



**HAL**  
open science

# Diversité des communautés d'arthropodes et efficacité de la lutte biologique contre les insectes ravageurs

Niry Tiana Dianzinga

## ► To cite this version:

Niry Tiana Dianzinga. Diversité des communautés d'arthropodes et efficacité de la lutte biologique contre les insectes ravageurs. Biologie animale. Université de la Réunion, 2020. Français. NNT : 2020LARE0006 . tel-02968586

**HAL Id: tel-02968586**

**<https://theses.hal.science/tel-02968586>**

Submitted on 16 Oct 2020

**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  
Faculté des Sciences et Technologies  
Ecole Doctorale Sciences Technologies et Santé (ED.STS-542)

**THÈSE**  
**DIPLÔME DE DOCTORAT**

Discipline : Biologie des populations et écologie  
UMR Peuplements Végétaux et Bioagresseurs en Milieu Tropical  
CIRAD - Université de La Réunion

**Diversité des communautés d'arthropodes et efficacité  
de la lutte biologique contre les insectes ravageurs**

Présentée et soutenue publiquement par

**Niry Tiana DIANZINGA**

Le 16 mars 2020 au Pôle de Protection des Plantes (3P), devant le jury composé de :

<b>Bernard REYNAUD</b>	Professeur, Université de La Réunion	Président
<b>Laurence DESPRES</b>	Professeure, Université Grenoble Alpes	Rapportrice
<b>Yannick OUTREMAN</b>	Professeur, AGROCAMPUS OUEST	Rapporteur
<b>Samuel NIBOUCHE</b>	Chercheur – HDR, CIRAD	Directeur
<b>Lala RAVAOMANARIVO</b>	Professeure, Université d'Antananarivo	Directrice

Encadrant principal

**Enric FRAGO**, Chercheur, CIRAD



## Résumé

La connaissance des patrons de diversité des communautés d'insectes herbivores occupe une part importante dans la recherche écologique. Elle est nécessaire en vue d'une lutte biologique, sachant que certains insectes herbivores sont capables de devenir des ravageurs de cultures. Les ennemis naturels et les variables environnementales font partie des facteurs structurant les communautés d'insectes herbivores. Alors que les ennemis naturels assurent la régulation des insectes herbivores, les variables environnementales vont plutôt influencer leur diversité et leur distribution spatiale. L'objectif principal de cette thèse était de comprendre les effets des traits de paysage sur la diversité des communautés de thrips herbivores suivant le gradient altitudinal de La Réunion et d'étudier les effets de la diversité des ennemis naturels dans le contrôle biologique des thrips ravageurs.

Dans la première étude, les thrips ont été échantillonnés suivant des gradients d'altitude répliqués, et à chaque site d'échantillonnage, les caractéristiques du paysage et les variables abiotiques ont été estimées dans des zones tampons entourant le site. L'étude a révélé que la plus grande diversité des thrips à La Réunion se concentre en basse altitude, bien que les habitats dans ces altitudes soient fortement dégradés. La diversité des thrips a été particulièrement insensible à la fragmentation et, l'hétérogénéité du paysage et la quantité d'habitat ont interagi pour affecter positivement la diversité des thrips.

Dans la deuxième étude, nous avons manipulé dans des cages placées sous serre, des communautés composées de deux thrips ravageurs, *Thrips parvispinus* et *Frankliniella occidentalis*, et deux espèces d'acariens prédateurs *Amblyseius swirskii* et *Proprioseiopsis mexicanus*. L'étude a montré que deux prédateurs assurent une meilleure régulation qu'un seul prédateur, confirmant ainsi l'importance de maintenir de la biodiversité au niveau trophique supérieur dans le contrôle biologique des herbivores. Par ailleurs, l'étude a révélé l'existence possible d'un compromis entre la compétition pour la ressource et la dispersion chez les prédateurs, appelé « *The competition-colonization trade-off* », permettant ainsi leur coexistence malgré leur interaction dans une prédation intragilde.

Mots clés : Gradient d'altitude, fragmentation, hétérogénéité du paysage, quantité d'habitat, contrôle biologique, prédation intragilde, *competition-colonization trade-off*, dispersion, acariens prédateurs, thrips



## Abstract

Understanding of driving forces that affect diversity in herbivorous insect communities figures prominently in ecological research, and is necessary for integrated pest management, because some herbivorous insect can become crop pests. Natural enemies and environmental variables are among factors that structure herbivorous insect communities. While natural enemies regulate herbivorous insects, environmental variables affect their diversity and their spatial distribution. The main goal of this thesis was to understand effects of landscape features on diversity of herbivorous thrips communities along elevational gradients in Reunion, and to investigate effects of natural enemy diversity in biological control of pest thrips.

In first study, thrips were sampled along replicated elevational gradients, and at each sampling site, landscape features and abiotic variables were estimated within buffers surrounding the site. Study has shown that the greatest diversity of thrips in Reunion is concentrated at lower elevation, although habitats situated in these localities are highly degraded. Thrips diversity was not affected by fragmentation but landscape heterogeneity and habitat amount interacted to affect positively thrips diversity.

In second study, we manipulated communities composed of two pest thrips *Thrips parvispinus* and *Frankliniella occidentalis*, and two predatory mites *Amblyseius swirskii* and *Proprioseiopsis mexicanus*. These communities were in cages and were established in greenhouse. Study has shown that both predators are better than one in thrips regulation. That confirms the necessity to maintain biodiversity at the upper trophic level for herbivore control. Moreover, this study revealed that despite intraguild predation, predators would have coexisted because of competition-colonization trade-off

**Key words:** Elevational gradient, fragmentation, landscape heterogeneity, habitat amount, top-down control, intraguild predation, competition-colonization trade-off, dispersion, predatory mites, thrips



**Kaba tungaka nzo mu kitungu ti mosi ko. Proverbe Lari**

(La réussite est le fruit de plusieurs efforts)





*Je dédie ce mémoire à toute la famille DIANZINGA,  
Papa, Maman, Télina, Lova et Rivo*



## Remerciements

Je remercie tout d'abord **Enric Frago**, mon encadrant principal, pour son encadrement tout au long de cette thèse. Depuis le jour où on s'est rencontré pour la conception de ce projet de thèse tu m'as accordé toute ta confiance. Ton implication dans la bonne tenue de ce projet a été irréprochable. Avec toi, j'ai appris tellement de choses que je ne sais plus lesquelles vais-je citer. Tout ce que je peux dire c'est que, à travers tout ce que tu m'as appris, tu as été plus qu'un encadrant de thèse, tu étais un mentor et une inspiration pour moi dans la recherche. Je remercie ensuite mes deux directeurs de thèse, **Samuel Nibouche** et **Lala H. R. Ravaomanarivo**, pour la supervision parfaite de cette thèse. Vos regards critiques, conseils et apports ont été considérables dans la réalisation de ce projet.

Je remercie aussi **Marie-Ludders Moutoussamy**, que j'appelle affectueusement Mr Moutou, pour ton assistance technique et ta bonne humeur. On a tellement formé un duo choc dans notre travail. En fait, sans toi je ne sais pas si ma thèse devait se faire. Tu m'as conduit partout sur toute La Réunion, pour la collecte des thrips. Ta main d'œuvre et ton savoir-faire ont été indispensables dans la mise en place des différents protocoles expérimentaux de ma thèse.

Je remercie aussi **Laura Madeleine**, pour ta contribution significative dans la Chapitre 2 de ma thèse. Ton travail sur le comportement et la dispersion des acariens a été d'un grand service dans l'interprétation de mes résultats. Je remercie aussi **Joëlle Sadeyen**, pour ta contribution significative dans le Chapitre 1 de ma thèse. Les identifications moléculaires des thrips que tu as réalisés ont été d'une grande utilité.

Je remercie aussi **Bruno Michel**, pour ta formation sur l'identification des thrips à La Réunion. Ce fut le premier savoir que j'ai acquis durant cette thèse. En fait, je peux dire que grâce à toi, j'ai découvert ce petit don caché, un amateur en taxonomie des thrips. A travers cela, je tiens aussi à remercier l'équipe taxonomiste des thrips de l'ANSES à Montpellier, composée de **Arturo Goldarazena** et de **Philippe Reynaud** pour avoir officialiser la découverte d'un nouveau thrips endémique de La Réunion issu cette thèse. Je remercie aussi **Dirk Sanders**, bien que je ne te connais pas personnellement, mais tes nombreuses discussions avec mon encadrant via Skype ont été énormément bénéfiques pour l'avancée de ma thèse. Je remercie aussi **Sergio Rasmann**, **Anaïs Chailleux**, **Benoit Facon**, **Nicolas Desneux**, **Hélène Jourdan**, qui ont été des membres de mes différents comités de thèse. Vos avis, conseils et critiques m'ont été d'une très grande importance dans la bonne réalisation de cette thèse.

Je remercie aussi toute l'Equipe de La Coccinelle, **Olivier, Morguen, Tristan** et **Ludovic**, pour avoir mis à notre disposition tout le matériel biologique, les acariens, dont nous avons eu besoin au cours de cette thèse.

Je remercie aussi **Karim Tighiouart** et **Sandro Moretti**. Au-delà de toute l'amitié que j'ai pour vous, je voudrais aussi vous dire vos stages de Master 2 ont été des précurseurs pour ma thèse. Je ne cessais de lire vos mémoires qui m'ont été très utiles dans la rédaction de ce manuscrit.

Je remercie aussi **Paola Campos**, pour tes gâteaux que tu as fait durant mes anniversaires que j'ai passé avec toi. Tu es un ange. En fait, au moment où que j'écris ces mots pour toi, tu m'as promis un gâteau en ce jour de mon anniversaire.

Je remercie aussi **Gérard Lebreton, Emmanuel Rivière** et **Hugo Santacreu** pour m'avoir aidé dans l'identification des nombreuses plantes que j'ai échantillonnées durant ma thèse.

Je remercie aussi **Antoine Franck** pour avoir laissé à ma disposition le microscope qui m'a permis d'identifier les thrips collectés.

Je remercie aussi **Manda** et **Tolotra** et **Mimi** pour toute votre aide dans nos prospections sur les thrips de Madagascar.

Je remercie aussi **Guillaume, Maman Catherine** et **Jeff**, ma famille ici à La Réunion

Je remercie aussi **Jocelyn, Mao** pour les soirées foot à la Playstation. Je remercie **Sandra** et **Carole**, deux sœurs avec qui j'ai aimé passer du temps pour rire.

Je remercie aussi **Mathieu, Guy, Ismaël, Doris, Laaiq, François,**

Je remercie aussi toute la famille **CIRAD 3P** que j'ai côtoyé depuis mes années Master jusqu'à ce jour

Je remercie aussi toute ma famille africaine de l'Association **Brun's Réussir**.

Et enfin merci à ceux que j'aurais malencontreusement oublié....

# Table des matières

<b>Introduction générale</b> .....	13
<b>Contexte de la thèse et présentation de l'introduction générale</b> .....	14
1ere Partie : Effets de variables environnementales sur la diversité des communautés des insectes herbivores ...	16
<b>A. Comprendre l'influence du paysage sur la diversité des communautés d'insectes herbivores</b> ..	16
1. <u>Généralités</u> .....	16
2. <u>Les différents traits de paysage et leurs influences sur les communautés d'insectes herbivores</u> .....	17
a. <u>La quantité d'habitat</u> .....	17
b. <u>L'hétérogénéité du paysage</u> .....	18
c. <u>La fragmentation</u> .....	20
<b>B. Etudier les gradients d'altitude et leurs effets sur la diversité des communautés d'insectes herbivores</b> .....	23
1. <u>Généralités</u> .....	23
2. <u>Patterns de diversité des communautés d'insectes herbivores sous l'influence des gradients d'altitude</u> .....	24
2e Partie : Le contrôle top-down dans la dynamique des communautés d'insectes herbivores .....	27
<b>A. Le contrôle top-down : définition et rôle</b> .....	27
<b>B. Plus de prédateurs, forte prédation ?</b> .....	28
1. <u>Effets additifs de multiples prédateurs</u> .....	28
2. <u>Effets synergiques de multiples prédateurs</u> .....	29
<b>C. La prédation intragilde et son influence dans la suppression des communautés d'insectes herbivores</b> .....	30
1. <u>Les effets négatifs de la prédation intragilde dans la suppression des insectes herbivores</u> ..	32
2. <u>Les effets positifs de la prédation intragilde dans la suppression des insectes herbivores</u> ..	32
3e Partie : Implications des concepts écologiques étudiés dans la recherche agronomique .....	34
<b>A. Introduction</b> .....	34
<b>B. La diversité des ennemis naturels au service de la lutte biologique</b> .....	35
<b>C. La prédation intragilde en lutte biologique</b> .....	36
<b>D. L'écologie du paysage au service de la lutte biologique</b> .....	36
<b>E. L'étude des gradients d'altitude au service de la lutte biologique</b> .....	38
4e Partie : Modèle biologique : Les thrips .....	39
<b>A. Généralités et classification</b> .....	39
<b>B. Reproduction et cycle de développement</b> .....	40
<b>C. Régime alimentaire et gamme d'hôtes</b> .....	42
<b>D. Les thrips comme ravageurs des cultures</b> .....	42

<b>E. Les ennemis naturels des thrips</b> .....	43
5e Partie : Problématique et enjeux de la thèse .....	44
<b>A. Contexte paysager de La Réunion</b> .....	44
<b>B. Les thrips à La Réunion</b> .....	45
<b>C. Questions et hypothèses de recherche</b> .....	46
Références bibliographiques .....	49
<b>Chapitre 1</b> .....	66
<b>Effets des traits du paysage sur la diversité des communautés de thrips les gradients d'altitude</b> .....	67
Résumé.....	67
<b>Article 1: The interacting effect of habitat amount, habitat diversity and fragmentation on insect diversity along elevational gradients</b> (accepté) .....	70
Références bibliographiques .....	125
<b>Article Annexe: A new species of the genus <i>Thrips</i> (Thysanoptera, Thripidae) from the Malagasy Region</b> (publié) .....	126
<b>Chapitre 2</b> .....	132
Comprendre les mécanismes permettant la coexistence des prédateurs dans une prédation intragilde et leurs conséquences sur la suppression des communautés de thrips .....	133
Résumé.....	133
<b>Article 2: The competition-colonization trade-off may determine the efficiency of two predators that engage in reciprocal intraguild predation</b> (en préparation.).....	135
Références bibliographiques .....	154
Annexes .....	160
<b>Discussion générale</b> .....	168
<b>A. Le concept biodiversité – contrôle biologique</b> .....	169
<b>B. Etude des traits fonctionnels dans la compréhension de la coexistence des prédateurs</b> .....	170
1. <u>Le régime alimentaire</u> .....	170
2. <u>Le mode de chasse</u> .....	170
3. <u>La niche</u> .....	171
4. <u>La dispersion</u> .....	171
<b>C. La biodiversité est gouvernée par des forces environnementales</b> .....	172
<b>D. Le contrôle biologique est-il aussi gouverné par des forces environnementales ?</b> .....	173
<b>E. Conclusion générale</b> .....	176
Références bibliographiques .....	177

# **Introduction générale**



## Contexte de la thèse et présentation de l'introduction générale

La modification des habitats, engendrée par les activités humaines, est une réalité à prendre en compte dans l'évaluation du risque et la gestion des insectes ravageurs des cultures. En effet, la dégradation des paysages naturels modifie la distribution et la diversité des insectes herbivores (Iantas *et al.*, 2017). L'une des raisons évoquées est l'altération des relations trophiques associant les insectes herbivores et leurs ennemis naturels (Rossetti *et al.*, 2017). Une manière de comprendre comment les forces du paysage affectent les communautés d'insectes herbivores se fait via l'étude des gradients d'altitude. En effet, Luck (2007) a montré que la perte d'habitat et la fragmentation, sont généralement plus importantes dans les altitudes basses, là où se concentrent les populations humaines. En terme de contrôle biologique, Roslin *et al.* (2017) ont montré qu'en basses altitudes la forte diversité d'ennemis naturels entraîne une meilleure régulation des insectes herbivores. Bien que cette affirmation a très peu été explorée, de nombreuses études ont tout de même confirmé la corrélation positive qui existe entre diversité d'ennemis naturels et régulation des insectes herbivores (Dainese *et al.*, 2019). Cependant, une diversité accrue d'ennemis naturels peut mettre en cause la suppression des insectes herbivores s'il existe une relation antagoniste entre prédateurs de type prédation intraguilde (Frago, 2016; Jonsson *et al.*, 2017). Pour cette raison, il existe un grand intérêt à comprendre les mécanismes par lesquels la diversité des ennemis naturels entraîne un effet positif sur la suppression des insectes herbivores, même en présence de la prédation intraguilde. La compréhension de ces différents mécanismes fournit des connaissances fondamentales sur l'écologie des communautés des insectes, mais représente également la clé d'un contrôle biologique efficace contre les insectes ravageurs.

Cette thèse a pour objectif principal de **comprendre les effets des traits de paysage sur la diversité des communautés de thrips herbivores suivant le gradient altitudinal de La Réunion et d'étudier les effets de la diversité des ennemis naturels dans le contrôle biologique des thrips ravageurs**. L'introduction générale, portera ainsi sur deux aspects: la pression des variables environnementales et la pression de la prédation sur les communautés d'insectes herbivores.

Ainsi, nous avons structuré l'introduction générale en 5 parties :

En **première partie**, nous étudierons les effets des variables environnementales sur les communautés des insectes herbivores. Nous étudierons en premier le paysage. Les paysages sont caractérisés par leur quantité d'habitat, leur hétérogénéité ainsi que l'état fragmenté ou non de leurs habitats (Bailey *et al.*, 2010; Corcos *et al.*, 2017; Rossetti *et al.*, 2017). Après avoir défini chaque trait de paysage, nous étudierons leurs effets sur les communautés d'insectes herbivores. Nous terminerons cette partie en étudiant les effets des gradients d'altitude sur la diversité des communautés d'insectes herbivores.

En **deuxième partie**, nous étudierons le rôle de la prédation dans la dynamique des communautés d'insectes herbivores. Nous parlerons ensuite de l'effet positif de la diversité des ennemis naturels dans la suppression des insectes herbivores. Notre attention sera ensuite portée sur la prédation intragilde. La prédation intragilde est une interaction complexe qui peut aussi bien avoir des effets positifs que négatifs dans la suppression des insectes herbivores. Nous étudierons donc les conditions dans lesquelles la prédation intragilde entraîne les deux cas.

Dans la **troisième partie**, nous montrerons en quoi la connaissance de l'écologie du paysage, de l'étude des gradients d'altitude et de la compréhension des effets de multiples prédateurs dans la suppression des insectes herbivores est indispensable dans la recherche agronomique notamment dans le cas de la gestion des bioagresseurs de cultures.

Dans la **quatrième partie** nous décrirons le modèle biologique sur lequel cette thèse est centrée. Nous étudierons les thrips sur ses différents aspects : diversité taxonomique, cycle biologique, gamme d'hôte, relations avec les plantes cultivées. Nous évoquerons en tout dernier point les ennemis naturels des thrips

Enfin dans la **cinquième et dernière partie** nous présenterons la problématique de cette thèse. Au cours de cette partie, nous présenterons d'abord le contexte environnemental de La Réunion. Ensuite, nous parlerons de la diversité et du contexte agronomique des thrips à La Réunion. Enfin, nous définirons les questions de recherche qui régissent cette thèse et les différentes approches utilisées pour répondre aux questions posées

## 1ere Partie : Effets de variables environnementales sur la diversité des communautés des insectes herbivores

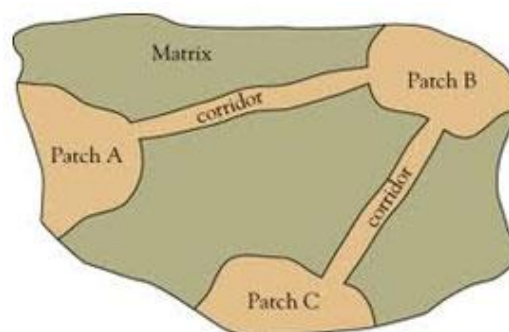
### A. Comprendre l'influence du paysage sur la diversité des communautés d'insectes herbivores

#### 1. Généralités



© humanite-biodiversite.fr

(A)



© geospatialworld.net

(B)

**Figure 1** : (A) Exemple de paysage. (B) Représentation d'une structure de paysage selon le modèle patch – corridor - matrice

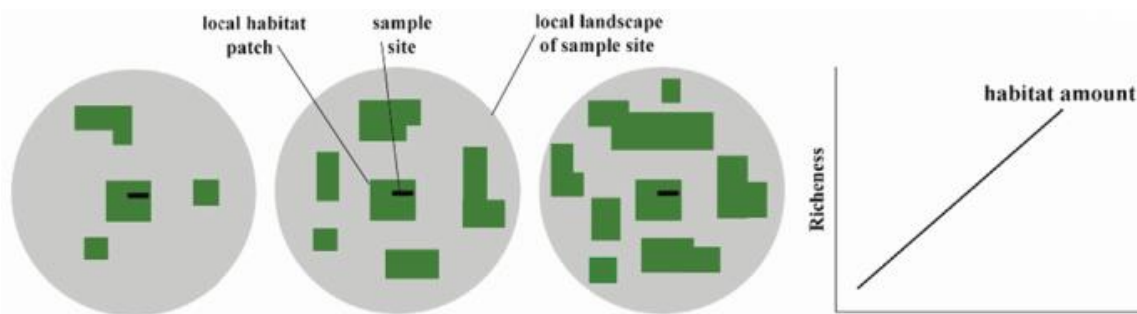
Un paysage (**Figure 1-A**) est une portion de territoire hétérogène, composée d'ensembles d'écosystèmes en interaction [...] (Forman and Godron, 1986; Wiens, 1992). D'après Burel et Baudry (1999) le paysage est le niveau d'organisation des systèmes écologiques supérieur à l'écosystème; il est caractérisé essentiellement par son hétérogénéité et par sa dynamique, gouvernée pour partie par les activités humaines. Cette dernière définition se rapproche de celle de la Convention Européenne du Paysage pour qui le paysage est le reflet des interactions entre l'environnement et les pratiques humaines (Conseil de L'Europe, 2000).

