: Coccidae: Ceroplastinae) Infesting Citrus in Northland, New Zealand. *Biocontrol Science and Technology* 11, 57–66. <https://doi.org/10.1080/09583150020029745>
- Lockwood, J.A., 1993. Environmental Issues Involved in Biological Control of Rangeland Grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) with Exotic Agents. *Environmental Entomology* 22, 503–518. <https://doi.org/10.1093/ee/22.3.503>
- Lockwood, J.L., Cassey, P., Blackburn, T., 2005. The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 20, 223–228. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.02.004>
- Logan, D.P., Maher, B.J., Rowe, C.A., 2017. Predation of diaspidid scale insects on kiwifruit vines by European earwigs, *Forficula auricularia*, and steel-blue ladybirds, *Halmus chalybeus*. *BioControl* 62, 469–479. <https://doi.org/10.1007/s10526-017-9797-9>
- Loiselle, B.A., Graham, C.H., Goerck, J.M., Ribeiro, M.C., 2010. Assessing the impact of deforestation and climate change on the range size and environmental niche of bird species in the Atlantic forests, Brazil. *Journal of Biogeography* 37, 1288–1301. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02285.x>
- Loreau, M., 2010. From Populations to Ecosystems: Theoretical Foundations for a New Ecological Synthesis (MPB-46), in: *From Populations to Ecosystems*. Princeton University Press. <https://doi.org/10.1515/9781400834167>

- Louda, S.M., 1998. Population Growth of *Rhinocyllus conicus* (Coleoptera: Curculionidae) on Two Species of Native Thistles in Prairie. *Environmental Entomology* 27, 834–841. <https://doi.org/10.1093/ee/27.4.834>
- Lourenço, R., Rabaça, J., 2006. Intraguild predation by eagle owls in Europe. *Airo* 16, 63–68.
- Lu, J., Delatte, H., Reynaud, B., Beattie, G.A.C., Holford, P., Cen, Y., Wang, Y., 2021. Genome Sequence Resource of *Candidatus Liberibacter asiaticus* from *Diaphorina citri* Kuwayama (Hemiptera: Liviidae) from La Réunion. *Plant Disease* 105, 1171–1173. <https://doi.org/10.1094/PDIS-09-20-1998-A>
- Lu, W., Montgomery, M.E., 2001. Oviposition, Development, and Feeding of *Scymnus* (Neopullus) *sinuanodulus* (Coleoptera: Coccinellidae): A Predator of *Adelges tsugae* (Homoptera: Adelgidae). *Annals of the Entomological Society of America* 94, 64–70. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2001\)094\[0064:ODAFOS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2001)094[0064:ODAFOS]2.0.CO;2)
- Lu, W., Souphanya, P., Montgomery, M.E., 2002. Descriptions of Immature Stages of *Scymnus* (Neopullus) *sinuanodulus* Yu and Yao (Coleoptera: Coccinellidae) with Notes on Life History. *cole* 56, 127–141. [https://doi.org/10.1649/0010-065X\(2002\)056\[0127:DOISOS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1649/0010-065X(2002)056[0127:DOISOS]2.0.CO;2)
- Lucas, É., 2013. Intraguild predation among aphidophagous predators. *EJE* 102, 351–364. <https://doi.org/10.14411/eje.2005.052>
- Lucas, É., 2012. Intraguild Interactions, in: *Ecology and Behaviour of the Ladybird Beetles (Coccinellidae)*. John Wiley & Sons, Ltd, pp. 343–374.
- Lucas, É., Coderre, D., Brodeur, J., 2000. Selection of Molting and Pupation Sites by *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae): Avoidance of Intraguild Predation. *Environmental Entomology* 29, 454–459. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-29.3.454>
- Lucas, É., Coderre, D., Brodeur, J., 1998. Intraguild Predation Among Aphid Predators: Characterization and Influence of Extraguild Prey Density. *Ecology* 79, 1084–1092. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[1084:IPAAPC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[1084:IPAAPC]2.0.CO;2)
- Lucas, É., Labrecque, C., Coderre, D., 2004. *Delphastus catalinae* and *Coleomegilla maculata* lengi (Coleoptera: Coccinellidae) as biological control agents of the greenhouse whitefly, *Trialeurodes vaporariorum* (Homoptera: Aleyrodidae). *Pest Management Science* 60, 1073–1078. <https://doi.org/10.1002/ps.916>
- Lucas, P.D., 2012. Les coccinelles de la Martinique : une ressource biologique méconnue pour la protection durable des cultures. *ACOREP-France : Coléoptères des Petites Antilles*. 1, 86–94.
- Lundgren, J.G., Wiedenmann, R.N., 2004. Nutritional suitability of corn pollen for the predator *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Journal of Insect Physiology* 50, 567–575. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2004.04.003>
- Lurgi Rivera, M., 2014. The assembly and disassembly of ecological networks in a changing world. *Universitat Autònoma de Barcelona*.
- Lyon, S.M., Montgomery, M.E., 1995. *Scymnus* (Pullus) *suturalis* Thunberg (Coleoptera: Coccinellidae): new locality records, and a report of feeding on hemlock woolly adelgid, *Adelges tsugae* Annand (Homoptera: Adelgidae). *The Coleopterists Bulletin* 49, 118–118.
- Lyons, K.G., Brigham, C.A., Traut, B.H., Schwartz, M.W., 2005. Rare species and ecosystem functioning. *Conservation biology* 19, 1019–1024.
- MacArthur, R.H., Wilson, E.O., 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press.
- MacDonald, F.H., Connolly, P.G., Larsen, N.J., Walker, G.P., 2016. The voracity of five insect predators on *Bactericera cockerelli* (Sülc) (Hemiptera: Triozidae) (tomato potato psyllid; TPP). *New Zealand Entomologist* 39, 15–22. <https://doi.org/10.1080/00779962.2015.1089825>
- MacNally, R.C., 1995. *Ecological Versatility and Community Ecology*. Cambridge University Press.
- Maelzer, D.A., 1978a. The Growth and Voracity of Larvae of *Leis Conformis* (Boisd.) (Coleoptera: Coccinellidae) Fed on the Rose Aphid *Macrosiphum Rosae* (L.) (Homoptera: Aphididae) in the Laboratory. *Aust. J. Zool.* 26, 293–304. <https://doi.org/10.1071/zo9780293>
- Maelzer, D.A., 1978b. The Growth and Voracity of Larvae of *Leis Conformis* (Boisd.) (Coleoptera: Coccinellidae) Fed on the Rose Aphid *Macrosiphum Rosae* (L.) (Homoptera: Aphididae) in the Laboratory. *Aust. J. Zool.* 26, 293–304. <https://doi.org/10.1071/zo9780293>
- Magagula, C.N., Samways, M.J., 2001. Maintenance of ladybeetle diversity across a heterogeneous African agricultural/savanna land mosaic. *Biodiversity and Conservation* 10, 209–222. <https://doi.org/10.1023/A:1008900302267>

- Magro, A., Churata-Salcedo, J., Lecompte, E., Hemptinne, J.-L., Almeida, L.M., 2020a. A new species of *Nephus* (*Nephus*)(Coleoptera, Coccinellidae) described from Reunion Island. *ZooKeys* 962, 123.
- Magro, A., Hemptinne, J.L., 1999. The pool of Coccinellids (Coleoptera: Coccinellidae) to control Coccids (Homoptera: Coccoidea) in Portuguese citrus groves. *Boletim de Sanidad Vegetal Plagas* 311–320.
- Magro, A., Lecompte, E., Hemptinne, J.-L., Soares, A.O., Dutrillaux, A.-M., Muriene, J., Fürsch, H., Dutrillaux, B., 2020b. First case of parthenogenesis in ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae) suggests new mechanisms for the evolution of asexual reproduction. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 58, 194–208. <https://doi.org/10.1111/jzs.12339>
- Majerus, M., Kearns, P., 1989. *Ladybirds*. Richmond Publishing Co. Ltd.
- Majerus, M., Strawson, V., Roy, H., 2006. The potential impacts of the arrival of the harlequin ladybird, *Harmonia axyridis* (Pallas)(Coleoptera: Coccinellidae), in Britain. *Ecological Entomology* 31.
- Manaaki Whenua, 2024. Interesting Insects [WWW Document]. URL : <https://interestinginsects.landcareresearch.co.nz/> <https://interestinginsects.landcareresearch.co.nz/> (accessed 2.27.24).
- Mani, M., 2016. Fruit Crops: Pineapple, in: Mani, M., Shivaraju, C. (Eds.), *Mealybugs and Their Management in Agricultural and Horticultural Crops*. Springer India, New Delhi, pp. 411–417. https://doi.org/10.1007/978-81-322-2677-2_43
- Manokom, R., 1986. *Cahiers de laboratoire*. Institut de Recherches sur les Fruits et Agrumes Réunion.
- Marchetti, M.P., Moyle, P.B., Levine, R., 2004. Invasive species profiling? Exploring the characteristics of non-native fishes across invasion stages in California. *Freshwater Biology* 49, 646–661. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2004.01202.x>
- Mariau, D., 1996. Importance des insectes auxiliaires dans la politique de lutte integree contre les insectes defoliateurs du palmier à huile.
- Marin, J., Crouau-Roy, B., Hemptinne, J.-L., Lecompte, E., Magro, A., 2010. *Coccinella septempunctata* (Coleoptera, Coccinellidae): a species complex? *Zoologica Scripta* 39, 591–602. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.2010.00450.x>
- Marsden, J., 1894. Report of the Commissioner of Agriculture to the Minister of Interior, and President of the Bureau of Agriculture and Forestry, Report of The Minister of the Interior to the President of the Republic of Hawaii for the Nine Months ending. The Minister of the Interior.
- Martin, N.A., 2016. Large spotted ladybird – *Harmonia conformis*. Interesting insects and other invertebrates. Large spotted ladybird – *Harmonia conformis*. Interesting insects and other invertebrates.
- Marvier, M., Kareiva, P., Neubert, M.G., 2004. Habitat destruction, fragmentation, and disturbance promote invasion by habitat generalists in a multispecies metapopulation. *Risk Analysis* 24, 869–878. <https://doi.org/10.1111/j.0272-4332.2004.00485.x>
- Mastrangelo, T., Kovaleski, A., Botteon, V., Scopel, W., Costa, M. de L.Z., 2018. Optimization of the sterilizing doses and overflooding ratios for the South American fruit fly. *PLOS ONE* 13, e0201026. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0201026>
- Mata, T.M., Haddad, N.M., Holyoak, M., 2013. How invader traits interact with resident communities and resource availability to determine invasion success. *Oikos* 122, 149–160. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.20401.x>
- Matsura, T., 1976. Ecological studies of a coccinellid, *Aiolocaria hexaspilota* Hope. I. Interaction between field populations of *A. hexaspilota* and its prey, the walnut leaf beetle (*Gastrolina depressa* Baly). *Japanese Journal of Entomology* 26, 147–156.
- Mayadunnage, S., Wijayagunasekara, H.N.P., Hemachandra, K.S., Nugaliyadde, L., 2007. Predatory Coccinellids (Coleoptera: Coccinellidae) of Vegetable Insect Pests: A Survey in Mid Country of Sri Lanka. *Tropical Agricultural Research* 19, 69–77.
- McDermott, S.M., Finnoff, D.C., 2016. Impact of repeated human introductions and the Allee effect on invasive species spread. *Ecological Modelling* 329, 100–111. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.03.001>
- McIntyre, S., Martin, T.G., Heard, K.M., Kinloch, J., 2005. Plant traits predict impact of invading species: an analysis of herbaceous vegetation in the subtropics. *Aust. J. Bot.* 53, 757–770. <https://doi.org/10.1071/BT05088>

- Mckenna, D.D., Wild, A.L., Kanda, K., Bellamy, C.L., Beutel, R.G., Caterino, M.S., Farnum, C.W., Hawks, D.C., Ivie, M.A., Jameson, M.L., Leschen, R. a. B., Marvaldi, A.E., Mchugh, J.V., Newton, A.F., Robertson, J.A., Thayer, M.K., Whiting, M.F., Lawrence, J.F., Ślipiński, A., Maddison, D.R., Farrell, B.D., 2015. The beetle tree of life reveals that Coleoptera survived end-Permian mass extinction to diversify during the Cretaceous terrestrial revolution. *Systematic Entomology* 40, 835–880. <https://doi.org/10.1111/syen.12132>
- Mckenzie, H.L., 1932. The Biology and Feeding Habits of *Hyperaspis lateralis* Mulsant (Coleoptera-Coccinellidae). University of California Publications in Entomology 6, 9–20.
- McWilliams, C., Lurgi, M., Montoya, J.M., Sauve, A., Montoya, D., 2019. The stability of multitrophic communities under habitat loss. *Nat Commun* 10, 2322. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-10370-2>
- Medina-Gaud, S., Segarra-Carmona, A.E., Franqui, R.A., 1991. La mosca negra de los cítricos, *Aleurocanthus woglumi* Ashby (Homoptera: Aleyrodidae). *Journal of Agriculture University of Puerto Rico* 301–305.
- Mehrnejad, M., 2014. The pests of pistachio trees in Iran, natural enemies and control.
- Mehrnejad, M.R., Jalali, M.A., Mirzaei, R., 2011. Abundance and biological parameters of psyllophagous coccinellids in pistachio orchards. *Journal of Applied Entomology* 135, 673–681. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2010.01577.x>
- Meiri, S., Raia, P., Phillimore, A.B., 2011. Slaying dragons: limited evidence for unusual body size evolution on islands. *Journal of Biogeography* 38, 89–100.
- Mendivil, P.N., Bravo, M.H., 1982. Competencia por *Acyrtosiphon pisum* (Harris) de *Hippodamia convergens* Guerin y *Paranaemia vittigera* (Mannerheim). *Folia entomol. mex* 84–85.
- Mensah, R.K., Madden, J.L., 1993. Life history and biology of *Ctenarytaina thysanura* Ferris and Klyver (hemiptera: Psyllidae) on *Boronia megastigmanees* Ex Bartl. (Rutaceae) in Tasmania. *Australian Journal of Entomology* 32, 327–337. <https://doi.org/10.1111/j.1440-6055.1993.tb00595.x>
- Méquignon, A.E., 1942. Voyage de MM. L. Chopard et A. Méquignon aux Açores (août-septembre 1930). XIII. Diagnoses de Coléoptères nouveaux. *Bulletin de la Société entomologique de France* 47, 9–11. <https://doi.org/10.3406/bsef.1942.15547>
- Meurgey, F., 2011. Les Arthropodes continentaux de Guadeloupe (Petites Antilles): Synthèse bibliographique pour un état des lieux des connaissances. (No. 1.1). Société d'Histoire Naturelle L'HERMINIER. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.3729.4804>
- Meyer III, W.M., Cowie, R.H., 2010. Invasive Temperate Species are a Threat to Tropical Island Biodiversity. *Biotropica* 42, 732–738. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2010.00629.x>
- Michaelis, J., Diekmann, M., 2018. Effects of soil types and bacteria inoculum on the cultivation and reintroduction success of rare plant species. *Plant Ecol* 219, 441–453. <https://doi.org/10.1007/s11258-018-0807-5>
- Michaud, J.P., 2012. Coccinellids in Biological Control, in: *Ecology and Behaviour of the Ladybird Beetles (Coccinellidae)*. John Wiley & Sons, Ltd, pp. 488–519.
- Michaud, J.P., 2001. Numerical Response of *Olla v-nigrum* (Coleoptera: Coccinellidae) to Infestations of Asian Citrus Psyllid, (Hemiptera: Psyllidae) in Florida. *The Florida Entomologist* 84, 608–612. <https://doi.org/10.2307/3496392>
- Michaud, J.P., Grant, A.K., 2003. Intraguild predation among ladybeetles and a green lacewing: do the larval spines of *Curinus coeruleus* (Coleoptera: Coccinellidae) serve a defensive function? *Bulletin of entomological research* 93, 499–505.
- Michaud, J.P., Olsen, L.E., 2004. Suitability of asian citrus psyllid, *Diaphorina citri*, as prey for ladybeetles. *BioControl* 49, 417–431. <https://doi.org/10.1023/B:BICO.0000034605.53030.db>
- Michaux, J.R., De Belloq, J.G., Sarà, M., Morand, S., 2002. Body size increase in insular rodent populations: a role for predators? *Global Ecology and Biogeography* 11, 427–436.
- Michels, G.J., Jr., Behle, R.W., 1991. Effects of Two Prey Species on the Development of *Hippodamia sinuata* (Coleoptera: Coccinellidae) Larvae at Constant Temperatures. *Journal of Economic Entomology* 84, 1480–1484. <https://doi.org/10.1093/jee/84.5.1480>
- Michon, R.D.F. de la P., 1998. Tamarin des Hauts et tamarinaies a La Reunion: vers la gestion durable d'une espece unique au monde. *Bulletin Technique de l'Office National des Forêts (France)*.
- Midway, S.R., Hodge, A.-M.C., 2012. Carlquist revisited: history, success, and applicability of a natural history model. *Biology & Philosophy* 27, 497–520.

- Miguet, J.M., 1956. Exploitation and regeneration of *Acacia heterophylla* forest in the tropical montane zone: the Forest of Belouve on Reunion. *Revue Forestiere Francaise* 9, 285–310.
- Mille, C., 2021. Coccinelles. <http://www.iac.nc>.
- Milléo, J., Almeida, L.M. de, Gordon, R.D., 2004. South American Coccinellidae (Coleoptera): part X: A systematic revision of *Thalassa Mulsant* (Hyperaspidae). *Rev. Bras. entomol.* 48, 395–400. <https://doi.org/10.1590/S0085-56262004000300016>
- Miller, J.C., Paustian, J.W., 1992. Temperature-Dependent Development of *Eriopis connexa* (Coleoptera: Coccinellidae). *Environmental Entomology* 21, 1139–1142. <https://doi.org/10.1093/ee/21.5.1139>
- Mills, N., 2006. Interspecific Competition among Natural Enemies and Single Versus Multiple Introductions in Biological Control, in: Brodeur, J., Boivin, G. (Eds.), *Trophic and Guild in Biological Interactions Control*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 191–220. https://doi.org/10.1007/1-4020-4767-3_9
- Mills, N.J., 1981. Essential and alternative foods for some British Coccinellidae (Coleoptera). *Entomologist's Gazette* 32, 197–202.
- Mitchell, C.E., Agrawal, A.A., Bever, J.D., Gilbert, G.S., Hufbauer, R.A., Klironomos, J.N., Maron, J.L., Morris, W.F., Parker, I.M., Power, A.G., Seabloom, E.W., Torchin, M.E., Vázquez, D.P., 2006. Biotic interactions and plant invasions. *Ecology Letters* 9, 726–740. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00908.x>
- Mitchell, W.C., Waterhouse, D.F., 1986. Spread of the *Leucaena* psyllid, *Heteropsylla cubana*, in the Pacific. *Leucaena Research Reports* 7, 6–8.
- Mittelbach, G.G., Persson, L., 1998. The ontogeny of piscivory and its ecological consequences. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55, 1454–1465. <https://doi.org/10.1139/f98-041>
- MNHN, OFB, 2003. Inventaire national du patrimoine naturel (INPN) [WWW Document]. Inventaire national du patrimoine naturel (INPN). URL <https://inpn.mnhn.fr> (accessed 2.22.24).
- Mora, J.G., Gapud, V.P., Velasco, L.R.I., 1995. Life history and voracity of *Coelophora inaequalis* Fabricius (Coleoptera: Coccinellidae) on *Aphis craccivora* Koch (Homoptera: Aphididae). *Philippine Entomologist* 9, 523–553.
- Moran, M.D., Rooney, T.P., Hurd, L.E., 1996. Top-down cascade from a bitrophic predator in an old-field community. *Ecology* 77, 2219–2227.
- Morin, L., Reid, A.M., Sims-Chilton, N.M., Buckley, Y.M., Dhileepan, K., Hastwell, G.T., Nordblom, T.L., Raghu, S., 2009. Review of approaches to evaluate the effectiveness of weed biological control agents. *Biological Control* 51, 1–15. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.05.017>
- Morin, P.J., 1999. *Community Ecology*. John Wiley & Sons.
- Moritz, C., Patton, J.L., Conroy, C.J., Parra, J.L., White, G.C., Beissinger, S.R., 2008. Impact of a Century of Climate Change on Small-Mammal Communities in Yosemite National Park, USA. *Science* 322, 261–264. <https://doi.org/10.1126/science.1163428>
- Moser, D., Lenzner, B., Weigelt, P., Dawson, W., Kreft, H., Pergl, J., Pyšek, P., van Kleunen, M., Winter, M., Capinha, C., 2018. Remoteness promotes biological invasions on islands worldwide. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115, 9270–9275.
- Moser, S.E., Harwood, J.D., Obrycki, J.J., 2008. Larval Feeding on Bt Hybrid and Non-Bt Corn Seedlings by *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) and *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Environmental Entomology* 37, 525–533. <https://doi.org/10.1093/ee/37.2.525>
- Moura, R., Garcia, P., Cabral, S., Soares, A.O., 2006. Does pirimicarb affect the voracity of the euriphagous predator, *Coccinella undecimpunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae)? *Biological Control* 38, 363–368. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2006.04.010>
- Müller, C.B., Brodeur, J., 2002. Intraguild predation in biological control and conservation biology. *Biological Control* 25, 216–223. [https://doi.org/10.1016/S1049-9644\(02\)00102-0](https://doi.org/10.1016/S1049-9644(02)00102-0)
- Munro, J.A., 1965. Occurrence of *Psylla uncatoides* (Ferris & Klyver) on *Acacia* and *Albizia* (in California), with notes on control (by sprays of carbaryl and oxy-demeton-methyl). *Journal of Economic Entomology* 58, 1171–1172.
- Munyanza, J.E., 2010. Psyllids as vectors of emerging bacterial diseases of annual crops. *swen* 35, 471–477. <https://doi.org/10.3958/059.035.0335>

- Najajrah, M.H., Swaileh, K.M., Qumsiyeh, M.B., 2019. Systematic list, geographic distribution and ecological significance of lady beetles (Coleoptera: Coccinellidae) from the West Bank (Central Palestine). *Zootaxa* 4664, 1–46. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4664.1.1>
- Nakahara, L., Nagamine, W., Matayoshi, S., Kumashiro, B., 1987. Biological control program of the Leucaena psyllid, *Heteropsylla cubana* Crawford (Homoptera: Psyllidae) in Hawaii. *Leucaena Research Reports* 7, 39–44.
- Nakamuta, K., 1984. Visual orientation of a ladybeetle, *Coccinella septempunctata* L., (Coleoptera: Coccinellidae), toward its prey. *Applied Entomology and Zoology* 19, 82–86.
- Nakao, H.K., Funasaki, G.Y., 1979. Introductions for biological control in Hawaii: 1975 & 1976. *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* 13, 125–128.
- Nakao, H.K., Funasaki, G.Y., Davis, C.J., 1975. Introduction for biological control in Hawaii, 1973. *Proceedings, Hawaiian Entomological Society* 22, 109–112.
- Nalepa, C.A., Kidd, K.A., Ahlstrom, K.R., 1996. Biology of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) in Winter Aggregations. *Annals of the Entomological Society of America* 89, 681–685. <https://doi.org/10.1093/aesa/89.5.681>
- Napompeth, B., 1989. Leucaena psyllid problems in Asia and the Pacific, in: *Leucaena Psyllid: Problems and Management: Proceedings of an International Workshop Held in Bogor, Indonesia*. pp. 1–7.
- Napompeth, B., MacDicken, K.G. (Eds.), 1990. *Leucaena psyllid: problems and management*, in: *Proceedings of an International Workshop Held. Presented at the proceedings of an international workshop held, Bogor, Indonesia*, pp. 16–21.
- Nattier, R., Jourdan, H., Mille, C., Chazeau, J., 2015. An annotated checklist of the Coccinellidae (Coleoptera) from New Caledonia. *Zootaxa* 4058, 301–331. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4058.3.1>
- Nichols, J.R., 1995. *Biological Control in the Western United States: Accomplishments and Benefits of Regional Research Project W-84, 1964-1989*. UCANR Publications.
- Nedved, O., Hodek, I., 1995. Confinement stimulates trivial flight in *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae). *EJE* 92, 719–722.
- Nedvěď, O., Honěk, A., 2012. Life History and Development, in: *Ecology and Behaviour of the Ladybird Beetles (Coccinellidae)*. John Wiley & Sons, Ltd, pp. 54–109.
- Nee, S., May, R.M., 1992. Dynamics of Metapopulations: Habitat Destruction and Competitive Coexistence. *Journal of Animal Ecology* 61, 37–40. <https://doi.org/10.2307/5506>
- Nestor-Arriola, J.I., Clark, S.M., Niño-Maldonado, S., 2022. Taxonomic and Distributional Notes on the Genus *Scymnus* Kugelann, 1794 (Coleoptera: Coccinellidae) in Mexico. *cole* 76, 299–328. <https://doi.org/10.1649/0010-065X-76.3.299>
- Neuenschwander, P., Hagen, K.S., Smith, R.F., 1975. Predation on aphids in California's alfalfa fields. *Hilgardia* 43, 53–78. <https://doi.org/10.3733/hilg.v43n02p053>
- New, T.R., 1992. *Insects as predators*. New South Wales University Press in association with Australian Institute of ...
- Nicholson, D.J., Knell, R.J., McCrea, R.S., Neel, L.K., Curlis, J.D., Williams, C.E., Chung, A.K., McMillan, W.O., Garner, T.W.J., Cox, C.L., Logan, M.L., 2022. Climate anomalies and competition reduce establishment success during island colonization. *Ecology and Evolution* 12, e9402. <https://doi.org/10.1002/ece3.9402>
- Nicolas, V., 2015. Etat des connaissances sur les coccinelles d'outre-mer. *Harmonia* 66–72.
- Nicolas, V., 2013a. Additif à la faune des coccinelles de Mayotte (Coleoptera, Coccinellidae). *Harmonia* 10, 3–4.
- Nicolas, V., 2013b. Contribution à la connaissance des coccinelles (Coleoptera, Coccinellidae) de Nouvelle-Calédonie. *Harmonia* 12–16.
- Nicolas, V., 2012. Etude préliminaire des coccinelles (Coleoptera, Coccinellidae) des Petites Antilles : Chilocorini et Coccinellini.
- Nicolas, V., 2010. Contribution à la connaissance des coccinelles (Coleoptera Coccinellidae) de l'archipel des Canaries. *Harmonia* 17–20.
- Nicolas, V., 2009. Les coccinelles (Coleoptera Coccinellidae) de Mayotte. *Harmonia* 21–33.
- Nicolas, V., Coutanceau, J., Poussereau, J., Gomy, Y., 2015. Les coccinelles de l'île de La Réunion. *Harmonia* 157–186.

- Nicolas, V., Rae, S., 2012. Nouvelles observations de coccinelles (Coleoptera, Coccinellidae) dans l'archipel des Canaries). *Harmonia* 5–9.
- Nielson, M.W., Currie, W.E., 1960. Biology of the Convergent Lady Beetle When Fed a Spotted Alfalfa Aphid Diet. *Journal of Economic Entomology* 53, 257–259. <https://doi.org/10.1093/jee/53.2.257>
- Nifong, J.C., Lowers, R.H., 2017. Reciprocal Intraguild Predation between *Alligator mississippiensis* (American Alligator) and Elasmobranchii in the Southeastern United States. *sena* 16, 383–396. <https://doi.org/10.1656/058.016.0306>
- Nishida, G.M., 2002. Hawaiian terrestrial Arthropod checklist. Bishop Museum 320.
- Nóia, M., Borges, I., Soares, A.O., 2008. Intraguild predation between the aphidophagous ladybird beetles *Harmonia axyridis* and *Coccinella undecimpunctata* (Coleoptera: Coccinellidae): the role of intra and extraguild prey densities. *Biological Control* 46, 140–146.
- Normaniza, O., Faisal, H.A., Barakbah, S.S., 2008. Engineering properties of *Leucaena leucocephala* for prevention of slope failure. *Ecological Engineering* 32, 215–221. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2007.11.004>
- Noss, R.F., Cooperrider, A.Y., 1994. Saving nature's legacy: protecting and restoring biodiversity. Island Press.
- Obrycki, J.J., Harwood, J.D., Kring, T.J., O'Neil, R.J., 2009. Aphidophagy by Coccinellidae: Application of biological control in agroecosystems. *Biological Control* 51, 244–254. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.05.009>
- Obrycki, J.J., Kring, T.J., 1998. Predaceous Coccinellidae in Biological Control. *Annual Review of Entomology* 43, 295–321. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.43.1.295>
- Obrycki, J.J., Orr, C.J., 1990. Suitability of Three Prey Species for Nearctic Populations of *Coccinella septempunctata*, *Hippodamia variegata*, and *Propylea quatuordecimpunctata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Journal of Economic Entomology* 83, 1292–1297. <https://doi.org/10.1093/jee/83.4.1292>
- Occhipinti-Ambrogi, A., Savini, D., 2003. Biological invasions as a component of global change in stressed marine ecosystems. *Marine Pollution Bulletin* 46, 542–551. [https://doi.org/10.1016/S0025-326X\(02\)00363-6](https://doi.org/10.1016/S0025-326X(02)00363-6)
- Ochocki, B.M., Miller, T.E.X., 2017. Rapid evolution of dispersal ability makes biological invasions faster and more variable. *Nat Commun* 8, 14315. <https://doi.org/10.1038/ncomms14315>
- Oka, I.N., 1989. Progress and future activities of the leucaena psyllid research program in Indonesia, in: *Proceedings, Leucaena Psyllid: Problems and Management. Proceedings of an International Workshop Held in Bogor, Indonesia.*
- Okrouhlá, M., Chakrabarti, S., Hodek, I., 1983. Developmental rate and feeding capacity in *Cheilomenes sulphurea* (Coleoptera: Coccinellidae). *CABI Reviews* 47, 105–107.
- Oksanen, J., Simpson, G.L., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcard, D., Carvalho, G., Chirico, M., Caceres, M.D., Durand, S., Evangelista, H.B.A., FitzJohn, R., Friendly, M., Furneaux, B., Hannigan, G., Hill, M.O., Lahti, L., McGlenn, D., Ouellette, M.-H., Cunha, E.R., Smith, T., Stier, A., Braak, C.J.F.T., Weedon, J., 2022. *vegan: Community Ecology Package.*
- Oksanen, L., Fretwell, S.D., Arruda, J., Niemela, P., 1981. Exploitation Ecosystems in Gradients of Primary Productivity. *The American Naturalist* 118, 240–261. <https://doi.org/10.1086/283817>
- Olesen, J.M., Valido, A., 2003. Lizards as pollinators and seed dispersers: an island phenomenon. *Trends in ecology & evolution* 18, 177–181.
- Ollivier, L., Delvare, G., 2005. *Projet de lutte biologique contre les aleurodes du cocotier aux Comores.* CIRAD.
- Omkar, Mishra, G., Kumar, B., Singh, N., Pandey, G., 2014. Risks associated with tandem release of large and small ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae) in heterospecific aphidophagous guilds. *The Canadian Entomologist* 146, 52–66. <https://doi.org/10.4039/tce.2013.56>
- Omkar, Pathak, S., 2014. Prey species affects the performance of the aphidophagous ladybird, *Coelophora saucia*. *Journal of Asia-Pacific Entomology* 17, 451–457. <https://doi.org/10.1016/j.aspen.2014.04.005>
- Omkar, Pathak, S., 2006. Effects of different photoperiods and wavelengths of light on the life-history traits of an aphidophagous ladybird, *Coelophora saucia* (Mulsant). *Journal of Applied Entomology* 130, 45–50. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2005.01016.x>

- Omkar, Singh, K., Pervez, A., 2006. Influence of mating duration on fecundity and fertility in two aphidophagous ladybirds. *Journal of Applied Entomology* 130, 103–107.
- Omkar, S.P., 2014. Prey Species Affects the Performance of the Aphidophagous Ladybird, *Coelophora saucia*. *Journal of Asia-Pacific Entomology* 451–457. <https://doi.org/10.1016/j.aspen.2014.04.005>
- Orivel, J., Servigne, P., Cerdan, P., Dejean, A., Corbara, B., 2004. The ladybird *Thalassa saginata*, an obligatory myrmecophile of *Dolichoderus bidens* ant colonies. *Naturwissenschaften* 91, 97–100. <https://doi.org/10.1007/s00114-003-0499-z>
- Oro, D., Martínez-Abraín, A., Villuendas, E., Sarzo, B., Mínguez, E., Carda, J., Genovart, M., 2011. Lessons from a failed translocation program with a seabird species: Determinants of success and conservation value. *Biological Conservation* 144, 851–858. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.11.018>
- Oromí, P., Garcia, R., 1995. Contribución al conocimiento de la fauna de coleópteros de Canarias y su distribución. *VIERAEA* 175–186.
- Ouvrard, D., 2015. Psyl'list. <https://doi.org/10.5519/0029634>
- Ouvrard, D., Streito, J.-C., Clain, C., Fontaine, R., Germain, J.-F., 2016. *Acizzia uncatoides* (Psyllidae) et *Furcaspis biformis* (Diaspididae) nouveaux pour l'île de la Réunion (Hemiptera). *Bulletin de la Société entomologique de France* 121, 283–284. <https://doi.org/10.3406/bsef.2016.2167>
- Özgen, İ., Mamay, M., Yanık, E., 2022. Release of the lady beetle (*Oenopia conglobata* L.) to control the common pistachio psylla. *Biological Control* 171, 104940. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2022.104940>
- Pafilis, P., Meiri, S., Foutopoulos, J., Valakos, E., 2009. Intraspecific competition and high food availability are associated with insular gigantism in a lizard. *Naturwissenschaften* 96, 1107–1113.
- Palmer, M.A., Ambrose, R.F., Poff, N.L., 1997. Ecological Theory and Community Restoration Ecology. *Restoration Ecology* 5, 291–300. <https://doi.org/10.1046/j.1526-100X.1997.00543.x>
- Pan, H., Liu, B., Jaworski, C.C., Yang, L., Liu, Y., Desneux, N., Thomine, E., Lu, Y., 2020. Effects of aphid density and plant taxa on predatory ladybeetle abundance at field and landscape scales. *Insects* 11, 1–17.
- Pang, H., Slipinski, A., 2009. Revision of the Australian Coccinellidae (Coleoptera). Genus *Diomus* Mulsant. Part 1. issn: 0003-4541 59, 641–698. <https://doi.org/10.3161/000345409X485008>
- Pang, H., Tang, X.-F., Ślipiński, A., 2020. A New Species of *Novius* Mulsant from New Caledonia (Coleoptera: Coccinellidae: Noviiini). *annz* 70, 25–32. <https://doi.org/10.3161/00034541ANZ2020.70.1.002>
- Pathan, N.P., Jaiman, R., Amin, A., Prajapati, B., 2018. First report of *Rodolia fumida* Mulsant (Coccinellidae: Coleoptera) as a predator of scale insect (*Perisopneumon ferox* new stead) in aonla (*Emblica officinalis* Gaertn.) from Gujarat, India. *Journal of Entomology and Zoology Studies* 6, 91–93.
- Patil, N.G., Baker, P.S., Pollard, G.V., 1993. Life histories of *Psyllaephagus yaseeni* (Hym., Encyrtidae) and *Tamarixia leucaenae* (Hym., Eulophidae), parasitoids of the leucaena psyllid *Heteropsylla cubana*. *Entomophaga* 38, 565–577. <https://doi.org/10.1007/BF02373091>
- Pebesma, E., Bivand, R., Racine, E., Sumner, M., Cook, I., Keitt, T., Lovelace, R., Wickham, H., Ooms, J., Müller, K., Pedersen, T.L., Baston, D., Dunnington, D., 2023. sf: Simple Features for R.
- Peck, S., 2011. The diversity and distributions of the beetles (Insecta: Coleoptera) of the northern Leeward Islands, Lesser Antilles (Anguilla, Antigua, Barbuda, Nevis, Saba, St. Barthélemy, St. Eustatius, St. Kitts, and St. Martin-St. Maarten. *Insecta Mundi* 1–54.
- Peck, S., 2009. The beetles of St. Lucia, Lesser Antilles (Insecta: Coleoptera): diversity and distributions. *Insecta Mundi* 1–34.
- Peck, S.B., 2016. The beetles of the Lesser Antilles (Insecta, Coleoptera): diversity and distributions. *Insecta Mundi* 1–366.
- Peck, S.B., 2011. The beetles of Martinique, Lesser Antilles (Insecta: Coleoptera); diversity and distributions. *Insecta Mundi* 1–57.
- Peck, S.B., 2010. The beetles of the island of St. Vincent, Lesser Antilles (Insecta: Coleoptera); diversity and distributions. *Insecta Mundi* 1–77.
- Peck, S.B., 2009. The beetles of Barbados, West Indies (Insecta: Coleoptera): diversity, distribution and faunal structure. *Insecta Mundi* 1–51.
- Peck, S.B., 2006. The beetle fauna of Dominica, Lesser Antilles (Insecta: Coleoptera): Diversity and distribution. *Insecta Mundi* 165–210.

- Peck, S.B., 2005. A Checklist of the Beetles of Cuba with Data on Distributions and Bionomics. *Arthropods of Florida and Neighboring Land Areas* 18, 249.
- Peck, S.B., Perez-Gelabert, D.E., 2012. A summary of the endemic beetle genera of the West Indies (Insecta: Coleoptera); bioindicators of the evolutionary richness of this Neotropical archipelago. *Insecta Mundi* 33.
- Pedgley, D.E., Reynolds, D.R., Riley, J.R., Tucker, M.R., 1982. Flying insects reveal small-scale wind systems. *Weather* 37, 294–306.
- Pedley, L., 1975. Revision of the extra-Australian species of *Acacia* subg. *Heterophyllum*. *Contributions from the Queensland Herbarium* 1–24.
- Pembury Smith, M.Q., Ruxton, G.D., 2021. Size-dependent predation risk in cryptic prey. *Journal of Ethology* 39, 191–198.
- Pentinsaari, M., Anderson, R., Borowiec, L., Bouchard, P., Brunke, A., Douglas, H., Smith, A.B.T., Hebert, P.D.N., 2019. DNA barcodes reveal 63 overlooked species of Canadian beetles (Insecta, Coleoptera). *Zookeys* 894, 53–150. <https://doi.org/10.3897/zookeys.894.37862>
- Pérez-González, O., Tamez-Guerra, P., Flores, A.A.O., Aguirre-Arzola, V.E., 2022. *Curinus coeruleus* as Potential Natural Enemy of *Diaphorina citri* in Citrus Orchards at Nuevo Leon, Mexico. *swen* 47, 519–522. <https://doi.org/10.3958/059.047.0229>
- Perkins, R.C.L., 1897. The introduction of beneficial insects into the Hawaiian Islands. *Nature* 55, 499–500.
- Persad, A., Khan, A., 2002. Comparison of life table parameters for *Maconellicoccus hirsutus*, *Anagrus kamali*, *Cryptolaemus montrouzieri* and *Scymnus coccivora*. *BioControl* 47, 137–149. <https://doi.org/10.1023/A:1014581616965>
- Pervez, A., Kumar, R., Chandra, S., 2022. Food preference, growth and development of three aphidophagous ladybirds preying on conspecific and heterospecific eggs. *Int J Trop Insect Sci* 42, 603–613. <https://doi.org/10.1007/s42690-021-00579-4>
- Pervez, A., Yadav, M., 2018. Foraging behaviour of predaceous ladybird beetles: A review. *European Journal of Environmental Sciences* 8, 102–108. <https://doi.org/10.14712/23361964.2018.14>
- Peterson, A.T., Soberón, J., Pearson, R.G., Anderson, R.P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M., Araújo, M.B., 2011. Ecological Niches and Geographic Distributions (MPB-49), in: *Ecological Niches and Geographic Distributions (MPB-49)*. Princeton University Press. <https://doi.org/10.1515/9781400840670>
- Petren, K., Case, T.J., 1998. Habitat structure determines competition intensity and invasion success in gecko lizards. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 95, 11739–11744. <https://doi.org/10.1073/pnas.95.20.11739>
- Pettersson, J., 2012. Coccinellids and Semiochemicals, in: *Ecology and Behaviour of the Ladybird Beetles (Coccinellidae)*. John Wiley & Sons, Ltd, pp. 444–464.
- phpBB, 2000. Le Monde des insectes [WWW Document]. URL <https://www.insecte.org/forum/ucp.php?mode=privacy&sid=bee50cf7784543b6a1c8cef55d2c939f> (accessed 2.27.24).
- Pigliucci, M., 2005. Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? *Trends in Ecology & Evolution* 20, 481–486. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.06.001>
- Pillar, V.D., Blanco, C.C., Müller, S.C., Sosinski, E.E., Joner, F., Duarte, L.D.S., 2013. Functional redundancy and stability in plant communities. *Journal of Vegetation Science* 24, 963–974. <https://doi.org/10.1111/jvs.12047>
- Pinnock, D., Hagen, K., Cassidy, D., Brand, R., Milstead, J., Tasson, R., 1978. Integrated pest management in highway landscapes. *California Agriculture* 32, 33–36.
- Pluke, R.W.H., Escribano, A., Michaud, J.P., Stansly, P.A., 2005. Potential impact of lady beetles on *Diaphorina citri* (Homoptera: Psyllidae) in Puerto Rico. *flen* 88, 123–128. [https://doi.org/10.1653/0015-4040\(2005\)088\[0123:PIOLBO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1653/0015-4040(2005)088[0123:PIOLBO]2.0.CO;2)
- Polačik, M., Janáč, M., Jurajda, P., Adámek, Z., Ondračková, M., Trichkova, T., Vassilev, M., 2009. Invasive gobies in the Danube: invasion success facilitated by availability and selection of superior food resources. *Ecology of Freshwater Fish* 18, 640–649. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2009.00383.x>
- Polis, G.A., Holt, R.D., 1992. Intraguild predation: The dynamics of complex trophic interactions. *Trends in Ecology & Evolution* 7, 151–154. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(92\)90208-S](https://doi.org/10.1016/0169-5347(92)90208-S)

- Polis, G.A., McCormick, S.J., 1987. Intraguild Predation and Competition Among Desert Scorpions. *Ecology* 68, 332–343. <https://doi.org/10.2307/1939264>
- Polis, G.A., Myers, C.A., Holt, R.D., 1989. The Ecology and Evolution of Intraguild Predation: Potential Competitors That Eat Each Other. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 20, 297–330. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.20.110189.001501>
- Poorani, J., 2023. An illustrated guide to lady beetles (Coleoptera: Coccinellidae) of the Indian Subcontinent. Part 1. Tribe Coccinellini. *Zootaxa* 5332, 1–307. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5332.1.1>
- Poorani, J., Booth, R.G., Gracy, R.G., Anuradha, C., Thanigairaj, R., Swathi, R.S., 2021. Immature stages, host plants and natural enemies of *Henosepilachna implicata* (Mulsant) (Coleoptera: Coccinellidae) with DNA sequence data and a new synonym and notes on some Indian species of Epilachnini. *Zootaxa* 4970. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4970.3.5>
- Poorani, J, Sankaraman, H., Anusree, S.S., 2021. A review of Indian species of Phrynocaria Timberlake (Coleoptera, Coccinellidae) with notes on synonymy and a new species from South India, hitherto misidentified as *Coelophora circumusta* (Mulsant). *Zootaxa* 4926, zootaxa.4926.1.8. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4926.1.8>
- Poorani, J., Ślipiński, A., 2009. A Revision of the Genera Scymnodes Blackburn and Apolinus Pope et Lawrence (Coleoptera: Coccinellidae). *Annales Zoologici* 59, 549–584. <https://doi.org/10.3161/000345409X484946>
- Pope, R., 1988. A revision of the Australian Coccinellidae (Coleoptera). Part 1. Subfamily Coccinellinae. *Invert. Systematics* 2, 633. <https://doi.org/10.1071/IT9880633>
- Pour, A.A., Shakarami, J., 2012. Recognition of ladybird fauna (col.: Coccinellidae) in the alfalfa fields of Khorramabad. *The Journal of Animal & Plant Sciences* 22, 939–943.
- Poussereau, J., Coutanceau, J., Nicolas, V., Gomy, Y., 2018. Les coccinelles de la Réunion, Orphie. ed. Préfet de La Réunion, 2020. Communiqué de presse : Détection d'une espèce de Coccinelle exotique à la Réunion.
- Priatno, N., 1989. Beberapa Aspek Hubungan Biologi Predator-Mangsa antara *Nephus roepkei* (de Fluiter) (Coleoptera : Coccinelli Dae) dan *Planococcus Citri* (Risso) (Homoptera : Pseodococcidae).
- Primack, R.B., 2006. *Essentials of conservation biology*. Sinauer Associates Sunderland.
- Pruszyński, s., Lipa, J.J., 1970. Observations on life cycle and food specialization of *Adalia bipunctata* (L.) (Coleoptera, Coccinellidae). *Prace Nauk. Inst. Ochr. Ro ´sli* 12, 99–116.
- Pugh, A.R., O'Connell, D.M., Wratten, S.D., 2015. Further evaluation of the southern ladybird (*Cleobora mellyi*) as a biological control agent of the invasive tomato–potato psyllid (*Bactericera cockerelli*). *Biological Control* 90, 157–163. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2015.06.009>
- Putman, W.L., 1955. Bionomics of *Stethorus punctillum* Weise (Coleoptera: Coccinellidae) in Ontario. *The Canadian Entomologist* 87, 9–33. <https://doi.org/10.4039/Ent879-1>
- Pyšek, P., Richardson, D.M., 2010. Invasive Species, Environmental Change and Management, and Health. *Annual Review of Environment and Resources* 35, 25–55. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-033009-095548>
- Qamar, M., Haseeb, M., Sharma, D.K., 2009. Biology and morphometrics of *Henosepilachna vigintioctopunctata* (Fab.) on brinjal. *Annals of Plant Protection Sciences* 17, 303–306.
- Quilici, S., Francki, A., Montagneux, B., Tassin, J., 1995. Successful establishment on Reunion Island of an exotic ladybird, *Olla v-nigrum* the biocontrol of leucaena psyllid, *Heteropsylla cubana*. Workshop proceedings Leucaena psyllid : a threat to agroforestry in Africa. Actes de l'atelier Psyllide de Leucaena : une menace de l'agroforesterie en Afrique.
- Quilici, S., Vincenot, D., Franck, A., 2003. Les auxiliaires des cultures fruitières à l'île de la Réunion. Editions Quae.
- Radcliffe, E.B., Weires, R.W., Stucker, R.E., Barnes, D.K., 1976. Influence of cultivars and pesticides on pea aphid, spotted alfalfa aphid, and associated arthropod taxa in a minnesota alfalfa ecosystem. *Environmental Entomology* 5, 1195–1207. <https://doi.org/10.1093/ee/5.6.1195>
- Radtkey, R.R., 1996. Adaptive radiation of day-geckos (Phelsuma) in the Seychelles archipelago: a phylogenetic analysis. *Evolution* 50, 604–623.
- Raimundo, A.A.C., Alves, M.L.L.G., 1986. *Revisão dos coccinélideos de Portugal*. Universidade de Évora, Évora.