Les paysages sont généralement représentés comme des systèmes ouverts composés d'éléments ou de composantes spatiales (Burel and Baudry, 1999; McGarigal and Cushman, 2002; Venturelli and Galli, 2006). Le modèle le plus courant pour conceptualiser et représenter ces éléments est connu comme étant le modèle *patch* – corridor – matrice (Forman, 2014) (**Figure 1-B**). Dans ce modèle, les paysages sont composés d'une mosaïque d'éléments appelés *patches* ou taches d'habitat, d'éléments linéaires appelés corridors, et d'une matrice, l'élément le plus étendu et le plus courant du paysage qui joue par conséquent le rôle dominant dans leur

fonctionnement (Casado, 2007). Ces éléments peuvent être étudiés à différentes échelles spatiales suivant l'objet de l'étude, desquelles dépendent les résultats (Steffan-Dewenter *et al.*, 2002). La quantité et la diversité des éléments du paysage, et la complexité dans l'arrangement spatial de ces éléments sont les paramètres qui caractérisent un paysage (Burel and Baudry, 1999). C'est ainsi qu'on distingue la quantité d'habitat, l'hétérogénéité du paysage et la fragmentation. Ces traits ou caractéristiques du paysage sont considérés comme les plus importants et ayant des effets connus sur la diversité des communautés d'insectes herbivores (Bailey *et al.*, 2010; Corcos *et al.*, 2017; Rossetti *et al.*, 2017).

## 2. Les différents traits de paysage et leurs influences sur les communautés d'insectes herbivores

### a. La quantité d'habitat

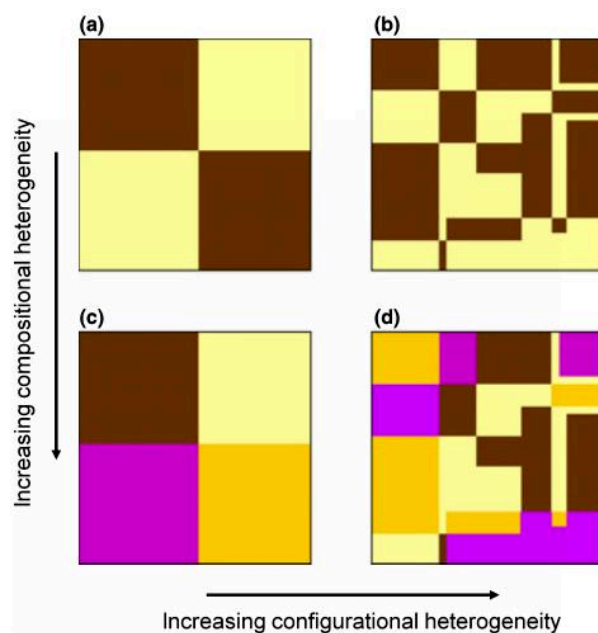


**Figure 2 :** Illustration simplifiée de l'hypothèse de la quantité d'habitat « *The habitat amount hypothesis* » montrant la corrélation positive entre la quantité d'habitat et la diversité spécifique. Tirée de Melo *et al.* (2017) et inspirée de Fahrig (2013).

La notion d'habitat est utilisée pour décrire l'endroit dans lequel un groupe d'espèces trouve les ressources naturelles suffisantes afin qu'elle puisse vivre et se reproduire normalement. La quantité d'habitat est le nombre de patches d'habitat présents dans un paysage, qu'une espèce exploite. La quantité d'habitat est directement liée à la biologie de l'espèce étudiée. Par exemple, pour des espèces strictement forestières, la quantité d'habitat sera uniquement les patches de forêt présents dans le paysage. Tandis que pour des espèces ubiquitaires, la quantité d'habitat prendra en compte l'ensemble des patches des différents types d'habitat. Dans un paysage, les patches d'habitat constituent des unités spatiales naturelles permettant d'enregistrer et d'analyser la richesse spécifique, l'abondance et l'apparition d'espèces. Cette assertion implique que les limites ou les bords des patches contiennent ou délimitent des populations et des communautés, de sorte que chaque patch représente une entité

écologique significative (Fahrig, 2013). La quantité d'habitat d'un paysage affecte la biodiversité à travers multiple processus incluant la reproduction, la mortalité, la dispersion, les extinctions locales, et les interactions spécifiques opérant à différentes échelles spatiales et temporelles (Addicott *et al.*, 1987). Les études empiriques ont montré que les effets de la quantité d'habitat sur la biodiversité sont régulièrement forts et positifs à travers les régions et les taxons (Fahrig, 2003; Ewers and Didham, 2006; Smith, Fahrig and Francis, 2011). En effet, Fahrig (2013) a montré à travers l'hypothèse de la quantité d'habitat « *The habitat amount hypothesis* » (**Figure 2**) que la richesse spécifique des organismes d'un habitat donné est positivement influencée par le nombre de patches d'habitat présent dans le paysage. Plus de patches d'habitat entraîne une meilleure répartition spatiale de la ressource, par conséquent, la compétition pour l'espace vitale est fortement réduit.

b. L'hétérogénéité du paysage

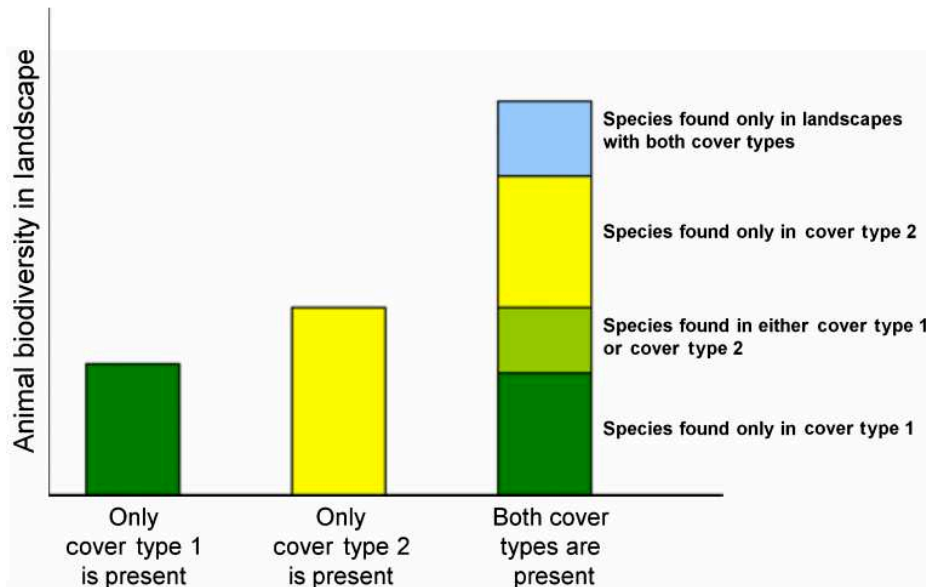


**Figure 3** : Illustration des deux composantes de l'hétérogénéité spatiale: l'hétérogénéité de composition et l'hétérogénéité de configuration. Chaque grand carré est un paysage et les différentes couleurs représentent différents types de couverture végétal (habitat) dans les paysages. L'hétérogénéité de la composition augmente avec l'augmentation du nombre et / ou de l'uniformité des types de couverture. L'hétérogénéité de configuration augmente avec la complexité croissante du modèle spatial (Fahrig *et al.*, 2011)

Pour comprendre l'hétérogénéité paysagère, deux composantes ont été définies : la composition et la configuration. Un paysage plus hétérogène est un paysage qui a une plus grande variété de types de couvert (hétérogénéité de composition) et/ou un arrangement spatial plus complexe de ses couverts (hétérogénéité de configuration) (Fahrig and Nuttle, 2007; Fahrig *et al.*, 2011; **Figure 3**). Un paysage est dit hétérogène lorsqu'il est composé d'un mélange d'écosystèmes et plusieurs types d'usage des terres (Tscharntke *et al.*, 2012). Cette hétérogénéité est liée à une variation spatiale des conditions environnementales d'origine naturelle (topologie, végétation naturelle), anthropique (usage des terres), ou d'une combinaison des deux (Duflot, 2013). Ces différents facteurs qui créent de l'hétérogénéité agissent à différentes échelles spatiales. On distingue les habitats constitutifs d'un paysage en s'intéressant généralement à leur usage « *land use* » et à leur végétation « *land cover* » (Duflot, 2013). Ainsi, on identifie des habitats naturels, tels que les forêts, les prairies permanentes, etc., et des habitats anthropisés, tels que les zones urbanisées, les champs cultivés, etc. Ces différents habitats sont souvent de formes parcellaires, et entre eux se trouvent des éléments linéaires comme les bordures des champs, les haies, les traçages des routes, etc. Les habitats anthropisés tels que les zones cultivées, contrairement à ce que l'on pourrait penser, sont très hétérogènes, du fait de la diversité des types de cultures, des successions culturales (rotations), de la taille et de l'arrangement spatial des parcelles, et de l'allocation d'usage des parcelles par les agriculteurs (Thenail *et al.*, 2009, 2012)

Du point de vue fonctionnel, l'hétérogénéité structurelle d'un paysage est généralement associée positivement avec la diversité faunique à différentes échelles spatiales, notamment chez les arthropodes (Hansen, 2000). A mesure que différents types de couvert végétal s'ajoutent à un paysage, la biodiversité augmente grâce à l'accumulation d'espèces associées aux différents types de couvert végétal. D'autres espèces apparaissent également parce qu'elles sont associées à la fois à plusieurs types de couvert végétal (**Figure 4**, page suivante). Cette augmentation de la richesse spécifique n'est pas nécessairement linéaire, mais dépend des réponses des différentes espèces à la combinaison des ressources fournies par ces types de végétation (Fahrig *et al.*, 2011). Dunning *et al.* (1992) ont appelé ce phénomène complémentarité du paysage ou « *landscape complementation* », dans lequel les différents habitats d'un paysage sont nécessaires aux différents moments du cycle de vie d'un organisme, ou fournissent des ressources complémentaires, telles que des sites d'alimentation et de ponte, à un moment donné. Le partage des niches « *niche partitioning* » entre espèces compétitrices a été largement documenté (McKane *et al.*, 2002; Silvertown, 2004); il s'en suit que les paysages

hétérogènes ont plus de ressources, fournissent plus d'opportunités pour un tel partage, et peuvent ainsi supporter une diversité spécifique plus grande que les paysages homogènes (Smith and Lundholm, 2012; Stein and Kreft, 2015). Ainsi, l'hétérogénéité environnementale permet de surmonter les effets négatifs de l'exclusion compétitive sur la richesse de la communauté (Herbertsson *et al.*, 2016).

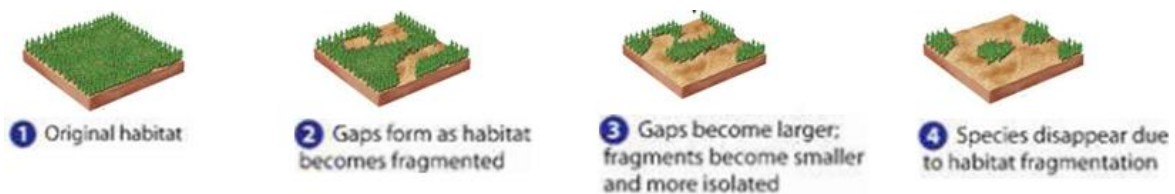


**Figure 4 :** Illustration de la complémentarité du paysage « *landscape complementation* » sur la biodiversité. La biodiversité animale augmente avec le nombre de types de couvertures dans le paysage, car un sous-ensemble d'espèces présentes dans chaque type de couvert se trouve uniquement ou préférentiellement dans ce type de couvert. Les paysages qui contiennent plusieurs types de couvertures pourraient avoir une biodiversité globale plus élevée que ce que l'on pourrait prévoir en ajoutant simplement les espèces associées à chaque type de couvert individuellement. L'augmentation de la biodiversité serait due à la présence d'espèces nécessitant la présence de deux ou plusieurs types de couvertures dans un paysage (Fahrig *et al.*, 2011)

### c. La fragmentation

Contrairement à la quantité d'habitat et l'hétérogénéité du paysage, la fragmentation est le trait de paysage le plus controversé concernant ses prédictions sur la biodiversité. La controverse de la fragmentation se repose d'abord sur sa définition. Il existe deux conceptualisations majeures de la fragmentation des paysages qui prédisent des effets contradictoires sur la biodiversité. La première conceptualisation définit la fragmentation comme étant la dégradation ou la détérioration graduelle des paysages qui conduit

inévitablement à la perte des habitats, en passant par le morcellement de ces habitats en fragments ou patchs plus petits et plus isolés, séparés par une matrice de couverture terrestre transformée par l'Homme (**Figure 5**). Cette définition est soutenue par de nombreux auteurs comme Haddad *et al.* (2015) et Fletcher *et al.* (2018). Cette approche classique considère la fragmentation comme étant corrélée à la perte d'habitats avec des effets écologiques négatifs (Haddad *et al.*, 2015). Cette fragmentation conduit à l'isolement des communautés. Les communautés d'insectes herbivores isolées géographiquement sont plus vulnérables et, soumises à l'impact de la stochasticité environnementale, sont menacées d'extinction (Rossetti *et al.*, 2017). En effet, la théorie de la biogéographie insulaire ou « *The Theory of Island biogeography* » prédit que les communautés persistent majoritairement dans les habitats plus grands et interconnectés capables de soutenir une plus grande diversité que dans les habitats petits et isolés (MacArthur and Wilson, 1967; **Figure 5**)



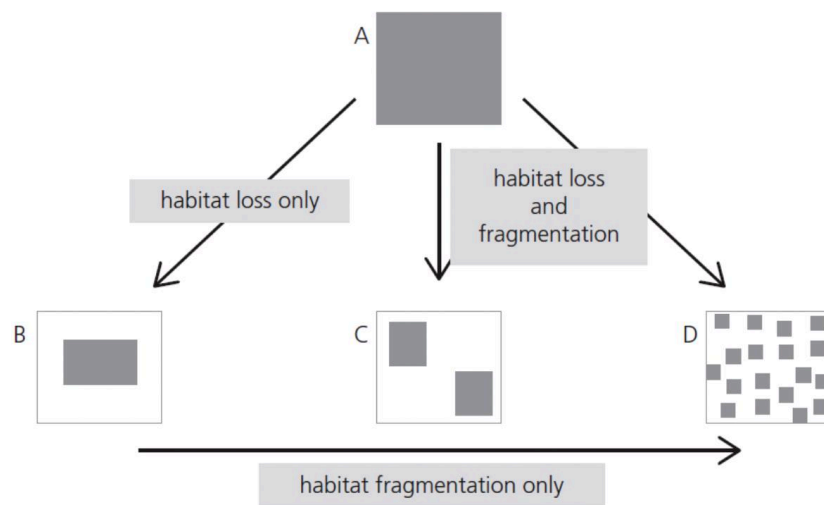
copyright © 2008 pearson education inc. publishing as pearson benjamin cummings

**Figure 5** : Illustration de la théorie de la biogéographie insulaire. Du fait des activités humaines, en l'occurrence l'urbanisation et l'agriculture, la forêt se fragmente. Les petits fragments de forêt restant perdent de la diversité plus rapidement.

Cependant, un autre courant d'écologues réfute l'idée selon laquelle la fragmentation est synonyme de perte d'habitats. Franklin *et al.*, (2002) et Fahrig (2017, 2019) différencient la fragmentation et la perte d'habitats comme étant deux processus distincts. Pour eux, la fragmentation est juste la conversion d'un grand habitat continu en de plus petits blocs ou îlots d'habitats séparés les uns des autres avec des tailles et des configurations variables (Bennett, 2003). La fragmentation peut être associée à la perte d'habitats, mais pas inéluctablement, parce qu'il peut avoir perte d'habitats sans qu'il y ait processus de fragmentation précédemment. Pour expliquer cela, Fahrig (2017) dans la **Figure 6** (page suivante) illustre trois situations possibles permettant de différencier fragmentation et perte d'habitat : (1) la perte d'habitats sans fragmentation, (2) la fragmentation associée à la perte d'habitat, (3) la fragmentation sans perte d'habitat. Fahrig (2017) et Fahrig *et al.* (2019) expliquent que les effets négatifs de la fragmentation sur la biodiversité sont en réalité dus à la perte d'habitats. La fragmentation



*stricto sensu* c'est-à-dire sans perte d'habitat entrainerait plutôt des effets positifs à la biodiversité. Fahrig (2013, 2017) explique que les paysages fragmentés contiennent plus de patches d'habitats, par conséquent ont une connectivité fonctionnelle plus importante que les paysages continus. Toutefois, la fragmentation n'est positive pour la biodiversité que si les patches d'habitats sont à une distance d'isolement ne dépassant pas le seuil de dispersion des espèces considérées (Bonte *et al.*, 2012). D'après le modèle en pas japonais ou « *stepping-stone* », avoir plus de patches d'habitats à des distances courtes serait bénéfique à la dispersion (Saura *et al.*, 2014).



**Figure 6 :** Différence entre la fragmentation *stricto sensu* et la perte d'habitat. Les rectangles noirs représentent les limites du paysage, l'habitat est représenté en gris et la matrice paysagère en blanc. Tirée de (Boncourt, 2019) et inspirée de Fahrig (2017)

## Vers les gradients d'altitude...

Bien que les effets des traits de paysage sur les communautés d'insectes herbivores soient souvent variables dans la littérature, une tendance générale se dégage. La quantité d'habitat est le trait de paysage le plus dominant et ses effets sont généralement positifs sur la biodiversité. L'hétérogénéité du paysage contribue à apporter de la diversité dans les communautés d'espèces. Les effets de la fragmentation dépendent de la quantité d'habitat et de l'isolement des habitats. Bien qu'il est souvent rapporté que les effets de la quantité d'habitat demeurent plus forts que l'isolement des patches, une distance d'isolement des patches trop importante peuvent annuler les effets positifs de la fragmentation sur la biodiversité (Laanisto

*et al.*, 2013). Une des façons de comprendre l'influence des forces du paysage sur les communautés d'espèces est d'étudier ces communautés suivant des gradients d'altitude. En effet, les traits du paysage changent avec l'altitude. La quantité d'habitat exploitable d'une espèce diminue généralement avec l'altitude, et les paysages sont généralement plus hétérogènes en basses altitudes qu'en hautes altitudes. Par ailleurs, de nombreux impacts anthropiques directs tels que la perte d'habitat et la fragmentation, co-varient avec l'altitude, car ils sont généralement plus importants en basses altitudes là où se concentrent les populations humaines (Luck, 2007).

## **B. Etudier les gradients d'altitude et leurs effets sur la diversité des communautés d'insectes herbivores**

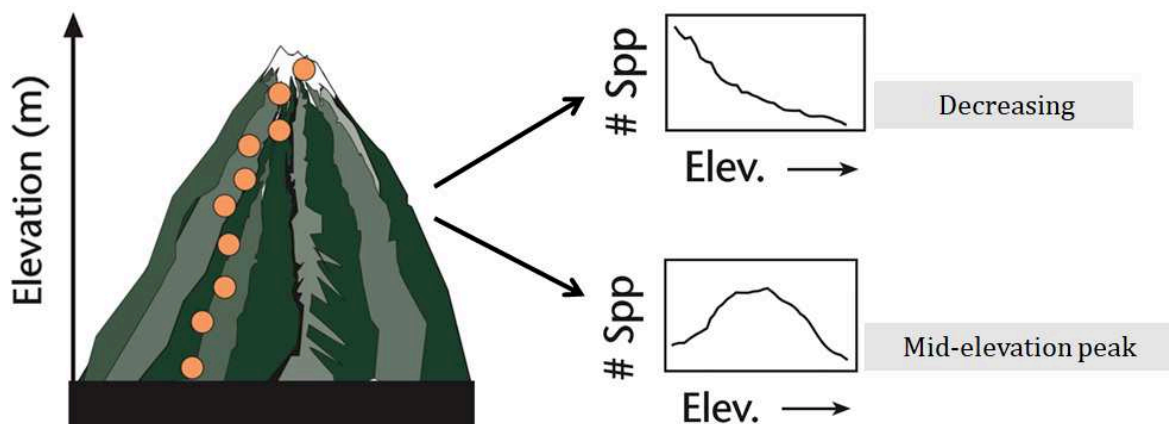
### 1. Généralités

Les gradients d'altitude sont fréquemment utilisés en écologie pour comprendre comment les communautés écologiques, celles des arthropodes dans notre contexte, répondent aux variations des variables environnementales (Sundqvist *et al.*, 2013; Lefebvre *et al.*, 2018). En effet, hormis les variables paysagères précédemment décrites, plusieurs variables climatiques varient au fur et à mesure qu'on monte en altitude. Il s'agit des variations de température, du pourcentage de l'humidité de l'air et/ou des précipitations, de la pression partielle des gaz atmosphériques, de la turbulence de l'atmosphère et de la vitesse du vent, de l'ensoleillement comprenant le rayonnement ultraviolet à différentes longueurs d'ondes (Barry, 1992; Hodkinson, 2005). Ces paramètres climatiques interagissent et forment une enveloppe environnementale dans laquelle les insectes survivent et se reproduisent. La majorité des études portant sur les gradients d'altitude se sont particulièrement intéressées aux variations de température. La température diminue en moyenne d'environ 0,65 °C pour chaque 100 m d'élévation (Barry and Chorley, 2009). Les arthropodes font partie des groupes d'organismes qui montrent de fortes réponses à ces variations de température, du fait que cette dernière contrôle leur physiologie et intervient dans le développement des stades juveniles et l'activité de reproduction des adultes (Bale *et al.*, 2002). Ces variations de température sont par conséquent déterminantes dans la distribution des espèces le long des gradients d'altitude (Corcos *et al.*, 2018).

Concernant les autres variables environnementales, l'élévation de l'altitude s'accompagne d'une diminution progressive de la pression atmosphérique totale et de la pression partielle des autres gaz atmosphériques tels que l'Oxygène et le Dioxyde de Carbone, une augmentation de l'exposition au rayonnement solaire et de la vitesse du vent (Hodkinson, 2005). Quant aux précipitations et à l'humidité relative, elles présentent un pattern plus variable, le long de l'altitude, selon les zones géographiques. Le pattern le plus rencontré est l'augmentation des précipitations avec l'altitude. Ce pattern prédomine dans les régions tempérées ou arides (Barry and Chorley, 2009). Dans les montagnes tropicales, on rencontre des patterns divers. Les pics de précipitations maximales peuvent être rencontrés soit en basse altitude, soit en altitude moyenne, soit en haute altitude (Körner, 2007).

L'étude des effets des gradients d'altitude sur les communautés herbivores est devenue avec le temps un domaine clé dans la recherche en écologie, souvent basée sur des approches de modélisation qui cherchent à déterminer les relations entre la richesse spécifique ou la dynamique des communautés et les variables environnementales, permettant ainsi de prédire les réactions futures des communautés face au contexte actuel du changement climatique global et de la perte des habitats (Bellard *et al.*, 2012).