- Ramezani, L., Torfi, E.T., Zarghami, S., Rezai, N., 2021. Effect of temperature on development time and life table parameters of *Nephus hiekei* Fürsch, the important predator of *Phenacoccus solenopsis* Tinsley. *Journal of Asia-Pacific Entomology* 24, 266–271. <https://doi.org/10.1016/j.aspen.2021.01.017>
- Ramiadantsoa, T., Hanski, I., Ovaskainen, O., 2018. Responses of generalist and specialist species to fragmented landscapes. *Theoretical Population Biology* 124, 31–40. <https://doi.org/10.1016/j.tpb.2018.08.001>
- Rana, J.S., Kakker, J., 2000. Biological Studies on 7-spot Ladybird Beetle, *Coccinella septempunctata* L. with Cereal Aphid, *Sitobion avenae* (F.) as Prey. *CEREAL RESEARCH COMMUNICATIONS* 28, 449–454. <https://doi.org/10.1007/BF03543628>
- Rapport, 1998. Ecosystem Health [WWW Document]. URL <https://ereader.perlego.com/1/book/2758479/6> (accessed 3.18.24).
- Rapasas, H.R., Shepard, B.M., 1989. Biology and predation efficiency of *Micraspis* sp. (Coleoptera: Coccinellidae).
- Rasheed, R., Buhroo, A.A., Gull, S., 2019. Bionomics of *Chilocorus infernalis* Mulsant, 1853 (Coleoptera: Coccinellidae), a predator of San Jose scale, *Diaspidiotus perniciosus* (Comstock, 1881) under laboratory conditions. *AAS* 113. <https://doi.org/10.14720/aas.2019.113.1.07>
- Reddy, B.T., Giraddi, R., 2019. Diversity studies on insect communities in organic, conservation and conventional farming systems under rain-fed conditions. *Journal of Entomology and Zoology Studies*, *Journal of Entomology and Zoology Studies* 7, 883–886.
- Rego, C., Boieiro, M., Vieira, V., Borges, P.A.V., 2015. The biodiversity of terrestrial arthropods in Azores. *La biodiversidad de artrópodos terrestres en Azores* 5B, 1–24.
- Reynaud, B., Turpin, P., Molinari, F.M., Grondin, M., Roque, S., Chiroleu, F., Fereres, A., Delatte, H., 2022. The African citrus psyllid *Trioza erytreae*: An efficient vector of *Candidatus Liberibacter asiaticus*. *Frontiers in Plant Science* 13.
- Reznick, D., Bryant, M.J., Bashey, F., 2002. r- and K-selection revisited: the role of population regulation in life-history evolution. *Ecology* 83, 1509–1520. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[1509:RAKSRT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[1509:RAKSRT]2.0.CO;2)
- Ricci, C., Stella, J., 1988. Relationship between morphology and function in some Palaearctic Coccinellidae. *Ecology and Effectiveness of Aphidophaga*; Dixon, AFG, Ed.; Academic Publishing: The Hague, The Netherlands 21–25.
- Richardson, D.M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M.G., Panetta, F.D., West, C.J., 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6, 93–107. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x>
- Riddick, E.W., Cottrell, T.E., Kidd, K.A., 2009. Natural enemies of the Coccinellidae: Parasites, pathogens, and parasitoids. *Biological Control, Trophic Ecology of the Coccinellidae* 51, 306–312. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.05.008>
- Ris, N., Borowiec, N., Bout, A., Debelle, A., Fellous, S., Ralec, A.L., Moquet, L., Ogier, J.-C., Rode, N.O., Oudenhove, L. van, Fauvergue, X., 2022. Biocontrôle et macro-organismes: panorama. *Phytoma* 756, 14.
- Robertson, J.A., Whiting, M.F., McHugh, J.V., 2008. Searching for natural lineages within the Cerylonid Series (Coleoptera: Cucujoidea). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 46, 193–205. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.09.017>
- Rödl, T., Berger, S., Michael Romero, L., Wikelski, M., 2006. Tameness and stress physiology in a predator-naive island species confronted with novel predation threat. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274, 577–582. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3755>
- Rodriguez Machado, V.L., 1982. Morfologia e Aspectos Biológicos de *Alfclinea conjugata* Mulsant, 1866 e *Olla v-nigrum* (Mulsant, 1866) (Col., Coccinellidae) Predadores de *Syspira* sp. (Homoptera, Psyllidae) em Sibipiruna (*Caesalpinia peltophoroides* Benth.) (Dissertação apresentada à Escola Superior de Agricultura). Universidade de São Paulo.
- Romano, J., Ceryngier, P., 2022. Non-indigenous ladybird beetles (Coleoptera: Coccinellidae) in Madeira and other Macaronesian archipelagos. *BIR* 11, 876–886. <https://doi.org/10.3391/bir.2022.11.4.06>

- Romanowski, J., Ceryngier, P., Szawaryn, K., 2020a. New Data on the Coccinellidae (Coleoptera) from Lanzarote, Canary Islands. *cole* 74, 188–194. <https://doi.org/10.1649/0010-065X-74.1.188>
- Romanowski, J., Ceryngier, P., Szawaryn, K., 2018. First Records of *Pharoscyrnus Flexibilis* (Mulsant, 1853) (Coleoptera: *Coccinellidae*) on Fuerteventura, Canary Islands. *The Coleopterists Bulletin* 72, 858–860. <https://doi.org/10.1649/0010-065X-72.4.858>
- Romanowski, J., Ceryngier, P., Větrovéc, J., Piotrowska, M., Szawaryn, K., 2020b. Endemics Versus Newcomers: The Ladybird Beetle (Coleoptera: Coccinellidae) Fauna of Gran Canaria. *Insects* 11, 641. <https://doi.org/10.3390/insects11090641>
- Romanowski, J., Ceryngier, P., Větrovéc, J., Szawaryn, K., 2023. The Ladybird Beetles (Coleoptera: Coccinellidae) of La Palma. *Insects* 14, 655. <https://doi.org/10.3390/insects14070655>
- Romanowski, J., Ceryngier, P., Větrovéc, J., Szawaryn, K., 2019. The Coccinellidae (Coleoptera) from Fuerteventura, Canary Islands. *Zootaxa* 4646, 101–123. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4646.1.6>
- Romanowski, J., Ceryngier, P., Zmuda, C., Větrovéc, J., Szawaryn, K., 2020c. The Coccinellidae (Coleoptera) from El Hierro, Canary Islands. *Bonn Zoological Bulletin* 69, 249–261. <https://doi.org/10.20363/BZB-2020.69.2.249>
- Romero, L.M., Wikelski, M., 2010. Stress physiology as a predictor of survival in Galapagos marine iguanas. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277, 3157–3162. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.0678>
- Rondoni, G., Borges, I., Collatz, J., Conti, E., Costamagna, A.C., Dumont, F., Evans, E.W., Grez, A.A., Howe, A.G., Lucas, E., Maisonhaute, J.-É., Onofre Soares, A., Zaviezo, T., Cock, M.J.W., 2021. Exotic ladybirds for biological control of herbivorous insects – a review. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 169, 6–27. <https://doi.org/10.1111/eea.12963>
- Root, R.B., 1967. The Niche Exploitation Pattern of the Blue-Gray Gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37, 317–350. <https://doi.org/10.2307/1942327>
- Roques, A., Shi, J., Auger-Rozenberg, M.-A., Ren, L., Augustin, S., Luo, Y., 2020. Are invasive patterns of non-native insects related to woody plants differing between Europe and China? *Frontiers in Forests and Global Change* 2, 91.
- Rosagro, R.M., Borges, I., Vieira, V., Solé, G.P., Soares, A.O., 2020. Evaluation of *Scymnus nubilus* (Coleoptera: Coccinellidae) as a biological control agent against *Aphis spiraecola* and *Cinara juniperi* (Hemiptera: Aphididae). *Pest Management Science* 76, 818–826. <https://doi.org/10.1002/ps.5585>
- Rösch, V., Tschantke, T., Scherber, C., Batáry, P., 2013. Landscape composition, connectivity and fragment size drive effects of grassland fragmentation on insect communities. *Journal of Applied Ecology* 50, 387–394. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12056>
- Rosenheim, J.A., Harmon, J.P., 2006. The influence of intraguild predation on the suppression of a shared prey population: an empirical reassessment, in: *Trophic and Guild in Biological Interactions Control*. Springer, pp. 1–20.
- Rosenheim, J. A., Kaya, H.K., Ehler, L.E., Marois, J.J., Jaffee, B.A., 1995. Intraguild Predation Among Biological-Control Agents: Theory and Evidence. *Biological Control* 5, 303–335. <https://doi.org/10.1006/bcon.1995.1038>
- Rosenheim, J.A., Wilhoit, L.R., Armer, C.A., 1993. Influence of intraguild predation among generalist insect predators on the suppression of an herbivore population. *Oecologia* 96, 439–449.
- Rossini, C., González, A., Farmer, J., Meinwald, J., Eisner, T., 2000. Antiinsectan Activity of Epilachnene, a Defensive Alkaloid from Pupae of Mexican Bean Beetles (*Epilachna varivestis*). *J Chem Ecol* 26, 391–397. <https://doi.org/10.1023/A:1005457321701>
- Roux, J.J.L., Strasberg, D., Rouget, M., Morden, C.W., Koordom, M., Richardson, D.M., 2014. Relatedness defies biogeography: the tale of two island endemics (*Acacia heterophylla* and *A. koa*). *The New Phytologist* 204, 230–242.
- Roy, H., Migeon, A., 2010. Ladybeetles (Coccinellidae). *BioRisk* 1, 293–313. <https://doi.org/10.3897/biorisk.4.49>
- Roy, H.E., Adriaens, T., Isaac, N.J.B., Kenis, M., Onkelinx, T., Martin, G.S., Brown, P.M.J., Hautier, L., Poland, R., Roy, D.B., Comont, R., Eschen, R., Frost, R., Zindel, R., Van Vlaenderen, J., Nedvĕd, O., Ravn, H.P., Grégoire, J.-C., de Biseau, J.-C., Maes, D., 2012. Invasive alien predator causes rapid declines of native

- European ladybirds. *Diversity and Distributions* 18, 717–725. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2012.00883.x>
- Rudolf, V.H.W., 2012. Seasonal shifts in predator body size diversity and trophic interactions in size-structured predator–prey systems. *Journal of Animal Ecology* 81, 524–532. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01935.x>
- Runemark, A., Brydegaard, M., Svensson, E.I., 2014. Does relaxed predation drive phenotypic divergence among insular populations? *Journal of evolutionary biology* 27, 1676–1690.
- Rusch, A., Valantin-Morison, M., Sarthou, J.-P., Roger-Estrade, J., 2010. Biological Control of Insect Pests in Agroecosystems: Effects of Crop Management, Farming Systems, and Seminatural Habitats at the Landscape Scale: A Review, in: Sparks, D.L. (Ed.), *Advances in Agronomy*. Academic Press, pp. 219–259. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-385040-9.00006-2>
- Růžička, Z., 2006. Oviposition-detering effects of conspecific and heterospecific larval tracks on *Cheilomenes sexmaculata* (Coleoptera: Coccinellidae). *European Journal of Entomology* 103, 757.
- Růžička, Z., 2002. Persistence of deterrent larval tracks in *Coccinella septempunctata*, *Cycloneda limbifer* and *Semiadalia undecimnotata* (Coleoptera: Coccinellidae). *European Journal of Entomology* 99, 471–475.
- Ryckewaert, P., 2019a. Rapport de mission cochenille blanche en Haiti.
- Ryckewaert, P., 2019b. Rapport de synthese de l'operation de lutte contre la cochenille blanche en Haiti.
- Ryckewaert, P., 2018. Inventaire des insectes des cultures maraicheres de Mayotte (Rapport de mission). CIRAD.
- Ryckewaert, P., 2015. Rapport de mission en Guadeloupe 10p.
- Ryckewaert, P., 2013. Expertise biodiversite entomologique en cultures maraicheres a l'ile Maurice. CIRAD Montpellier.
- Ryckewaert, P., Alauzet, C., 2002. The natural enemies of *Bemisia argentifolii* in Martinique. *BioControl* 115–126.
- Ryckewaert, P., Vayssières, J.F., 2020. Biological control in French Guiana, Guadeloupe and Martinique., in: Lenteren, J.C. van, Bueno, V.H.P., Luna, M.G., Colmenarez, Y.C. (Eds.), *Biological Control in Latin America and the Caribbean: Its Rich History and Bright Future*. CABI, Wallingford, pp. 251–260. <https://doi.org/10.1079/9781789242430.0251>
- Rypstra, A.L., Samu, F., 2005. Size dependent intraguild predation and cannibalism in coexisting wolf spiders (Araneae, Lycosidae). *arac* 33, 390–397. <https://doi.org/10.1636/CT05-10.1>
- Saengyot, S., Burikam, I., 2011. Host plants and natural enemies of papaya mealybug, *Paracoccus marginatus* (Hemiptera: Pseudococcidae) in Thailand. *Thai Journal of Agricultural Science* 44, 197–205.
- Salas Gervasio, N.G., Pérez-Hedo, M., Luna, M.G., Urbaneja, A., 2017. Intraguild predation and competitive displacement between *Nesidiocoris tenuis* and *Dicyphus maroccanus*, two biological control agents in tomato pests. *Insect science* 24, 809–817.
- Sallée, B., Chazeau, J., 1985. Cycle de développement, table de vie, et taux intrinsèque d'accroissement en conditions contrôlées de *Coelophora mulsanti* (Montrouzier) Coccinellidae aphidiphage de Nouvelle-Calédonie (Coleoptera). *Annales de la Société entomologique de France* 21, 407–412.
- Sam, K., Koane, B., Novotny, V., 2015. Herbivore damage increases avian and ant predation of caterpillars on trees along a complete elevational forest gradient in Papua New Guinea. *Ecography* 38, 293–300. <https://doi.org/10.1111/ecog.00979>
- Samways, M.J., 1993. Insects in biodiversity conservation: some perspectives and directives. *Biodivers Conserv* 2, 258–282. <https://doi.org/10.1007/BF00056672>
- Samways, M.J., Osborn, R., Hastings, H., Hattingh, V., 1999. Global climate change and accuracy of prediction of species' geographical ranges: establishment success of introduced ladybirds (Coccinellidae, *Chilocorus* spp.) worldwide. *Journal of Biogeography* 26, 795–812. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.1999.00318.x>
- Santos, T., Pérez-Tris, J., Carbonell, R., Tellería, J.L., Díaz, J.A., 2009. Monitoring the performance of wild-born and introduced lizards in a fragmented landscape: Implications for ex situ conservation programmes. *Biological Conservation* 142, 2923–2930. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.07.017>

- Sarmiento, R.A., Pallini, A., Venzon, M., Souza, O.F.F. de, Molina-Rugama, A.J., Oliveira, C.L. de, 2007a. Functional response of the predator *Eriopis connexa* (Coleoptera: Coccinellidae) to different prey types. *Braz. arch. biol. technol.* 50, 121–126. <https://doi.org/10.1590/S1516-89132007000100014>
- Sarmiento, R.A., Venzon, M., Pallini, A., Oliveira, E.E., Janssen, A., 2007b. Use of odours by *Cycloneda sanguinea* to assess patch quality. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 124, 313–318.
- Sarwar, M., 2016. Food habits or preferences and protecting or encouraging of native ladybugs (Coleoptera: Coccinellidae). *International Journal of Zoology Studies* 1, 2455–7269.
- Sato, S., Yasuda, H., Evans, E.W., 2005. Dropping behaviour of larvae of aphidophagous ladybirds and its effects on incidence of intraguild predation: interactions between the intraguild prey, *Adalia bipunctata* (L.) and *Coccinella septempunctata* (L.), and the intraguild predator, *Harmonia axyridis* Pallas. *Ecological Entomology* 30, 220–224. <https://doi.org/10.1111/j.0307-6946.2005.00688.x>
- Savoiskaya, G.I., 1983. *Kokcinellidy*. Izdatelstvo Nauka Kazachskoi 246 pp.
- Savoiskaya, G.I., Klausnitzer, B., 1973. Morphology and Taxonomy of the Larvae with Keys for their Identification, in: Hodek, I. (Ed.), *Biology of Coccinellidae*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 36–55. https://doi.org/10.1007/978-94-010-2712-0_2
- Sax, D.F., Stachowicz, J.J., Brown, J.H., Bruno, J.F., Dawson, M.N., Gaines, S.D., Grosberg, R.K., Hastings, A., Holt, R.D., Mayfield, M.M., O'Connor, M.I., Rice, W.R., 2007. Ecological and evolutionary insights from species invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 22, 465–471. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.06.009>
- Schaefer, P.W., 1983. Natural enemies and host plants of species in the Epilachninae (Coleoptera: Coccinellidae)-a world list. *Bulletin, Agricultural Experiment Station, University of Delaware* 442, 2, 1–10.
- Schaefer, P.W., Dysart, R.J., Specht, H.B., 1987. North American Distribution of *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) and Its Mass Appearance in Coastal Delaware. *Environmental Entomology* 16, 368–373. <https://doi.org/10.1093/ee/16.2.368>
- Scheiner, S.M., 2002. Selection experiments and the study of phenotypic plasticity. *Journal of Evolutionary Biology* 15, 889–898. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2002.00468.x>
- Schellhorn, N.A., Andow, D.A., 1999. Cannibalism and interspecific predation: role of oviposition behavior. *Ecological Applications* 9, 418–428.
- Schmitt, M., 2020. Invasive Species and the Empty Niche Hypothesis – an essay. *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie* 22, 235–239.
- Schopt Rehage, J., Lopez, L.K., Sih, A., 2020. A comparison of the establishment success, response to competition, and community impact of invasive and non-invasive *Gambusia* species. *Biol Invasions* 22, 509–522. <https://doi.org/10.1007/s10530-019-02113-7>
- Schowalter, T.D., 2013. *Insects and Sustainability of Ecosystem Services*. CRC Press.
- Schwartz, M.W., 1997. Defining Indigenous Species: An Introduction, in: Luken, J.O., Thieret, J.W. (Eds.), *Assessment and Management of Plant Invasions*. Springer, New York, NY, pp. 7–17. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-1926-2_2
- Sebolt, D.C., Landis, D.A., 2004. Arthropod Predators of *Galerucella californiensis* L. (Coleoptera: Chrysomelidae): An Assessment of Biotic Interference. *Environmental Entomology* 33, 356–361. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-33.2.356>
- Seddon, P.J., 2010. From Reintroduction to Assisted Colonization: Moving along the Conservation Translocation Spectrum. *Restoration Ecology* 18, 796–802. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2010.00724.x>
- Seebens, H., Blackburn, T.M., Dyer, E.E., Genovesi, P., Hulme, P.E., Jeschke, J.M., Pagad, S., Pyšek, P., Winter, M., Arianoutsou, M., 2017. No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nature communications* 8, 1–9.
- Semyanov, V.P., 1970. Biological properties of *Adalia bipunctata* L. (Coleoptera : Coccinellidae) in conditions of Leningrad region. *Zashch Rast Vredit Bolez* 127, 105–112.
- Sergio, F., Hiraldo, F., 2008. Intraguild predation in raptor assemblages: a review. *Ibis* 150, 132–145. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2008.00786.x>

- Serrano, A.R.M., 1982. Contribuição para o conhecimento do povoamento, distribuição e origem dos coleópteros do Arquipélago dos Açores (Insecta, Coleoptera). Boletim do Museu Municipal do Funchal 34, 147, 67-104.
- Serrano, A.R.M., Borges, P.A.V., 1987. A further contribution to the knowledge of the Coleoptera (Insecta) from the Azores. Boletim do Museu Municipal do Funchal 39, 51-69.
- Shackelford, G., Steward, P.R., Benton, T.G., Kunin, W.E., Potts, S.G., Biesmeijer, J.C., Sait, S.M., 2013. Comparison of pollinators and natural enemies: a meta-analysis of landscape and local effects on abundance and richness in crops. *Biological Reviews* 88, 1002-1021. <https://doi.org/10.1111/brv.12040>
- Sharma, P., Kaur, A., Batish, D.R., Kaur, S., Chauhan, B.S., 2022. Critical Insights Into the Ecological and Invasive Attributes of *Leucaena leucocephala*, a Tropical Agroforestry Species. *Frontiers in Agronomy* 4, 1-15.
- Shea, K., Chesson, P., 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 17, 170-176. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02495-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02495-3)
- Sheela, N., Shinde, C.U., 2019. Biology of spotted ladybird beetle, *Harmonia octomaculata* (Fabricius) (Coccinellidae: Coleoptera) on Lucerne aphid, *Acyrtosiphon pisum* (Harris) (Aphididae: Hemiptera) under laboratory conditions. *Journal of Entomology and Zoology Studies* 7, 693-698.
- Shelton, H.M., Brewbaker, J.L., 1994. *Leucaena leucocephala* - the Most Widely Used Forage Tree Legume. *Forage tree legumes in tropical agriculture* 15, 1-14.
- Sherratt, T.N., Harvey, I.F., 1993. Frequency-dependent food selection by arthropods: a review. *Biological Journal of the Linnean Society* 48, 167-186. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1993.tb00885.x>
- Shine, R., 1991. Why do larger snakes eat larger prey items? *Functional Ecology* 493-502.
- Shukla, A., Jadhav, D.S., 2014. Biology of *Coccinella transversalis* (Fabricius) on different aphid species. *The bioscan* 9, 17-22.
- Sicard, A., 1924. Un Scymnus (Pullus) nouveau de Mexique (Col., Coccinellidæ). *Journal of Natural History* 14, 531-532. <https://doi.org/10.1080/00222932408633154>
- Siddhapara, M.R., Dumaniya, S.G., Patel, M.B., Patel, N.V., 2013. Biology of Lady Bird Beetle, *Cryptolaemus montrouzieri* (Mulsant) on Cotton Mealy Bug, *Phenacoccus solenopsis* (Tinsley). *The bioscan* 8, 523-527.
- Sih, A., 1987. Predators and prey lifestyles: an evolutionary and ecological overview. *Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities* 203-224.
- Silva, R.A. da, Almeida, L.M. de, Busoli, A.C., 2005. Morfologia dos imaturos e do adulto de *Coccidophilus citricola* Brèthes (Coleoptera, Coccinellidae, Sticholotidinae), predador de cochonilhas-de-carapaça (Hemiptera, Diaspididae) de citros. *Rev. Bras. entomol.* 49, 29-35. <https://doi.org/10.1590/S0085-56262005000100005>
- Silva, R.A. da, Michelotto, M.D., Busoli, A.C., Barbosa, J.C., 2004. Predação de Diaspididae por larvas de *Coccidophilus citricola* em diferentes temperaturas. *Cienc. Rural* 34, 1321-1325. <https://doi.org/10.1590/S0103-84782004000500001>
- Simberloff, D., 1995. Why do introduced species appear to devastate islands more than mainland areas? *Pacific Science* 49, 87-97.
- Simberloff, D., Dayan, T., 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22, 115-143. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.22.110191.000555>
- Simberloff, D., Martin, J.-L., Genovesi, P., Maris, V., Wardle, D.A., Aronson, J., Courchamp, F., Galil, B., García-Berthou, E., Pascal, M., Pyšek, P., Sousa, R., Tabacchi, E., Vilà, M., 2013. Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends in Ecology & Evolution* 28, 58-66. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.07.013>
- Simberloff, D.S., 1974. Equilibrium theory of island biogeography and ecology. *Annual review of Ecology and Systematics* 5, 161-182.
- Skuhrovec, J., Honek, A., Martinkova, Z., 2021. Urbanization negatively affects the species composition of native ladybirds in central Europe. *Frontiers in Conservation Science* 2.
- Slaton, M.R., 2015. The roles of disturbance, topography and climate in determining the leading and rear edges of population range limits. *Journal of Biogeography* 42, 255-266.
- Slipinski, A., 2013. Australian Ladybird Beetles (Coleoptera: Coccinellidae): Their Biology and Classification. <https://doi.org/10.1071/9780643109919>