## 2. Patterns de diversité des communautés d'insectes herbivores sous l'influence des gradients d'altitude



**Figure 7** : Illustration des patterns de diversité spécifique généralement observés dans les études de gradients d'altitude. Les cercles oranges représentent les zones d'échantillonnage. Adaptée de (McCain and Grytnes, 2010).

En réponse à l'augmentation de l'altitude, la diversité spécifique des communautés d'insectes herbivores suit généralement deux types de patterns : la décroissance continue et le *mid-elevation peak* (McCain and Grytnes, 2010; **Figure 7**). La décroissance continue se produit

lorsque la diversité, forte à la base, décroît régulièrement avec l'altitude. Le *mid-elevation peak*, comme son nom l'indique, se produit lorsque la diversité, faible en basses altitudes, augmente jusqu'à atteindre son maximum dans les altitudes moyennes et chute dans les altitudes extrêmes. Très dépendants de la région géographique étudiée, les patterns de variation de la diversité spécifique suivant l'altitude sont aussi liés au groupe taxonomique (McCain, 2009; McCain and Grytnes, 2010; Chamberlain *et al.*, 2016). Par exemple, des méta-analyses chez les vertébrés terrestres ont montré que la prédominance d'un pattern particulier de la richesse spécifique suivant l'altitude était clairement liée au taxon (McCain, 2005, 2007; Rahbek, 2005). Les études portant sur les plantes ont montré que celles-ci suivent généralement le pattern *mid-elevation peak* (Rahbek, 2005). Du fait que les insectes herbivores soient intimement liés aux plantes on suppose que le *mid-elevation peak* (Rahbek, 2005) serait aussi le pattern général chez les insectes herbivores le long de l'altitude. Cependant, des rares cas d'augmentation de la richesse spécifique suivant l'altitude ont également observés chez les insectes herbivores (Brehm *et al.*, 2003; Sanders *et al.*, 2003). Récemment, Lefebvre *et al.* (2018) ont montré que la diversité des diptères anthophiles demeurait constante jusqu'à 2700 m d'altitude.

Les causes justifiant les patterns de diversité suivant l'altitude sont très nombreuses, et peuvent être groupées en quatre catégories : le climat, l'espace, l'histoire évolutive, les interactions biotiques et les influences du paysage (McCain, 2009). (1) Les causes climatiques sont basées sur les variables environnementales telles que la température, les précipitations, l'humidité et le couvert nuageux qui influencent la disponibilité en énergie et la productivité des écosystèmes se trouvant le long de l'altitude (Hawkins *et al.*, 2003; Currie *et al.*, 2004). (2) Les causes spatiales sont basées sur la relation richesse spécifique – surface d'habitat et l'hypothèse de la contrainte spatiale. La relation richesse spécifique – surface d'habitat suppose que le nombre d'espèces est corrélée positivement avec la surface d'habitat. Ainsi, la base d'une montagne plus large devrait abriter plus d'espèces que le sommet qui est plus étroit (McCain, 2007). L'hypothèse de la contrainte spatiale, encore appelée le *mid domain effect*, suppose que lorsque plusieurs groupes d'espèces occupent aléatoirement un espace, les gammes d'espèces ont tendance à se chevaucher davantage vers le centre (Colwell and Lees, 2000). C'est de cette théorie que découle le pattern *mid-elevation peak* au sein duquel les espèces sont davantage situées dans les moyennes altitudes. (3) Les causes évolutives historiques prédisent que suivant l'altitude, la diversité est maximale dans la zone où il y a un optimum évolutif, c'est-à-dire possédant des taux de spéciation élevés et des risques d'extinction faibles (Mittelbach *et al.*, 2007). (4) Les interactions biotiques incluent par exemple la compétition interspécifique, le

mutualisme et la prédation ; et les influences paysagères incluent l'hétérogénéité et la complexité du paysage. Il est toutefois difficile de discriminer la part exacte de chaque cause précitée dans les patterns de diversité observés suivant l'altitude, étant donné que l'influence de chaque facteur, aussi bien biotique qu'abiotique varie au fur et à mesure qu'on change d'altitude.

## **Vers la prédation...**

Les variables environnementales telles que le paysage et l'altitude influencent les communautés d'insectes herbivores de façon directe, en affectant leur diversité, leur composition et leur distribution spatiale. Mais elles agissent aussi de façon indirecte en altérant les relations trophiques associant les insectes herbivores et leurs ennemis naturels (Sam *et al.*, 2015; Frey *et al.*, 2018). Par exemple, il est montré que suivant le gradient d'hétérogénéité d'un paysage, les milieux hétérogènes seraient favorables à une meilleure régulation des communautés d'insectes herbivores (Haan *et al.*, 2019) que les milieux homogènes, due à une forte diversité d'ennemis naturels (i.e. contrôle *top-down*). De même que la fragmentation influencerait le contrôle *top-down* de telle sorte que les paysages fragmentés agiraient négativement sur la suppression des insectes herbivores due à la rareté des ennemis naturels (Kruess and Tschamntke, 2000). D'autres études prédisent une forte régulation des insectes herbivores uniquement en basses altitudes due à une meilleure représentation des ennemis naturels dans ces localités (Roslin *et al.*, 2017). Dans tous ces exemples cités, il ressort que diversité d'ennemis naturels égale forte suppression des insectes herbivores. Une telle affirmation a permis de porter notre attention sur le rôle de la prédation dans la dynamique des insectes herbivores et du rôle des ennemis naturels sur cette dynamique.

## 2e Partie : Le contrôle top-down dans la dynamique des communautés d'insectes herbivores

### A. Le contrôle top-down : définition et rôle

Quand on parle de contrôle top-down, on fait directement allusion à la pression de prédation qu'exercent les ennemis naturels sur les insectes phytophages. On définit la prédation comme une relation trophique dans laquelle une espèce, le prédateur, se nourrit d'une autre espèce, la proie (Sih, 1994). Les principaux ennemis naturels des insectes phytophages sont les arthropodes prédateurs, les parasitoïdes et les oiseaux insectivores. Les parasitoïdes se différencient des prédateurs classiques du fait qu'ils pondent les œufs sur (ectoparasites) ou dans (endoparasites) le corps de leurs hôtes, et les larves une fois éclosent, tirent leurs ressources alimentaires durant un temps plus ou moins long de leur développement, ce qui entraîne la mort de leur victime.

En consommant les herbivores, les ennemis naturels régulent les densités de ceux-ci. Cet effet de régulation favorise cependant la diversité dans les communautés d'herbivores. En général, les ennemis naturels consomment préférentiellement les espèces herbivores plus compétitrices, parce qu'elles sont plus abondantes. Un tel effet de consommation soulage la pression concurrentielle sur les autres espèces moins compétitrices, donc moins abondantes, ce qui va permettre ainsi la coexistence de multiples espèces dans les communautés d'herbivores (Levin, 1970; Chesson, 2000). Chesson (2000) explique que la prédation, dans son rôle de maintien de la diversité dans les communautés des insectes herbivores, fonctionnent de deux manières principales : (1) elle est égalisatrice, parce qu'elle a tendance à minimiser les différences de fitness moyenne entre les espèces compétitrices chez les herbivores et (2) elle est stabilisatrice, parce qu'elle a tendance à diminuer les interactions interspécifiques négatives entre les espèces herbivores.

Les ennemis naturels jouent aussi un rôle prépondérant dans le maintien des équilibres écologiques. En régulant l'abondance et en maintenant la diversité dans les communautés herbivores, les ennemis naturels affectent indirectement, les autres services écosystémiques notamment la production primaire, en augmentant le succès reproducteur des plantes, ce qui favorise le cycle des nutriments (Fukami *et al.*, 2006; Schmitz, 2006). Cet effet indirect des ennemis naturels sur le niveau trophique basal, les plantes, est communément appelé cascade trophique.

## B. Plus de prédateurs, forte prédation ?

L'importance de la diversité chez les ennemis naturels dans la détermination de la suppression des herbivores n'est plus à démontrer (Denoth *et al.*, 2002; Casula, *et al.*, 2006; Letourneau *et al.*, 2009; Dainese *et al.*, 2019). En général, plus de prédateurs engendrent une plus forte régulation des herbivores. Ceci a été étudié aussi bien théoriquement qu'expérimentalement dans les écosystèmes naturels et dans les agrosystèmes. Par exemple, en jouant sur la diversité des prédateurs, Alhadidi *et al.* (2018) ont montré qu'une communauté de prédateurs composée d'*Adalia bipunctata* (Coccinellidae) et d'*Aphidius ervi* (Braconidae) avait une plus forte suppression sur des pucerons verts du pois *Acyrtosiphon pisum* (Aphididae) qu'une communauté exclusivement composée de coccinelles. Plus récemment, en se basant sur des données compilées de 89 études faites à travers le monde, une méta-analyse a montré que les services écosystémiques de la biodiversité, notamment ceux concernant la régulation des herbivores, sont corrélés positivement avec la richesse spécifique des ennemis naturels (Dainese *et al.*, 2019). La justification principale à cela est que la présence de plusieurs prédateurs augmente le taux de consommation de la proie via l'addition ou le synergisme des actions des prédateurs (Losey and Denno, 1998; Sih *et al.*, 1998; Schmitz, 2007; Letourneau *et al.*, 2009).

### 1. Effets additifs de multiples prédateurs

Les études théoriques basées sur la modélisation des dynamiques des populations décrivent les effets additifs des prédateurs lorsque la mortalité des herbivores, due à l'action combinée de plusieurs prédateurs est égale à la somme des mortalités causées par chaque prédateur pris isolément (Losey and Denno, 1998; Sih *et al.*, 1998; Schmitz, 2007; Letourneau *et al.*, 2009). Du point de vue fonctionnel, l'effet additif s'explique par le fait que les attributs et/ou fonctions des prédateurs sont complémentaires, ainsi les actions des prédateurs sur la proie s'additionnent (Schmitz, 2007; Letourneau *et al.*, 2009). Les effets additifs se produisent souvent lorsque des prédateurs attaquent les ressources à différents moments et/ou sur différentes localités (Sih *et al.*, 1998). Il y a alors répartition des ressources, couramment appelé phénomène de *resource partitioning*, dans l'espace ou dans le temps (Jonsson *et al.*, 2017). Par exemple, lorsque les prédateurs attaquent les herbivores sur différentes parties de la plante, l'exploitation d'une proie à différents stades de son développement, ou sur différentes saisons au cours de l'année, etc. Les effets additifs se produisent également lorsque les prédateurs ont des différences nettes dans leurs régimes alimentaires et leurs stratégies de chasse (Snyder *et al.*, 2008; Alhadidi *et al.*, 2018). Par exemple, les parasitoïdes vont pondre leurs œufs dans les

larves d'une proie qui ont échappé à un prédateur généraliste. De même que les prédateurs à l'affût vont visiter les patches que les prédateurs actifs n'ont pas pu visiter.

## 2. Effets synergiques de multiples prédateurs

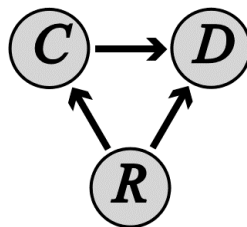
Dans un réseau trophique à plusieurs espèces, les interactions complexes entraînent souvent des réponses non linéaires. En effet, les actions de plusieurs prédateurs sur les proies ne se combinent pas forcément de manière additive, car les prédateurs et les proies peuvent modifier leurs comportements en présence d'une autre espèce. Ce qui peut changer l'ampleur ou la direction de l'interaction prédateur-proie (Sokol-Hessner and Schmitz, 2002; Barrios-O'Neill *et al.*, 2014). Il arrive que l'action combinée de multiples prédateurs entraîne chez les proies une mortalité supérieure à la somme des mortalités causées par chaque prédateur pris isolément. Ceci résulte d'un synergisme des effets des prédateurs (Schmitz, 2007; Letourneau *et al.*, 2009). Les effets synergiques révèlent que les attributs et/ou les fonctions des prédateurs dans la communauté interagissent positivement de telle sorte que la force de prédation sur les communautés herbivores soit plus importante que prévue. C'est le cas lorsqu'il y a phénomène de facilitation mutuelle entre les prédateurs, par exemple, lorsque la présence d'un prédateur améliore la capture des proies de l'autre prédateur. Les effets synergiques sur les herbivores sont fréquents dans la nature et ont été largement démontrés dans les études. Un exemple classique, les pucerons verts du pois *Acyrtosiphon pisum* (Aphididae) attaqués par *Coccinella septempunctata* (Coccinellidae), fuient la prédation de ce dernier, tombent au sol et subissent alors la prédation de *Harpalus pensylvanicus* (Carabidae). Lorsque les pucerons fuient le deuxième prédateur, ils se retrouvent à nouveau à la portée de la coccinelle (Losey and Denno, 1998). La facilitation a été également observée entre prédateurs généralistes et parasitoïde dans laquelle *Aphidius ervi* (Braconidae) a profité de la présence d'*Harmonia axyridis* (Coccinellidae) et *Nabis* sp. (Nabidae) pour parasiter davantage *Acyrtosiphon pisum* (Aphididae) (Cardinale *et al.*, 2003). Les effets synergiques se produisent généralement lorsque l'espace occupé par les prédateurs couvre intégralement l'espace de la proie, par conséquent, la proie n'a aucune chance de s'échapper (Schmitz, 2007).



## Vers la prédation intraguilde...

Qu'ils soient additifs ou synergiques, les effets de multiples prédateurs sur les communautés herbivores nécessitent un certain synchronisme dans les actions de prédation des prédateurs. Ce synchronisme, qui est la conséquence de la complémentarité dans les régimes alimentaires et les stratégies de chasse des prédateurs, se manifeste généralement à travers du *resource partitioning* dans l'espace et/ou dans le temps. Cependant, un nombre important d'études a démontré l'existence d'interactions antagonistes entre prédateurs pouvant influencer le contrôle des prédateurs sur les herbivores. Ces interactions regroupent tout ce qui est interférence compétitive entre prédateurs pour la ressource, la prédation intraguilde, l'hyperparasitisme, etc. La prédation intraguilde est celle qui a suscité le plus d'attention dans la littérature et particulièrement dans cette thèse.

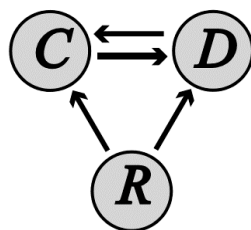
### C. La prédation intraguilde et son influence dans la suppression des communautés d'insectes herbivores



**Figure 8 :** Illustration de la prédation intraguilde. D: le prédateur intraguilde ou le top prédateur ; C: la proie intraguilde ou le prédateur subordonné ; R: la ressource commune ou la proie extraguilde (HilleRisLambers and Dieckmann, 2003)

La prédation intraguilde est la combinaison de la compétition d'exploitation et de la prédation entre compétiteurs potentiels qui utilisent des ressources similaires (Polis *et al.*, 1989; Fonseca *et al.*, 2017). En d'autres termes, c'est une interaction biologique au cours de laquelle

des prédateurs consomment d'autres prédateurs avec lesquels ils partagent les mêmes proies. Depuis qu'elle a été mise en lumière par Polis *et al.* (1989), la prédation intraguilde a reçu une attention considérable dans la littérature, notamment pour son ubiquité, et sa capacité à moduler la dynamique des populations et la structure des communautés (Ellner and Becks, 2011; Hin *et al.*, 2011). Les modèles théoriques prédisent que la prédation intraguilde entraîne une dynamique de populations plus complexe que la compétition et la prédation seules, et peut entraîner l'exclusion ou la coexistence des espèces, ou à des états alternatifs dans les communautés (Polis and Holt, 1992; Holt and Polis, 1997; Holt and Huxel, 2007). De manière simple, la prédation intraguilde peut être illustrée comme un système comprenant trois espèces (**Figure 8**), une première espèce compétitrice, le prédateur intraguilde, se nourrissant de la deuxième espèce compétitrice, la proie intraguilde, et une ressource partagée, la proie extraguilde, qui est consommée par les deux compétiteurs (Polis and Holt, 1992; Holt and Polis, 1997). La prédation intraguilde est caractérisée par son intensité, sa direction et sa symétrie (Lucas, 2005). L'intensité fait référence à la fréquence à laquelle la prédation intraguilde se produit dans une combinaison spécifiée de prédateurs (Lucas *et al.*, 1998). La direction fait référence à l'identité du prédateur intraguilde et de la proie intraguilde dans l'interaction. La prédation intraguilde peut-être unidirectionnelle lorsque l'un des compétiteurs est toujours le prédateur et l'autre compétiteur est toujours la proie, ou bidirectionnelle lorsque les deux compétiteurs s'attaquent mutuellement. Le prédateur intraguilde devient la proie intraguilde et vice versa. Dans ce cas on parle de prédation intraguilde réciproque (**Figure 9**).



**Figure 9** : Illustration de la prédation intraguilde réciproque. D et C sont les prédateurs et R est la ressource commune ou la proie extraguilde (HilleRisLambers and Dieckmann, 2003)

Dans le cas d'une prédation intraguilde réciproque, la symétrie fait allusion à l'agressivité qu'a un prédateur sur l'autre. Ainsi, on parle de prédation intraguilde réciproque

asymétrique lorsqu'un prédateur est plus attaqué par l'autre prédateur, ce qui est plus fréquent dans la nature, et de prédation intragilde réciproque symétrique lorsque l'agressivité d'un prédateur vis-à-vis de l'autre prédateur est la même. La prédation intragilde réciproque est fréquemment observée dans les systèmes comprenant des prédateurs généralistes (Montserrat *et al.*, 2012).

1. Les effets négatifs de la prédation intragilde dans la suppression des insectes herbivores

Les effets de la prédation intragilde sur les communautés d'insectes herbivores ont été largement étudiés (Frago, 2016; Fonseca *et al.*, 2017). Il est prédit généralement que la prédation intragilde affecte négativement la suppression des herbivores. Les modèles théoriques ont montré que la prédation intragilde réduit le taux de consommation des prédateurs sur leurs proies (Losey and Denno, 1998; Sih *et al.*, 1998; Schmitz, 2007; Letourneau *et al.*, 2009). Ceci est la conséquence de l'exclusion du prédateur moins compétiteur dans l'interaction. En effet, Finke et Denno (2003) ont trouvé que l'exclusion de *Tytthus vagus* (Miridae) par *Pardosa littoralis* (Lycosidae) entraînait une augmentation des populations de *Prokelisia* sp. (Delphacidae). De même que, la prédation intragilde d'*Orius laevigatus* (Anthocoridae) sur *Neoseiulus cucumeris* (Phytoseiidae) réduisait la mortalité de *Frankliniella occidentalis* (Thripidae) (Shakya *et al.*, 2010). Schmitz (2007) explique que la réduction de la mortalité des proies due à la prédation intragilde, se produit lorsque les prédateurs n'ont aucune complémentarité dans leur mode de chasse et ont des niches qui se chevauchent ne couvrant pas assez l'espace occupé par la proie partagée. Dans ce cas, la proie peut échapper aux prédateurs en recherchant des habitats inaccessibles aux prédateurs, et les prédateurs vont alors se consommer entre eux. De telles conditions, rendent propice la prédation intragilde du fait de la rareté de la proie.

2. Les effets positifs de la prédation intragilde dans la suppression des insectes herbivores

La prédation intragilde peut aussi entraîner une forte suppression d'herbivores (Finke and Denno, 2006; Messelink *et al.*, 2013; Frago and Godfray, 2014). Ceci arrive lorsque le prédateur moins compétiteur n'est pas exclu. Les théories de la prédation intragilde prédisent que les espèces qui s'engagent dans ce type d'interaction ne peuvent coexister que sous certaines conditions restrictives. Les premiers modèles théoriques ont suggéré que la coexistence des espèces dans une prédation intragilde n'était possible que lorsque la proie

intraguilde est plus efficace que le prédateur intraguilde, dans la prédation de la proie commune (Polis and Holt, 1992; Diehl and Feissel, 2001). Cependant, ce cadre théorique s'est révélé trop restrictif et d'autres modèles plus complexes ont rendu les conditions de coexistence plus flexibles. Par exemple, les espèces qui s'engagent dans une prédation intraguilde peuvent coexister lorsque les espèces compétitrices sont structurées par âge, c'est-à-dire la proie commune est attaquée à la fois par le prédateur intraguilde adulte et la proie intraguilde juvénile, et c'est cette dernière qui est consommée par le prédateur intraguilde (Schellekens and van Kooten, 2012; Fonseca *et al.*, 2018). La proie intraguilde échappe alors à la pression de prédation une fois devenue adulte. D'autres études ont également révélé que les prédateurs ne peuvent coexister que s'il y a différenciation de niche des prédateurs dans l'espace et/ou dans le temps (Janssen *et al.*, 2007; Marques *et al.*, 2018; Prescott and Andow, 2018). Dans ce cas, les rencontres des prédateurs sont limitées. Dans tous les cas, la coexistence des prédateurs dans une prédation intraguilde stabilise l'interaction, par conséquent, le contrôle de la proie commune est renforcé.

### **Vers la recherche agronomique...**

Il est maintenant clair qu'un spectre complet d'interactions est possible au sein d'un système top-down composé de plusieurs prédateurs. Des interactions additives et synergiques dues à la répartition des ressources ou à des modes d'alimentation complémentaires, et des interactions antagonistes dues à la prédation intraguilde et à des interférences de compétition. La compréhension de ces différents mécanismes fournit des connaissances fondamentales sur l'écologie des communautés des insectes, mais est également indispensable pour un contrôle biologique efficace des ravageurs.

La lutte contre les ravageurs des cultures est basée avant tout sur une compréhension approfondie et une gestion intelligente des systèmes agricoles. Il s'agit donc de gérer les insectes ravageurs aussi bien dans leurs relations trophiques, que dans leurs réactions face aux variations de l'environnement. Pour ce faire, la recherche agronomique a généralement recours à l'écologie. Cette discipline qui concilie l'écologie aux techniques et pratiques agricoles est communément appelée l'agroécologie. L'agroécologie se construit en intégrant les principes théoriques de l'écologie à la redéfinition de l'agronomie (Stassart *et al.*, 2012). Ainsi, Dick

(1999) définit l'agroécologie comme l'application de l'écologie à l'étude, la conception et la gestion des agro-écosystèmes ou agrosystèmes. Centrée sur l'analyse des agrosystèmes et leur durabilité, l'agroécologie a pour ambition finale de renforcer les services écosystémiques des agrosystèmes, permettant ainsi l'amélioration du rendement des cultures (Deguine *et al.*, 2008).