- Ślipiński, A., Giorgi, J.A., 2006. Revision of the Australian Coccinellidae (Coleoptera). Part 6. Tribe Chilacorini. *Annales Zoologici* 56, 265–304. <https://doi.org/10.3161/000345406778700865>
- Ślipiński, A., Pang, H., Pang, H., 2019. Ladybird Beetles of the Australo-Pacific Region: Coleoptera: Coccinellidae: Coccinellini. Csiro Publishing.
- Ślipiński, A., Tomaszewska, W., 2011. Coccinellidae Latreille, 1802, in: 10.33. Coccinellidae Latreille, 1802. De Gruyter, pp. 454–472. <https://doi.org/10.1515/9783110911213.454>
- Sloggett, J.J., 2008. Weighty matters: Body size, diet and specialization in aphidophagous ladybird beetles (Coleoptera: Coccinellidae). *Eur. J. Entomol.* 105, 381–389. <https://doi.org/10.14411/eje.2008.048>
- Sloggett, J.J., 2005. Are we studying too few taxa? Insights from aphidophagous ladybird beetles (Coleoptera: Coccinellidae). *European Journal of Entomology* 102, 391.
- Sloggett, J.J., Majerus, M.E.N., 2000. Habitat preferences and diet in the predatory Coccinellidae (Coleoptera): an evolutionary perspective. *Biological Journal of the Linnean Society* 70, 63–88. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2000.tb00201.x>
- Sloggett, J.J., Obrycki, J.J., Haynes, K.F., 2009. Identification and quantification of predation: novel use of gas chromatography–mass spectrometric analysis of prey alkaloid markers. *Functional Ecology* 23, 416–426.
- Smith, B.C., 1971. Effects of various factors on the local distribution and density of coccinellid adults on corn (Coleoptera: Coccinellidae). *The Canadian Entomologist* 103, 1115–1120. <https://doi.org/10.4039/Ent1031115-8>
- Smith, B.C., 1966. Variation in Weight, Size, and Sex Ratio of Coccinellid Adults (Coleoptera: Coccinellidae). *Can Entomol* 98, 639–644. <https://doi.org/10.4039/Ent98639-6>
- Smith, B.C., 1965. Growth and Development of Coccinellid Larvae on Dry Foods (Coleoptera: Coccinellidae). *The Canadian Entomologist* 97, 760–768. <https://doi.org/10.4039/Ent97760-7>
- Smith, H.S., 1919. On some phases of insect control by the biological method. *Journal of Economic Entomology* 12, 288–292. <https://doi.org/10.1093/jee/12.4.288>
- Snyder, G.B., Finke, D.L., Snyder, W.E., 2008. Predator biodiversity strengthens aphid suppression across single- and multiple-species prey communities. *Biological Control* 44, 52–60. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2007.09.006>
- Snyder, G.B., Smith, O.M., Chapman, E.G., Crossley, M.S., Crowder, D.W., Fu, Z., Harwood, J.D., Jensen, A.S., Krey, K.L., Lynch, C.A., Snyder, W.E., 2022. Alternative prey mediate intraguild predation in the open field. *Pest Management Science* 78, 3939–3946. <https://doi.org/10.1002/ps.6825>
- Snyder, W.E., 2019. Give predators a complement: Conserving natural enemy biodiversity to improve biocontrol. *Biological Control* 135, 73–82. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2019.04.017>
- Snyder, W.E., 2009. Coccinellids in diverse communities: Which niche fits? *Biological Control, Trophic Ecology of the Coccinellidae* 51, 323–335. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.05.010>
- Snyder, W.E., Clevenger, G.M., Eigenbrode, S.D., 2004. Intraguild predation and successful invasion by introduced ladybird beetles. *Oecologia* 140, 559–565. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1612-5>
- Snyder, W.E., Ives, A.R., 2003. Interactions between specialist and generalist natural enemies: parasitoids, predators, and pea aphid biocontrol. *Ecology* 84, 91–107.
- Soares, A., Borges, I., Calado, H., Borges, P., 2021. An updated checklist to the biodiversity data of ladybeetles (Coleoptera: Coccinellidae) of the Azores Archipelago (Portugal). *Biodiversity Data Journal* 9. <https://doi.org/10.3897/BDJ.9.e77464>
- Soares, A.O., Borges, I., Borges, P.A.V., Labrie, G., Lucas, É., 2008. *Harmonia axyridis*: What will stop the invader? *BioControl* 53, 127–145. <https://doi.org/10.1007/s10526-007-9141-x>
- Soares, A.O., Borges, I., Cabral, S., Figueiredo, H., Resendes, R., 2005. New records of Coccinellidae (coleoptera) to the azores islands. *xpedição Científica do Departamento de Biologia* 34, 5.
- Soares, A.O., Borges, I., Calado, H.R., Borges, P.A.V., 2021a. An updated checklist to the biodiversity data of ladybeetles (Coleoptera: Coccinellidae) of the Azores Archipelago (Portugal). *Biodivers Data J* 9, e77464. <https://doi.org/10.3897/BDJ.9.e77464>
- Soares, A.O., Calado, H.R., Franco, J.C., Aguiar, A.F., Andrade, M.M., Zina, V., Ameixa, O.M.C.C., Borges, I., Magro, A., 2021b. An annotated checklist of ladybeetle species (Coleoptera, Coccinellidae) of Portugal,

- including the Azores and Madeira Archipelagos. *Zookeys* 1053, 107–144. <https://doi.org/10.3897/zookeys.1053.64268>
- Soares, António Onofre, Coderre, D., Schanderl, H., 2003. Effect of Temperature and Intraspecific Allometry on Predation by Two Phenotypes of *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae). *Environmental Entomology* 32, 939–944. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-32.5.939>
- Soares, António O, Elias, R.B., Resendes, R., Figueiredo, H., 2003. Contribution to the knowledge of the Coccinellidae (Insecta: Coleoptera) fauna from the Azores islands. *Universidade dos Açores* 47–53.
- Soares, A.O., Haelewaters, D., Ameixa, O.M.C.C., Borges, I., Brown, P.M.J., Cardoso, P., de Groot, M.D., Evans, E.W., Grez, A.A., Hochkirch, A., Holecová, M., Honěk, A., Kulfan, J., Lillebø, A.I., Martinková, Z., Michaud, J.P., Nedvěd, O., Omkar, Roy, H.E., Saxena, S., Shandilya, A., Sentis, A., Skuhrovec, J., Vigišová, S., Zach, P., Zaviezo, T., Losey, J.E., 2023. A roadmap for ladybird conservation and recovery. *Conservation Biology* 37, e13965. <https://doi.org/10.1111/cobi.13965>
- Soares, A.O., Honěk, A., Martinkova, Z., Brown, P.M.J., Borges, I., 2018. Can native geographical range, dispersal ability and development rates predict the successful establishment of alien ladybird (Coleoptera: Coccinellidae) species in Europe? *Front. Ecol. Evol.* 6. <https://doi.org/10.3389/fevo.2018.00057>
- Soares, A.O., Honěk, A., Martinkova, Z., Skuhrovec, J., Cardoso, P., Borges, I., 2017. *Harmonia axyridis* failed to establish in the Azores: the role of species richness, intraguild interactions and resource availability. *BioControl* 62, 423–434. <https://doi.org/10.1007/s10526-017-9794-z>
- Sol, D., 2003. Behavioural flexibility: a neglected issue in the ecological and evolutionary literature.
- Soleimani, S., Madadi, H., 2014. Spatial distribution pattern of pea aphid, *Acyrtosiphon pisum* and predatory ladybirds *Coccinella septempunctata* and *Hippodamia variegata* in alfalfa fields of Hamedan. *Biological control of pests and plant diseases* 2, 139–148. <https://doi.org/10.22059/jbioc.2014.51686>
- Srikanth, J., Lakkundi, N.H., 1990. Seasonal population fluctuations of cowpea aphid *Aphis craccivora* Koch and its predatory coccinellids. *International Journal of Tropical Insect Science* 11, 21–26. <https://doi.org/10.1017/S1742758400019792>
- Srivastava, D.S., Céréghino, R., Trzcinski, M.K., MacDonald, A.A.M., Marino, N.A.C., Mercado, D.A., Leroy, C., Corbara, B., Romero, G.Q., Farjalla, V.F., Barberis, I.M., Dézerald, O., Hammill, E., Atwood, T.B., Piccoli, G.C.O., Ospina-Bautista, F., Carrias, J.-F., Leal, J.S., Montero, G., Antiquera, P.A.P., Freire, R., Realpe, E., Amundrud, S.L., de Omena, P.M., Campos, A.B.A., 2020. Ecological response to altered rainfall differs across the Neotropics. *Ecology* 101, e02984. <https://doi.org/10.1002/ecy.2984>
- Steinbauer, M.J., Field, R., Grytnes, J.-A., Trigas, P., Ah-Peng, C., Attorre, F., Birks, H.J.B., Borges, P.A.V., Cardoso, P., Chou, C.-H., De Sanctis, M., de Sequeira, M.M., Duarte, M.C., Elias, R.B., Fernández-Palacios, J.M., Gabriel, R., Gereau, R.E., Gillespie, R.G., Greimler, J., Harter, D.E.V., Huang, T.-J., Irl, S.D.H., Jeanmonod, D., Jentsch, A., Jump, A.S., Kueffer, C., Nogué, S., Otto, R., Price, J., Romeiras, M.M., Strasberg, D., Stuessy, T., Svenning, J.-C., Vetaas, O.R., Beierkuhnlein, C., 2016. Topography-driven isolation, speciation and a global increase of endemism with elevation. *Global Ecology and Biogeography* 25, 1097–1107. <https://doi.org/10.1111/geb.12469>
- Stephens, P.A., Sutherland, W.J., Freckleton, R.P., 1999. What Is the Allee Effect? *Oikos* 87, 185–190. <https://doi.org/10.2307/3547011>
- Stevens, R.D., Willig, M.R., 2002. Geographical Ecology at the Community Level: Perspectives on the Diversity of New World Bats. *Ecology* 83, 545–560. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[0545:GEATCL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[0545:GEATCL]2.0.CO;2)
- Steward, P.R., Shackelford, G., Carvalheiro, L.G., Benton, T.G., Garibaldi, L.A., Sait, S.M., 2014. Pollination and biological control research: are we neglecting two billion smallholders. *Agric & Food Secur* 3, 5. <https://doi.org/10.1186/2048-7010-3-5>
- Stewart, L.A., Dixon, A.F.G., 1989. Why big species of ladybird beetles are not melanic. *Functional Ecology* 165–171.
- Stiling, P., Cornelissen, T., 2005. What makes a successful biocontrol agent? A meta-analysis of biological control agent performance. *Biological control* 34, 236–246.
- Stoner, K.J.L., Joern, A., 2004. Landscape vs. Local habitat scale influences to insect communities from tallgrass prairie remnants. *Ecological Applications* 14, 1306–1320. <https://doi.org/10.1890/03-5112>

- Strasberg, D., Rouget, M., Richardson, D.M., Baret, S., Dupont, J., Cowling, R.M., 2005. An assessment of habitat diversity and transformation on La Réunion island (Mascarene islands, Indian Ocean) as a basis for identifying broad-scale conservation priorities. *Biodivers Conserv* 14, 3015–3032. <https://doi.org/10.1007/s10531-004-0258-2>
- Strong, D.R., Lawton, J.H., Southwood, S.R., 1984. Insects on plants. Community patterns and mechanisms.
- Su, W., Michaud, J.P., Runzhi, Z., Fan, Z., Shuang, L., 2009. Seasonal cycles of assortative mating and reproductive behaviour in polymorphic populations of *Harmonia axyridis* in China. *Ecological Entomology* 34, 483–494. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2008.01075.x>
- Suárez, D., Teixidor, D.J.H., Delgado, A.J.P., Roca-Cusachs, M.C., Masoliver, P.O., 2018. Nuevos registros de distribución de insectos (Insecta, Coleoptera and Diptera) en las Islas Canarias. *Boletín de la Asociación Española de Entomología* 42, 1–11.
- Sundararaj, R., Muthukrishnan, R., 2011. Population dynamics of some coccids (Coccoidea: Hemiptera) infesting sandal (*Santalum album* Linn.) in Bangalore, India. *Journal of Forestry Research* 22, 259–262. <https://doi.org/10.1007/s11676-011-0159-7>
- Sutherland, A.M., Parrella, M.P., 2009. Mycophagy in Coccinellidae: Review and synthesis. *Biological Control, Trophic Ecology of the Coccinellidae* 51, 284–293. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.05.012>
- Sweeney, B.W., Vannote, R.L., 1982. Population synchrony in mayflies: a predator satiation hypothesis. *Evolution* 36, 810–821. <https://doi.org/10.2307/2407894>
- Swezey, O.H., 1925. Records of introduction of beneficial insects into the Hawaiian Islands. *Hawaiian Planters' Record* 29, 369–376.
- Tabak, M.A., Webb, C.T., Miller, R.S., 2018. Propagule size and structure, life history, and environmental conditions affect establishment success of an invasive species. *Sci Rep* 8, 10313. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-28654-w>
- Takahashi, K., 1989. Intra- and inter-specific predation of lady beetles in spring alfalfa fields.
- Tang, X.-F., Huang, Y.-H., Li, H.-S., Chen, P.-T., Yang, H.-Y., Liang, Y.-S., Du, X.-Y., Liu, Z.-H., Li, E.-F., Yang, Y.-C., Pang, H., 2022. Genomic insight into the scale specialization of the biological control agent *Novius pumilus* (Weise, 1892). *BMC Genomics* 23, 23–90. <https://doi.org/10.1186/s12864-022-08299-w>
- Taravati, S., Mannion, C., Osborne, L., McKenzie, C., 2016. Feeding and development of *Nephaspis oculata* (Coleoptera: Coccinellidae) on rugose spiraling whitefly (Hemiptera: Aleyrodidae). *The Florida Entomologist* 99, 516–521.
- Tarmizi, A.H.A., 2019. Climate Change and Its Impact on Rainfall. *International Journal of Integrated Engineering* 11.
- Tarnier, M.F., 1860. Insect Coleoptère. Notice sur l'Histoire Naturelle des Açores 87–96.
- Tassin, J., Riviere, J.N., 1999. Invasive plants on Réunion. *Courrier de la Nature* 28–33.
- Tatsumi, S., Iritani, R., Cadotte, M.W., 2021. Temporal changes in spatial variation: partitioning the extinction and colonisation components of beta diversity. *Ecology Letters* 24, 1063–1072. <https://doi.org/10.1111/ele.13720>
- Tauli'ili, P., Vargo, A.M., 1993. History of Biological Control in American Samoa. *Micronesica* 57–60.
- TAXREF, [Eds], 2024. TAXREF v17.0, référentiel taxonomique pour la France. *PatriNat (OFB-CNRS-MNHN-IRD)*, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. Archive de téléchargement contenant 8 fichiers générés le 10 janvier 2024. [WWW Document]. URL <https://inpn.mnhn.fr/telechargement/referentielEspece/taxref/17.0/menu>
- Taylor, L.R., Brown, E.S., Littlewood, S.C., 1979. The effect of size on the height of flight of migrant moths. *Bulletin of Entomological Research* 69, 605–609.
- Taylor, T.H.C., 1935. The Campaign against *Aspidiotus destructor*, Sign., in Fiji. *Bulletin of Entomological Research* 26, 1–102. <https://doi.org/10.1017/S0007485300024925>
- Team, R.C., Team, M.R.C., Suggests, M., Matrix, S., 2018. Package stats. The R Stats Package.
- Tebich, S., Sterelny, K., Teschke, I., 2010. The tale of the finch: adaptive radiation and behavioural flexibility. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365, 1099–1109.
- Thomas, M.C., Blanchard, O.J., 2013. Ladybird Beetles (Coleoptera: Coccinellidae) Recently Immigrant to Florida. *Entomology Circular* 1–5.

- Thomas, M.C., Blanchard, O.J.Jr., 2020. Ladybird Beetles Recent Immigrants to Florida (Insecta: Coleoptera: Coccinellidae) 1–5.
- Tilman, D., 1990. Mechanisms of plant competition for nutrients: the elements of a predictive theory of competition. *Mechanisms of plant competition for nutrients: the elements of a predictive theory of competition.* 117–141.
- Tilman, D., 1982. *Resource Competition and Community Structure.* Princeton University Press.
- Tilman, D., May, R.M., Lehman, C.L., Nowak, M.A., 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371, 65–66. <https://doi.org/10.1038/371065a0>
- Timberlake, P.H., 1919. Notes on the North American Species of *Hippodamia* (Coleoptera). *Journal of the New York Entomological Society* 27, 162–174.
- Togni, P.H., Venzon, M., Muniz, C.A., Martins, E.F., Pallini, A., Sujii, E.R., 2016. Mechanisms underlying the innate attraction of an aphidophagous coccinellid to coriander plants: Implications for conservation biological control. *Biological control* 92, 77–84.
- Tomaszewska, W., 2010. *Rhyzobius Stephens, 1829 (Coleoptera: Coccinellidae), a revision of the world species, Fauna Mundi.* ed.
- Tomaszewska, W., Ślipiński, A., 2013. Revision of the genera *Erithionyx* Blackburn and *Wioletta* Ślipiński (Coleoptera: Coccinellidae: Coccidulini). *Australian Journal of Entomology* 52, 87–100. <https://doi.org/10.1111/aen.12002>
- Touroult, J., Poirier, E., 2012. Inventaire entomologique des ZNIEFF de Martinique. Mission 2011 pour le compte de la DEAL Martinique. DEAL. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.29260.00647>
- Triantis, K.A., Mylonas, M., Lika, K., Vardinoyannis, K., 2003. A model for the species–area–habitat relationship. *Journal of Biogeography* 30, 19–27.
- Triltsch, H., 1999. Food remains in the guts of *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) adults and larvae. *European Journal of Entomology* 355–364.
- Tripathi, S., Omkar, O., 2017. Body size influences clutch size in an aphidophagous ladybird beetle *Coelophora saucia* (Mulsant). Presented at the Entomology 2017, ESA.
- Tscharntke, T., Steffan-Dewenter, I., Kruess, A., Thies, C., 2002. Characteristics of insect populations on habitat fragments: A mini review. *Ecol Res* 17, 229–239. <https://doi.org/10.1046/j.1440-1703.2002.00482.x>
- Tucker, R.W.E., 1952. The insects of Barbados. *The Journal of Agriculture of the University of Puerto Rico* 36, 330–363. <https://doi.org/10.46429/jaupr.v36i4.12787>
- Turnbow, R.H.Jr., Thomas, M.C., 2008. An annotated checklist of the Coleoptera (Insecta) of the Bahamas. *Insecta Mundi* 34, 67.
- Turnipseed, R.K., Ugine, T.A., Losey, J.E., 2014. Effect of Prey Limitation on Competitive Interactions Between a Native Lady Beetle, *Coccinella novemnotata*, and an Invasive Lady Beetle, *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Environmental Entomology* 43, 969–976. <https://doi.org/10.1603/EN14043>
- Tuthill, L.D., 1952. On the Psyllidae of New Zealand (Homoptera).
- Uiterwaal, S.F., Squires, A.J., Grappone, B.A., Dillard, B., Castaneda, A., Kim, S.L., DeLong, J.P., 2023. Intraguild predation is increased in areas of low prey diversity in a generalist predator community. *Journal of Animal Ecology* 92, 901–912.
- Unzeta, M., Martin, T.E., Sol, D., 2020. Daily nest predation rates decrease with body size in passerine birds. *The American Naturalist* 196, 743–754.
- Valentine, B.D., Ivie, M.A., 2005. Beetles: Coleoptera. *Islands: Fact and Theory in Nature* 274–282.
- Van De Pol, M., Wright, J., 2009. A simple method for distinguishing within- versus between-subject effects using mixed models. *Animal Behaviour* 77, 753–758. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.11.006>
- van Lenteren, J.C., 2012. The state of commercial augmentative biological control: plenty of natural enemies, but a frustrating lack of uptake. *BioControl* 57, 1–20. <https://doi.org/10.1007/s10526-011-9395-1>
- Vance-Chalcraft, H.D., Rosenheim, J.A., Vonesh, J.R., Osenberg, C.W., Sih, A., 2007. The Influence of Intraguild Predation on Prey Suppression and Prey Release: A Meta-Analysis. *Ecology* 88, 2689–2696. <https://doi.org/10.1890/06-1869.1>
- Vandenberg, N.J., 2004. Contributions to the knowledge of Olla Casey (Coleoptera: Coccinellidae: Coccinellini): new species from the Galapagos Islands, updates on the distribution of *O. v-nigrum* (Mulsant).