## 3e Partie : Implications des concepts écologiques étudiés dans la recherche agronomique

### A. Introduction

Les agrosystèmes sont des écosystèmes modifiés par l'Homme pour assurer ses besoins, généralement alimentaires, cherchant la plus forte productivité. Dans les agrosystèmes, l'Homme favorise généralement certaines espèces au dépend des autres. Une des différences majeures entre les écosystèmes et les agrosystèmes est la complexité dans les interactions biotiques dont dépend la stabilité et l'équilibre des communautés (Grilli *et al.*, 2017). Dans les agrosystèmes, le réseau trophique est souvent simplifié et centré sur les plantes cultivées et les bioagresseurs. La faible diversité de plantes, engendre une faible diversité des niveaux trophiques supérieurs et une simplicité dans les interactions biotiques entre espèces. En conséquence, il arrive souvent qu'un phénomène de débordement ou « *outbreak* » se produise ; c'est-à-dire, une augmentation exponentielle de l'abondance d'un groupe d'espèces, des herbivores dans notre cas, sur une courte durée de temps (Grilli *et al.*, 2017). D'autre part, lorsqu'une espèce envahissante ne rencontre aucun ennemi naturel dans une aire d'introduction, elle se multiplie sans limite. Cette théorie communément appelée « *enemy release hypothesis* » expliquerait aussi l'expansion de niche de l'insecte herbivore qui devient alors nuisible (Colautti *et al.*, 2004). La compréhension de ces phénomènes présents dans les agrosystèmes est indispensable pour la mise en place d'une agriculture durable. Ainsi, en lutte biologique, le contrôle des ravageurs des cultures se fait avant tout de manière préventive plutôt que curative (Brust *et al.*, 2003). Il s'agit donc de gérer les agrosystèmes pour que les insectes nuisibles aient de la difficulté à trouver leurs hôtes et que les ennemis naturels soient suffisants pour maintenir la pression phytosanitaire en dessous d'un seuil économique et/ou écologique critique (Boisclair and Estevez, 2006). Pour ce faire, l'agriculture biologique est basée sur deux fondements: la biodiversité et la prévention (Boisclair and Estevez, 2006). Une plus grande

biodiversité favorisera un réseau trophique plus complexe et, théoriquement, une meilleure stabilité dans les agrosystèmes. Par conséquent, les pullulations de ravageurs dans les agrosystèmes seront moins probables. Quant à la prévention, elle correspond à l'étude de l'adaptation des espèces à l'environnement.

## **B. La diversité des ennemis naturels au service de la lutte biologique**

L'utilisation d'ennemis naturels, encore appelés antagonistes ou auxiliaires, dans la lutte contre les herbivores ravageurs de cultures représente une véritable alternative à la lutte chimique, et est considérée comme un moyen pour l'Homme de produire sa nourriture dans le respect de l'environnement et de la santé humaine. En assurant le contrôle des insectes ravageurs, les ennemis naturels procurent un important service aux cultures. La valeur annuelle de ce service était estimée à plus de 400 milliards de dollars US à l'échelle de la planète en 1997 (Jones and Sieving, 2006) et évaluée à environ 5 milliards de dollars US pour un pays comme le Canada en 2010 (Étillé, 2013). Les recherches écologiques ont souligné l'importance de maintenir la biodiversité dans le plus haut niveau trophique afin de permettre une régulation naturelle efficace des ravageurs. Le principe est que plusieurs prédateurs dans un agrosystème entraînent une plus forte suppression des ravageurs qu'un seul prédateur, puisqu'ils peuvent s'attaquer à différentes espèces de ravageurs en même temps, et/ou à des ravageurs à différents moments ou à différents endroits (Straub *et al.*, 2008). Des cas de complémentarité entre ennemis naturels ont été maintes fois rencontrés en lutte biologique. Premièrement, lorsque les prédateurs attaquent des différents ravageurs sur une même culture; la suppression globale de l'ensemble des ravageurs nécessite nécessairement plusieurs espèces de prédateurs (Myers *et al.*, 1989; Denoth *et al.*, 2002). Deuxièmement, les espèces d'ennemis naturels différentes dans leurs dynamiques saisonnières (i.e. phénologie), et certains prédateurs/parasitoïdes sont actifs plus tôt que tard dans la période de croissance des ravageurs. Par conséquent, le contrôle tout au long de l'année d'un complexe d'espèces de ravageurs nécessite plus d'une espèce d'ennemis naturels (Pfannenstiel and Yeagan, 2002). De même, les insectes herbivores peuvent vivre dans différents habitats au cours de l'année suivant leurs cycles de développement, tels que chez les organismes holométaboles dont les stades juvéniles et adultes vivent dans différents endroits et se nourrissent de différents aliments. Dans ce cas, une meilleure lutte contre de tels ravageurs résulte de la consommation de différents ennemis naturels qui attaquent l'herbivore sur toute la durée de son développement spatio-temporel (Ramirez and Snyder, 2009). Troisièmement,

lorsque des ennemis naturels dans les agrosystèmes présentent différents comportements de chasse qui pourraient se combiner pour tuer plus d'espèces de proies que n'importe quel groupe d'espèces prédatrices ayant le même mode de chasse (Northfield *et al.*, 2017).

### **C. La prédation intraguilde en lutte biologique**

La prédation intraguilde est un phénomène important à considérer en lutte biologique car elle peut avoir des conséquences contrastées dans la pratique (Rosenheim *et al.*, 1995). Elle peut générer une multitude d'effets indirects sur les espèces qui l'accompagnent, ce qui peut entraîner l'échec ou le succès d'un programme de lutte biologique (Lucas, 2001). L'échec survient lorsque les auxiliaires n'arrivent pas à contrôler l'explosion démographique des ravageurs car le top prédateur affecte négativement le prédateur subordonné et indirectement l'action de prédation de ce dernier sur les populations de ravageurs. Cependant, la prédation intraguilde n'est pas que négative pour la lutte biologique, elle peut parfois s'avérer être utile (Lucas, 2001; Müller and Brodeur, 2002). Pour rappel, l'utilisation d'une méthode de lutte biologique ne cherche pas à parvenir à une éradication totale de l'espèce ravageur, mais son objectif est de réduire suffisamment et durablement les effectifs du ravageur pour l'amener en dessous d'un seuil de nuisibilité, économiquement et/ou écologiquement acceptable (Boisclair and Estevez, 2006). Il est donc question d'établir un équilibre durable entre l'agent de lutte et l'espèce cible. De ce fait, la prédation intraguilde trouve alors toute son utilité. Lorsque la proie intraguilde est très agressive dans la prédation du ravageur, l'action du top prédateur sur la proie intraguilde permet de réduire l'agressivité de ce dernier dans la consommation de la proie. Ce qui entraîne un contrôle durable du ravageur dans le temps. On dit alors que les communautés ont atteint un point de stabilité. Toutefois, il est très complexe de définir les conditions dans lesquelles la prédation intraguilde a un effet stabilisateur dans la structure des communautés (Müller and Brodeur, 2002).

### **D. L'écologie du paysage au service de la lutte biologique**

Dans la mosaïque d'un paysage agricole, la fragmentation des habitats ou leur connexion jouent un rôle majeur dans la distribution et la survie des communautés aussi bien des ravageurs que des auxiliaires de cultures (Henein, Wegner and Merriam, 1998). De fait, ce rôle est à ce point important qu'il est maintenant clair que la dynamique d'un agrosystème peut

être influencée par les caractéristiques et l'organisation spatiale des éléments environnants (Polis, Anderson and Holt, 1997). Par conséquent, la régulation naturelle des ravageurs en est elle même affectée. La recherche et les stratégies phytosanitaires doivent donc s'opérer à une échelle qui permet la prise en compte de telles influences.

### Cas d'étude

Tiré de Boisclair et Estevez (2006)

Thies et Tschardtke (1999) ont mené des expériences à différentes échelles spatiales afin d'étudier l'influence de la structure paysagère dans la lutte au mélighète du colza, *Meligethes aeneus* (Nitidulidae), un ravageur important de la culture du colza. Ils ont montré que dans les paysages complexes, le taux d'individus *M. aeneus* parasité était plus élevé et les dommages à la culture étaient moindres que dans un paysage plus simple et caractérisé par une agriculture intensive. Cette étude a démontré que le type de couvert végétal influence le parasitisme. Les structures paysagères simples ont été corrélées avec beaucoup de dommages et peu de parasitisme. Par contre, cette relation a été inversée en fonction du pourcentage de la zone non cultivée dans le paysage.

Les structures paysagères ont de l'importance sur les interactions locales. Ainsi, la différence de parasitisme entre la bordure et le centre du champ ne se rencontre que dans un système aux structures simples et non pas dans les systèmes complexes, car les zones non cultivées permettent l'augmentation des parasitoïdes. Lorsque la proportion de zones non cultivées descend en dessous de 20 % dans un territoire donné, le pourcentage de parasitisme diminue drastiquement à moins de 32 à 36 %, un niveau insuffisant pour la régulation naturelle (Thies and Tschardtke, 1999)

Une meilleure diversité végétale implique une meilleure diversité des prédateurs et des parasitoïdes, ce qui crée des chaînes trophiques complètes. Si l'hétérogénéité de l'habitat stimule une meilleure diversité des arthropodes dans les agroécosystèmes (Altieri and Letourneau, 1982), les systèmes de cultures complexes comme les polycultures sont alors plus favorables que les habitats agricoles simplifiés comme les monocultures, pour une meilleure régulation naturelle des ravageurs.

Le cas d'étude précédent montre aussi qu'une lutte biologique peut être plus efficace dans les zones où sont installées de la végétation naturelle près des parcelles cultivées (Floate, 2000). Ces zones servent de sites de refuge et fournissent l'alimentation pour les ennemis



naturels pendant la période d'absence de ravageurs dans les cultures (Landis *et al.*, 2000). Les autres composantes du paysage telles que les haies servant de rideaux coupe-vent mais aussi de sites de repos ou de refuges de beaucoup d'espèces d'ennemis naturels, les bordures, les limites de champs, etc., reçoivent beaucoup d'attention dans les pratiques agricoles actuelles pour leurs effets dans la distribution et l'abondance des arthropodes dans les cultures adjacentes (Fry, 1995). Les programmes agricoles soulignent l'importance de la végétation dans les marges des champs pour sa fonction de réservoir d'ennemis naturels. Le mouvement des arthropodes s'effectue le plus souvent depuis les bordures des cultures, et il a été observé une meilleure efficacité de la lutte biologique dans les cultures situées près des bordures que dans le reste des parcelles (Pavuk, 1999; Thies and Tschardt, 1999).

### **E. L'étude des gradients d'altitude au service de la lutte biologique**

Les implications des études des gradients d'altitude en recherche agronomique ne sont pas si évidentes. Cependant, de par leur capacité à simuler les effets du changement climatique sur les communautés d'invertébrés, les études des gradients d'altitude trouvent bien leur intérêt dans l'agriculture moderne. Les changements climatiques sont aujourd'hui une réalité à laquelle nos sociétés doivent s'adapter. De nombreux secteurs d'activités doivent désormais anticiper les différents scénarios possibles du changement climatique de notre environnement afin de développer des stratégies pour freiner la sévérité du phénomène, mais aussi pour faire face aux conséquences anticipées. Nul doute que le secteur agricole subira aussi de profondes modifications.

Les arthropodes sont des organismes ectothermes et les facteurs climatiques, dont en premier lieu la température, déterminent tant leur répartition que le développement de leurs populations (Hodkinson, 2005). De nombreux travaux ont montré que l'élévation de la température contribue à modifier la distribution et l'abondance des insectes ravageurs sur les cultures (Cammell and Knight, 1992). L'une des raisons invoquées est le bouleversement des systèmes trophiques associant les plantes cultivées, les insectes ravageurs et leurs ennemis naturels. Les ennemis naturels occupant les niveaux supérieurs du système trophique, sont particulièrement vulnérables aux changements climatiques (Hance *et al.*, 2007). Ainsi, une conséquence du réchauffement climatique pourrait être la rupture des interactions trophiques ravageurs/ennemis naturels au sein des agrosystèmes, affectant la capacité de ces derniers à contenir les pullulations de ravageurs. Le réchauffement climatique pourrait alors remettre en

cause les stratégies de lutte biologique par conservation et de manière plus générale la valorisation des services écosystémiques liés aux ennemis naturels dans les agrosystèmes (Harrington *et al.*, 2001).

## Vers le modèle biologique étudié...

La connaissance des patrons de la dynamique des insectes ravageurs est nécessaire en vue d'une lutte intégrée dans le cadre d'une approche agroécologique (Deguine *et al.*, 2008). Les agrosystèmes étant des écosystèmes naturels simplifiés, le contrôle efficace de leurs bioagresseurs nécessite de bases solides en écologie des communautés. La gestion de la diversité des communautés d'insectes ravageurs dans les agrosystèmes nécessite la prise en considération de plusieurs facteurs susceptibles de les influencer : de la nature de chacune des espèces jusqu'au contexte environnemental dans lequel elles interagissent, en passant par leurs interactions trophiques (Jacquot *et al.*, 2019). Un groupe d'insectes, les thrips, a suscité notre intérêt, tant au niveau de leur forte diversité spécifique, ce qui les rend parfaitement adaptés aux études d'écologie des communautés, tant au niveau de leur propension à devenir des ravageurs de cultures.

### 4e Partie : Modèle biologique : Les thrips

#### A. Généralités et classification

Les thrips (**Figure 10**, page suivante) sont de petits insectes, approximativement de 1 à 3 mm de long, avec un corps mince et allongé, des pièces buccales asymétriques de type piqueur suceur, et de courtes antennes (généralement entre 7 et 8 articles antennaires). Du fait de leur taille relativement petite, les thrips ne sont facilement observables que par temps chaud, sec et sans vent. Bien que certaines espèces soient dépourvues d'ailes, les thrips sont généralement des ptérygotes avec des ailes bordées de soies longues, fines et frangées (Mound and Kibby, 1998; Mound, 2005). Les thrips sont généralement de couleurs variant entre le jaune et le noir en passant par le brun.



©Thrips of california 2012

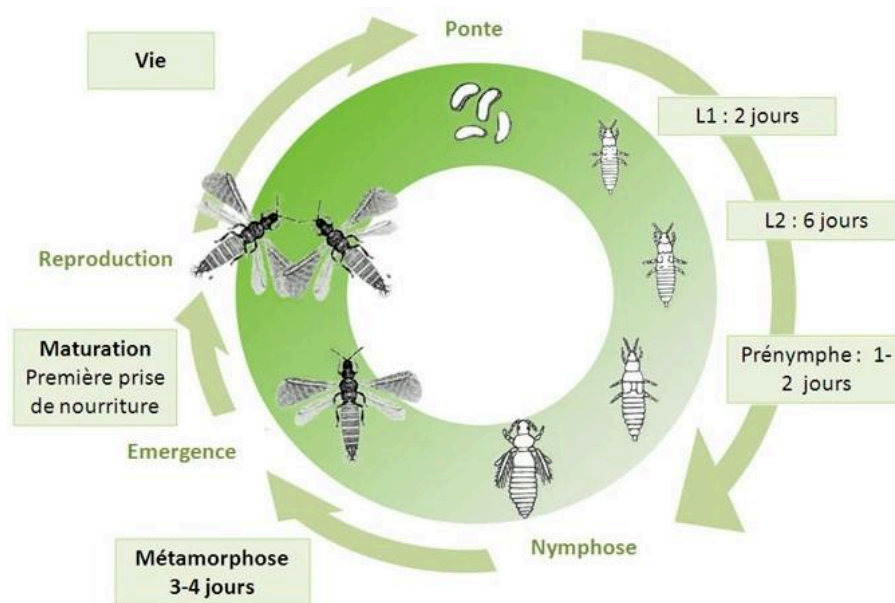
**Figure 10** : Exemple de thrips. *Caliothrips phaseoli* (Thripidae)

Avec 6271 espèces décrites actuellement à travers le monde (Thrips Wiki, 15 Décembre 2019), les thrips forment l'ordre des Thysanoptères, qui est divisé en deux sous-ordres : les Térébrantes (segment abdominal terminal de forme conique) et les Tubulifères (segment abdominal terminal de forme tubulaire). Les Térébrantes comprennent huit familles : les Aeolothripidae (214 espèces), les Fauriellidae (5 espèces), les Heterothripidae (89 espèces), les Melanthripidae (67 espèces), les Merothripidae (17 espèces), les Stenurothripidae (6 espèces), les Thripidae (2100 espèces) et les Uzelothripidae (1 espèce). Les Tubulifères se concentrent en une seule famille, les Phlaeothripidae, qui comprend 3550 espèces. C'est dans les Thripidae que l'on rencontre plusieurs ravageurs ayant un impact économiquement significatif en agriculture, certaines espèces sont d'ailleurs considérées comme très envahissantes, ce qui fait des Thripidae la famille de Thysanoptères la plus étudiée. Au sein des Thripidae, c'est dans la sous-famille des Thripinae, la plus riche en espèces, que l'on trouve les thrips les plus célèbres, par exemple *Frankliniella occidentalis*.

## **B. Reproduction et cycle de développement**

La reproduction chez les thrips peut se faire par voie asexuée et par voie sexuée. Par exemple, chez *Frankliniella occidentalis* (Thripidae) on observe à la fois de la reproduction sexuée et asexuée (Morse and Hoddle, 2006) tandis que chez *Thrips tabaci* (Thripidae) la

reproduction se fait uniquement par voie asexuée (Gill *et al.*, 2015). Le mode de reproduction le plus courant chez *T. tabaci* est la parthénogenèse thélytoque, où les femelles sont produites à partir d'œufs non fécondés. On peut parfois observer, mais plus rarement, de la parthénogenèse arrhénotoque chez *T. tabaci*, où des mâles sont produits à partir d'œufs non fécondés (Gill *et al.*, 2015). Les femelles pondent habituellement leurs œufs dans le tissu végétal. Cette technique est uniquement utilisée par les Térébrantes qui ont un ovipositeur. Chez les Tubulifères, dépourvus d'ovipositeur, les œufs sont collés à la surface des feuilles, ou poussés sous les écorces ou encore insérés entre les fleurs.



**Figure 11** : Cycle de développement d'*Aeolothrips intermedius* (Aeolothripidae). L1 : 1<sup>er</sup> stade larvaire. L2 : 2<sup>e</sup> stade larvaire. Crédit photo : J. Poidatz (Koppert)

Bien que variable selon les espèces, le cycle de développement des thrips se présente de la manière suivante (**Figure 11**). Les œufs pondus, éclosent après 2 à 4 jours. Le premier stade larvaire dure 1 à 2 jours, et le deuxième stade larvaire dure 2 à 4 jours. Les larves sont mobiles et se nourrissent généralement du feuillage des plantes. Il s'ensuit un stade pré-nymphal (1 à 2 jours) et un stade nymphal (3 à 4 jours) immobiles se déroulant dans le sol ou la litière. Ce cycle de développement est caractéristique des Térébrantes. Chez les Tubulifères, il existe deux stades pré-nymphaux et un stade nymphal. Les adultes peuvent vivre jusqu'à 45 jours et au cours de leur vie, pondre entre 150 à 300 œufs. Bien qu'étant considérés comme des exoptérygotes, les thrips ont un développement à métamorphose quasi-identique aux Holométaboles. La nymphe est immobile et les bourgeons alaires sortent tardivement.

### C. Régime alimentaire et gamme d'hôtes

La majorité des thrips sont consommateurs du tissu végétal sous plusieurs formes. On y trouve des mangeurs de feuilles, de fleurs, de pollens, de fruits, etc. Cependant, plusieurs espèces de thrips vivent sous les bois humides où elles se nourrissent de champignons (Marullorita, 2002), et certains thrips sont prédateurs d'autres petits arthropodes. Tels que les genres *Scolothrips* (Thripidae), *Karnyothrips* et *Leptothrips* (Phlaeothripidae), et *Franklinothrips* (Aeolothripidae) qui sont des prédateurs obligatoires. La prédation facultative est aussi largement répandue. Les espèces comme *Aeolothrips* spp. (Aeolothripidae), *T. tabaci* et *Frankliniella. schultzei* (Thripidae), phytophages, peuvent devenir prédateurs sous certaines conditions, consommant ainsi des œufs d'acariens (Milne and Walter, 1997, 1998).

Définir la spécificité d'hôte chez les thrips est très difficile (Mound, 2005). Les thrips phytophages sont connus comme étant hautement polyphages. Par exemple, *F. schultzei* a été répertorié chez 83 espèces de plantes appartenant à 35 familles dans le monde (Milne and Walter, 2000), *Haplothrips gowdeyi* (Phlaeothripidae), largement répandu en régions tropicales, se nourrit de 55 espèces de plantes appartenant à 22 familles comprenant des plantes à fleurs et des graminées (Mound and Minaei, 2007). Certains thrips, pourtant connus polyphages, se sont montrés spécifiques dans certaines localités. C'est le cas de *Scirtothrips aurantii* (Thripidae), hautement polyphage en Afrique du Sud, qui a été découvert inféodé au genre *Bryophyllum* (Crassulaceae) et à d'autres Crassulaceae en Australie (Hoddle and Mound, 2003; Morris and Mound, 2004). De même, l'espèce polyphage *F. occidentalis* est inféodée aux fleurs du genre *Lupinus* en Nouvelle-Zélande (Mound and Walker, 1982). D'autres thrips qui se sont montrés monophages, sont associés à plusieurs espèces de plantes hors de leurs aires géographiques originelles. *Apterothrips apteris* (Thripidae) est inféodé au genre *Erigeron* (Asteraceae) en Californie mais est un ravageur mineur de *Medicago* spp. (Fabaceae) et d'*Allium* spp. (Liliaceae) en Australie (Strauss and Karban, 1995).

### D. Les thrips comme ravageurs des cultures

Parmi les espèces décrites, on considère à peine 1% de ces espèces comme de sérieux ravageurs de cultures. D'après la littérature, une grande partie des pertes économiques liées aux thrips est due à quatre espèces de Thripidae, qui sont *Thrips tabaci*, *F. occidentalis*, *Scirtothrips dorsalis*, et *Thrips palmi*. Les espèces *F. occidentalis* et *T. tabaci* sont d'ailleurs connues pour

être des ravageurs de nombreuses cultures ornementales, de légumes ou encore de fruits (Morse and Hoddle, 2006; Gill *et al.*, 2015). Dans de nombreux cas, les dégâts deviennent apparents alors qu'il est déjà trop tard pour intervenir efficacement (Reynaud, 2010; Pizzol *et al.*, 2017). Les symptômes facilement observables sont la présence sur les feuilles de la plante de nombreuses et minuscules lésions argentées de taille variable, associées à la présence de minuscules points noirs matérialisant les déjections des thrips (**Figure 12**). Des études ont montré que 20% des boutures et 12% des plants qui sont commercialisés dans le monde sont au moins infestés par *F. occidentalis* (Marullo *et al.*, 2002). Par ailleurs, la valeur nette de l'impact économique de *T. palmi* sur les pertes agricoles en Angleterre entre 1994 à 2004 a été estimée entre 16,9 à 19,6 millions de Livres Sterling (MacLeod *et al.*, 2004). Les thrips causent aussi des dégâts dits indirects, du fait qu'ils sont capables d'inoculer de nombreux virus pathogènes des plantes, par exemple le virus de la maladie bronzée de la tomate ou « *Tomato spotted wilt virus* » (TSWV). Actuellement, six espèces sont reconnues vectrices du TSWV. Ce sont *T. tabaci*, *F. schultzei*, *F. occidentalis*, *Frankliniella fusca*, *S. dorsalis*, et *Thrips setosus* (Reynaud, 2010).