- Vandenberg, N.J., 1992. Revision of the New World lady beetles of the genus *Olla* and description of a new allied genus (Coleoptera: Coccinellidae). *Annals of the Entomological Society of America* 85, 370–392.
- Vandeschricke, F., Quilici, S., Gauvin, J., Roederer, Y., 1992a. The leucaena psyllid in Réunion: the extent of damage and prospects of biological control.
- Vandeschricke, F., Quilici, S., Gauvin, J., Roederer, Y., 1992b. Le psylle du *Leucaena* à la Réunion. Importance des dégâts et perspectives de lutte biologique. *Bois et Forêts des Tropiques* 234, 47–59. <https://doi.org/10.19182/bft1992.234.a19724>
- Vantaux, A., Roux, O., Magro, A., Orivel, J., 2012. Evolutionary Perspectives on Myrmecophily in Ladybirds. *Psyche: A Journal of Entomology* 2012, e591570. <https://doi.org/10.1155/2012/591570>
- Vargas, O.M., 2009. Los coccinélidos benéficos en Cuba. *Historia y actividad entomófaga. FITOSANIDAD* 14, 127–135.
- Vargas, O.M., García, R.F., 2010. Colección de *Coccinellidae* del museo nacional de historia natural de Cuba. *FITOSANIDAD* 14, 5.
- Vargas, O.M., Zaldívar, N.C., Pérez, N.H., Torres, T.R., Pineda, M., Sánchez, R.G., Rodríguez, M.P., Campbell, I.E., Santos, T.C., Ramírez, L.A.R., de Armas, J.L., Guerrero, J.M.M., 2008. Prospección de los Coccinélidos benéficos asociados a plagas y cultivos en Cuba. *FITOSANIDAD* 12, 71–80.
- Veen, F.J.F. van, Morris, R.J., Godfray, H.C.J., 2006. Apparent competition, quantitative food webs, and the structure of phytophagous insect communities. *Annual Review of Entomology* 51, 187–208. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.51.110104.151120>
- Veeravel, R., Baskaran, P., 1997. Functional and Numerical Responses of *Coccinella transversalis* Fab. and *Cheilomenes sexmaculatus* Fab. Feeding on the Melon Aphid, *Aphis gossypii* Glov. *Int. J. Trop. Insect Sci.* 17, 335–339. <https://doi.org/10.1017/S1742758400019159>
- Vellend, M., 2010. Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology* 85, 183–206. <https://doi.org/10.1086/652373>
- Verbruggen, E., van der Heijden, M.G.A., Rillig, M.C., Kiers, E.T., 2013. Mycorrhizal fungal establishment in agricultural soils: factors determining inoculation success. *New Phytologist* 197, 1104–1109. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04348.x>
- Vesey-FitzGerald, D., 1953. Review of the Biological Control of Coccids on Coconut Palms in the Seychelles. *Bull. Entomol. Res.* 44, 405–413. <https://doi.org/10.1017/S0007485300025505>
- Vesey-Fitzgerald, D., 1940. Notes on some Coccinellidae (Col.) from Islands in the Indian Ocean. *Bulletin of Entomological Research* 31, 191–192. <https://doi.org/10.1017/S000748530000496X>
- Villacarlos, L., Wilding, N., 1994. Four new species of Entomophthorales infecting the leucaena psyllid *Heteropsylla cubana* in the Philippines. *Mycological Research* 98, 153–164.
- Villacarlos, L.T., Robin, R.P., 1989. Entomogenous fungi infecting *Heteropsylla cubana* Crawford (Homoptera Psyllidae) in Leyte, Philippines. *International Journal of Pest Management* 35, 120–122.
- Vinot, M., Hervy, F., Sadeyen, J., Gomard, Y., Razafindrakotomamonjy, A., Sookar, P., Mc Clelland, A., Delatte, H., Reynaud, B., 2023. Main Eucalyptus pests and their associated parasitoids with a focus on Madagascar and the Mascarene islands. *Int J Trop Insect Sci* 43, 2263–2285. <https://doi.org/10.1007/s42690-023-01130-3>
- Violle, C., Thuiller, W., Mouquet, N., Munoz, F., Kraft, N.J., Cadotte, M.W., Livingstone, S.W., Mouillot, D., 2017. Functional rarity: the ecology of outliers. *Trends in Ecology & Evolution* 32, 356–367.
- Wainright, C.A., Muhlfeld, C.C., Elser, J.J., Bourret, S.L., Devlin, S.P., 2021. Species invasion progressively disrupts the trophic structure of native food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 118, e2102179118.
- Walther, G.-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.-M., Hoegh-Guldberg, O., Bairlein, F., 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416, 389–395. <https://doi.org/10.1038/416389a>
- Wan, N.-F., Zheng, X.-R., Fu, L.-W., Kiær, L.P., Zhang, Z., Chaplin-Kramer, R., Dainese, M., Tan, J., Qiu, S.-Y., Hu, Y.-Q., Tian, W.-D., Nie, M., Ju, R.-T., Deng, J.-Y., Jiang, J.-X., Cai, Y.-M., Li, B., 2020. Global synthesis of effects of plant species diversity on trophic groups and interactions. *Nat. Plants* 6, 503–510. <https://doi.org/10.1038/s41477-020-0654-y>

- Wang, J.-J., Tsai, J.H., 2001. Development and functional response of *Coelophora inaequalis* (Coleoptera: Coccinellidae) feeding on brown citrus aphid, *Toxoptera citricida* (Homoptera: Aphididae). *Agricultural and Forest Entomology* 3, 65–69. <https://doi.org/10.1046/j.1461-9563.2001.00091.x>
- Wang, M.-H., Kot, M., Neubert, M.G., 2002. Integrodifference equations, Allee effects, and invasions. *J Math Biol* 44, 150–168. <https://doi.org/10.1007/s002850100116>
- Wang, S., Tan, X.-L., Guo, X.-J., Zhang, F., 2013. Effect of temperature and photoperiod on the development, reproduction, and predation of the predatory ladybird *Cheilomenes sexmaculata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Journal of Economic Entomology* 106, 2621–2629. <https://doi.org/10.1603/EC13095>
- Watson, J.R., Thompson, W.L., 1933. Food Habits of *Leis conformis* Boisd. (Chinese Ladybeetle). *The Florida Entomologist* 17, 27–29. <https://doi.org/10.2307/3492696>
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A., Donoghue, M.J., 2002. Phylogenies and Community Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33, 475–505. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448>
- Weber, D.C., Lundgren, J.G., 2009. Assessing the trophic ecology of the Coccinellidae: Their roles as predators and as prey. *Biological Control, Trophic Ecology of the Coccinellidae* 51, 199–214. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.05.013>
- Weber, P.W., 1954. Recent Liberations of Beneficial Insects in Hawaii—III. *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* 15, 369–370.
- Wen-mei D.U., Jun-jie Z., Ying-hui Q.I., Chang-chun R., 2017. Effects of temperature on the growth and development in *Aiolocaria hexaspilota* (Coleoptera: Coccinellinae). *bjlydxxb* 39, 94–98. <https://doi.org/10.13332/j.1000-1522.20160195>
- Wheeler, R.A., Brewbaker, J.L., 1990. An evaluation of results from the leucaena psyllid trial network. *Leucaena Research Reports* 11, 23–31.
- Whittaker, R.J., 1998. *Island biogeography: ecology, evolution, and conservation*, Oxford University Press. Oxford University Press, USA.
- Wickham, H., Chang, W., Wickham, M.H., 2016. Package ‘ggplot2.’ Create elegant data visualisations using the grammar of graphics. Version 2, 1–189.
- Wikelski, M., Wrege, P.H., 2000. Niche expansion, body size, and survival in Galápagos marine iguanas. *Oecologia* 124, 107–115.
- Wilcove, D.S., Rothstein, D., Dubow, J., Phillips, A., Losos, E., 1998. Quantifying threats to imperiled species in the united states: assessing the relative importance of habitat destruction, alien species, pollution, overexploitation, and disease. *BioScience* 48, 607–615. <https://doi.org/10.2307/1313420>
- Wilken, S., Verspagen, J.M.H., Naus-Wiezer, S., Van Donk, E., Huisman, J., 2014. Biological control of toxic cyanobacteria by mixotrophic predators: an experimental test of intraguild predation theory. *Ecological Applications* 24, 1235–1249. <https://doi.org/10.1890/13-0218.1>
- Williamson, M., 1996. *Biological Invasions*. Springer Science & Business Media.
- Williamson, M., Fitter, A., 1996. The Varying Success of Invaders. *Ecology* 77, 1661–1666. <https://doi.org/10.2307/2265769>
- Wilson, E.O., 1992. *The Diversity of Life*. Harvard University Press.
- With, K.A., Pavuk, D.M., Worchuck, J.L., Oates, R.K., Fisher, J.L., 2002. Threshold effects of landscape structure on biological control in agroecosystems. *Ecological Applications* 12, 52–65. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2002\)012\[0052:TEOLSO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2002)012[0052:TEOLSO]2.0.CO;2)
- Woods, M., Moriarty, P.V., 2001. Strangers in a strange land: the problem of exotic species. *Environmental values* 10, 163–191.
- Woodward, G., Hildrew, A.G., 2001. Invasion of a stream food web by a new top predator. *Journal of Animal Ecology* 70, 273–288.
- Wratten, S.D., Sandhu, H., Cullen, R., Costanza, R., 2013. *Ecosystem services in agricultural and urban landscapes*. Wiley Online Library.
- Wright, D.H., 1983. Species-energy theory: an extension of species-area theory. *Oikos* 496–506.
- XianKun, S., ChenHua, H., JiLi, W., XueHong, P., ShanHai, L., 2013. Biological habits of *Lemnia biplagiata* (SWARTZ) (Coleoptera: Coccinellidae) fed on *Ceratovacuna lanigera* Zehntner (Hemiptera: Aphididae).

Presented at the International Society of Sugar Cane Technologists: Proceedings of the XXVIIIth Congress, Sao Polo, Brazil, pp. 24–24.

- Xiong-fei, P., Gordon, R.D., 1986. The Scymnini (Coleoptera: Coccinellidae) of China. *The Coleopterists Bulletin* 40, 157–199.
- Yang, L., Zeng, Y., Xu, L., Liu, B., Zhang, Q., Lu, Y., 2018. Change in ladybeetle abundance and biological control of wheat aphids over time in agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 255, 102–110. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.12.013>
- Yasuda, H., Evans, E.W., Kajita, Y., Urakawa, K., Takizawa, T., 2004. Asymmetric larval interactions between introduced and indigenous ladybirds in North America. *Oecologia* 141, 722–731.
- Yasuda, H., Ohnuma, N., 1999. Effect of cannibalism and predation on the larval performance of two ladybird beetles. *Entomologia experimentalis et applicata* 93, 63–67.
- Yoshida, K., Oka, S., 2000. Impact of biological invasion of *Leucaena leucocephala* on successional pathway and species diversity of secondary forest on Hahajima Island, Ogasawara (Bonin) Islands, northwestern Pacific. *Japanese Journal of Ecology* 50, 111–119.
- Yu, J.-Z., Chi, H., Chen, B.-H., 2009. Life Table and Predation of *Lemnia biplagiata* (Coleoptera: Coccinellidae) Fed on *Aphis gossypii* (Homoptera: Aphididae) with a Proof on Relationship Among Gross Reproduction Rate, Net Reproduction Rate, and Preadult Survivorship. *Annals of the Entomological Society of America* 98, 475–482. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2005\)098\[0475:LTAPOL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2005)098[0475:LTAPOL]2.0.CO;2)
- Yvie, M.A., Maraske, K.A., Foley, I.A., Guerrero, K.A., Yvie, L.L., 2008. Invertebrates of the Centre Hills and Montserrat, with an emphasis on beetles, in: *A Biodiversity Assessment of the Centre Hills, Montserrat*. pp. 56–89.
- Zhang, L., Qin, Z., Zhao, X., Huang, X., Shi, W., 2022. Effects of aphid-induced semiochemicals from cover plants on *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *Pest Management Science* 78, 3305–3313.
- Zhou, X., Honek, A., Powell, W., Carter, N., 1995. Variations in body length, weight, fat content and survival in *Coccinella septempunctata* at different hibernation sites. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 75, 99–107. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1995.tb01915.x>
- Zimmerman, E.C., 1948. *Insects of Hawaii*.
- Zirbel, C.R., Brudvig, L.A., 2020. Trait–environment interactions affect plant establishment success during restoration. *Ecology* 101, e02971. <https://doi.org/10.1002/ecy.2971>
- Zuur, A.F., Leno, E.N., Walker, N., Saveliev, A.A., Smith, G.M., 2009. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R* | SpringerLink [WWW Document]. URL <https://link.springer.com/book/10.1007/978-0-387-87458-6> (accessed 8.28.23).

Annexes

Annexe 1 : Tableau des variables environnementales des îles des différents

Nom de l'île	Archipel	Superficie [km ²]	Distance au	Altitude [km]
Niihau	HAWAÏ'I	193	3654	390
Kauai	HAWAÏ'I	1463	3632	1598
Oahu	HAWAÏ'I	1568	3702	1220
Molokai	HAWAÏ'I	689	3710	1512
Lanai	HAWAÏ'I	364	3741	1026
Maui	HAWAÏ'I	1923	3679	3055
Hawaï'i	HAWAÏ'I	10523	3675	4205
Grande Terre	NEWCAL	32	1431	1628
Loyalty	NEWCAL	2	1403	34
Belep	NEWCAL	28	1272	772
Pines	NEWCAL	135	1488	262
Surprise	NEWCAL	0	1403	1
Chesterfield	NEWCAL	10	1403	1
Walpole	NEWCAL	137	199	80
Tahiti	SOCIET	1035	5884	2241
Moorea	SOCIET	119	5860	1207
Huahine	SOCIET	29	5784	669
Tahaa	SOCIET	74	5742	590
Grand Bahamas	BAHAMA	1373	105	12
Great Abaco	BAHAMA	2009	275	7
Bimini	BAHAMA	23	172	6
New Providence	BAHAMA	207	224	37
Andros	BAHAMA	383	230	18
Eleuthera	BAHAMA	457	340	61
Catisland	BAHAMA	389	501	63
Great Inagua	BAHAMA	1679	840	33
Great Exuma	BAHAMA	250	486	40
San Salvador	BAHAMA	72	612	44
Long Island	BAHAMA	3629	548	23
Crooked Island	BAHAMA	148	700	34
Rum Cay	BAHAMA	78	600	37
Acklins	BAHAMA	389	782	36

Mayaguana	BAHAMA	280	817	33
Cuba	GRAANT	105744	200	1974
Republique	GRAANT	48282	569	3098
Haiti	GRAANT	25938	617	2680
Jamaica	GRAANT	11033	622	2256
Porto Rico	GRAANT	8780	704	1338
Cayman	GRAANT	223	492	18
Anguille	PETANT	80	824	65
Antigua	PETANT	282	695	402
Barbados	PETANT	444	359	340
Curacao	PETANT	463	66	375
Grenada	PETANT	313	141	840
Guadeloupe	PETANT	1628	588	1467
Hispaniola	PETANT	76	497	2340
Iles Vierges	PETANT	358	837	500
Martinique	PETANT	1097	423	1397
Montserrat	PETANT	100	660	914
Nieves	PETANT	93	497	950
Saint-Barthelemie	PETANT	24	792	286
Sainte-Lucie	PETANT	605	346	950
Saint-Eustatius	PETANT	21	497	601
Saint-Kitt	PETANT	89	705	1156
Saint-Martin	PETANT	23	807	424
Saint-Vincent	PETANT	345	497	1234
Trinidad	PETANT	4832	15	940
Mayotte	COMORE	382	479	660
Grande Comore	COMORE	1025	295	2361
Anjouan	COMORE	449	395	1575
Moheli	COMORE	199	330	860
Réunion	MASCAR	2582	1664	3070
Mauritius	MASCAR	1901	1851	828
Rodrigues	MASCAR	99	2452	396
Mahe	SEYCHE	164	1298	905
Praslin	SEYCHE	42	1298	367

Silhouette	SEYCHE	22	1272	740
Fregate	SEYCHE	3	1299	120
Plate	SEYCHE	0	1391	30
La Digue	SEYCHE	11	1314	333
Sao Miguel	AZORES	823	1374	1103
Santa-Maria	AZORES	120	1381	587
Terceira	AZORES	454	1527	1021
Graciosa	AZORES	82	1603	402
Sao-Jorge	AZORES	259	1593	1053
Pico	AZORES	469	1619	2351
Faial	AZORES	178	1665	1043
Flores	AZORES	189	1875	914
Corvo	AZORES	35	1863	718
El Hierro	CANARI	301	383	1501
La Palma	CANARI	708	417	2426
La Gomera	CANARI	374	336	1487
Tenerife	CANARI	2004	288	3718
Gran Canaria	CANARI	1558	198	1956
Fuerteventura	CANARI	1638	97	807
Lanzarote	CANARI	829	129	670

Annexe 2 : Tableau des traits des espèces de coccinelles insulaires

Espèces	Sous-familles	Tailles [mm]	Classe de tailles	Nombre d'écorégions	Proie essentielle ou alternative 1	Proie essentielle ou alternative 2
<i>Adalia bipunctata</i>	Coccinellinae	4,60	Petit	11	Puceron	
<i>Adalia decempunctata</i>	Coccinellinae	4,25	Petit	7	Puceron	
<i>Anovia punica</i>	Ortaliinae	3,05	Très petit	3	Aleurode	
<i>Apolinus lividigaster</i>	Scymninae	3,25	Très petit	6	Puceron	Cochenille
<i>Azya orbigera</i>	Coccidulinae	3,95	Petit	8	Cochenille	
<i>Azya scutata</i>	Coccidulinae	3,65	Petit	4	Cochenille	
<i>Brumoides foudrasii</i>	Coccinellinae	3,20	Très petit	3	Cochenille	
<i>Brumoides suturalis</i>	Coccinellinae	3,50	Petit	9	Généraliste	Cochenille
<i>Brumus quadripustulatus</i>	Coccidulinae	3,65	Petit	6	Puceron	Cochenille
<i>Catana clauseni</i>	Sticholotidinae	1,25	Très petit	1	Cochenille	Aleurode
<i>Ceratomegilla undecimnotata</i>	Coccinellinae	6,00	Moyen	5	Puceron	
<i>Cheilomenes propinqua</i>	Coccinellinae	1,80	Très petit	8	Puceron	
<i>Cheilomenes sulphurea</i>	Coccinellinae	6,20	Moyen	7	Puceron	Champignon
<i>Chilocorus bipustulatus</i>	Coccinellinae	4,00	Petit	8	Cochenille	
<i>Chilocorus cacti</i>	Coccinellinae	5,10	Moyen	11	Cochenille	
<i>Chilocorus circumdatus</i>	Coccinellinae	5,05	Moyen	7	Cochenille	
<i>Chilocorus distigma</i>	Chilocorinae	4,38	Petit	1	Cochenille	
<i>Chilocorus infernalis</i>	Coccinellinae	5,15	Moyen	4	Cochenille	
<i>Chilocorus nigritus</i>	Coccinellinae	3,60	Petit	10	Cochenille	
<i>Chilocorus politus</i>	Coccinellinae	4,40	Petit	2	Puceron	Cochenille
<i>Chilocorus schioedtei</i>	Coccinellinae	6,50	Moyen	1	Cochenille	
<i>Clitostethus arcuatus</i>	Scymninae	1,40	Très petit	7	Aleurode	
<i>Coccidophilus cariba</i>	Microweiseinae	1,00	Très petit	3	Cochenille	

<i>Coccidophilus citricola</i>	Microweiseinae	1,19	Très petit	1	Cochenille	
<i>Coccinella miranda</i>	Coccinellinae	5,00	Petit	2	Puceron	
<i>Coccinella septempunctata</i>	Coccinellinae	5,40	Moyen	11	Puceron	
<i>Coccinella transversalis</i>	Coccinellinae	4,26	Petit	10	Puceron	
<i>Coccinella undecimpunctata</i>	Coccinellinae	4,00	Petit	12	Puceron	Aleurode
<i>Coelophora atrolineata</i>	Coccinellinae	5,00	Petit	1	Cochenille	
<i>Coelophora inaequalis</i>	Coccinellinae	5,00	Petit	10	Cochenille	
<i>Coelophora mulsanti</i>	Coccinellinae	5,00	Petit	1	Puceron	Cicadelle
<i>Coelophora pentas</i>	Scymninae	4,50	Petit	1	Puceron	Cochenille
<i>Coelophora pupillata</i>	Coccinellinae	5,00	Petit	1	Psylle	
<i>Coelophora quadrivittata</i>	Coccinellinae	4,00	Petit	1	Cochenille	
<i>Coleomegilla innotata</i>	Coccinellinae	4,50	Petit	1	Généraliste	Cochenille
<i>Coleomegilla maculata</i>	Coccinellinae	4,50	Petit	11	Généraliste	Cochenille
<i>Cryptognatha nodiceps</i>	Scymninae	2,60	Très petit	1	Généraliste	Psylle
<i>Cryptogonus orbiculus</i>	Scymninae	2,43	Très petit	3	Cochenille	
<i>Cryptolaemus montrouzieri</i>	Coccidulinae	2,85	Très petit	13	Cochenille	
<i>Curinus coeruleus</i>	Coccinellinae	5,00	Petit	9	Psylle	
<i>Cycloneda munda</i>	Coccinellinae	4,75	Petit	10	Puceron	
<i>Cycloneda sanguinea</i>	Coccinellinae	5,50	Moyen	12	Puceron	
<i>Delphastus barti</i>	Sticholotidinae	1,25	Très petit	3	Cochenille	Aleurode
<i>Delphastus catalinae</i>	Sticholotidinae	1,50	Très petit	7	Aleurode	
<i>Delphastus diversipes</i>	Sticholotidinae	1,25	Très petit	1	Cochenille	Aleurode
<i>Delphastus nebulosus</i>	Sticholotidinae	1,40	Très petit	2	Aleurode	
<i>Delphastus pallidus</i>	Sticholotidinae	1,10	Très petit	2	Aleurode	
<i>Delphastus pusillus</i>	Sticholotidinae	1,35	Très petit	8	Aleurode	
<i>Diomus austrinus</i>	Scymninae	3,50	Petit	2	Puceron	Cochenille
<i>Diomus bruneri</i>	Scymninae	2,00	Très petit	1	Cochenille	
<i>Diomus clement</i>	Scymninae	3,50	Petit	1	Puceron	Cochenille
<i>Diomus debilis</i>	Scymninae	1,50	Très petit	7	Cochenille	
<i>Diomus fidelis</i>	Scymninae	3,50	Petit	1	Puceron	Cochenille

<i>Diomus gillerforsi</i>	Scymninae	2,00	Très petit	1	Puceron	Cochenille
<i>Diomus notescens</i>	Scymninae	2,40	Très petit	7	Puceron	Acarien
<i>Diomus ochroderus</i>	Scymninae	3,50	Petit	1	Puceron	Cochenille
<i>Diomus pumilio</i>	Scymninae	1,65	Très petit	5	Cochenille	Psylle
<i>Diomus roseicollis</i>	Scymninae	1,75	Très petit	4	Puceron	
<i>Diomus thoracicus</i>	Scymninae	3,50	Petit	3	Puceron	Cochenille
<i>Dysis bisquatuorguttata</i>	Coccinellinae	4,00	Petit	1	Puceron	Psylle
<i>Egius platycephalus</i>	Chilocorinae	4,00	Petit	8	Puceron	
<i>Epilachna borealis</i>	Epilachninae	8,58	Grand	9	Plante	
<i>Epilachna tredecimnotata</i>	Epilachninae	8,38	Grand	7	Plante	
<i>Eriopis connexa</i>	Coccinellinae	5,60	Moyen	10	Puceron	
<i>Exochomus flavipes</i>	Chilocorinae	4,50	Petit	6	Puceron	Cochenille
<i>Exochomus hypomelas</i>	Coccinellinae	4,50	Petit	1	Puceron	Cochenille
<i>Exochomus laeviusculus</i>	Coccinellinae	3,50	Petit	1	Puceron	Cochenille
<i>Exochomus marginipennis</i>	Coccinellinae	3,05	Très petit	10	Puceron	Cochenille
<i>Exochomus nigripennis</i>	Coccinellinae	4,40	Petit	4	Puceron	Cochenille
<i>Exochomus quadriplagiatus</i>	Coccinellinae	2,25	Très petit	1	Puceron	Cochenille
<i>Exochomus tetradymus</i>	Coccinellinae	3,00	Très petit	1	Puceron	Cochenille
<i>Exochomus ventralis</i>	Chilocorinae	4,40	Petit	4	Puceron	Cochenille
<i>Halmus chalybeus</i>	Chilocorinae	4,50	Petit	9	Cochenille	
<i>Harmonia acuata</i>	Coccinellinae	6,05	Moyen	1	Généraliste	Cochenille
<i>Harmonia axyridis</i>	Coccinellinae	6,50	Moyen	13	Puceron	
<i>Harmonia conformis</i>	Coccinellinae	6,65	Moyen	7	Puceron	Psylle
<i>Harmonia octomaculata</i>	Coccinellinae	5,69	Moyen	8	Puceron	
<i>Henosepilachna blanchardis</i>	Epilachninae	5,00	Petit	1	Plante	
<i>Henosepilachna boisduvali</i>	Epilachninae	5,00	Petit	1	Plante	
<i>Henosepilachna buqueti</i>	Epilachninae	5,00	Petit	1	Plante	
<i>Henosepilachna sumbana</i>	Epilachninae	5,00	Petit	6	Plante	
<i>Henosepilachna urvillei</i>	Epilachninae	5,00	Petit	1	Plante	
<i>Henosepilachna vigintioctopunctata</i>	Epilachninae	6,20	Moyen	13	Plante	

<i>Henosepilachna vigintisexpunctata</i>	Epilachninae	5,00	Petit	5	Plante	
<i>Hippodamia convergens</i>	Coccinellinae	4,60	Petit	13	Puceron	
<i>Hippodamia quinquesignata</i>	Coccinellinae	5,50	Moyen	8	Puceron	
<i>Hippodamia variegata</i>	Coccinellinae	4,50	Petit	11	Puceron	
<i>Hyperaspis connectens</i>	Scymninae	2,75	Très petit	11	Puceron	Cochenille
<i>Hyperaspis donzeli</i>	Scymninae	2,00	Très petit	1	Puceron	Cochenille
<i>Hyperaspis ornatella</i>	Scymninae	3,80	Petit	2	Puceron	Cochenille
<i>Hyperaspis pantherina</i>	Scymninae	2,50	Très petit	2	Cochenille	
<i>Hyperaspis vinciguerrae</i>	Scymninae	2,00	Très petit	4	Cochenille	
<i>Megalocaria fijiensis</i>	Coccinellinae	8,25	Grand	1	Généraliste	Cochenille
<i>Micraspis discolor</i>	Coccinellinae	4,10	Petit	5	Généraliste	Cochenille
<i>Micraspis frenata</i>	Coccinellinae	4,40	Petit	8	Puceron	cicad
<i>Micraspis lineola</i>	Coccinellinae	4,10	Petit	7	Puceron	cicad
<i>Micraspis vittipennis</i>	Coccinellinae	4,60	Petit	1	Généraliste	Cochenille
<i>Myrrha octodecimguttata</i>	Coccinellinae	4,50	Petit	6	Puceron	
<i>Nephaspis bicolor</i>	Scymninae	1,45	Très petit	1	Aleurode	
<i>Nephaspis bootes</i>	Scymninae	1,30	Très petit	1	Aleurode	
<i>Nephaspis oculata</i>	Scymninae	1,30	Très petit	1	Aleurode	
<i>Nephus binaevatus</i>	Scymninae	2,00	Très petit	3	Puceron	Cochenille
<i>Nephus binotatus</i>	Scymninae	2,00	Très petit	1	Cochenille	
<i>Nephus bisignatus</i>	Scymninae	1,30	Très petit	6	Cochenille	
<i>Nephus conicollis</i>	Scymninae	2,75	Très petit	1	Cochenille	
<i>Nephus conjunctus</i>	Scymninae	2,00	Très petit	1	Cochenille	
<i>Nephus depressiusculus</i>	Scymninae	2,00	Très petit	1	Cochenille	
<i>Nephus fauveli</i>	Scymninae	1,40	Très petit	1	Cochenille	
<i>Nephus fijiensis</i>	Scymninae	2,00	Très petit	1	Cochenille	
<i>Nephus flavopictus</i>	Scymninae	2,00	Très petit	3	Cochenille	
<i>Nephus helgae</i>	Scymninae	2,00	Très petit	1	Cochenille	
<i>Nephus hiekei</i>	Scymninae	1,50	Très petit	1	Cochenille	
<i>Nephus incisus</i>	Scymninae	1,50	Très petit	1	Cochenille	

<i>Nephus nigricans</i>	Scymninae	1,20	Très petit	2	Puceron	
<i>Nephus oblongosignatus</i>	Scymninae	1,50	Très petit	1	Cochenille	
<i>Nephus peyerimhoffi</i>	Scymninae	2,00	Très petit	1	Cochenille	
<i>Nephus pictus</i>	Scymninae	2,00	Très petit	1	Cochenille	
<i>Nephus reunioni</i>	Scymninae	1,75	Très petit	3	Cochenille	
<i>Nephus roepkei</i>	Scymninae	1,80	Très petit	1	Cochenille	
<i>Nephus rufidorsis</i>	Scymninae	1,50	Très petit	1	Cochenille	
<i>Nephus ulbrichi</i>	Scymninae	2,75	Très petit	1	Cochenille	
<i>Nephus voeltzkowi</i>	Scymninae	1,50	Très petit	3	Cochenille	
<i>Novius canariensis</i>	Ortaliinae	3,50	Petit	1	Cochenille	
<i>Novius cardinalis</i>	Ortaliinae	3,45	Très petit	1	Cochenille	
<i>Novius cruentatus</i>	Ortaliinae	3,50	Petit	3	Cochenille	
<i>Oenopia dublieri</i>	Coccinellinae	3,75	Petit	2	Puceron	
<i>Olla v-nigrum</i>	Coccinellinae	5,00	Petit	12	Psylle	
<i>Orcus artensis</i>	Chilocorinae	4,25	Petit	1	Cochenille	
<i>Orcus chujoi</i>	Chilocorinae	3,40	Très petit	1	Cochenille	
<i>Parastethorus incompletus</i>	Scymninae	2,00	Très petit	3	Acarien	
<i>Parexochomus nigripennis</i>	Chilocorinae	3,00	Très petit	1	Généraliste	
<i>Parexochomus quadriplagiatus</i>	Chilocorinae	3,20	Très petit	1	Cochenille	
<i>Pentilia egena</i>	Scymninae	2,40	Très petit	3	Cochenille	
<i>Pentilia insidiosa</i>	Scymninae	2,30	Très petit	1	Cochenille	
<i>Pharoscymnus decemplagiatus</i>	Sticholotidinae	1,50	Très petit	1	Cochenille	
<i>Pharoscymnus flexibilis</i>	Sticholotidinae	2,00	Très petit	3	Cochenille	
<i>Platynaspis capicola</i>	Chilocorinae	2,70	Très petit	5	Puceron	Psylle
<i>Propylea quatuordecimpunctata</i>	Coccinellinae	4,00	Petit	6	Puceron	Chrysomelle
<i>Pseudoazya trinitatis</i>	Coccidulinae	2,50	Très petit	4	Cochenille	
<i>Psorolyma baorucensis</i>	Coccidulinae	2,00	Très petit	2	Puceron	
<i>Psorolyma doyenii</i>	Coccidulinae	2,40	Très petit	1	Puceron	
<i>Psyllobora lineola</i>	Coccinellinae	3,90	Petit	3	Champignon	
<i>Psyllobora marginenotata</i>	Coccinellinae	2,50	Très petit	1	Champignon	

<i>Psyllobora nana</i>	Coccinellinae	2,70	Très petit	6	Champignon	
<i>Psyllobora nassata</i>	Coccinellinae	2,50	Très petit	1	Champignon	
<i>Psyllobora octopunctata</i>	Coccinellinae	2,50	Très petit	2	Champignon	
<i>Psyllobora parvinoxata</i>	Coccinellinae	3,08	Très petit	6	Champignon	
<i>Psyllobora punctella</i>	Coccinellinae	3,90	Petit	1	Champignon	
<i>Psyllobora schwarzi</i>	Coccinellinae	3,90	Petit	1	Champignon	
<i>Psyllobora variegata</i>	Coccinellinae	3,50	Petit	5	Champignon	Champignon
<i>Psyllobora vigintiduopunctata</i>	Coccinellinae	3,50	Petit	8	Champignon	
<i>Rhyzobius chrysomeloides</i>	Coccidulinae	2,85	Très petit	3	Puceron	
<i>Rhyzobius fagus</i>	Coccidulinae	2,60	Très petit	6	Cochenille	
<i>Rhyzobius forestieri</i>	Coccidulinae	3,20	Très petit	6	Cochenille	
<i>Rhyzobius litura</i>	Coccidulinae	2,78	Très petit	4	Puceron	
<i>Rhyzobius lophanthae</i>	Coccidulinae	2,50	Très petit	10	Cochenille	
<i>Rhyzobius nigripennis</i>	Coccidulinae	2,50	Très petit	1	Puceron	
<i>Rhyzobius pulchellus</i>	Coccidulinae	2,55	Très petit	5	Cochenille	
<i>Rhyzobius teresae</i>	Coccidulinae	2,80	Très petit	1	Puceron	Cochenille
<i>Rodolia delobeli</i>	Ortaliinae	2,35	Très petit	1	Cochenille	
<i>Rodolia lydiae</i>	Ortaliinae	2,15	Très petit	1	Cochenille	
<i>Rodolia pronuba</i>	Ortaliinae	3,20	Très petit	1	Cochenille	
<i>Sasajiscymnus anomalus</i>	Scymninae	2,00	Très petit	1	Puceron	Cochenille
<i>Scymnobius bilucernarius</i>	Scymninae	1,75	Très petit	2	Cochenille	
<i>Scymnus angusticollis</i>	Scymninae	2,00	Très petit	1	Puceron	
<i>Scymnus apiciflavus</i>	Scymninae	2,35	Très petit	1	Cochenille	
<i>Scymnus canariensis</i>	Scymninae	2,00	Très petit	1	Puceron	Puceron
<i>Scymnus cercyonides</i>	Scymninae	2,00	Très petit	1	Puceron	
<i>Scymnus coccivora</i>	Scymninae	2,00	Très petit	1	Puceron	
<i>Scymnus cochereaui</i>	Scymninae	2,25	Très petit	1	Puceron	
<i>Scymnus constrictus</i>	Scymninae	1,80	Très petit	1	Puceron	Psylle
<i>Scymnus distinctus</i>	Scymninae	2,00	Très petit	1	Puceron	
<i>Scymnus fijensis</i>	Scymninae	1,75	Très petit	1	Cochenille	

<i>Scymnus floralis</i>	Scymninae	2,00	Très petit	2	Puceron	
<i>Scymnus gilae</i>	Scymninae	2,00	Très petit	5	Puceron	
<i>Scymnus haemorrhoidalis</i>	Scymninae	2,30	Très petit	6	Cochenille	
<i>Scymnus insularis</i>	Scymninae	1,38	Très petit	1	Cochenille	
<i>Scymnus interruptus</i>	Scymninae	1,75	Très petit	6	Puceron	
<i>Scymnus levaillanti</i>	Scymninae	2,00	Très petit	4	Puceron	Cochenille
<i>Scymnus margipallens</i>	Scymninae	2,00	Très petit	1	Puceron	Cochenille
<i>Scymnus marinus</i>	Scymninae	2,00	Très petit	2	Puceron	Cochenille
<i>Scymnus medanensis</i>	Scymninae	2,00	Très petit	1	Puceron	
<i>Scymnus mediterraneus</i>	Scymninae	2,00	Très petit	1	Puceron	
<i>Scymnus micros</i>	Scymninae	2,00	Très petit	1	Puceron	
<i>Scymnus nubilus</i>	Scymninae	1,80	Très petit	9	Puceron	Cochenille
<i>Scymnus phloeus</i>	Scymninae	2,00	Très petit	2	Puceron	
<i>Scymnus plutonus</i>	Scymninae	2,00	Très petit	1	Puceron	
<i>Scymnus putus</i>	Scymninae	1,15	Très petit	1	Puceron	
<i>Scymnus quadrivittatus</i>	Scymninae	2,00	Très petit	1	Puceron	
<i>Scymnus rubromaculatus</i>	Scymninae	2,50	Très petit	6	Puceron	Psylle
<i>Scymnus rufipennis</i>	Scymninae	2,60	Très petit	1	Puceron	
<i>Scymnus schmidti</i>	Scymninae	2,40	Très petit	1	Puceron	
<i>Scymnus socer</i>	Scymninae	2,00	Très petit	4	Puceron	
<i>Scymnus subvillosus</i>	Scymninae	2,00	Très petit	4	Puceron	
<i>Scymnus suturalis</i>	Scymninae	1,95	Très petit	6	Puceron	
<i>Scymnus uncinatus</i>	Scymninae	1,65	Très petit	1	Cochenille	
<i>Scymnus unicolor</i>	Scymninae	2,00	Très petit	1	Puceron	
<i>Serangium maculigerum</i>	Sticholotidinae	1,25	Très petit	7	Cochenille	Aleurode
<i>Stethorus caribus</i>	Scymninae	1,25	Très petit	1	Acarien	
<i>Stethorus comoriensis</i>	Scymninae	1,50	Très petit	1	Acarien	
<i>Stethorus nigripes</i>	Scymninae	1,00	Très petit	1	Acarien	
<i>Stethorus proximus</i>	Scymninae	1,10	Très petit	1	Acarien	
<i>Stethorus punctum</i>	Scymninae	1,50	Très petit	8	Acarien	

<i>Stethorus pusillus</i>	Scymninae	2,50	Très petit	5	Acarien	Acarien
<i>Stethorus silvestris</i>	Scymninae	1,50	Très petit	1	Acarien	
<i>Stethorus siphonulus</i>	Scymninae	1,20	Très petit	1	Acarien	
<i>Stethorus tenerifensis</i>	Scymninae	1,50	Très petit	1	Acarien	
<i>Stethorus utilis</i>	Scymninae	1,25	Très petit	2	Acarien	
<i>Stethorus vagans</i>	Scymninae	1,15	Très petit	1	Acarien	
<i>Stethorus wollastoni</i>	Scymninae	1,30	Très petit	1	Acarien	
<i>Sticholotis ruficeps</i>	Sticholotidinae	1,80	Très petit	3	Cochenille	Acarien
<i>Sticholotis rugicollis</i>	Sticholotidinae	1,80	Très petit	1	Cochenille	
<i>Telsimia nitida</i>	Chilocorinae	2,00	Très petit	1	Cochenille	
<i>Zilus bruneri</i>	Scymninae	1,50	Très petit	1	Aleurode	Aleurode
<i>Zilus caseyi</i>	Scymninae	1,50	Très petit	1	Aleurode	
<i>Zilus eleutherae</i>	Scymninae	1,50	Très petit	1	Aleurode	
<i>Zilus euleutherae</i>	Scymninae	1,00	Très petit	1	Cochenille	
<i>Zilus iris</i>	Scymninae	1,50	Très petit	1	Aleurode	
<i>Zilus lateralis</i>	Scymninae	0,85	Très petit	1	Cochenille	
<i>Zilus viridimicans</i>	Scymninae	1,50	Très petit	1	Aleurode	
<i>Cladis nitidula</i>	Coccinellinae	4,50	Petit	4	Cochenille	Psylle
<i>Exochomus bellus</i>	Coccinellinae	4,50	Petit	1	Puceron	Cochenille
<i>Hyperaspis arrowi</i>	Scymninae	4,50	Petit	1	Cochenille	
<i>Hyperaspis silvestrii</i>	Scymninae	4,50	Petit	3	Cochenille	
<i>Rhyzobius bielawskii</i>	Coccidulinae	4,50	Petit	1	Cochenille	
<i>Rhyzobius wanati</i>	Coccidulinae	4,50	Petit	1	Puceron	Cochenille
<i>Scymnillus badius</i>	Scymninae	4,50	Petit	1	Psylle	
<i>Zagreus bimaculosus</i>	Chilocorinae	6,25	Moyen	7	Cochenille	

Annexe 3 : Présence/Absence dans les îles par Archipels

Açores	(Alaniz et al., 2020; Borges et al., 2017; Borges, 1990a, 1990b; Borges and Serrano, 1989; Crotch, 1867; Drouët, 1864, 1859; Fürsh, 1987, 1966; GBIF.org, 2022; Gillerfors, 1986; Israelson, 1985, 1984; Méquignon, 1942, 1942; Raimundo and Alves, 1986; Rego et al., 2015; Romano and Ceryngier, 2022; Serrano, 1982; Serrano and Borges, 1987; A. Soares et al., 2021; António O Soares et al., 2003; A. O. Soares et al., 2021b, 2021a; Soares et al., 2023, 2017, 2005; Tarnier, 1860)
Bahamas	(Casey, 1899; Frank and McCoy, 1992; GBIF.org, 2022; Gordon, 1985; Kundoo and Khan, 2017; Peck, 2016; Taravati et al., 2016; Turnbow and Thomas, 2008)
Canaries	(Arechavaleta et al., 2010; Ceryngier et al., 2024; Eizaguirre, 2007; GBIF.org, 2022; Hernández et al., 2008; Nicolas, 2010; Nicolas and Rae, 2012; Oromí and Garcia, 1995; Romano and Ceryngier, 2022; Romanowski et al., 2023, 2020b, 2020a, 2020c, 2019, 2018; Suárez et al., 2018)
Comores	(Biddinger et al., 2009; Bordat, 2008; Chazeau, 1975, 1971; Chazeau et al., 1974; Escalona and Ślipiński, 2012; Julia and Rad-Cp, 2003; Nicolas, 2013a, 2009; Ollivier and Delvare, 2005; Ryckewaert, 2018)
Grandes Antilles	(Askew, 1980; Chapin, 1985; GBIF.org, 2022; Hokkanen and Pimentel, 1984; Nicolas, 2012; Peck, 2016, 2005; Ryckewaert, 2019a, 2019b; Vargas, 2009; Vargas and García, 2010)
Hawai'i	(Bielawski, 1964; Booth, 1998; Chazeau, 1983a; Hesler et al., 2020, 2019; Kumashiro et al., 2001; Lai et al., 1982; Leeper, 2016, 2015, 1976; Liu et al., 1997; Lyon and Montgomery, 1995; Nakao et al., 1975; Nishida, 2002; J Poorani et al., 2021; Poorani and Ślipiński, 2009)

Mascareignes	(Booth, 1998; Escalona and Ślipiński, 2010; GBIF.org, 2022; IRFA, 1991, 1990, 1989, 1988, 1987, 1986; Magro et al., 2020a; Manokom, 1986; Mariau, 1996; MNHN and OFB, 2003; Nicolas, 2015; Nicolas et al., 2015; Poussereau et al., 2018; Quilici et al., 1995; Ryckewaert, 2013; Vandeschricke et al., 1992b; Vesey-Fitzgerald, 1940)
Nouvelle-Calédonie	(Bielawski, 1973; Booth, 1998; Chazeau, 1991, 1978; J. Chazeau, 1981; J. Chazeau et al., 1992, 1991a; Jean Chazeau, 1981; Chazeau and de Larbome, 1990; Escalona and Ślipiński, 2010; Gargominy et al., 1996; ĪAblokov-Khznoriāñ, 1982; Łązyński and Tomaszewska, 2009; Mille, 2021; Nattier et al., 2015; Nicolas, 2013b; Nicolas et al., 2015; Quilici et al., 1995; Sallée and Chazeau, 1985; Vandeschricke et al., 1992b)
Petites Antilles	(Bennett and Alam, 1985; Bennett and Simmonds, 1964; Blackwelder, 1944; Chazeau, 1983b; Coles, 1964; Daltry, 2009; Duverger, 2001; "EENY575/IN1012," n.d.; Escalona and Ślipiński, 2010; GBIF.org, 2022; Gordon, 1996, 1985a, 1978, 1977; Robert D Gordon, 1994a; Lenteren et al., 2020; P. D. Lucas, 2012; Meurgey, 2011; MNHN and OFB, 2003; Nicolas, 2015, 2012; Pang and Slipinski, 2009; S. Peck, 2011, 2009; Peck, 2016, 2010, 2006, 2005; S. B. Peck, 2011, 2009; Peck and Perez-Gelabert, 2012; Ryckewaert, 2015; Ryckewaert and Alauzet, 2002; Ryckewaert and Vayssières, 2020; Thomas and Blanchard, 2020; Touroult and Poirier, 2012; Tucker, 1952; Valentine and Ivie, 2005; Yvie et al., 2008)
Seychelles	(Booth, 1998; Guerlach, 2009; Lionnet, 1959; Nattier et al., 2015; Nicolas et al., 2015; Roy and Migeon, 2010; Vesey-FitzGerald, 1953; Vesey-Fitzgerald, 1940)
Société	Duverger archives, les coccinelles de tahiti

Annexe 4 : Références traits d'espèces

Genus	epithete	Ref
<i>Arawana</i>	<i>arizonica</i>	Leng, 1908
<i>Arawana</i>	<i>cubensis</i>	Kondo et al., 2017; Leeper, 2015
<i>Axion</i>	<i>plagiatum</i>	Lai and Funasaki, 1986; Leng, 1908
<i>Chilocorus</i>	<i>distigma</i>	Gordon, 1895; Iperti and Laudeho, 1968
<i>Chilocorus</i>	<i>wahlbergi</i>	Gordon, 1895
<i>Egius</i>	<i>platycephalus</i>	Iowa State University, 2023; Thomas and Blanchard, 2013; Vargas et al., 2008
<i>Exochomus</i>	<i>flavipes</i>	Gordon, 1895
<i>Exochomus</i>	<i>ventralis</i>	Gordon, 1895
<i>Halmus</i>	<i>chalybeus</i>	Gordon, 1895; Lo and Chapman, 2001; Logan et al., 2017; Ślipiński and Giorgi, 2006
<i>Halmus</i>	<i>coelestris</i>	Gordon, 1895; Ślipiński and Giorgi, 2006
<i>Orcus</i>	<i>artensis</i>	Froggatt, 1903; Łążyński and Tomaszewska, 2009; Ślipiński and Giorgi, 2006
<i>Orcus</i>	<i>australasiae</i>	Australian Government, n.d.; Koebele, 1894; Łążyński and Tomaszewska, 2009; Marsden, 1894; Ślipiński and Giorgi, 2006
<i>Orcus</i>	<i>bilunulatus</i>	Lai and Funasaki, 1986; Ślipiński and Giorgi, 2006; Swezey, 1925
<i>Orcus</i>	<i>chujoi</i>	Froggatt, 1903; Ślipiński and Giorgi, 2006
<i>Orcus</i>	<i>cynocephalus</i>	Ślipiński and Giorgi, 2006; Swezey, 1925
<i>Orcus</i>	<i>lafertei</i>	Chapman, 1938; Lai and Funasaki, 1986; Ślipiński and Giorgi, 2006; Swezey, 1925
<i>Zagreus</i>	<i>bimaculosus</i>	Lima et al., 2016
<i>Telsimia</i>	<i>nigra</i>	Bi et al., 2022; Kaneko, 2021
<i>Telsimia</i>	<i>nitida</i>	GBIF.org, 2022; Taulí'ili and Vargo, 1993
<i>Azya</i>	<i>orbiger</i>	Gordon, 1980; Liere and Perfecto, 2008
<i>Azya</i>	<i>scutata</i>	Gordon, 1980
<i>Pseudoazy</i>	<i>trinitatis</i>	Gordon, 1980, 1895
<i>Cryptolaemus</i>	<i>montrouzieri</i>	Garcia and O'Neil, 2000; Kairo et al., 2013; Persad and Khan, 2002; Siddhapa et al., 2013
<i>Erithionyx</i>	<i>lanosus</i>	Eizaguirre, 2007; Gordon, 1895; Koebele, 1892; Tomaszewska and Ślipiński, 2013
<i>Psorolyma</i>	<i>baorucensis</i>	Robert D. Gordon, 1994
<i>Psorolyma</i>	<i>doyeni</i>	Robert D. Gordon, 1994
<i>Rhyzobius</i>	<i>bielawskii</i>	Nattier et al., 2015a
<i>Rhyzobius</i>	<i>caecus</i>	Tomaszewska, 2010
<i>Rhyzobius</i>	<i>chrysomeloides</i>	Tomaszewska, 2010
<i>Rhyzobius</i>	<i>cyaneus</i>	Tomaszewska, 2010
<i>Rhyzobius</i>	<i>fagus</i>	Tomaszewska, 2010
<i>Rhyzobius</i>	<i>forestieri</i>	Tomaszewska, 2010
<i>Rhyzobius</i>	<i>hirtellus</i>	Tomaszewska, 2010
<i>Rhyzobius</i>	<i>litura</i>	Tomaszewska, 2010
<i>Rhyzobius</i>	<i>lophanthae</i>	Poussereau et al., 2018
<i>Rhyzobius</i>	<i>nigripennis</i>	Gordon, 1895