**Figure 12** : Premiers symptômes observables sur feuilles dus à la présence des thrips. Crédit photo : D Blancard (INRA)

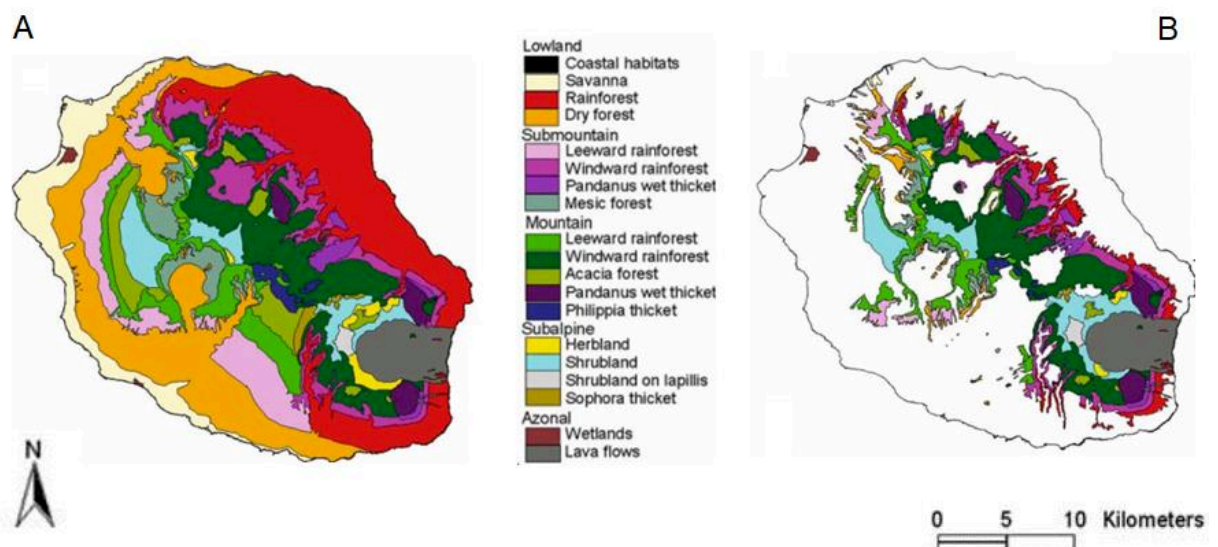
### E. Les ennemis naturels des thrips

Deux groupes d'arthropodes sont actuellement reconnus comme étant les ennemis naturels des thrips. Il s'agit des acariens de la famille des Phytoseiidae et des punaises de la famille des Anthocoridae (Mound, 2005). A ces deux groupes, on peut aussi ajouter les nématodes, bien que non arthropodes, ils sont fréquemment utilisés dans les programmes de

lutte biologique contre les thrips. Les Phytoseiidae sont très utilisés comme auxiliaires de cultures contre les thrips herbivores ravageurs. Il s'agit notamment des espèces comme *Amblyseius swirskii* et *Neoseiulus cucumeris* qui ont connu un franc succès dans la littérature et sur le marché (Helyer *et al.*, 2014; Sampson and Kirk, 2016). Hessein et Parrella (1990) expliquent que ce succès est dû à trois causes principales. D'abord, *A. swirskii* et *N. cucumeris* sont avant tout des prédateurs très voraces et généralistes. Ensuite, ces acariens peuvent se développer et se reproduire en se nourrissant uniquement de ressources alternatives comme le pollen, ce qui leur permet de s'installer aisément en l'absence ou durant les périodes de faible densité de leurs proies. Enfin, les acariens ont un cycle de développement rapide ce qui permet de mettre au point aisément un élevage de masse. Cette dernière capacité permet également aux acariens de suivre facilement la dynamique des populations des thrips en s'attaquant essentiellement aux juvéniles (Hessein and Parrella, 1990). Quant aux Anthocoridae, bien qu'ils s'attaquent aux adultes et aux larves, leur cycle de développement plus lent n'est guère avantageux.

## 5e Partie : Problématique et enjeux de la thèse

### A. Contexte paysager de La Réunion



**Figure 13** : Types d'habitats à La Réunion. A : étendue originelle. B : étendue actuelle avec la surface blanche correspondant aux zones transformées par l'agriculture et l'urbanisation (Strasberg *et al.*, 2005).

Avec une superficie de 2512 km<sup>2</sup>, La Réunion est située dans la sud-ouest de l’océan Indien entre Madagascar et l’île Maurice. Le territoire présente un relief typiquement accidenté avec de fortes montagnes atteignant 3070 m d’altitude au centre avec le Piton des Neiges, et 2631 m d’altitude au Sud avec le Piton de la Fournaise qui est un volcan actif.

Originellement, on distingue cinq types d’habitats naturels ou types de végétation différente à La Réunion (Cadet, 1980; Strasberg *et al.*, 2005; **Figure 13**) : la forêt semi sèche de basse altitude, la forêt humide de basse altitude, la forêt humide de moyenne altitude, la forêt des montagnes et les végétations éricoïdes des très hautes altitudes. Ces cinq types de végétation sont essentiellement structurées suivant les gradients de l’altitude et de l’humidité (Cadet, 1980; Strasberg *et al.*, 2005). Aujourd’hui, du fait de la très forte concentration de la population humaine dans les bas le long de la côte, où les activités humaines sont majoritairement concentrées, la végétation naturelle originelle en basse altitude s’est détériorée (**Figure 13**), au profit de vastes zones urbaines et agricoles notamment avec la culture de la canne à sucre. Une telle hétérogénéité du paysage végétal associée à de forts gradients d’altitude permet à La Réunion d’être parfaitement adaptée au contexte de notre étude, celle de comprendre les effets des traits du paysage sur la diversité des communautés de thrips le long de l’altitude.

## B. Les thrips à La Réunion

Depuis la publication de Bournier (2000) dans laquelle il mentionne la présence à La Réunion de 45 espèces réparties dans 27 genres et 3 familles: les Aeolothripidae, les Merothripidae et les Thripidae, et la découverte de deux nouvelles espèces *Thrips bourbonensis* et *Thrips quilici*, rares sont de nouvelles études traitant les thrips de La Réunion. L’introduction accidentelle des espèces ravageurs, polyphages et de grande incidence agronomique, telles que *T. palmi* et *F. occidentalis*, a provoqué un regain d’intérêt pour cet important ordre d’insectes qui, de par leur petite taille, passent pour la plupart du temps inaperçus, au point que les dégâts qu’ils causent sont souvent attribués à d’autres insectes ravageurs (Bournier, 2000). Au début de cette thèse, la base de données ePRPV (*Elargissement et pérennisation du réseau de protection des végétaux*) du CIRAD signalait la présence de 59 espèces de thrips. Hormis l’étude de Boissot *et al.* (1998), peu de recherches se sont intéressées aux patrons de la diversité des thrips de La Réunion.

Du point de vue agronomique, les thrips représentent une véritable problématique à La Réunion. Par exemple, les pertes de rendements provoquées par une espèce comme *Thrips*



*parvispinus* dans les serres de poivron de la coopérative *Vivéa*, entreprise agricole locale, étaient de l'ordre de 40 tonnes entre 2014/2015 et 14 tonnes entre 2015/2016 (Tighiouart, 2017). Les prospections menées dans ses serres ont fait état de la présence d'une deuxième espèce de thrips moins abondante, *F. occidentalis* (Tighiouart, 2017). Par ailleurs, des populations d'acariens prédateurs ont été également observées dans ces mêmes serres de poivron. L'identification de ces acariens a permis de distinguer deux espèces de Phytoseiidae : *Amblyseius swirskii* et *Proprioseiopsis mexicanus*.

Disposant du matériel nécessaire, *La Coccinelle*, biofabrique locale, s'est engagée à mettre au point un élevage de masse de ces acariens. En collaboration avec le CIRAD, un programme de recherche a été lancé afin de comprendre la nature des interactions qui existent entre les espèces *T. parvispinus*, *F. occidentalis*, *A. swirskii* et *P. mexicanus*, avec pour objectif final de développer des stratégies de lutte biologique contre les thrips à partir d'acariens prédateurs.

### C. Questions et hypothèses de recherche

Cette thèse qui se veut être à l'interface de l'écologie des communautés et de la recherche agronomique a pour objectif principal : **comprendre les effets des traits de paysage sur la diversité des communautés de thrips herbivores suivant le gradient altitudinal de La Réunion et étudier les effets de la diversité des ennemis naturels dans le contrôle biologique des thrips ravageurs.**

Au regard de cet objectif, deux questions principales se dégagent :

**Question 1** : Comment la diversité des communautés de thrips varie-t-elle sous l'influence des traits du paysage et de l'altitude ?

**Question 2** : La diversité des prédateurs est-elle favorable à un meilleur contrôle biologique des communautés de thrips ?

Pour répondre à la première question, ce qui correspond au **Chapitre 1** de la thèse, trois hypothèses de recherche ont été définies.

1. L'altitude, le facteur abiotique dominant, va affecter négativement la diversité des thrips

Dans cette hypothèse, nous prédisons que les effets de l'altitude sont plus importants que les effets du paysage, et que la diversité des thrips plus importante en basse altitude va décliner de façon continue au fur et à mesure qu'on s'élève en altitude.

2. La quantité d'habitat, l'hétérogénéité du paysage et la fragmentation vont affecter positivement la diversité des thrips.

Dans cette hypothèse, nous prédisons que chaque trait de paysage est favorable à une forte diversité de thrips. Ainsi, concernant la fragmentation, nous admettons clairement les travaux de Fahrig (2013, 2017) et Fahrig *et al.* (2019).

3. Bien que la fragmentation, l'hétérogénéité du paysage et la quantité de l'habitat vont influencer isolément la diversité des thrips, ces variables vont interagir de manière à ce que l'effet d'une variable va moduler l'effet des autres.

Dans cette hypothèse, nous prédisons, par exemple, que les paysages à quantité d'habitat importante sont favorables à la diversité des thrips mais cet effet est plus important lorsque ces habitats sont plus hétérogènes et/ou fragmentés. Par conséquent, l'état homogène et/ou continu peut réduire donc l'effet dominant de la quantité d'habitat.

Concernant la deuxième question, qui est le **Chapitre 2** de la thèse, une approche expérimentale a été adoptée dans le but de manipuler une communauté naturellement trouvée dans les serres de poivron à La Réunion composée de deux espèces de thrips *T. parvispinus*, *F. occidentalis* et deux espèces d'acariens prédateurs *A. swirskii* et *P. mexicanus*. Deux hypothèses de recherche ont été définies :

1. Les deux acariens *A. swirskii* et *P. mexicanus* interagissent dans une relation de type prédation intragilde

En effet la prédation intragilde est très fréquente chez les arthropodes prédateurs (Gagnon *et al.*, 2011). Dans un système composé de deux acariens prédateurs, une prédation intragilde réciproque est d'ailleurs facilement envisageable (van der Hammen *et al.*, 2010).

2. Les deux acariens sont plus efficaces lorsqu'ils sont ensemble que lorsqu'ils sont seuls, dans la suppression des communautés de thrips

Bien qu'il existe une prédation intragilde entre les deux acariens, nous prédisons que deux prédateurs restent tout de même plus efficaces qu'un seul prédateur. En raison du fait que *A. swirskii* et *P. mexicanus* coexisteraient, ce qui entraînerait par la suite un meilleur contrôle biologique des thrips.

Les conditions d'exclusion et/ou de coexistence entre les deux prédateurs ont été ensuite étudiées, ce qui nous a conduit à explorer:

3. Si les deux prédateurs se distingueraient en terme de prédation hétérospécifique et de cannibalisme sur des larves d'acariens des deux espèces.
4. Si les deux prédateurs coexisteraient selon l'hypothèse du compromis compétition-colonisation, « *The competition-colonization trade-off* ». Par conséquent, des comportements de dispersion ont également été étudiés pour tester si l'acarien moins compétiteur serait un meilleur disperseur, ce qui lui permettrait d'éviter les patchs dominés par l'acarien le plus compétiteur.

## Références bibliographiques

- Addicott, J. F. *et al.* (1987) 'Ecological Neighborhoods: Scaling Environmental Patterns', *Oikos*, 49(3), p. 340. doi: 10.2307/3565770.
- Alhadidi, S. N., Griffin, J. N. and Fowler, M. S. (2018) 'Natural enemy composition rather than richness determines pest suppression', *BioControl*. Springer Netherlands, 63(4), pp. 575–584. doi: 10.1007/s10526-018-9870-z.
- Altieri, M. A. and Letourneau, D. K. (1982) 'Vegetation management and biological control in agroecosystems', *Crop Protection*, 1(4), pp. 405–430. doi: 10.1016/0261-2194(82)90023-0.
- Bailey, D. *et al.* (2010) 'Effects of habitat amount and isolation on biodiversity in fragmented traditional orchards', *Journal of Applied Ecology*, 47(5), pp. 1003–1013. doi: 10.1111/j.1365-2664.2010.01858.x.
- Bale, J. S. *et al.* (2002) 'Herbivory in global climate change research: Direct effects of rising temperature on insect herbivores', *Global Change Biology*, 8(1), pp. 1–16. doi: 10.1046/j.1365-2486.2002.00451.x.
- Barrios-O'Neill, D. *et al.* (2014) 'Fortune favours the bold: A higher predator reduces the impact of a native but not an invasive intermediate predator', *Journal of Animal Ecology*. Edited by E. O'Gorman, 83(3), pp. 693–701. doi: 10.1111/1365-2656.12155.
- Barry, R. G. (1992) 'Mountain climatology and past and potential future climatic changes in mountain regions: a review', *Mountain Research & Development*, 12(1), pp. 71–86. doi: 10.2307/3673749.
- Barry, R. G. and Chorley, R. J. (2009) 'Atmosphere, weather and climate', *Routledge*. doi: 10.4324/9780203319246.
- Bellard, C. *et al.* (2012) 'Impacts of climate change on the future of biodiversity', *Ecology Letters*, pp. 365–377. doi: 10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x.
- Bennett, A. F. (2003) *Linkages in the landscape : the role of corridors and connectivity in wildlife conservation*, IUCN. Gland and Cambridge. doi: 10.2305/iucn.ch.2004.fr.1.en.

- Boisclair, J. and Estevez, B. (2006) 'Lutter contre les insectes nuisibles en agriculture biologique: Intervenir en harmonie face à la complexité', in *Phytoprotection*, pp. 83–90. doi: 10.7202/013977ar.
- Boissot, N., Reynaud, B. and Letourmy, P. (1998) 'Temporal Analysis of Western Flower Thrips (Thysanoptera: Thripidae) Population Dynamics on Reunion Island', *Environmental Entomology*, 27(6), pp. 1437–1443. doi: 10.1093/ee/27.6.1437.
- Boncourt, E. (2019) 'Quantifier la perméabilité des domaines skiabiles pour la Grenouille rousse (*Rana temporaria*): une approche combinant suivi GPS et génétique du paysage', *Doctoral Thesis*, p. 155.
- Bonte, D. *et al.* (2012) 'Costs of dispersal', *Biological Reviews*, 87(2), pp. 290–312. doi: 10.1111/j.1469-185X.2011.00201.x.
- Bournier, J.-P. (2000) 'Les Thysanoptères de l'île de la Réunion : Terebrantia', *Bulletin de la Société entomologique de France*. Persée - Portail des revues scientifiques en SHS, 105(1), pp. 65–108.
- Brehm, G., Süßenbach, D. and Fiedler, K. (2003) 'Unique elevational diversity patterns of geometrid moths in an Andean montane rainforest', *Ecography*, 26(4), pp. 456–466. doi: 10.1034/j.1600-0587.2003.03498.x.
- Brust, G., Egel, D. and Maynard, E. (2003) 'Organic Vegetable Production. Purdue University Cooperative Extension Service', *Purdue University Cooperative Extension Service*, pp. 1–19.
- Burel, F. and Baudry, J. (1999) *Ecologie du paysage. Concepts, méthodes et applications*. Tec & Doc. Paris.
- Cadet, L. (1980) *La Végétation de l'île de la Réunion: Etude Phytoecologique et Phytosociologique*, Imprimerie Cazal. Saint-Denis. Available at: <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=US201300003331> (Accessed: 18 January 2020).
- Cammell, M. E. and Knight, J. D. (1992) 'Effects of Climatic Change on the Population Dynamics of Crop Pests', *Advances in Ecological Research*, 22(C), pp. 117–162. doi: 10.1016/S0065-2504(08)60135-X.
- Cardinale, B. J. *et al.* (2003) 'Biodiversity and biocontrol: Emergent impacts of a multi-enemy assemblage on pest suppression and crop yield in an agroecosystem', *Ecology Letters*,

6(9), pp. 857–865. doi: 10.1046/j.1461-0248.2003.00508.x.

Casado, A. (2007) ‘Etude de la structure et de la dynamique des paysages de montagne. Exemple du bassin versant de La Voireuze, affluent de l’Alagnon entre 1948 et 2000’, *Master Thesis*, p. 51.

Casula, P., Wilby, A. and Thomas, M. B. (2006) ‘Understanding biodiversity effects on prey in multi-enemy systems’, *Ecology letters*, 9(1), pp. 995–1004. doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00945.x.

Chamberlain, D. *et al.* (2016) ‘Alpine bird distributions along elevation gradients: the consistency of climate and habitat effects across geographic regions’, *Oecologia*. Springer Berlin Heidelberg, 181(4), pp. 1139–1150. doi: 10.1007/s00442-016-3637-y.

Chesson, P. (2000) ‘Mechanisms of Maintenance of Species Diversity’, *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31(1), pp. 343–358.

Colautti, R. I. *et al.* (2004) ‘Is invasion success explained by the enemy release hypothesis?’, *Ecology Letters*, pp. 721–733. doi: 10.1111/j.1461-0248.2004.00616.x.

Colwell, R. K. and Lees, D. C. (2000) ‘The mid-domain effect: Geometric constraints on the geography of species richness’, *Trends in Ecology and Evolution*. Elsevier Ltd, pp. 70–76. doi: 10.1016/S0169-5347(99)01767-X.

Corcos, D. *et al.* (2017) ‘Environmental heterogeneity effects on predator and parasitoid insects vary across spatial scales and seasons : a multi-taxon approach’, *Insect Conservation and Diversity*, 10(6), pp. 462–471. doi: 10.1111/icad.12249.

Corcos, D. *et al.* (2018) ‘Predator and parasitoid insects along elevational gradients: role of temperature and habitat diversity’, *Oecologia*. Springer Berlin Heidelberg. doi: 10.1007/s00442-018-4169-4.

Currie, D. J. *et al.* (2004) ‘Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness’, *Ecology Letters*, pp. 1121–1134. doi: 10.1111/j.1461-0248.2004.00671.x.

Dainese, M. *et al.* (2019) ‘A global synthesis reveals biodiversity-mediated benefits for crop production’, pp. 1–14.

Deguine, J., Ferron, P. and Russell, D. (2008) ‘Protection des cultures: de l’agrochimie à

l'agroécologie', *Editions Quae*. Available at:

[https://books.google.com/books?hl=fr&lr=&id=3G7LTFZuitYC&oi=fnd&pg=PA7&dq=DE](https://books.google.com/books?hl=fr&lr=&id=3G7LTFZuitYC&oi=fnd&pg=PA7&dq=DE GUINE,+Jean-)

[GUINE,+Jean-Philippe,+FERRON,+Pierre,+et+RUSSELL,+Derek.+Protection+des+cultures:+de+l%27agrochimie+à+l%27agroécologie.+Editions+Quae,+2008.&ots=gXsfgZbO8b&sig=7H6h8gyVenW0V-Qp74\\_](https://books.google.com/books?hl=fr&lr=&id=3G7LTFZuitYC&oi=fnd&pg=PA7&dq=DE GUINE,+Jean-Philippe,+FERRON,+Pierre,+et+RUSSELL,+Derek.+Protection+des+cultures:+de+l%27agrochimie+à+l%27agroécologie.+Editions+Quae,+2008.&ots=gXsfgZbO8b&sig=7H6h8gyVenW0V-Qp74_) (Accessed: 18 January 2020).

Denoth, M., Frid, L. and Myers, J. H. (2002) 'Multiple agents in biological control: Improving the odds?', *Biological Control*, 24(1), pp. 20–30. doi: 10.1016/S1049-9644(02)00002-6.

Dick, W. A. (1999) 'Agroecology: Ecological Processes in Sustainable Agriculture', *Journal of Environment Quality*. CRC Press, 28(1), p. 354. doi: 10.2134/jeq1999.00472425002800010046x.

Diehl, S. and Feissel, M. (2001) 'Intraguild prey suffer from enrichment of their resources: A microcosm experiment with ciliates', *Ecology*. Ecological Society of America, 82(11), pp. 2977–2983. doi: 10.1890/0012-9658(2001)082[2977:IPSFEO]2.0.CO;2.

Duflot, R. (2013) *Hétérogénéité fonctionnelle et biodiversité : quel est le rôle des interfaces ou lisières dans les paysages agricoles ?*, *Doctoral Thesis*.

Dunning, J. B., Danielson, B. J. and Pulliam, H. R. (1992) 'Ecological processes that effect populations in complex landscapes', *Oikos*, 65(1), pp. 169–175. doi: 10.2307/3544901.

Ellner, S. P. and Becks, L. (2011) 'Rapid prey evolution and the dynamics of two-predator food webs', *Theoretical Ecology*, 4(2), pp. 133–152. doi: 10.1007/s12080-010-0096-7.

Étilé, E. (2013) *Pratiques agricoles favorisant la répression des ravageurs des cultures par leurs prédateurs naturels*, *Agriculture et Agroalimentaire Canada*.