<i>Rhyzobius</i>	<i>pulchellus</i>	Rakimov, A., Hoffmann, A. and Malipatil, M. 2015
<i>Rhyzobius</i>	<i>pulcher</i>	Tomaszewska, 2010
<i>Rhyzobius</i>	<i>speculifer</i>	Tomaszewska, 2010
<i>Rhyzobius</i>	<i>teresae</i>	Eizaguirre, 2007; Gordon, 1895
<i>Rhyzobius</i>	<i>wanati</i>	Gordon, 1895
<i>Novius</i>	<i>cardinalis</i>	Pang et al., 2020
<i>Anisorcus</i>	<i>affinis</i>	Taylor, 1935
<i>Brumoides</i>	<i>suturalis</i>	Poussereau et al., 2018
<i>Chilocorus</i>	<i>bipustulatus</i>	Poussereau et al., 2018
<i>Chilocorus</i>	<i>cacti</i>	Diaz et al., 2016; Flores et al., 2013; Hernández-González and Cruz-Rodríguez, 2018
<i>Chilocorus</i>	<i>circumdatus</i>	Elder & Bell 1998 ; https://bugguide.net/
<i>Chilocorus</i>	<i>infernalis</i>	Rasheed et al. 2019
<i>Chilocorus</i>	<i>kuwanae</i>	Ricci et al, 2006 ; Kuznetsov & Pantyuchov 1988 ; Tanaka 1981 ; Nohara 1962a, Tanaka 1981
<i>Chilocorus</i>	<i>nigritus</i>	Poussereau et al., 2018
<i>Chilocorus</i>	<i>orbis</i>	Leng, 1908
<i>Chilocorus</i>	<i>politus</i>	Brito et al., 2021; Jean Chazeau et al., 1992; El Aalaoui et al., 2019; Michaud and Olsen, 2004; Poussereau et al., 2018
<i>Chilocorus</i>	<i>renipustulatus</i>	Bieńkowski and Orlova-Bienkowskaja, 2020
<i>Chilocorus</i>	<i>schioedtei</i>	Gordon, 1985; Guttin, 2022
<i>Chilocorus</i>	<i>stigma</i>	EPPO, 2024
<i>Exochomus</i>	<i>bellus</i>	Eizaguirre, 2007; Gordon, 1895
<i>Exochomus</i>	<i>hypomelas</i>	Gordon, 1895
<i>Exochomus</i>	<i>laeviusculus</i>	Poussereau et al., 2018
<i>Exochomus</i>	<i>melanocephalus</i>	Le Pelley, 1968; Mehrnejad et al., 2011; Pour and Shakarami, 2012
<i>Exochomus</i>	<i>nigripennis</i>	Eizaguirre, 2007; Gordon, 1895
<i>Exochomus</i>	<i>quadriplagiatus</i>	Eizaguirre, 2007; Gordon, 1895
<i>Exochomus</i>	<i>tetradymus</i>	Eizaguirre, 2007; Gordon, 1895
<i>Cladis</i>	<i>nitidula</i>	Li et al., 2020; Nicolas, 2012; Pluke et al., 2005
<i>Adalia</i>	<i>bipunctata</i>	Blackman, 1967; Hajek and Dahlsten, 1987; MNHN and OFB, 2003; Slipinski et al., 2019
<i>Adalia</i>	<i>decempunctata</i>	Hodek, 2013; Mills, 1981; MNHN and OFB, 2003
<i>Aiolocaria</i>	<i>hexaspilota</i>	Matsura, 1976; Savoiskaya, 1983; Wen-mei et al., 2017
<i>Archegleis</i>	<i>edwardsi</i>	Leeper, 2015; Slipinski et al., 2019
<i>Calvia</i>	<i>decemguttata</i>	Gordon, 1985; MNHN and OFB, 2003
<i>Ceratomegilla</i>	<i>undecimnotata</i>	Kontodimas et al., 2008; MNHN and OFB, 2003
<i>Cheilomenes</i>	<i>propinqua</i>	Abdel-Salam et al., 2018; Romanowski et al., 2020b
<i>Cheilomenes</i>	<i>sexmaculata</i>	Agarwala and Yasuda, 2000; Slipinski et al., 2019; Srikanth and Lakkundi, 1990
<i>Cheilomenes</i>	<i>sulphurea</i>	Okrouhlá et al., 1983; Poussereau et al., 2018
<i>Coccinella</i>	<i>californica</i>	Dobzhansky, 1930; Frazer and Gill, 1981; Ives, 1981
<i>Coccinella</i>	<i>miranda</i>	Costamagna et al., 2008; Hippa et al., 1984; Marin et al., 2010; Romanowski et al., 2020c
<i>Coccinella</i>	<i>septempunctata</i>	Triltsch, 1999, 1999; Zhou et al., 1995
<i>Coccinella</i>	<i>transversalis</i>	Chakraborty and Korat, 2014; Debaraj and Singh, 1990; Shukla and Jadhav, 2014; Veeravel and Baskaran, 1997
<i>Coccinella</i>	<i>trifasciata</i>	Finlayson et al., 2010; info@bestioles.ca, 2005; Iowa State University, 2023; Smith, 1966

<i>Coccinella</i>	<i>undecimpunctata</i>	Cabral et al., 2011; GBIF.org, 2022; Moura et al., 2006
<i>Coelophora</i>	<i>atrolineata</i>	Davis, 1961; GBIF.org, 2022; Lai and Funasaki, 1986
<i>Coelophora</i>	<i>biplagiata</i>	GBIF.org, 2022; XianKun et al., 2013; Yu et al., 2009
<i>Coelophora</i>	<i>circumstata</i>	J. Chazeau, 1981; Gordon, 1985; Poorani, 2023
<i>Coelophora</i>	<i>inaequalis</i>	Manaaki Whenua, 2024; Mora et al., 1995; Pluke et al., 2005; Wang and Tsai, 2001
<i>Coelophora</i>	<i>mul santi</i>	Chazeau, 1978; Sallée and Chazeau, 1985
<i>Coelophora</i>	<i>newporti</i>	J. Chazeau, 1981; Gordon, 1985; Poorani, 2023
<i>Coelophora</i>	<i>pupillata</i>	Leeper, 1976; Nakahara et al., 1987; Napompeth and MacDicken, 1990; Poorani, 2023
<i>Coelophora</i>	<i>quadrivittata</i>	Chazeau, 1978; J. Chazeau, 1981
<i>Coelophora</i>	<i>sau cia</i>	Omkar and Pathak, 2014, 2006; Omkar, 2014; Tripathi and Omkar, 2017
<i>Coleomegilla</i>	<i>cubensis</i>	Fuentes et al. 1998 and Massó 2007.
<i>Coleomegilla</i>	<i>innotata</i>	Gordon, 1985; Lundgren and Wiedenmann, 2004; Moser et al., 2008; Sebolt and Landis, 2004
<i>Coleomegilla</i>	<i>maculata</i>	Gordon, 1985; Lundgren and Wiedenmann, 2004; Moser et al., 2008; Sebolt and Landis, 2004
<i>Cycloneda</i>	<i>conjugata</i>	Gonzalez, 2006; Rodriguez Machado, 1982
<i>Cycloneda</i>	<i>delauneyi</i>	Gordon, 1895
<i>Cycloneda</i>	<i>munda</i>	Gordon, 1895
<i>Cycloneda</i>	<i>sanguinea</i>	Işıkber, 2005; Işıkber and Copland, 2002, 2001; phpBB, 2000
<i>Dysis</i>	<i>bisquatuorguttata</i>	Poussereau et al., 2018
<i>Eriopis</i>	<i>connexa</i>	Celli et al., 2021; Miller and Paustian, 1992; Sarmiento et al., 2007
<i>Harmonia</i>	<i>acuata</i>	Gordon, 1985; Sebolt and Landis, 2004
<i>Harmonia</i>	<i>axyridis</i>	Agarwala et al., 2008; Berkvens et al., 2010; Evans and Gunther, 2005; Knapp and Nedvěd, 2013; Nalepa et al., 1996
<i>Harmonia</i>	<i>conformis</i>	Coutanceau, 2009; Fye, 1981; Hales, 2020; Maelzer, 1978b
<i>Harmonia</i>	<i>coryphaea</i>	Gordon, 1985; Sebolt and Landis, 2004
<i>Harmonia</i>	<i>dimidiata</i>	Gordon, 1895
<i>Harmonia</i>	<i>lapeyrousei</i>	Gordon, 1985; Sebolt and Landis, 2004
<i>Harmonia</i>	<i>otomaculata</i>	Sheela and Shinde, 2019
<i>Harmonia</i>	<i>otomaculata</i>	GBIF.org, 2022; Gordon, 1985; Sebolt and Landis, 2004
<i>Harmonia</i>	<i>testudinaria</i>	Lai and Funasaki, 1986; Swezey, 1925
<i>Hippodamia</i>	<i>convergens</i>	Campbell and Cone, 1999; Formusoh and Wilde, 1993; Katsarou et al., 2005; Nielson and Currie, 1960
<i>Hippodamia</i>	<i>quinguesignata</i>	Gordon, 1985; Kaddou, 1960; Timberlake, 1919
<i>Hippodamia</i>	<i>sinuata</i>	Gouvernement des Territoires du Nord-Ouest. Ministère de l'Environnement et des Ressources naturelles., 2018; Iowa State University, 2023; Michels and Behle, 1991; Smith, 1965
<i>Hippodamia</i>	<i>variegata</i>	Biranvand et al., 2021; Gardiner, 2015; Kontodimas and Stathas, 2005; MNHN and OFB, 2003; Obrycki and Orr, 1990
<i>Illeis</i>	<i>galbula</i>	Anderson, 1982; Edirisinghe, 2021; iNaturalist, 2023; Slipinski, 2013
<i>Megalocaria</i>	<i>fijiensis</i>	Swezey, 1925 ; Davis, 1961 ; Lai et al., 1986 ; Waterhouse & Norris, 1989 , Slinpinski et al, 2020
<i>Micraspis</i>	<i>crocea</i>	http://www.riceportal.in/content/description-of-micraspis-crocea ; Davis, 1959 ; Lai et al., 1986 ; Shepard et al, 1989 ; Boonprapapitak et al, 1987 ; Rahman; 1990

<i>Micraspis</i>	<i>discolor</i>	Agarwala et al. 1987 ; Chowdhury et al, 2007 ; Lai et al., 1986 ; Begum et al, 2002 ; Omkar, 2006 ; Shepard, B.M., Rapusas, H.R., 1989
<i>Micraspis</i>	<i>frenata</i>	Pope, 1988 ; Lai et al., 1986 ; Swezey, 1925 ; Turner, J.R., Hawkeswood, T.J., 2003
<i>Micraspis</i>	<i>furcifera</i>	Slinpinski et al, 2020
<i>Micraspis</i>	<i>lineata</i>	Slinpinski et al, 2020 ; Swezey, 1925 ; Davis, 1958 ; Lai et al., 1986 ; Syahrawati et al, 2021 ; Anderson & Hales, 1983
<i>Micraspis</i>	<i>lineola</i>	Slinpinski et al, 2020 ; STECHMANN & VOLKL, 1990 ; Swezey, 1925 ; Lai et al., 1986
<i>Micraspis</i>	<i>striata</i>	Australian Government, n.d.; Begum et al., 2002; Rapusas and Shepard, 1989
<i>Micraspis</i>	<i>tricolor</i>	Australian Government, n.d.; Begum et al., 2002; Rapusas and Shepard, 1989
<i>Micraspis</i>	<i>vittipennis</i>	Australian Government, n.d.; Begum et al., 2002; Rapusas and Shepard, 1989
<i>Mulsantina</i>	<i>labyrinthica</i>	Gordon, 1985
<i>Mulsantina</i>	<i>picta</i>	Gagné and Martin, 1968; Gordon, 1895
<i>Myrrha</i>	<i>octodecimguttata</i>	Mills, 1981 ; https://www.insecte.org/
<i>Oenopia</i>	<i>doublieri</i>	Saharoui é Gourreau, 1998 ; Ben Halima-Kamel et al,2013
<i>Olla</i>	<i>v-nigrum</i>	J. Chazeau et al., 1991a; Michaud, 2001; Michaud and Olsen, 2004; Quilici et al., 1995; Rodriguez Machado, 1982
<i>Paranaemia</i>	<i>vittigera</i>	Gardiner, 2015; Mendivil and Bravo, 1982
<i>Phrynocaria</i>	<i>gratiosa</i>	Pope, 1988 ; Houston 1983: 19 & 1988: 199
<i>Propylea</i>	<i>quatuordecimpunctata</i>	Garnier, 2015 ; iablokoff-khznorian, S.M. 1982 ; kontodimas et al, 2008 ; Kalushkov and Hodek, 2005 ; Rogers et al., 1972
<i>Henosepilachna</i>	<i>blanchardis</i>	Abdin & Siragelnour, 1991 ; Ganga et al, 1985, Qamar et al, 2009 ; Poorani et al, 2021 ; Katakura et al. 2001, f Kobayashi et al. 1998, g Nakano et al. 2001, h Fujiyama et al. 1998, i Katakura 1997, j Kobayashi et al. 2000, and Pang and Mao 1979
<i>Henosepilachna</i>	<i>boisduvali</i>	El-Abdin and Siragelnour, 1991; Ganga et al., 1985; J. Poorani et al., 2021; Qamar et al., 2009
<i>Henosepilachna</i>	<i>buqueti</i>	El-Abdin and Siragelnour, 1991; Ganga et al., 1985; J. Poorani et al., 2021; Qamar et al., 2009
<i>Henosepilachna</i>	<i>sumbana</i>	El-Abdin and Siragelnour, 1991; Ganga et al., 1985; J. Poorani et al., 2021; Qamar et al., 2009
<i>Henosepilachna</i>	<i>urvillei</i>	El-Abdin and Siragelnour, 1991; Ganga et al., 1985; J. Poorani et al., 2021; Qamar et al., 2009
<i>Henosepilachna</i>	<i>vigintisexpunctata</i>	El-Abdin and Siragelnour, 1991; Ganga et al., 1985; J. Poorani et al., 2021; Qamar et al., 2009
<i>Mada</i>	<i>desarmata</i>	Lai et al., 1986 ; Swezey et al., 1939
<i>Psyllobora</i>	<i>lineola</i>	Gordon, 1895
<i>Psyllobora</i>	<i>marginenotata</i>	Gordon, 1895
<i>Psyllobora</i>	<i>nana</i>	Gordon 1985 , casey, 1899
<i>Psyllobora</i>	<i>nassata</i>	Giorgi et al., 2009; Gordon, 1895
<i>Psyllobora</i>	<i>octopunctata</i>	Giorgi et al., 2009; Gordon, 1895
<i>Psyllobora</i>	<i>punctella</i>	Gordon, 1895
<i>Psyllobora</i>	<i>schwarzi</i>	Gordon, 1895
<i>Psyllobora</i>	<i>variegata</i>	Hodek 1996 ; Poussereau
<i>Psyllobora</i>	<i>vigintimaculata</i>	Gordon 1985, Sutherland & Parrella, 2006 , Parrella & Sutherland, 2005
<i>Vibidia</i>	<i>duodecimguttata</i>	Linchtenstein, 1917
<i>Platynaspis</i>	<i>capicola</i>	Quilici et al. 1988 ; Vinson, 1960 ; Boyer de Fonscolombe, 1841
<i>Psyllobora</i>	<i>parvinotata</i>	Gordon, 1895
<i>Parastethorus</i>	<i>incompletus</i>	Biddinger et al., 2009; Gordon and Chapin, 1983; Iqbal et al., 2019; Li et al., 2015; Poussereau et al., 2018

<i>Epilachna</i>	<i>borealis</i>	Gordon, 1975
<i>Epilachna</i>	<i>tredecimnotata</i>	Gordon, 1975
<i>Cyrea</i>	<i>quinquenotata</i>	Canepari & Gordon & Hanley, 2016 ; Leeper, 2015 ; Chapman, 1938
<i>Hyperaspidius</i>	<i>comparatus</i>	wezey, 1925c: 373; Lai et al., 1986 ; Chapman, 1938 ; gordon
<i>Hyperaspidius</i>	<i>vittigerus</i>	https://bugguide.net/node/view/165199 ; Koebele, 1894
<i>Hyperaspis</i>	<i>albicollis</i>	Chapman, 1938; Lai and Funasaki, 1986
<i>Hyperaspis</i>	<i>apicalis</i>	Gordon, 1895
<i>Hyperaspis</i>	<i>arrowi</i>	Eizaguirre, 2007; Gordon, 1985
<i>Hyperaspis</i>	<i>c-nigrum</i>	Chapman, 1938; Gordon and Canepari, 2008; Lai and Funasaki, 1986
<i>Hyperaspis</i>	<i>connectens</i>	Gordon, 1895
<i>Hyperaspis</i>	<i>donzeli</i>	Gordon, 1985; iNaturalist, 2023
<i>Hyperaspis</i>	<i>inflexa</i>	Chapman, 1938; Koebele, 1894; Swezey, 1925
<i>Hyperaspis</i>	<i>japonica</i>	Chapman, 1938; Lai and Funasaki, 1986; Swezey, 1925
<i>Hyperaspis</i>	<i>lateralis</i>	Dobzhansky, 1941; Mckenzie, 1932
<i>Hyperaspis</i>	<i>octonotata</i>	Chapman, 1938; Lai and Funasaki, 1986; Swezey, 1925
<i>Hyperaspis</i>	<i>oculaticauda</i>	Dobzhansky, 1941 ; Swezey, 1925 ; Lai et al., 1986 ; Chapman, 1938
<i>Hyperaspis</i>	<i>onerata</i>	Gordon, 1895
<i>Hyperaspis</i>	<i>osculans</i>	Leeper, 2015
<i>Hyperaspis</i>	<i>pantherina</i>	Booth et al. 1995 ; Mason et al, 2013 ; Felix et al, 2018
<i>Hyperaspis</i>	<i>postica</i>	Dobzhansky, 1941 ; Swezey, 1925 ; Lai et al., 1986 ; Chapman, 1938
<i>Hyperaspis</i>	<i>raynevali</i>	Gordon, 1895
<i>Hyperaspis</i>	<i>silvestrii</i>	taille
<i>Hyperaspis</i>	<i>trilineata</i>	Lai et al., 1986 ; Davis & Krauss, 1964 ; Bianchi, 1964 ; Abd-Rabou, 2007
<i>Hyperaspis</i>	<i>undulata</i>	Dobzhansky, 1941 ; Swezey, 1925c: 373; Lai et al., 1986 ; Chapman, 1938 ; Koebele, 1894
<i>Hyperaspis</i>	<i>vinciguerrae</i>	Spodek et al, 2018 ; Attia & Awadallah, 2016
<i>Thalassa</i>	<i>montezumae</i>	Francis et al, 2022, Francis 2016
<i>Hyperaspis</i>	<i>ornatella</i>	Gordon, 1899 ; Gordon 1985
<i>Thalassa</i>	<i>flaviceps</i>	Milléo et al., 2004
<i>Thalassa</i>	<i>pentaspilota</i>	Milléo et al., 2004
<i>Scymnomorphus</i>	<i>australis</i>	Chazeau, 1975 Escalona, 2012
<i>Anovia</i>	<i>peruviana</i>	Gordon, 1972
<i>Anovia</i>	<i>punica</i>	González & Kondo 2014 ; EC PINCHAO1 Postello et al. 2017
<i>Novius</i>	<i>canariensis</i>	Pang et al., 2020; Romanowski et al., 2020b
<i>Novius</i>	<i>cardinalis</i>	Pang et al., 2020
<i>Novius</i>	<i>cruentatus</i>	Eizaguirre, 2007; Pang et al., 2020; Romanowski et al., 2020b
<i>Novius</i>	<i>koebelei</i>	Pang et al., 2020
<i>Novius</i>	<i>pumilus</i>	Pang et al., 2020; Tang et al., 2022
<i>Rodolia</i>	<i>cardinalis</i>	Debach, 1964; Pang et al., 2020
<i>Rodolia</i>	<i>delobeli</i>	Chazeau, 1991; Pang et al., 2020
<i>Rodolia</i>	<i>fumida</i>	Pathan et al., 2018; Poussereau et al., 2018; Rasheed et al., 2019
<i>Rodolia</i>	<i>lydiae</i>	Chazeau, 1991; Pang et al., 2020
<i>Rodolia</i>	<i>pronuba</i>	Chazeau, 1991; Pang et al., 2020

<i>Cryptogonus</i>	<i>orbiculus</i>	Huo et al., 2015; Mayadunnage et al., 2007; Saengyot and Burikam, 2011
<i>Tenuisvalvae</i>	<i>bromelicola</i>	MIró & Castillo 2010
<i>Cryptognatha</i>	<i>nodiceps</i>	Lopez et al, 2010 ; Gonzalez et al, 2019; Lopez et al. 2004
<i>Diomus</i>	<i>australasiae</i>	Leeper, 2015
<i>Diomus</i>	<i>austrinus</i>	Gordon, 1999; Hall and Bennett, 1994; Slipinski, 2013Pang & slipinsky, 2009
<i>Diomus</i>	<i>bruneri</i>	Gordon, 1999; Hall and Bennett, 1994; Slipinski, 2013
<i>Diomus</i>	<i>caledoniensis</i>	Bielawski, 1973
<i>Diomus</i>	<i>clement</i>	Gordon, 1999; Hall and Bennett, 1994; Slipinski, 2013
<i>Diomus</i>	<i>debilis</i>	Leeper, 1976 ; https://mczbase.mcz.harvard.edu/MediaSet.cfm?media_id=185761
<i>Diomus</i>	<i>ementitor</i>	Pang & Slipinski, 2009 ; Terry, 1904
<i>Diomus</i>	<i>fidelis</i>	Gordon, 1999; Hall and Bennett, 1994; Slipinski, 2013
<i>Diomus</i>	<i>gillerforsi</i>	Eizaguirre, 2007; Gordon, 1999; Hall and Bennett, 1994; Slipinski, 2013
<i>Diomus</i>	<i>notescens</i>	Pang & Slipinski, 2009 ; Hopkinson et al, 2016, williams et al, 2011
<i>Diomus</i>	<i>ochroderus</i>	Gordon, 1999; Hall and Bennett, 1994; Slipinski, 2013
<i>Diomus</i>	<i>pumilio</i>	Pang & Slipinski, 2009 ; Meyerdirk, 1983 ; Dreistadt & Hagen, 1994 ; Gomez-Marco, 2022
<i>Diomus</i>	<i>roseicollis</i>	Rodriguez-Velèz et al, 2019, mesure GBIF
<i>Diomus</i>	<i>seminulus</i>	Hall and Bennett 1994, Gordon 1999, S ´ lipin ´ ski 2007
<i>Diomus</i>	<i>sexualis</i>	Bielawski, 1973
<i>Diomus</i>	<i>terminatus</i>	Gordon, 1999; Hall and Bennett, 1994; Slipinski, 2013
<i>Diomus</i>	<i>thoracicus</i>	Gordon, 1999; Hall and Bennett, 1994; Slipinski, 2013
<i>Pentilia</i>	<i>castanea</i>	Joop c. Van Lenteren et al, 2020 ; Gordon et al, 2019
<i>Pentilia</i>	<i>egena</i>	Swezey et al., 1939 ; Lai et al., 1986 ; Gordon et al, 2019
<i>Pentilia</i>	<i>insidiosa</i>	Lai et al., 1986 ; Weber, 1955 ; Gordon et al, 2019
<i>Scymnillus</i>	<i>badius</i>	Gordon, 1985
<i>Apolinus</i>	<i>lividigaster</i>	Anderson, 1982; Poorani and Ślipiński, 2009
<i>Clitostetus</i>	<i>dispar</i>	Bathon & Pietrzik 1986 ; Mills 1981 ; Liu et al. 1997, Liu & Stansly 1999, Ren et al. 2002
<i>Nephaspis</i>	<i>bicolor</i>	Vyjayanthi et al, 2014 ; Lopez & Kairo, 2010
<i>Nephaspis</i>	<i>bootes</i>	Gordon, 1985; Robert D Gordon, 1994b
<i>Nephaspis</i>	<i>equuleus</i>	Gordon, 1985; Robert D Gordon, 1994b
<i>Nephaspis</i>	<i>indus</i>	Chen et al., 2016
<i>Nephaspis</i>	<i>namolica</i>	Gordon, 1985; Robert D Gordon, 1994b
<i>Nephaspis</i>	<i>oculata</i>	Gordon, 1985; Robert D Gordon, 1994b
<i>Nephus</i>	<i>binaevatus</i>	Egerer et al, 2017 ; Whitehead 1957, Urban 1985 ; Martin NA. 2017. Dusky lady beetle, https://bugguide.net/ ; Gordon, 1976
<i>Nephus</i>	<i>binotatus</i>	Kontodimas et al., 2004; Magro and Hemptinne, 1999
<i>Nephus</i>	<i>bisignatus</i>	Kontomidas et al, 2005 ; Romanowski & Větrovec, 2020
<i>Nephus</i>	<i>conicollis</i>	Romanowski et al, 2020
<i>Nephus</i>	<i>conjunctus</i>	https://bioplanet.eu/
<i>Nephus</i>	<i>fauveli</i>	Bielawski, 1973 ; Gonzáles-Hernández et al. 1999 ; Kontodimas et al. 2005Bielawski, 1973; González-Hernández et al., 1999
<i>Nephus</i>	<i>fijiensis</i>	Nattier et al, 2015 ; Gonzáles-Hernández et al. 1999 ; Kontodimas et al. 2005González-Hernández et al., 1999; Nattier et al., 2015a
<i>Nephus</i>	<i>flavopictus</i>	Poussereau et al, 2018, Romanowki et al, 2019

<i>Nephus</i>	<i>guttulatus</i>	https://eol.org/pages/989415
<i>Nephus</i>	<i>hiekei</i>	Najajrah et al., 2019; Ramezani et al., 2021
<i>Nephus</i>	<i>nigricans</i>	Aslan & Murat, 2005 ; Al Ansi et al, 2020
<i>Nephus</i>	<i>peyerimhoffi</i>	GBIF.org, 2022
<i>Nephus</i>	<i>reunioni</i>	Poussereau et al., 2018
<i>Nephus</i>	<i>roepkei</i>	Nechols, 1995; Priatno, 1989; Xiong-fei and Gordon, 1986
<i>Nephus</i>	<i>rufidorsis</i>	Bielawski, 1973
<i>Nephus</i>	<i>seychellensis</i>	Poussereau et al., 2018
<i>Nephus</i>	<i>ulbrichi</i>	Romanowski et al, 2020
<i>Nephus</i>	<i>voeltzkowi</i>	Poussereau et al., 2018
<i>Sasajiscymnus</i>	<i>anomalus</i>	Nandwani, 2003
<i>Scymnobius</i>	<i>bilucernarius</i>	Triapisyn et al, 2020 ; https://www.coccinellidae.cl/
<i>Scymnus</i>	<i>ambulans</i>	Slipinski et al, 2012
<i>Scymnus</i>	<i>angusticollis</i>	Bielawski, 1973 Lu and Montgomery 2001, S ´lipin ´ski 2007
<i>Scymnus</i>	<i>apiciflavus</i>	Chatterjee et al, 2018
<i>Scymnus</i>	<i>binotulatus</i>	Swezey et al., 1939 ; Lai et al., 1986
<i>Scymnus</i>	<i>blackburni</i>	Slipinski et al, 2012
<i>Scymnus</i>	<i>canariensis</i>	Lu and Montgomery, 2001; Romanowski et al., 2019; Slipinski, 2013
<i>Scymnus</i>	<i>cercyonides</i>	Eizaguirre, 2007; Lu and Montgomery, 2001; Slipinski, 2013
<i>Scymnus</i>	<i>coccivora</i>	Gordon, 1985
<i>Scymnus</i>	<i>cochereaui</i>	Bielawski, 1973; Lu and Montgomery, 2001; Slipinski, 2013
<i>Scymnus</i>	<i>constrictus</i>	Poussereau et al., 2018
<i>Scymnus</i>	<i>cyanipennis</i>	Giorgi et al., 2009; Gordon, 1895
<i>Scymnus</i>	<i>distinctus</i>	Giorgi et al., 2009; Gordon, 1895
<i>Scymnus</i>	<i>dorcatomoides</i>	Kamiya, 1961
<i>Scymnus</i>	<i>fijensis</i>	Gordon, 1985; Lu and Montgomery, 2001; Slipinski, 2013
<i>Scymnus</i>	<i>floralis</i>	Giorgi et al., 2009; Gordon, 1895
<i>Scymnus</i>	<i>gilae</i>	Giorgi et al., 2009; Gordon, 1895
<i>Scymnus</i>	<i>grenadensis</i>	Giorgi et al., 2009; Gordon, 1895
<i>Scymnus</i>	<i>haemorrhoidalis</i>	Canovai et al., 2014; phpBB, 2000
<i>Scymnus</i>	<i>horni</i>	Nestor-Arriola et al., 2022
<i>Scymnus</i>	<i>insularis</i>	Gordon, 1985; Lu and Montgomery, 2001; Slipinski, 2013
<i>Scymnus</i>	<i>interruptus</i>	Eizaguirre, 2007; Lu and Montgomery, 2001; Slipinski, 2013
<i>Scymnus</i>	<i>latemaculatus</i>	Alaoui et al, 2019 : Singh, 2012El Aalaoui et al., 2019
<i>Scymnus</i>	<i>levaillanti</i>	Iskiber & Copland, 2001 ; Davis & Krauss, 1963 ; Gordon 1976
<i>Scymnus</i>	<i>margipallens</i>	Gordon, 1976
<i>Scymnus</i>	<i>marinus</i>	Ba M'hamed & Chemseddine, 2001 ; Lu and Montgomery 2001, S ´lipin ´ski 2007
<i>Scymnus</i>	<i>medanensis</i>	Lu and Montgomery, 2001; Romanowski et al., 2019; Slipinski, 2013
<i>Scymnus</i>	<i>mediterraneus</i>	Eizaguirre, 2007; Lu and Montgomery, 2001; Slipinski, 2013
<i>Scymnus</i>	<i>micros</i>	Lu and Montgomery, 2001; Slipinski, 2013
<i>Scymnus</i>	<i>nebulosus</i>	Slipinski et al, 2012, Gordon, 1976
<i>Scymnus</i>	<i>nubilus</i>	Borges et al., 2013; kumar and Chakraborty, 1997; Rosagro et al., 2020
<i>Scymnus</i>	<i>nubilus</i>	Chen et al, 2013 ; Borges et al, 2013 ; Kumar & Chakraborty, 1997

<i>Scymnus</i>	<i>ocellatus</i>	Beingolea Guerrero, 1967; Beingolea, 1967; GBIF.org, 2022
<i>Scymnus</i>	<i>ocellatus</i>	Gordon, 1985; Lu and Montgomery, 2001; Slipinski, 2013
<i>Scymnus</i>	<i>pallens</i>	https://mczbase.mcz.harvard.edu/MediaSet.cfm?media_id=186140 ; Koebele, 1894
<i>Scymnus</i>	<i>phloeus</i>	Gordon, 1985
<i>Scymnus</i>	<i>pictus</i>	El-Shafie, 2012; Mani, 2016
<i>Scymnus</i>	<i>plutonus</i>	Lu and Montgomery 2001; Slipinski 2013
<i>Scymnus</i>	<i>putus</i>	Lu and Montgomery 2001; Slipinski 2013
<i>Scymnus</i>	<i>rubromaculatus</i>	Biranvand et al., 2019; Pentinsaari et al., 2019
<i>Scymnus</i>	<i>rufipennis</i>	Eizaguirre, 2007; Lu and Montgomery, 2001; Slipinski, 2013
<i>Scymnus</i>	<i>schmidti</i>	Chen et al., 2013; https://www.coleoptera.org.uk/ , n.d.; Lu and Montgomery, 2001; Slipinski, 2013
<i>Scymnus</i>	<i>socer</i>	Lu and Montgomery 2001; Slipinski 2013
<i>Scymnus</i>	<i>subvillosus</i>	Klausnitzer, 1992
<i>Scymnus</i>	<i>suturalis</i>	GBIF.org, 2022; Gordon, 1982; Lyon and Montgomery, 1995; Nakao and Funasaki, 1979
<i>Scymnus</i>	<i>uncinatus</i>	Egelie and Gillett-Kaufman, 2015; Sicard, 1924
<i>Scymnus</i>	<i>unicolor</i>	Bielawski, 1973; Lu and Montgomery, 2001; Slipinski, 2013
<i>Scymnus</i>	<i>voeltzkowi</i>	Poussereau et al., 2018
<i>Tetrabrachys</i>	<i>deserticola</i>	Eizaguirre, 2007; Romanowski et al., 2020b
<i>Coelophora</i>	<i>pentas</i>	Mulsant, 1966 ; Gordon 1985, Chazeau 1981,
<i>Stethorus</i>	<i>albipes</i>	Giorgi et al., 2009; Gordon, 1895
<i>Stethorus</i>	<i>caribus</i>	Giorgi et al., 2009; Gordon, 1895
<i>Stethorus</i>	<i>comoriensis</i>	Giorgi et al., 2009; Gordon, 1895
<i>Stethorus</i>	<i>gilvifrons</i>	Kapur, 1948
<i>Stethorus</i>	<i>nigripes</i>	Chazeau, 1979; Kapur, 1948
<i>Stethorus</i>	<i>pinachi</i>	Gordon, 1985
<i>Stethorus</i>	<i>proximus</i>	Chazeau, 1979; Gordon, 1985
<i>Stethorus</i>	<i>pseudocaribus</i>	Gordon, 1985
<i>Stethorus</i>	<i>punctum picipes</i>	Houck, 1991, 1986; Kapur, 1948
<i>Stethorus</i>	<i>pusillus</i>	phpBB, 2000; Putman, 1955
<i>Stethorus</i>	<i>silvestris</i>	Gordon, 1985; LI et al., 2013
<i>Stethorus</i>	<i>siphonulus</i>	Chazeau, 1979; Kapur, 1948
<i>Stethorus</i>	<i>tenerifensis</i>	Eizaguirre, 2007; Gordon, 1985; Romanowski et al., 2019
<i>Stethorus</i>	<i>utilis</i>	Gordon, 1985
<i>Stethorus</i>	<i>vagans</i>	Khan et al., 2002; Khan and Spooner-Hart, 2017; Khan and Inamullah, 2000
<i>Stethorus</i>	<i>wollastoni</i>	Gordon, 1985; Kapur, 1948
<i>Zilus</i>	<i>bruneri</i>	Gordon, 1985; Robert D Gordon, 1994b
<i>Zilus</i>	<i>caseyi</i>	Gordon, 1985; Robert D Gordon, 1994b
<i>Zilus</i>	<i>eleutherae</i>	Gordon, 1985; Robert D Gordon, 1994b
<i>Zilus</i>	<i>euleutherae</i>	Gordon, 1985
<i>Zilus</i>	<i>iris</i>	Gordon, 1985; Robert D Gordon, 1994b
<i>Zilus</i>	<i>lateralis</i>	Gordon, 1985
<i>Zilus</i>	<i>splendidus</i>	Gordon, 1985; Robert D Gordon, 1994b
<i>Zilus</i>	<i>viridimicans</i>	Gordon, 1985; Robert D Gordon, 1994b

<i>Coccidophilus</i>	<i>citricola</i>	Silva et al., 2005, 2004
<i>Delphastus</i>	<i>barti</i>	Gordon, 1985
<i>Delphastus</i>	<i>catalinae</i>	Guershon and Gerling, 2006; Heinz et al., 1999; Liu and Stansly, 1999; Lucas et al., 2004
<i>Delphastus</i>	<i>diversipes</i>	Lai and Funasaki, 1986; Weber, 1954
<i>Delphastus</i>	<i>nebulosus</i>	GBIF.org, 2022; Medina-Gaud et al., 1991
<i>Delphastus</i>	<i>pallidus</i>	Dowell and Cherry, 1981; Gordon, 1985
<i>Delphastus</i>	<i>pusillus</i>	Gordon, 1985; Guershon and Gerling, 2006; Heinz and Parrella, 1994; Hoelmer et al., 1994
<i>Serangiella</i>	<i>coconiensis</i>	Escalona, 2012
<i>Serangium</i>	<i>maculigerum</i>	Chapin, 1940
<i>Pharoscymnus</i>	<i>decemplagiatus</i>	Ghani and Ahmad, 1966; Kehat, 1968; Romanowski et al., 2019
<i>Pharoscymnus</i>	<i>flexibilis</i>	Ghani and Ahmad, 1966; Kehat, 1968; Romanowski et al., 2019
<i>Sticholotis</i>	<i>ruficeps</i>	Escalona and Ślipiński, 2010; Poussereau et al., 2018
<i>Sticholotis</i>	<i>rugicollis</i>	Poussereau et al., 2018
<i>Coccidophilus</i>	<i>cariba</i>	Gordon, 1978
<i>Coccidophilus</i>	<i>nigra</i>	Gordon, 1985

Annexe 5 : Curriculum Vitae

Expériences dans la Recherche

Etudes

2020-23 : Etude des succès d'établissement et de l'efficacité des espèces de *Coccinellidae* introduites pour la lutte biologique en milieu insulaire tropical

Thèse de doctorat – UMR PVBMT (Université de La Réunion – CIRAD)

2019 : Contribution à l'inventaire de l'arthropofaune et étude de la diversité des habitats de l'Étang de Saint-Paul pour l'orientation du plan de gestion de la Réserve Naturelle Nationale

Muséum d'Histoire Naturelle - Saint-Denis (Réunion)

2018 : Mise au point d'un protocole de terrain pour la collecte des roses anciennes de Bourbon et élaboration d'un itinéraire technique pour leurs multiplications sous serre en vue de leur préservation

Armeflhor - Saint-Pierre (Réunion)

Etude de la diversité des rhopalocères de la forêt sèche de Kirindy

Parc National de Kirindy - Madagascar

2016 : Caractérisation des polluants industriels et agricoles des eaux et des sédiments du barrage de Loskop

Tshwane University of Technology - Afrique du Sud

2018 : Etude de l'entomofaune comme outil de diagnostic écologique d'une parcelle de forêt hydrophile de moyenne altitude pour la prise de décision quant à son exploitation agricole

SCAB - Ravine des cafres (Réunion)

Communications et congrès

2023 : XII European Congress of Entomology : « Composition and structure of psyllid ladybird communities »

Rencontre Nationale des Coccinellistes : « Relations de Prédation intraguilde chez les coccinelles psylliphages »

Congrès National de la Recherche en IUT : « Composition des communautés de coccinelles psylliphages de La Réunion »

Participation au concours Ma Thèse en 180 secondes :

https://www.youtube.com/watch?v=I50NBvMsAx4&ab_channel=Universit%C3%A9deLaR%C3%A9union

Pint of Science Festival : « Succès d'invasion et communautés écologiques des Coccinellidés introduites pour la lutte biologique en milieu insulaire tropical »

2021-22 : Nombreuses communications et présentations orales/écrites du sujet de thèse en vue d'établir des collaborations et partenariats

Encadrements

2023 : Stage de deuxième année de Master Biodiversité Ecologie et Evolution (Université de La Réunion) : Corey Bouchard

2022 : Stage de première année d'école d'ingénieur Agronome (AgroParisTech): Coline Dubois

Stage de première année de DUT Génie Biologique l'Environnement (IUT Saint Pierre – Université de La Réunion) : Saïna El Had et Luna Kim-Foo

2021 : Stage de deuxième année de DUT Génie Biologique option Génie de l'Environnement (IUT Saint Pierre – Université de La Réunion) : Pauline de Martin de Viviés

Projet tutoré de deuxièmes années de DUT Génie Biologique option Génie de l'Environnement (IUT Saint Pierre – Université de La Réunion): Pauline de Martin de Viviés, Evan Techer et Théo Sechet

2020 : Projet tutoré de deuxièmes années de DUT Génie Biologique option Génie de l'Environnement (IUT Saint Pierre – Université de La Réunion) : Manon Dijoux, Thomas Nacaouele et David Idmont

Expériences professionnelles

2020 : Ingénieure en charge du Barcoding des bio-agresseurs des plantes zone sud-ouest de l'Océan Indien

CIRAD – Saint-Pierre

2019 : Assistante gestionnaire de collection – Entomologiste

Muséum d'Histoire Naturelle - Saint-Denis

Formations

2021-23 : Doctorat : « Succès d'établissement et efficacité des espèces de *Coccinellidae* introduites pour la lutte biologique en milieu insulaire tropical »

ED Sciences Technologies et Santé – UMR PVBMT (Université de La Réunion – CIRAD)

2017-19 : Master BEE (Biodiversité, Écologie, Évolution) option BEST-T (Biodiversité et ÉcoSystèmes Tropicaux – Terrestres)

2016-17 : Licence Sciences de La Vie Université de La Réunion

2014-16 : Diplôme Universitaire de Technologie (DUT) Génie Biologique - Génie de l'Environnement

Université de La Réunion

Intérêts et investissements personnels

2023 : Elue représentante des doctorants de l'Ecole doctorale Sciences Technologie et Santé – siège au conseil de l'Ecole Doctorale

2022 : Elue Représentante des doctorants de l'UMR PVBMT – siège au conseil d'unité
Présidente de la Société Réunionnaise des Amis du Muséum

2019 : Organisation de l'événement « Au Bonheur Des Enfants » : Exposition « Reine, Soldats, Ouvrières... Ça s'active sous la terre ! » _ Muséum d'Histoire Naturelle

2018 : Exposition fête de la science : « Pourquoi protéger les animaux « moches » ? »

2016-18 : Élu(e) au conseil de Formation Vie Étudiante

2012-14 : Membre fondatrice et présidente de l'association étudiante IDEENA

2014-16 : Responsable de la Maison des Étudiants

2016 : réalisation de jardins en permaculture dans dix villages de Madagascar (IDEENA)

2015 : plantation de 180 arbres fruitiers dans un village de Madagascar (IDEENA).

Depuis 2014 : Membre active de plusieurs associations : SEOR, IDEENA, BESTRUN, SPA, Vie Océane, Association des Coccinellistes de France (ACOF), Société Réunionnaise des Amis du Muséum (SRAM)

Nombreuses actions avec le projet Life+ forêt sèche, NOI, le CEDTM, AVE2M

Sport : krav maga, course à pied, randonnées, moto, pêche, vélo.

ATTESTATION SUR L'HONNEUR DE NON PLAGIAT

Je soussigné(e) **Marine Baujeu** déclare sur l'honneur que ce mémoire est le fruit d'un travail personnel et que je n'ai ni contrefait, ni falsifié, ni copié tout ou partie de l'œuvre d'autrui afin de la faire passer pour mienne. Toutes les sources d'information utilisées (supports papiers, audiovisuels et numériques) et les citations d'auteur ont été mentionnées conformément aux usages en vigueur. Je suis conscient(e) que le fait de ne pas citer une source ou de ne pas la citer clairement et complètement est constitutif de plagiat, que le plagiat est considéré comme une faute grave au sein de l'Université et qu'il peut être sévèrement sanctionné.

Date et signature de l'étudiant :

Les 04/07/2024



Règlement intérieur de l'Université de la Réunion (tel que validé par le Conseil d'Administration en date du 11 décembre 2014)

Article 9 : « **Protection de la propriété intellectuelle : Faux et usage de faux, contrefaçon, plagiat** »

« Le plagiat est constitué par la copie, totale ou partielle d'un travail réalisé par autrui, lorsque la source empruntée n'est pas citée, quel que soit le moyen utilisé. Le plagiat constitue une violation du droit d'auteur (au sens des articles L 335-2 et L 335-3 du code de la propriété intellectuelle). Il peut être assimilé à un délit de contrefaçon. C'est aussi une faute disciplinaire, susceptible d'entraîner une sanction.

Les sources et les références utilisées dans le cadre des travaux (préparations, devoirs, mémoires, thèses, rapports de stage...) doivent être clairement citées. Des citations intégrales peuvent figurer dans les documents rendus, si elles sont assorties de leur référence (nom d'auteur, publication, date, éditeur...) et identifiées comme telles par des guillemets ou des italiques.

Les délits de contrefaçon, de plagiat et d'usage de faux peuvent donner lieu à une sanction disciplinaire indépendante de la mise en œuvre de poursuites pénales. »

Résumé

Nos travaux de thèse sur l'écologie des invasions biologiques, évaluent les effets des introductions d'espèces non indigènes dans de nouveaux habitats, en particulier dans les écosystèmes insulaires tropicaux. Les coccinelles qui présentent des traits d'histoire de vie diversifiés et qui ont fait l'objet de nombreuses introductions pour la lutte biologique sont une famille d'insecte d'intérêt pour comprendre ces phénomènes.

Pour déterminer les facteurs expliquant le succès d'invasion, une analyse de données relatives aux introductions de coccinelles dans 86 îles réparties dans 11 archipels a été réalisée. Nous avons montré que la richesse en espèces de coccinelles diminue avec l'isolement de l'île et augmente avec sa taille, confirmant les principes de la biogéographie insulaire de MacArthur et Wilson (1960). Les îles abritent principalement des espèces indigènes qui se nourrissent d'aphides et de cochenilles, et de petite taille. A Hawaï, les espèces psylliphages obtiennent un succès d'établissement significativement plus élevé contrairement à La Réunion.

Afin de comprendre les facteurs déterminant la présence et l'abondance des populations de coccinelles psylliphages déjà présente à La Réunion, nous avons ensuite étudié les communautés de coccinelles psylliphages. Cette analyse intègre des paramètres environnementaux tels que le paysage, le climat et l'abondance des proies. Un échantillonnage a été réalisé sur deux espèces de plantes les plus infestées de psylles, *Leucaena leucocephala* et *Acacia heterophylla*. Nous avons observé que sur 16 espèces collectées, seulement trois espèces de coccinelles utilisent les psylles comme ressource essentielle ou alternative : une espèce indigène polyphage, *Exochomus laeviusculus*, une espèce exotique aphidiphage, *Coccinella septempunctata* et une espèce exotique psylliphage, *Olla v-nigrum*. La diversité du paysage favorise la présence et l'abondance de l'espèce polyphage.

Enfin, nous avons étudié les effets de l'introduction nouvelle espèce de coccinelle psylliphage, *Harmonia conformis*, sur la communauté présente de coccinelles. Dans un laboratoire de quarantaine, nous avons étudié une interaction interspécifique, la prédation intraguilde, entre cette espèce exotique et les trois espèces se nourrissant de psylles à La Réunion. Nous avons constaté une relation de prédation asymétrique entre *Harmonia conformis* et *Exochomus laeviusculus*. Cependant, aucune des espèces ne semble préférer activement les œufs interspécifiques, limitant ainsi la prédation des œufs de l'espèce indigène.

L'ensemble des résultats donnent des éléments clés pour mieux comprendre les invasions biologiques par les coccinelles dans les îles tropicales et pour conseiller les gestionnaires du territoire réunionnais dans leur stratégie d'utilisation de la lutte biologique.

Abstract

Our doctoral research focuses on the ecology of biological invasions, assessing the effects of non-native species introductions into new habitats, especially within tropical island ecosystems. Ladybugs, which exhibit diverse life history traits and have been extensively introduced for biological control, are a significant insect family for understanding these phenomena.

To determine the factors that explain invasion success, we analyzed data related to ladybug introductions across 86 islands within 11 archipelagos. Our findings indicate that ladybug species richness decreases with island isolation and increases with island size, supporting the principles of island biogeography formulated by MacArthur and Wilson in 1960. The islands predominantly host native species that feed on aphids and scale insects and are relatively small. In Hawaii, psyllophagous species show significantly greater establishment success compared to La Réunion.

In order to understand the factors determining the presence and abundance of psyllophagous ladybug populations already present in La Réunion, we subsequently examined these ladybug communities. This analysis incorporates environmental parameters such as landscape, climate, and prey abundance. Sampling was carried out on the two-plant species most infested by psyllids, *Leucaena leucocephala* and *Acacia heterophylla*. We observed that among 16 species collected, only three ladybug species use psyllids as a primary or alternative resource: a native polyphagous species, *Exochomus laeviusculus*; an exotic aphid-eating species, *Coccinella septempunctata*; and an exotic psyllophagous species, *Olla v-nigrum*. The diversity of the landscape promotes the presence and abundance of the polyphagous species.

Finally, we studied the effects of introducing a new psyllophagous ladybug species, *Harmonia conformis*, on the existing community of ladybugs in La Réunion. In a quarantine laboratory, we investigated interspecific interaction, specifically intraguild predation, between this exotic species and the three species feeding on psyllids in La Réunion. We found an asymmetric predation relationship between *Harmonia conformis* and *Exochomus laeviusculus*. However, neither species seems to actively prefer interspecific eggs, thus limiting the predation on the eggs of the native species.

Overall, our results provide key insights into the dynamics of biological invasions by ladybugs in tropical islands and offer strategic guidance for land managers in La Réunion on the use of biological control.