Ewers, R. M. and Didham, R. K. (2006) 'Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation', *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, pp. 117–142. doi: 10.1017/S1464793105006949.

Fahrig, L. (2003) 'Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity', *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, pp. 487–515. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419.

Fahrig, L. *et al.* (2011) 'Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in

- agricultural landscapes’, *Ecology Letters*, 14(2), pp. 101–112. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x.
- Fahrig, L. (2013) ‘Rethinking patch size and isolation effects: The habitat amount hypothesis’, *Journal of Biogeography*, 40(9), pp. 1649–1663. doi: 10.1111/jbi.12130.
- Fahrig, L. (2017) ‘Ecological Responses to Habitat Fragmentation Per Se’, *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48(1), pp. 1–23. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-110316-022612.
- Fahrig, L. (2019) ‘Habitat fragmentation: A long and tangled tale’, *Global Ecology and Biogeography*, 28(1), pp. 33–41. doi: 10.1111/geb.12839.
- Fahrig, L. *et al.* (2019) ‘Is habitat fragmentation bad for biodiversity?’, *Biological Conservation*. Elsevier, 230(September 2018), pp. 179–186. doi: 10.1016/j.biocon.2018.12.026.
- Fahrig, L. and Nettle, W. K. (2007) ‘Population Ecology in Spatially Heterogeneous Environments’, in *Ecosystem Function in Heterogeneous Landscapes*. Springer New York, pp. 95–118. doi: 10.1007/0-387-24091-8\_6.
- Finke, D. L. and Denno, R. F. (2003) ‘Intra-guild predation relaxes natural enemy impacts on herbivore populations’, *Ecological Entomology*, 28(1), pp. 67–73. doi: 10.1046/j.1365-2311.2003.00475.x.
- Finke, D. L. and Denno, R. F. (2006) ‘Spatial refuge from intraguild predation: Implications for prey suppression and trophic cascades’, *Oecologia*, 149(2), pp. 265–275. doi: 10.1007/s00442-006-0443-y.
- Fletcher, R. J. *et al.* (2018) ‘Is habitat fragmentation good for biodiversity?’, *Biological Conservation*. Elsevier, 226(April), pp. 9–15. doi: 10.1016/j.biocon.2018.07.022.
- Floate, K. D. (2000) ‘Conservation Biological Control’, *Environmental Entomology*, 29(3), pp. 669–669. doi: 10.1603/0046-225x-29.3.669.
- Fonseca, M. M. *et al.* (2017) ‘How to evaluate the potential occurrence of intraguild predation’, *Experimental and Applied Acarology*, 72(2), pp. 103–114. doi: 10.1007/s10493-017-0142-x.
- Fonseca, M. M. *et al.* (2018) ‘Ontogenetic stage-specific reciprocal intraguild predation’,



- Oecologia*. Springer Verlag, 188(3), pp. 743–751. doi: 10.1007/s00442-018-4256-6.
- Forman, R. (2014) *Land Mosaics: The Ecology of Landscapes and Regions 1995*. Available at: <https://link.springer.com/content/pdf/10.5822/978-1-61091-491-8.pdf#page=239> (Accessed: 17 January 2020).
- Forman, R. T. T. and Godron, M. (1986) *Landscape Ecology*. John Wiley. New York.
- Frago, E. (2016) ‘Interactions between parasitoids and higher order natural enemies : intraguild predation and hyperparasitoids’, *Current Opinion in Insect Science*. Elsevier Inc, 14, pp. 81–86. doi: 10.1016/j.cois.2016.02.005.
- Frago, E. and Godfray, H. C. J. (2014) ‘Avoidance of intraguild predation leads to a long-term positive trait-mediated indirect effect in an insect community’, *Oecologia*, 174(3), pp. 943–952. doi: 10.1007/s00442-013-2799-0.
- Franklin, A. B., Noon, B. R. and George, T. L. (2002) ‘What is habitat fragmentation?’, *Studies in Avian Biology*, (25), pp. 20–29.
- Frey, D. *et al.* (2018) ‘Predation risk shaped by habitat and landscape complexity in urban environments’, *Journal of Applied Ecology*, 55(5), pp. 2343–2353. doi: 10.1111/1365-2664.13189.
- Fry, G. L. A. (1995) ‘Landscape ecology of insect movement in arable ecosystems’, in *Ecology and Integrated Farming Systems*, pp. 177–202.
- Fukami, T. *et al.* (2006) ‘Above- and below-ground impacts of introduced predators in seabird-dominated island ecosystems’, *Ecology Letters*, 9(12), pp. 1299–1307. doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00983.x.
- Gagnon, A. È., Heimpel, G. E. and Brodeur, J. (2011) ‘The ubiquity of intraguild predation among predatory arthropods’, *PLoS ONE*. Edited by A. Szolnoki, 6(11), p. e28061. doi: 10.1371/journal.pone.0028061.
- Gill, H. K. *et al.* (2015) ‘Onion thrips (Thysanoptera: Thripidae) biology, ecology, and management in onion production systems’, *Journal of Integrated Pest Management*, 6(1), p. 6. doi: 10.1093/jipm/pmv006.
- Grilli, J. *et al.* (2017) ‘Higher-order interactions stabilize dynamics in competitive network models’, *Nature*, 548(7666), pp. 210–213. doi: 10.1038/nature23273.

Haan, N. L., Zhang, Y. and Landis, D. A. (2019) ‘Predicting Landscape Configuration Effects on Agricultural Pest Suppression’, *Trends in Ecology and Evolution*. Elsevier Inc., (November). doi: 10.1016/j.tree.2019.10.003.

Haddad, N. M. *et al.* (2015) ‘Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth’s ecosystems’, *Science Advances*, 1(2), pp. 1–10. doi: 10.1126/sciadv.1500052.

van der Hammen, T. *et al.* (2010) ‘Order of invasion affects the spatial distribution of a reciprocal intraguild predator’, *Oecologia*. Springer Verlag, 163(1), pp. 79–89. doi: 10.1007/s00442-010-1575-7.

Hance, T. *et al.* (2007) ‘Impact of Extreme Temperatures on Parasitoids in a Climate Change Perspective’, *Annual Review of Entomology*, 52(1), pp. 107–126. doi: 10.1146/annurev.ento.52.110405.091333.

Hansen, R. A. (2000) ‘Effects of habitat complexity and composition on a diverse litter microarthropod assemblage’, *Ecology*. Ecological Society of America, 81(4), pp. 1120–1132. doi: 10.1890/0012-9658(2000)081[1120:EOHCAC]2.0.CO;2.

Harrington, R., Fleming, R. A. and Woiwod, I. P. (2001) ‘Climate change impacts on insect management and conservation in temperate regions: Can they be predicted?’, *Agricultural and Forest Entomology*, pp. 233–240. doi: 10.1046/j.1461-9555.2001.00120.x.

Hawkins, B. A. *et al.* (2003) ‘Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness’, *Ecology*, pp. 3105–3117. doi: 10.1890/03-8006.

Helyer, N., Cattlin, N. D. and Brown, K. C. (2014) *Biological Control in Plant Protection*, CRC Press. doi: 10.1201/b16042.

Henein, K., Wegner, J. and Merriam, G. (1998) ‘Population Effects of Landscape Model Manipulation on Two Behaviourally Different Woodland Small Mammals’, *Oikos*. JSTOR, 81(1), p. 168. doi: 10.2307/3546479.

Herbertsson, L. *et al.* (2016) ‘Competition between managed honeybees and wild bumblebees depends on landscape context’, *Basic and Applied Ecology*. Elsevier GmbH, 17(7), pp. 609–616. doi: 10.1016/j.baae.2016.05.001.

Hessein, N. A. and Parrella, M. (1990) ‘Predatory mites help control thrips on floriculture crops’, *California Agriculture*, 44(6), pp. 19–21. doi: 10.3733/ca.v044n06p19.

- HilleRisLambers, R. and Dieckmann, U. (2003) ‘Competition and predation in simple food webs: Intermediately strong trade-offs maximize coexistence’, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270(1533), pp. 2591–2598. doi: 10.1098/rspb.2003.2532.
- Hin, V. *et al.* (2011) ‘Coexistence of predator and prey in intraguild predation systems with ontogenetic niche shifts’, *American Naturalist*, 178(6), pp. 701–714. doi: 10.1086/662676.
- Hoddle, M. S. and Mound, L. A. (2003) ‘The genus *Scirtothrips* in Australia (Insecta, Thysanoptera, Thripidae)’, *Zootaxa*, 268(1), p. 1. doi: 10.11646/zootaxa.268.1.1.
- Hodkinson, I. D. (2005) ‘Terrestrial insects along elevation gradients: species and community responses to altitude’, *Biological Reviews*, 80(03), pp. 489–513. doi: 10.1017/S1464793105006767.
- Holt, R. D. and Huxel, G. R. (2007) ‘Alternative prey and the dynamics of intraguild predation: Theoretical perspectives’, *Ecology*, 88(11), pp. 2706–2712. doi: 10.1890/06-1525.1.
- Holt, R. D. and Polis, G. A. (1997) ‘A theoretical framework for intraguild predation’, *American Naturalist*. University of Chicago Press, 149(4), pp. 745–764. doi: 10.1086/286018.
- Iantas, J., Gruchowski Woitowicz, F. C. and Tunes Buschini, M. L. (2017) ‘Habitat modification and alpha-beta diversity in trap nesting bees and wasps (Hymenoptera: Aculeata) in southern Brazil’, *Tropical Zoology*. Taylor and Francis Ltd., 30(2), pp. 83–96. doi: 10.1080/03946975.2017.1301628.
- Jacquot, M. *et al.* (2019) ‘Arthropod diversity is governed by bottom-up and top-down forces in a tropical agroecosystem’, *Agriculture, Ecosystems & Environment*. Elsevier, 285(August), p. 106623. doi: 10.1016/j.agee.2019.106623.
- Janssen, A. *et al.* (2007) ‘Habitat structure affects intraguild predation’, *Ecology*, 88(11), pp. 2713–2719. doi: 10.1890/06-1408.1.
- Jones, G. A. and Sieving, K. E. (2006) ‘Intercropping sunflower in organic vegetables to augment bird predators of arthropods’, *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 117(2–3), pp. 171–177. doi: 10.1016/j.agee.2006.03.026.
- Jonsson, M., Kaartinen, R. and Straub, C. S. (2017) ‘Relationships between natural enemy diversity and biological control’, *Current Opinion in Insect Science*. Elsevier Inc., pp. 1–6. doi: 10.1016/j.cois.2017.01.001.

- Körner, C. (2007) 'The use of "altitude" in ecological research', *Trends in Ecology and Evolution*, 22(11), pp. 569–574. doi: 10.1016/j.tree.2007.09.006.
- Kruess, A. and Tscharntke, T. (2000) 'Effects of Habitat Fragmentation on Plant-Insect Communities', in *Interchanges of Insects between Agricultural and Surrounding Landscapes*, pp. 53–70. doi: 10.1007/978-94-017-1913-1\_4.
- L'Europe, C. de (2000) *Convention européenne du paysage*.
- Laanisto, L. *et al.* (2013) 'Microfragmentation concept explains non-positive environmental heterogeneity – diversity relationships', *Oecologia*, 171(1), pp. 217–226. doi: 10.1007/s00442-012-2398-5.
- Landis, D. A., Wratten, S. D. and Gurr, G. M. (2000) 'Habitat Management to Conserve Natural Enemies of Arthropod Pests in Agriculture', *Annual Review of Entomology*, 45(1), pp. 175–201. doi: 10.1146/annurev.ento.45.1.175.
- Lefebvre, V. *et al.* (2018) 'Altitudinal, temporal and trophic partitioning of flower-visitors in Alpine communities', *Scientific Reports*. Springer US, 8(1), pp. 1–12. doi: 10.1038/s41598-018-23210-y.
- Letourneau, D. K. *et al.* (2009) 'Effects of Natural Enemy Biodiversity on the Suppression of Arthropod Herbivores in Terrestrial Ecosystems', *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40(1), pp. 573–592. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.110308.120320.
- Levin, S. A. (1970) 'Community Equilibria and Stability, and an Extension of the Competitive Exclusion Principle', *The American Naturalist*. University of Chicago Press, 104(939), pp. 413–423. doi: 10.1086/282676.
- Losey, J. E. and Denno, R. F. (1998) 'Positive Predator-Predator Interactions: Enhanced Predation Rates and Synergistic Suppression of Aphid Populations', *Ecology*, 79(6), pp. 2143–2152.
- Lucas, É. (2001) 'Prédation intraguilde et lutte biologique', *VertigO*, 2(2). doi: 10.4000/vertigo.4102.
- Lucas, É. (2005) 'Intraguild predation among aphidophagous predators', *European Journal of Entomology*, pp. 351–364. doi: 10.14411/eje.2005.052.
- Lucas, É., Coderre, D. and Brodeur, J. (1998) 'Intraguild predation among aphid predators:

- Characterization and influence of extraguild prey density', *Ecology*, 79(3), pp. 1084–1092. doi: 10.1890/0012-9658(1998)079[1084:IPAAPC]2.0.CO;2.
- Luck, G. W. (2007) 'A review of the relationships between human population density and biodiversity', *Biological Reviews*, pp. 607–645. doi: 10.1111/j.1469-185X.2007.00028.x.
- MacArthur, R. H. and Wilson, E. O. (1967) *The Theory of Island biogeography*, Princeton university press. doi: 10.1515/9781400881376.
- MacLeod, A., Head, J. and Gaunt, A. (2004) 'An assessment of the potential economic impact of Thrips palmi on horticulture in England and the significance of a successful eradication campaign', *Crop Protection*, 23(7), pp. 601–610. doi: 10.1016/j.cropro.2003.11.010.
- Marques, R. V. *et al.* (2018) 'Reciprocal intraguild predation and predator coexistence', *Ecology and Evolution*, 8(14), pp. 6952–6964. doi: 10.1002/ece3.4211.
- Marullo rita, M. laurence (2002) *Thrips and tospoviruses, Thrips and Tospoviruses: Proc. 7th Intl. Symp. .... Available at:*  
[https://www.researchgate.net/profile/Rita\\_Marullo/publication/281003047\\_Thrips\\_and\\_Tospoviruses\\_Proceedings\\_of\\_the\\_7th\\_International\\_Symposium\\_on\\_Thysanoptera/links/562bf1e808aef25a2441cda7.pdf#page=173%0Ahttp://www.ento.csiro.au/thysanoptera/Symposium/Se](https://www.researchgate.net/profile/Rita_Marullo/publication/281003047_Thrips_and_Tospoviruses_Proceedings_of_the_7th_International_Symposium_on_Thysanoptera/links/562bf1e808aef25a2441cda7.pdf#page=173%0Ahttp://www.ento.csiro.au/thysanoptera/Symposium/Se)  
 (Accessed: 18 January 2020).
- Mccain, C. M. (2009) 'Global analysis of bird elevational diversity', *Global Ecology and Biogeography*, 18(3), pp. 346–360. doi: 10.1111/j.1466-8238.2008.00443.x.
- McCain, C. M. (2005) 'Elevational gradients in diversity of small mammals', *Ecology*, 86(2), pp. 366–372. doi: 10.1890/03-3147.
- McCain, C. M. (2007) 'Area and mammalian elevational diversity', *Ecology*, 88(1), pp. 76–86. doi: 10.1890/0012-9658(2007)88[76:AAMED]2.0.CO;2.
- McCain, C. M. and Grytnes, J.-A. (2010) 'Elevational Gradients in Species Richness', *Encyclopedia of Life Sciences*, pp. 1–10. doi: 10.1002/9780470015902.a0022548.
- McGarigal, K. and Cushman, S. A. (2002) 'Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects', *Ecological Applications*. Ecological Society of America, pp. 335–345. doi: 10.1890/1051-0761(2002)012[0335:CEOEAT]2.0.CO;2.

- McKane, R. B. *et al.* (2002) 'Resource-based niches provide a basis for plant species diversity and dominance in arctic tundra', *Nature*, 415(6867), pp. 68–71. doi: 10.1038/415068a.
- Melo, G. L. *et al.* (2017) 'Testing the habitat amount hypothesis for South American small mammals', *Biological Conservation*. Elsevier Ltd, 209(May), pp. 304–314. doi: 10.1016/j.biocon.2017.02.031.
- Messelink, G. J. *et al.* (2013) 'Biological control of aphids in the presence of thrips and their enemies', *Biocontrol*, 58(1), pp. 45–55. doi: 10.1007/s10526-012-9462-2.
- Milne, M. and Walter, G. H. (1997) 'The significance of prey in the diet of the phytophagous thrips, *Frankliniella schultzei*', *Ecological Entomology*, 22(1), pp. 74–81. doi: 10.1046/j.1365-2311.1997.00034.x.
- Milne, M. and Walter, G. H. (1998) 'Significance of mite prey in the diet of the onion thrips *Thrips tabaci* Lindeman (Thysanoptera: Thripidae)', *Australian Journal of Entomology*, 37(2), pp. 120–124. doi: 10.1111/j.1440-6055.1998.tb01558.x.
- Milne, M. and Walter, G. H. (2000) 'Feeding and breeding across host plants within a locality by the widespread thrips *Frankliniella schultzei*, and the invasive potential of polyphagous herbivores', *Diversity and Distributions*, 6(5), pp. 243–257. doi: 10.1046/j.1472-4642.2000.00089.x.
- Mittelbach, G. G. *et al.* (2007) 'Evolution and the latitudinal diversity gradient: Speciation, extinction and biogeography', *Ecology Letters*, pp. 315–331. doi: 10.1111/j.1461-0248.2007.01020.x.
- Montserrat, M. *et al.* (2012) 'Invasion success in communities with reciprocal intraguild predation depends on the stage structure of the resident population', *Oikos*, 121(1), pp. 67–76. doi: 10.1111/j.1600-0706.2011.19369.x.
- Morris, D. C. and Mound, L. A. (2004) 'Molecular relationships between populations of South African citrus thrips (*Scirtothrips aurantii* Faure) in South Africa and Queensland, Australia', *Australian Journal of Entomology*, 43(4), pp. 353–358. doi: 10.1111/j.1326-6756.2004.00437.x.
- Morse, J. G. and Hoddle, M. S. (2006) 'INVASION BIOLOGY OF THRIPS', *Annual Review of Entomology*, 51(1), pp. 67–89. doi: 10.1146/annurev.ento.51.110104.151044.
- Mound, L. A. (2005) 'THYSANOPTERA : Diversity and Interactions', *Review Literature*

*And Arts Of The Americas*, 50, pp. 247–269. doi: 10.1146/annurev.ento.49.061802.123318.

Mound, L. A. and Kibby, G. (1998) ‘Thysanoptera: an identification guide.’, *Cab International*. CAB INTERNATIONAL.

Mound, L. A. and Minaei, K. (2007) ‘Australian thrips of the Haplothrips lineage (Insecta: Thysanoptera)’, *Journal of Natural History*, 41(45–48), pp. 2919–2978. doi: 10.1080/00222930701783219.

Mound, L. A. and Walker, A. K. (1982) *Fauna of New Zealand, Number 1, Terebrantia (Insecta: Thysanoptera)*, Science, Information, Division. Wellington.

Müller, C. B. and Brodeur, J. (2002) ‘Intraguild predation in biological control and conservation biology’, in *Biological Control*, pp. 216–223. doi: 10.1016/S1049-9644(02)00102-0.

Myers, J. H., Higgins, C. and Kovacs, E. (1989) ‘How Many Insect Species are Necessary for the Biological Control of Insects?’, *Environmental Entomology*, 18(4), pp. 541–547. doi: 10.1093/ee/18.4.541.

Northfield, T. D., Barton, B. T. and Schmitz, O. J. (2017) ‘A spatial theory for emergent multiple predator–prey interactions in food webs’, *Ecology and Evolution*, 7(17), pp. 6935–6948. doi: 10.1002/ece3.3250.

Pavuk, D. M. (1999) ‘Enhancing Biological Control: Habitat Management to Promote Natural Enemies of Agricultural Pests . Charles H. Pickett , Robert L. Bugg’, *The Quarterly Review of Biology*, 74(4), pp. 489–489. doi: 10.1086/394188.

Pfannenstiel, R. S. and Yeargan, K. V (2002) ‘Identification and Diel Activity Patterns of Predators Attacking *Helicoverpa zea* (Lepidoptera: Noctuidae) Eggs in Soybean and Sweet Corn’, *Environmental Entomology*, 31(2), pp. 232–241. doi: 10.1603/0046-225x-31.2.232.

Pizzol, J. *et al.* (2017) *Diversity of Thysanoptera species and associated host plants in Southern France*, *Journal of Mediterranean Ecology*.

Polis, G. A., Anderson, W. B. and Holt, R. D. (1997) ‘Toward an integration of landscape and food web ecology: The dynamics of spatially subsidized food webs’, *Annual Review of Ecology and Systematics*, pp. 289–316. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.28.1.289.

Polis, G. A. and Holt, R. D. (1992) ‘Intraguild predation: The dynamics of complex trophic

- interactions’, *Trends in Ecology and Evolution*, pp. 151–154. doi: 10.1016/0169-5347(92)90208-S.
- Polis, G. A., Myers, C. A. and Holt, R. D. (1989) ‘The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other’, *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20(1), pp. 297–330. doi: 10.1146/annurev.es.20.110189.001501.
- Prescott, K. K. and Andow, D. A. (2018) ‘Co-occurrence among Intraguild Predators: Avoidance or Aggregation?’, *Environmental Entomology*, 47(3), pp. 559–566. doi: 10.1093/ee/nvy016.
- Rahbek, C. (2005) ‘The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns’, *Ecology Letters*, 8(2), pp. 224–239. doi: 10.1111/j.1461-0248.2004.00701.x.
- Ramirez, R. A. and Snyder, W. E. (2009) ‘Scared sick? predator-pathogen facilitation enhances exploitation of a shared resource’, *Ecology*, 90(10), pp. 2832–2839. doi: 10.1890/08-1941.1.
- Reynaud, P. (2010) ‘Thrips (Thysanoptera). Chapter 13.1’, *BioRisk*, 4(2), pp. 767–791. doi: 10.3897/biorisk.4.59.
- Rosenheim, J. A. *et al.* (1995) ‘Intraguild predation among biological-control agents: Theory and evidence’, *Biological Control*, 5(3), pp. 303–335. doi: 10.1006/bcon.1995.1038.
- Roslin, T. *et al.* (2017) ‘Higher predation risk for insect prey at low latitudes and elevations’, *Science*, 356(6339), pp. 742–744. doi: 10.1126/science.aaj1631.
- Rossetti, M. R. *et al.* (2017) ‘Responses of insect herbivores and herbivory to habitat fragmentation: a hierarchical meta-analysis’, *Ecology Letters*, 20(2), pp. 264–272. doi: 10.1111/ele.12723.
- Sam, K., Koane, B. and 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(3), pp. 293–300. doi: 10.1111/ecog.00979.
- Sampson, C. and Kirk, W. D. J. (2016) ‘Predatory mites double the economic injury level of *Frankliniella occidentalis* in strawberry’, *BioControl*. Springer Netherlands, 61(6), pp. 661–669. doi: 10.1007/s10526-016-9747-y.
- Sanders, N. J., Moss, J. and Wagner, D. (2003) ‘Patterns of ant species richness along



elevational gradients in an arid ecosystem’, *Global Ecology and Biogeography*, 12(2), pp. 93–102. doi: 10.1046/j.1466-822X.2003.00324.x.

Saura, S., Bodin, Ö. and Fortin, M. J. (2014) ‘EDITOR’S CHOICE: Stepping stones are crucial for species’ long-distance dispersal and range expansion through habitat networks’, *Journal of Applied Ecology*. Edited by J. Frair, 51(1), pp. 171–182. doi: 10.1111/1365-2664.12179.

Schellekens, T. and van Kooten, T. (2012) ‘Coexistence of two stage-structured intraguild predators’, *Journal of Theoretical Biology*, 308, pp. 36–44. doi: 10.1016/j.jtbi.2012.05.017.

Schmitz, O. J. (2006) ‘Predators have large effects on ecosystem properties by changing plant diversity, not plant biomass’, *Ecology*. Ecological Society of America, 87(6), pp. 1432–1437. doi: 10.1890/0012-9658(2006)87[1432:PHLEOE]2.0.CO;2.

Schmitz, O. J. (2007) ‘Predator Diversity and Trophic Interactions’, *Ecology*, 88(10), pp. 2415–2426.

Shakya, S., Coll, M. and Weintraub, P. G. (2010) ‘Incorporation of Intraguild Predation Into a Pest Management Decision-Making Tool: The Case of Thrips and Two Pollen-Feeding Predators in Strawberry’, *Journal of Economic Entomology*, 103(4), pp. 1086–1093. doi: 10.1603/ec09373.

Sih, A. (1994) ‘Predation risk and the evolutionary ecology of reproductive behaviour’, *Journal of Fish Biology*, 45(sa), pp. 111–130. doi: 10.1111/j.1095-8649.1994.tb01087.x.

Sih, A., Englund, G. and Wooster, D. (1998) ‘Emergent impacts of multiple predators on prey’, *Trends in Ecology and Evolution*, 13(9), pp. 350–355. doi: 10.1016/S0169-5347(98)01437-2.

Silvertown, J. (2004) ‘Plant coexistence and the niche’, *Trends in Ecology and Evolution*, pp. 605–611. doi: 10.1016/j.tree.2004.09.003.

Smith, A. C., Fahrig, L. and Francis, C. M. (2011) ‘Landscape size affects the relative importance of habitat amount, habitat fragmentation, and matrix quality on forest birds’, *Ecography*, 34(1), pp. 103–113. doi: 10.1111/j.1600-0587.2010.06201.x.

Smith, T. W. and Lundholm, J. T. (2012) ‘Environmental geometry and heterogeneity-diversity relationships in spatially explicit simulated communities’, *Journal of Vegetation Science*, 23(4), pp. 732–744. doi: 10.1111/j.1654-1103.2011.01380.x.

Snyder, G. B., Finke, D. L. and Snyder, W. E. (2008) 'Predator biodiversity strengthens aphid suppression across single- and multiple-species prey communities', *Biological Control*, 44(1), pp. 52–60. doi: 10.1016/j.biocontrol.2007.09.006.

Sokol-Hessner, L. and Schmitz, O. J. (2002) 'Aggregate effects of multiple predator species on a shared prey', *Ecology*. Ecological Society of America, 83(9), pp. 2367–2372. doi: 10.1890/0012-9658(2002)083[2367:AEOMPS]2.0.CO;2.

Stassart, P. *et al.* (2012) 'L'agroécologie : trajectoire et potentiel Pour une transition vers des systèmes alimentaires durables', *Sustainable development*. Available at: [www.agroecology.be](http://www.agroecology.be) (Accessed: 18 January 2020).

Steffan-Dewenter, I. *et al.* (2002) 'Scale-Dependent Effects of Landscape Context on Three Pollinator Guilds', *Ecology*, 83(5), pp. 1421–1432.

Stein, A. and Kreft, H. (2015) 'Terminology and quantification of environmental heterogeneity in species-richness research', *Biological Reviews*, 90(3), pp. 815–836. doi: 10.1111/brv.12135.

Strasberg, D. *et al.* (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', *Biodiversity and Conservation*, 14(12), pp. 3015–3032. doi: 10.1007/s10531-004-0258-2.

Straub, C. S., Finke, D. L. and Snyder, W. E. (2008) 'Are the conservation of natural enemy biodiversity and biological control compatible goals?', *Biological Control*, 45(2), pp. 225–237. doi: 10.1016/j.biocontrol.2007.05.013.

Strauss, S. Y. and Karban, R. (1995) 'Selection, Dispersal and Mode of Reproduction: Attributes Contributing to Local Adaptation by Apterotherrips apteris to Erigeron glaucus', in *Thrips Biology and Management*. Springer US, pp. 537–544. doi: 10.1007/978-1-4899-1409-5\_80.

Sundqvist, M. K., Sanders, N. J. and Wardle, D. A. (2013) 'Community and Ecosystem Responses to Elevational Gradients: Processes, Mechanisms, and Insights for Global Change', *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 44(1), pp. 261–280. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-110512-135750.

Thenail, C. *et al.* (2009) 'The contribution of crop-rotation organization in farms to crop-

- mosaic patterning at local landscape scales’, *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 131(3–4), pp. 207–219. doi: 10.1016/j.agee.2009.01.015.
- Thenail, C. *et al.* (2012) ‘How do farms’ economic and technical dynamics contribute to landscape patterns?’, in *Multifunctional Rural Land Management Economics and Policies*, pp. 235–253. doi: 10.4324/9781849772020.
- Thies, C. and Tscharntke, T. (1999) ‘Landscape Structure and Biological Control in Agroecosystems’, *Science*, 285(5429), pp. 893–896.
- Thrips Wiki (2019) *Thrips Wiki, Thrips Wiki contributors*. Available at: <https://thrips.info/wiki/> (Accessed: 18 January 2020).
- Tighiouart, K. (2017) ‘Analyse de l’efficacité de deux ennemis naturels pour contrôler les populations de thrips dans les serres de poivrons à La Réunion’, *Master Thesis*, p. 79.
- Tscharntke, T. *et al.* (2012) ‘Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses’, *Biological Reviews*, pp. 661–685. doi: 10.1111/j.1469-185X.2011.00216.x.
- Venturelli, R. C. and Galli, A. (2006) ‘Integrated indicators in environmental planning: Methodological considerations and applications’, *Ecological Indicators*, 6(1), pp. 228–237. doi: 10.1016/j.ecolind.2005.08.023.
- Wiens, J. A. (1992) ‘What is landscape ecology, really?’, *Landscape Ecology*, 7(3), pp. 149–150. doi: 10.4324/9781351212953-3.



# Chapitre 1

## **Effets des traits du paysage sur la diversité des communautés de thrips suivant les gradients d'altitude**

Ce chapitre correspond à l'article accepté le 15/07/2020 dans la revue *Journal of Biogeography*

N. T. Dianzinga, M.-L. Moutoussamy, J. Sadeyen, L. H. R. Ravaomanarivo, & E. Frago. (accepté). **The interacting effect of habitat amount, habitat diversity and fragmentation on insect diversity along elevational gradients**

### **Contexte**

La modification et la dégradation des habitats, provoquées par l'Homme, sont les principales menaces affectant les écosystèmes terrestres au niveau mondial (Pereira *et al.*, 2010; Rands *et al.*, 2010). Ces processus mènent généralement à la fragmentation, c'est-à-dire la division d'un habitat continu en fragments d'habitats plus petits et plus isolés séparés par une matrice de couverture terrestre transformée par l'homme. Cependant, les effets de la fragmentation sur les communautés écologiques, chez les insectes herbivores dans notre cas, demeurent controversés. Les premières études, sur la base de la théorie de la biogéographie insulaire de MacArthur et Wilson (1967) prédisent des effets négatifs de la fragmentation sur les communautés. En effet, les communautés isolées sont susceptibles de disparaître rapidement (Haddad *et al.*, 2015; Fletcher *et al.*, 2018) contrairement aux communautés interconnectées. Cependant, Fahrig (2013) prédit des effets positifs de la fragmentation du fait que les paysages fragmentés ont plus d'habitats, bien qu'isolés, que les paysages non fragmentés (*The habitat amount hypothesis*).

### **Approches**

L'objectif de ce chapitre est d'étudier l'influence des traits du paysage sur la diversité des communautés de thrips suivant le gradient altitudinal de La Réunion. En effet, l'hétérogénéité du paysage végétal associée au fort gradient d'altitude de ce territoire est pertinent. Les basses altitudes ont complètement perdu leurs habitats originels faisant place aux habitats créés par l'Homme, mais présentent par contre une multitude de types d'habitats. Il

s'agit principalement des surfaces agricoles : la culture de la canne à sucre, des vergers, des cultures maraichères, etc. Les hautes altitudes qui présentent principalement de grandes étendues de forêts, des prairies, des fourrés de montagne, des formations sub-alpines éricoïdes, etc. (Cadet, 1980; Strasberg *et al.*, 2005). Les moyennes altitudes qui font office de zone tampon entre les bas et les hauts, présentent des reliquats d'habitats présents dans les hauts et dans les bas, mais sous forme de patchs discontinus. La diversité des thrips a été étudiée suivant des gradients d'altitude répliqués en calculant la diversité Alpha, via les mesures de richesse spécifique et d'équitabilité, et l'abondance. Les paramètres de diversité Alpha expriment les différences nettes de diversité entre les communautés, mais ils ne nous donnent aucune information sur les communautés présentant des assemblages particuliers dans leur composition (Mori *et al.*, 2018). Par conséquent, nous avons également étudié la diversité Béta en calculant l'indice LCBD « *Local Contribution to Beta Diversity* » (Legendre and De Cáceres, 2013). Cet indice va analyser l'originalité dans l'assemblage de chaque communauté. Ainsi, une communauté ayant une forte valeur LCBD indique que ladite communauté possède une composition inhabituelle, faite d'espèces peu fréquentes. Une communauté à faible valeur LCBD possède une composition habituelle, faite d'espèces largement représentées.

### Résultats et discussion

Dans ce chapitre, nous avons trouvé que la diversité (Alpha et Béta) des thrips est plus importante en basses altitudes et décroît linéairement avec l'augmentation de l'altitude. Malgré le fait que les bas de La Réunion soient extrêmement urbanisés et largement couverts par des plantes invasives (Strasberg *et al.*, 2005), ces habitats abritent les communautés de thrips les plus diversifiées. Les bas de La Réunion qui comporte une multitude de couvert végétal serait favorable à l'établissement d'une forte diversité de thrips. Concernant les traits du paysage, nous avons trouvé que la quantité d'habitat a des effets positifs sur la richesse spécifique et l'équitabilité des communautés de thrips, seulement dans les paysages hétérogènes. Les communautés des thrips ont été par contre insensibles à la fragmentation.

### Conclusions

Nos résultats révèlent toute la complexité dans la détermination des patrons de diversité des thrips suivant le gradient environnemental de La Réunion. Les variables climatiques et paysagères co-varient le long des gradients d'altitude, par conséquent, il est difficile d'identifier l'effet de chaque variable sur la diversité des communautés de thrips. Les résultats soutiennent partiellement l'hypothèse de Fahrig (2013) selon laquelle la quantité d'habitat est le trait de

paysage dominant et que la fragmentation n'exerce pas systématiquement un effet négatif sur la diversité. Cependant, cette étude est uniquement basée sur une approche corrélative. Une étude expérimentale serait donc nécessaire afin de confirmer les patterns observés dans cette étude.

Du point de vue taxonomique, cette étude a permis de mettre à jour, grâce aux multiples prospections réalisées sur le terrain, la base de données ePRPV. On a signalé la présence de 17 nouvelles espèces de thrips à La Réunion et la découverte d'une nouvelle espèce endémique *Thrips reunionensis* n.sp (**Annexe**)



## The interacting effect of habitat amount, habitat diversity and fragmentation on insect diversity along elevational gradients.

Journal:	<i>Journal of Biogeography</i>
Manuscript ID	JB1-19-0460.R3
Manuscript Type:	Research Paper
Date Submitted by the Author:	n/a
Complete List of Authors:	Dianzinga, Niry T. ; PVBMT, CIRAD-PVBMT Moutoussamt, Marie-Ludders; PVBMT, CIRAD-PVBMT Sadeyen, Joëlle; PVBMT, CIRAD-PVBMT Ravaomanarivo, Lala; University of Antananarivo Faculty of Science, Entomology Frago, Enric; CBGP, cbgp; PVBMT, CIRAD.PVBMT
Key Words:	Alpha diversity, beta diversity, elevational gradient, environmental gradient, fragmentation, habitat amount, habitat diversity, insect, thrips, Thyssanoptera

1  
2  
3 1 The interacting effect of habitat amount, habitat diversity and fragmentation on insect  
4 2 diversity along elevational gradients.  
5  
6

7 3

8  
9 4 **Running title:** Diversity changes in elevation and landscape  
10  
11

12 5

13  
14 6 Nirry T. Dianzinga<sup>1,2</sup>, Marie-Ludders Moutoussamy<sup>1</sup>, Joëlle Sadeyen<sup>2</sup>, Lala H. R.  
15 7 Ravaomanarivo<sup>3</sup> & Enric Frago<sup>1,4,5\*</sup>  
16  
17

18 8 1 CIRAD-UMR PVBMT, Saint-Pierre, La Réunion, France  
19

20 9 2 Université de la Réunion-UMR PVBMT, Saint-Denis, La Réunion, France  
21

22  
23 10 3 Université d'Antananarivo, Faculté des Sciences, Département d'Entomologie,  
24 11 Antananarivo, Madagascar  
25

26 12 4. CIRAD, CBGP, Montpellier, France.  
27

28  
29 13 5. CBGP, CIRAD, INRA, IRD, Montpellier SupAgro, University Montpellier, Montpellier,  
30 14 France  
31

32  
33 15 \* Corresponding author: Enric Frago, [enric.frago@cirad.fr](mailto:enric.frago@cirad.fr), CIRAD-UMR CBGP, F-34398  
34 16 Montpellier, France  
35  
36

37 17

38 18

39 19

40 20

41 21

42 22

43 23

44 24

45 25

46 26  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

## 1 **Abstract**

2  
3  
4  
5  
6  
7  
8  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

2 **Aim:** Elevational gradients are a useful approach to evaluate how environmental factors affect  
3 animal diversity. Decades of studies on the elevation-diversity gradient have revealed that this  
4 gradient varies greatly with taxa and geographic regions. One potential explanation for this  
5 may be the dependence of the relationship on landscape features. We explore the impact of  
6 fragmentation, habitat diversity and habitat amount on insect diversity (alpha and beta) and  
7 abundance along elevational gradients. We hypothesize that insect diversity and abundance  
8 will relate negatively with elevation, but positively with these landscape features. We also  
9 hypothesize that landscape features will interact in a way that the positive effect of a given  
10 variable on insect diversity may be offset by the others.

11 **Location:** Reunion Island (Indian Ocean)

12 **Taxon:** The insect order thrips (Thysanoptera)

13 **Methods:** Insects were sampled along replicated elevational gradients, and at each sampling  
14 plot landscape features and abiotic variables were estimated within buffers surrounding the  
15 site. Insect alpha diversity was estimated using abundance-based rarefaction methods,  
16 whereas beta diversity was estimated calculating the "local contributions to beta diversity"  
17 metric. The effect of elevation, rainfall, landscape features and their interactions was assessed  
18 on insect alpha and beta diversity and abundance during two consecutive seasons using linear  
19 mixed effects models.

20 **Results:** We found that thrips alpha and beta diversity was negatively related with elevation,  
21 but the relationship varied between seasons and rainfall regimes. Among the different  
22 landscape features considered, we found that habitat amount had the strongest effect on  
23 diversity. The effect of habitat amount on diversity, however, was offset in areas of low  
24 habitat (or land cover) diversity.

25 **Main conclusions:** Generalizing the factors that underlie the elevation diversity gradient has  
26 become a cornerstone in ecological theory because it can help to understand the impact of  
27 human activities on diversity. Here we show that taking landscape information into account  
28 may help to fulfil this objective because landscape effects co-vary with elevation with often  
29 intricate consequences for diversity.

30

31

## 1 **Keywords**

2 Alpha diversity, beta diversity, elevational gradient, environmental gradient, fragmentation,  
3 habitat amount, habitat diversity, insect, thrips, Thysanoptera.

## 4 **Introduction**

5 It is nowadays widely accepted that human activities are triggering unprecedented  
6 biodiversity losses in most terrestrial ecosystems. Human activities usually have a negative  
7 impact on biodiversity by directly degrading and transforming natural habitats, but also  
8 indirectly through changes in global climatic conditions (Barnosky et al., 2011; Cardinale et  
9 al., 2012; Hooper et al., 2012; Urban, 2015). By comparing diversity across space and  
10 assessing its changes in relationship with climate, relief and landscape configuration  
11 ecologists seek to understand and predict large-scale impacts of human activities on  
12 biodiversity. To achieve this, elevational gradients are useful because assemblages of species  
13 found at very different conditions can be studied within small geographic distances  
14 (Hodkinson, 2005; Sundqvist, Sanders, & Wardle, 2013; Tylianakis & Morris, 2017). Several  
15 environmental factors vary with elevation leading to lower plant species richness and  
16 structural complexity at higher elevations (Kreft & Jetz, 2007). This elevation-diversity  
17 gradient is observed in insects because they are affected by environmental factors too, but also  
18 because they tightly depend on plants. This gradient, however, often varies with climatic  
19 regions and insect taxa (Chamberlain, Brambilla, Caprio, Pedrini, & Rolando, 2016; McCain,  
20 2009; Sundqvist et al., 2013). Most studies have explored how species richness and evenness  
21 (i.e. alpha diversity) change with elevation, and there is an increasing interest in how species  
22 composition (i.e. beta diversity) changes along with these gradients. While alpha diversity  
23 expresses net diversity differences among species assemblages, through the lens of beta  
24 diversity, differences in the composition of insect assemblages can be assessed, and areas  
25 where unique species are found may be pinpointed (Mori, Isbell, & Seidl, 2018; Socolar,  
26 Gilroy, Kunin, & Edwards, 2016).

27 The elevational-diversity gradient was already noticed by Alexander von Humboldt in  
28 the 18th century, and since then it has been intensively studied with mixed and often  
29 contradictory results. Generalizing the factors underlying this gradient across taxa and  
30 geographic regions has become a cornerstone in ecological theory, particularly because it can  
31 help to assess and to forecast the impact of human activities on diversity (Hodkinson, 2005;

1  
2  
3 1 Sundqvist et al., 2013; Tylianakis & Morris, 2017). The elevational-diversity gradient varies  
4 2 greatly with taxonomic groups and climatic regions because the impact of elevation on  
5 3 diversity depends on complex interactions among environmental variables and habitat and  
6 4 landscape characteristics (Chamberlain et al., 2016; McCain, 2009; Sundqvist et al., 2013).  
7 5 This variation also depends on human activities, which are usually greater at lower elevations  
8 6 where human populations concentrate (Luck, 2007). Landscape features have known impacts  
9 7 on insect diversity and are thus important to understand the elevation-diversity gradient. The  
10 8 most important landscape features with known impacts on animal diversity are habitat  
11 9 diversity, habitat amount and fragmentation. As revealed in a meta-analysis by Stein,  
12 10 Gerstner, & Kreft (2014), diverse or heterogeneous habitats often contain a larger number of  
13 11 species because they provide a larger range of abiotic conditions, available niches and  
14 12 refuges. These conditions ultimately allow species coexistence, reduce extinctions and  
15 13 promote speciation. Habitat diversity has been strongly reduced by human activities  
16 14 particularly due to the homogenizing effect of extensive cropping, forestry and livestock  
17 15 production (Kremen & Merenlender, 2018). Despite the results found in the meta-analysis,  
18 16 evidence of negative or neutral effects of habitat diversity on species diversity also exist  
19 17 (Bertrand, Burel, & Baudry, 2016; Marini, Prosser, Klimek, & Marrs, 2008). The effect of  
20 18 habitat amount on diversity, on the other hand, is clearly positive. When the amount of habitat  
21 19 that species can exploit is reduced, species struggle to persist because resources are of less  
22 20 quality and less abundant, and because critical resources may be lacking (Samways,  
23 21 McGeoch, & R., 2010). Habitat loss is one of the landscape features most strongly influenced  
24 22 by human activities, and is considered as one of the main drivers of current biodiversity loss  
25 23 (Cardinale et al., 2012; Mantyka-pringle, Martin, & Rhodes, 2012). Fragmentation too affects  
26 24 species diversity, although whether the effect is positive or negative remains a controversial  
27 25 topic. Human activities are important drivers of fragmentation. Fragmented landscapes are  
28 26 often composed of small patches of natural habitat surrounded by urban, agricultural or  
29 27 timber-producing lands. Most authors consider that fragmentation has a negative effect on  
30 28 species diversity (Fletcher et al., 2018) because it increases the division and isolation of  
31 29 natural habitats thus exposing them to disturbing human land uses (Haddad et al., 2015).  
32 30 Fahrig (2017, 2019), however, suggests that since habitat fragmentation often comes together  
33 31 with habitat loss, when the amount of habitat available for organisms to exploit is taken into  
34 32 account (an estimate known as fragmentation *per se* [sensu Haila & Hanski (1984)]), the

1  
2  
3 1 negative effect of fragmentation is lost. This idea was proposed as the habitat amount  
4  
5 2 hypothesis (Fahrig, 2013) [but see criticism by (Fletcher et al., 2018; Hanski, 2015)], where  
6  
7 3 she suggests that habitat amount and fragmentation can be measured independently so that  
8  
9 4 their relative contribution to diversity can be estimated. A meta-analysis that encompasses 35  
10  
11 5 studies from different locations around the globe has recently provided support for this  
12  
13 6 hypothesis (Watling et al., 2020).

14  
15 7 Human impacts on natural habitats vary in intensity with elevation, but their effect on  
16  
17 8 different landscape features is often intricate. For instance, while most human populations  
18  
19 9 concentrate at lower elevations (Luck, 2007), food, timber and livestock production usually  
20  
21 10 concentrates at particular elevational ranges, with concomitant effects on habitat diversity and  
22  
23 11 fragmentation. Even if diversity usually decreases with elevation, speciation and endemism  
24  
25 12 may be larger at high elevations where habitats are more isolated and, in temperate areas,  
26  
27 13 more fragmented due to glacial advances and retreats (Steinbauer et al., 2016; Vetaas &  
28  
29 14 Grytnes, 2002). In addition, landscape features are usually interconnected. The positive effect  
30  
31 15 of fragmentation on species diversity, for instance, may be linked to habitat diversity because  
32  
33 16 fragmented landscapes are usually more heterogeneous and structurally more complex  
34  
35 17 (Fahrig, 2017). A recent theoretical model showed that habitat amount modulated  
36  
37 18 fragmentation effects on diversity so that fragmentation effects were positive when the  
38  
39 19 amount of habitat was large, but negative when habitat amount was reduced (Rybicki,  
40  
41 20 Abrego, & Ovaskainen, 2020). In another example, Corcos et al. (2018) found that the  
42  
43 21 diversity of four different insect guilds was affected both by elevation and habitat diversity,  
44  
45 22 but the effect of one variable never modulated the effect of the other. Despite all these recent  
46  
47 23 reports, few studies have so far measured the relative contribution of different landscape  
48  
49 24 attributes to diversity (Fahrig, 2019; Hanski, 2015), and how they interact with elevation. This  
50  
51 25 knowledge is important to evaluate whether diversity changes along elevation are mostly  
52  
53 26 driven by abiotic conditions or the local landscape. Exploring interacting effects among  
54  
55 27 landscape attributes is particularly important to better understand whether the impact of  
56  
57 28 habitat loss may be exacerbated or buffered by changes in habitat diversity or fragmentation.  
58  
59 29 This knowledge may ultimately help better transferring biogeography theory into  
60  
30 conservation and management practice.

31  
32 In this study we explore the relative contribution of elevation, environmental variables  
and landscape features to Thysanoptera (i.e. thrips) diversity. Thrips are slender insects, of

1  
2  
3 1 approximately 1 to 3 mm long with about 6.000 extant species described worldwide (Stork,  
4 2018). Thrips larvae can be herbivorous, predatory or fungivorous, and many species disperse  
5 2 to flowers as adults to feed on pollen or to mate (Mound, 2005). This study was performed in  
6 3 Reunion, a small volcanic island located in the south-western Indian Ocean. Local-landscape  
7 4 characteristics were obtained by estimating habitat diversity, habitat amount and  
8 5 fragmentation using highly-resolved vector layers and establishing buffers around sampling  
9 6 points. Habitat diversity was assessed as land cover diversity (Stein et al., 2014),  
10 7 fragmentation as the length of the perimeter of the different polygons found within the buffer,  
11 8 and habitat amount as the proportion of potentially suitable habitat within the buffer (Watling  
12 9 et al., 2020). Since insects were sampled from flowers and during two consecutive seasons,  
13 10 the role of the plant, season and rainfall were also taken into consideration. The following  
14 11 hypotheses are tested (Figure 1): (1) We hypothesise that alpha diversity (i.e. species richness  
15 12 and evenness), insect abundance and beta diversity will decrease with elevation. (2) We  
16 13 hypothesise that habitat amount and habitat diversity will relate positively with insect  
17 14 diversity and abundance. Since the proportion of suitable habitat is taken into account in our  
18 15 study, our estimate of fragmentation can be considered as fragmentation *per se*, and we thus  
19 16 hypothesise that this feature too will relate positively with insect diversity and abundance. (3)  
20 17 We also explore interactions among the different landscape features, and in particular whether  
21 18 the relationship between habitat amount and variables related to insect diversity and  
22 19 abundance is modulated by either habitat diversity or fragmentation. We hypothesise that the  
23 20 positive effect of habitat amount on diversity may be offset in low diversity habitats.  
24 21 Fragmentation, on the other hand, may have an either positive or negative effect on the  
25 22 relationship between habitat amount and diversity. The interaction between habitat diversity  
26 23 and fragmentation may provide a better understanding of whether fragmentation effects  
27 24 operate via changes in habitat diversity.  
28 25  
29 26

## 27 **Materials and methods**

### 28 Study system

29 In this study, adult insects belonging to the order Thysanoptera (i.e. thrips) were sampled  
30 from flowers along replicated elevational gradients that run across different habitat types.  
31 Thrips are small insects with about 6.000 extant species (Stork, 2018), and were sampled from  
60

1  
2  
3 1 flowers because even if larvae can be herbivorous, predatory or fungivorous, many species  
4  
5 2 feed on pollen or disperse to flowers for mating (Mound, 2005). This study was performed in  
6  
7 3 Reunion, which is located at 55°39' E, 21°00' S in the south-west of the Indian Ocean  
8  
9 4 between Madagascar and Mauritius with 2512 km<sup>2</sup> of surface. The island has a maximum  
10  
11 5 diameter of 70 km. Its rugged terrain reaches 3070 m.a.s.l. and 2631 m.a.s.l. in the Piton des  
12  
13 6 Neiges and Piton de la Fournaise, respectively. The island has a tropical climate with two  
14  
15 7 seasons: summer and winter. The former occurs from November to April and it is rainy and  
16  
17 8 hot, while the latter occurs from June to September and it is less hot and dryer. Climatic  
18  
19 9 conditions are strongly dependent on the topography and trade winds (i.e. regular ocean winds  
20  
21 10 blowing from East to West). Mean annual rainfall is higher in the eastern part (windward  
22  
23 11 coast) with 1500 mm to > 8000 mm, whereas in the western part (leeward coast) annual  
24  
25 12 rainfall varies between < 500 mm to < 1500 mm. Mean annual temperatures are of 24° C near  
26  
27 13 the coastline, and they can descend to < 12° C at 2000 m.a.s.l. This island is considered a  
28  
29 14 global hot-spot of diversity (IUCN, 2008) and is typified by a high level of endemism, with  
30  
31 15 46% of its 1.712 species of vascular plants endemic and with eight endemic genera. Among  
32  
33 16 arthropods, it is estimated that 40% of beetles and 25% of spiders are also endemic (IUCN,  
34  
35 17 2008). Urbanization and agricultural activities are mostly concentrated below 1000m, while  
36  
37 18 the largest proportion of natural habitats (c. 30%) is mostly concentrated above 1200m in  
38  
39 19 areas that are less inhabited and often protected under the umbrella of the National Park  
40  
41 20 (Strasberg *et al.*, 2005). As in most tropical islands (Harter *et al.*, 2015; Russell & Kueffer,  
42  
43 21 2019), the main threats to this biodiversity are global changes, urbanization, agriculture and  
44  
45 22 alien plant invasions, the latter three being particularly important at low elevations (Strasberg  
46  
47 23 *et al.*, 2005).  
48  
49 24

#### 25 Sampling design and insect collection

26 Thrips were collected along seven replicated elevational transects (Figure 1). Transects were  
27  
28 27 selected to capture landscape diversity and the different vegetation zones, and to ensure that  
29  
30 28 landscape features varied with elevation but not collinearly. Reunion is a small island, and to  
31  
32 29 avoid higher elevation points to converge, sampling took place below a mid elevation point of  
33  
34 30 1600 m. Three transects reached up to 1400 m, and four to 1600 m. Sampling sites were  
35  
36 31 established every 200 m of elevation, these elevational ranges being approximate as sites were  
37  
38 32 selected based on visual detection of abundant plants at the flowering stage. At each site,



1  
2  
3 1 insects were sampled from all flowering plants in a circular area of 30 m of diameter using the  
4 2 beating sheet technique with a rectangular 40 x 30 cm white plastic tray and a mouth  
5 3 aspirator. To standardize sampling effort per plant, each was sampled for 10 min. Usually a  
6 4 single site per season, elevational range and transect was selected, but sometimes up to three  
7 5 sites per elevational range were established when few plants in bloom were found. Thrips  
8 6 were sampled in 2017 in summer (January to February, 64 sites) and winter (May to July, 56  
9 7 sites) (Appendix S1) on sunny, dry and non-windy days from 9 a.m. to 3 p.m. Since most  
10 8 plants only bloom in one of the two seasons, sampling sites were not the same in winter and  
11 9 summer and the two seasons were therefore analysed independently. Sampling was carried  
12 10 out by N.T.D., M.-L.M. and E.F. To avoid any sampling bias, at each site sampling of the  
13 11 different plant species was randomly assigned to one of the three researchers. At each site,  
14 12 latitudinal and longitudinal coordinates were recorded, and elevation was obtained with the R  
15 13 function *elevation* from the package *rgbif* version 1.0.2.

16 14 In this study the unit of analysis was the assemblage of insects obtained from a given  
17 15 plant. Site was not the unit of analysis because the number of plants (and hence sampling  
18 16 effort) varied between sites. Plant flowers were thus microhabitats from where adults were  
19 17 obtained because even if adults of most species disperse to flowers to feed on pollen, or to  
20 18 mate, their larvae feed on other plant species, fungi, or on other arthropods (Mound, 2005).  
21 19 Taking the habitat amount hypothesis as an example (Fahrig, 2013), diversity patterns should  
22 20 be studied by exploring "the number of species in a plot of fixed size" and how they vary with  
23 21 "total habitat area in the 'local landscape' surrounding the plot". In our study, flowers  
24 22 represent the plots of fixed size, whereas the information extracted from buffers (see below)  
25 23 represents the local landscape.

#### 26 24

#### 27 25 Morphological and molecular insect identification

28 26 A short description of the methods used to identify insects is provided here, but more details  
29 27 can be found at Appendix S2. Insects were first identified morphologically by N.T.D and a  
30 28 subset of specimens barcoded to ensure identifications and to detect potential cryptic species.  
31 29 Based on their abundance and the potential presence of cryptic species [as in *Frankliniella*  
32 30 *schantzei* (Tyagi et al., 2017)], a total of 223 specimens representing four known endemic  
33 31 species (*Thrips bourbonensis*, *T. candidus*, *T. quilicii* and *T. reunionensis* n. sp (Goldarazena,  
34 32 Dianzinga, Frago, Michel, & Reynaud, 2020) and six species with a global distribution

1  
2  
3 1 (*T. parvispinus*, *T. florum*, *Megalurothrips sjostedti*, *F. schultzei*, *Hercinothrips pattersoni*  
4 and *H. gowdeyi*) were barcoded. 196 sequences were obtained and new ones imported from  
5 NCBI-GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) to build a phylogenetic tree using  
6 the maximum likelihood method. All specimens, sequenced voucher specimens and their  
7 DNA are currently stored at the entomological collections of CIRAD-UMR PVBMT  
8 (CIRAD, Saint-Pierre, La Réunion) and at Centre for Biology and Management of  
9 Populations (CBGP-INRA, Montpellier/Montferrier-sur-Lez, France).

### 10 Estimation of landscape features and environmental variables

11 Habitat diversity, habitat amount and fragmentation were obtained from five nested circular  
12 buffers surrounding sampling sites using a highly-resolved vector layer of Reunion Island  
13 land cover map ([http://aware.cirad.fr/layers/geonode%3Aclassif\\_gabir\\_2016\\_2017](http://aware.cirad.fr/layers/geonode%3Aclassif_gabir_2016_2017)). Vector-  
14 layer information was extracted using *QGIS* Desktop version 2.18.2 and then exported to R.  
15 The vector layer used contained nine habitat types: sugar cane, vegetable crops, forest, forest  
16 plantation, grassland, bare rock, savannah, orchards and urban habitats. Habitat diversity was  
17 estimated with the Shannon index as the proportional contribution of the nine habitat types  
18 within the buffer [i.e. land cover diversity, Stein et al. (2014)] using the function *diversity*  
19 from the package *vegan*. Fragmentation was estimated as the length of the perimeter of the  
20 different polygons found within the buffer divided by the total surface of the buffer. Habitat  
21 amount was estimated as the proportion of the total surface of the buffer that was considered  
22 as habitat, a method recently proposed by Watling et al. (2020). Even if the information  
23 provided by land cover data can be complemented with additional site data (Betts et al., 2014)  
24 like plant diversity, land cover maps are ideal to capture the habitats potentially used by  
25 functionally-diverse animal groups. This is particularly true in this study given the different  
26 ecosystems studied, the abrupt landscape of the island, and the variable feeding habits of the  
27 insects studied (see above). Landscape features considered as non-habitats were urban areas,  
28 bare rock or the ocean (this latter case was common in sites located near the coast). Urban  
29 zones were not considered as thrips habitats because although some thrips species can be  
30 found in ornamental trees, the biomass of vegetation in these areas is usually low. If habitat  
31 amount is estimated considering urban zones as habitat, some minor differences are found, but  
32 the main results remain similar (results not shown). Environmental variables were obtained  
for each sampling site and season using the raster layers of average monthly data from 2007

1  
2  
3 1 to 2017 in Reunion Island (Météo-France, <https://donneespubliques.meteofrance.fr/>). The data  
4  
5 2 obtained was mean, maximum and minimum annual temperature, and accumulated annual  
6  
7 3 rainfall, which was extracted from raster layers using the function *raster* from the package  
8  
9 4 *raster* version 2.7-15.

### 10 5 11 12 13 6 Statistical analyses and multi-scale analysis

14  
15 7 We performed all statistical analysis with *R* software version 3.4.2 using several packages  
16  
17 8 (see R package details in Appendix S3). Alpha diversity was estimated using abundance-  
18  
19 9 based rarefaction methods to estimate Hill numbers (or effective number of species) and to  
20  
21 10 take into account potential undetected species of thrips (Chao et al., 2014; Chao & Jost, 2012;  
22  
23 11 Colwell et al., 2012; Jost, 2006). Species richness and the Simpson index (i.e. evenness) were  
24  
25 12 estimated as Hill numbers of order  $q = 0$  and  $q = 2$ , respectively, using the *iNEXT* function  
26  
27 13 from the package *iNEXT*. The package *adespatial* was used to assess the ecological  
28  
29 14 uniqueness of each insect assemblage based on their contributions to global beta diversity, by  
30  
31 15 calculating the ‘local contributions to beta diversity’ (LCBD) index (Legendre and De  
32  
33 16 Cáceres, 2013). To test the effect of elevation, landscape features, and environmental  
34  
35 17 variables on diversity and abundance estimates, linear mixed effects models were built with a  
36  
37 18 Gaussian error distribution using the function *lmer* from the package *lme4*. As explained  
38  
39 19 above, in our study the unit of replication were the thrips obtained in a given plant. We  
40  
41 20 assumed a linear relationship among variables as non-linear relationships were not observed  
42  
43 21 (Appendix S4). An independent model was built for each of the following response variables:  
44  
45 22 species richness (i.e. number of species), the Simpson index (or species evenness), beta  
46  
47 23 diversity (the LCBD index), and insect total abundance. Given the large variations in  
48  
49 24 environmental conditions during winter and summer, and that different sites were established  
50  
51 25 during these two seasons, independent models were also built for the two different seasons  
52  
53 26 studied. In each model plant identity, elevation, precipitation, fragmentation, habitat diversity,  
54  
55 27 habitat amount, and pairwise interactions between landscape features were included as  
56  
57 28 explanatory variables (Figure 1). As environmental variables, precipitation, minimum, mean  
58  
59 29 and maximum temperatures were obtained, but only precipitation was retained in the models  
60  
30 as the other variables were highly correlated with elevation (Pearson correlation  $R \geq 0.95$ ,  $P$   
31  $< 0.001$ , Appendix S5). Our study does not particularly focus on plant effects on thrips  
32 diversity and abundance, but this variable was included in all models as co-variable to account

1  
2  
3 1 for this source of variability. Plants that were sampled less than five times during the whole  
4  
5 2 study were considered as a single category (see details on sampled plants in Appendix S6). To  
6  
7 3 account for the spatial autocorrelation between study sites, and for the non-independence of  
8  
9 4 plants sampled in the same site, site nested within transect was included as a random effect.  
10  
11 5 To further correct for any potential spatial autocorrelation a grid of cells of  $0.09 \times 0.09$   
12  
13 6 decimal degrees was defined over the map. These cells were given a random identity, which  
14  
15 7 was then included as a second random factor to ensure that the potential resemblance between  
16  
17 8 nearby sites is accounted for. To improve model fit and interpretation, all continuous  
18  
19 9 explanatory variables were standardised to mean and standard deviation equal to zero and  
20  
21 10 one, respectively (Harrison et al., 2018). In the models for insect abundance, richness and  
22  
23 11 Simpson diversity, the response variable was log transformed (expressed as  $\log[\text{response} +$   
24  
25 12  $0.5]$ ) to satisfy model assumptions. In addition, the *lmerControl* function with the optimiser  
26  
27 13 *nloptrwrap* from the package *nloptr* was used to improve model performance (Bates, Mächler,  
28  
29 14 Bolker, & Walker, 2015). Model fit was assessed by visual inspection of the residuals. In the  
30  
31 15 models for insect richness and evenness, model residuals revealed slight evidence of non-  
32  
33 16 homogeneity, which was considered as having negligible effects on our model estimates as  
34  
35 17 recently suggested by (Schielzeth et al., 2020). The absence of data points with high influence  
36  
37 18 was checked by calculating Cook's distances with the function *CookD* from the *predictmeans*  
38  
39 19 package. Our models did not have any significant spatial autocorrelation among data points as  
40  
41 20 revealed by the function *Moran-I* from the *ape* package. *P*-values were obtained with a Chi-  
42  
43 21 square test, using the function *Anova* from the package *car*. Significant results were plotted  
44  
45 22 using the function *visreg* from the *visreg* package, which allows plotting partial residuals plots  
46  
47 23 from mixed effects models. The non-linear multidimensional scaling (NMDS) was used to  
48  
49 24 visualize how thrips diversity is influenced by elevation, rainfall and landscape features, and  
50  
51 25 also to visualize how specific insect species associate with specific plants or with particular  
52  
53 26 environmental or landscape features. This analysis was performed by transforming data with  
54  
55 27 the Hellinger transformation (Legendre and Anderson, 1999; Legendre and Gallagher, 2001)  
56  
57 28 and using the *capscale* function from the package *vegan* version 2.5-1 (Oksanen et al., 2018).  
58  
59 29 Since we had little information on dispersal capabilities of the studied insects, and thus of the  
60  
61 30 scale at which they may be affected by landscape features (i.e. the scale effect), a multi-scale  
62  
63 31 analysis was also performed. As suggested by Fahrig (2013), Jackson & Fahrig (2015) and  
64  
65 32 Watling et al. (2020) a multi-scale analysis was done by estimating the effect of landscape  
66  
67 33 features using five nested circular buffers with the five different radii from the centre of each

1  
2  
3 1 sampling site: 100m, 300m, 600m, 1000m and 3000m. These distances to the centre of the  
4  
5 2 sampling site may represent short and long-distance dispersal of thrips. It is expected that the  
6  
7 3 variance explained by the different landscape features in statistical models is highest for the  
8  
9 4 scale that best fits the home ranges or life dispersal of the species studied. In this analysis, the  
10  
11 5 variance explained by the models was obtained with the function *r.squaredGLMM* from the  
12  
13 6 package *MuMIn*, and significance of a given landscape feature in the different models was  
14  
15 7 tested by comparing simplified and complex models (see more details in the Appendix). For  
16  
17 8 the models using the same response and predictor variables p-values were corrected for  
18  
19 9 multiple testing using the false discovery rate method. This method is less stringent than other  
20  
21 10 methods like Bonferroni, and is appropriate when a large number of comparisons are  
22  
23 11 performed (Benjamini, Yoav ; Hochberg, 1995).  
24  
25 12

## 25 13 **Results**

### 26 14 Morphological and molecular identification of thrips

27  
28 15 In this study, 4280 specimens were collected and 4261 identified to species level from flowers  
29  
30 16 of 106 different plants: 86 exotic and 20 indigenous belonging to 44 families (Appendix S6).  
31  
32 17 Insects were classified into 40 species, and we were unable to identify to species level 64  
33  
34 18 individuals (1,5%), which belonged to 19 different morphospecies. Seventeen of these  
35  
36 19 morphospecies were identified to genus level (Appendix S7). The three known endemic  
37  
38 20 species were well represented with 1964 *Thrips bourbonensis*, 150 *T. quilicii* and 114  
39  
40 21 *T. candidus*. A total of 329 specimens belonged to a species newly discovered in this study.  
41  
42 22 This species has been named *T. reunionensis* n. sp (Goldarazena et al., 2020), and is very  
43  
44 23 similar morphologically and at the molecular level to *T. bourbonensis*. Some widespread (and  
45  
46 24 probably exotic) species were also very abundant, including *Frankliniella schultzei* with 518  
47  
48 25 individuals, *Haplothrips gowdeyi* with 381 individuals, *Megalurothrips sjostedti* with 199  
49  
50 26 individuals and *Hercinothrips pattersoni* with 198 individuals. Association between plants  
51  
52 27 and particular thrips species can be visualized in the non-linear multidimensional scaling  
53  
54 28 analysis (NMDS, Appendix S8). For example, the newly discovered *T. reunionensis*  
55  
56 29 (Goldarazena et al., 2020) was associated with the endemic plant *Dombeya ficulnea*, the  
57  
58 30 endemic *T. bourbonensis* was mostly found at higher elevations, and the exotic and  
59  
60 31 widespread *F. schultzei* was mostly found on the exotic plants *Lantana camara*, *Solanum*  
32 *mauritanum* and *Ipomea indica*. Maximum-likelihood trees (Appendix S9) mostly confirmed

our morphological identifications. The endemic species *T. bourbonensis*, *T. candidus*, *T. quilicii* and *T. reunionensis* formed different clades, which were supported by 88, 100, 100 and 100 ML bootstrap, respectively. However, two different evolutionary lineages were found for *F. schultzei*. Based on previous studies these two lineages were considered as different species and classified based on their colour (Tyagi et al., 2017). These lineages are known as *F. schultzei* Ia1, which is close to *F. schultzei* from India, and *F. schultzei* IIa1, which is close to *F. cf. schultzei/sulphurea* from Australia.

### Landscape changes along elevation and multi-scale analysis

Transects run from 0 to 1600m.a.s.l., and along this gradient important landscape changes were reported (Appendix S10; Appendix S11). The mean proportion of natural forest increased steadily with elevation from mean values of 25% at low elevations to more than 75% above 1200m.a.s.l. The proportion of urban areas followed the opposite pattern as low elevation sites were surrounded by landscapes containing between 40 to 50% of urban landscape, but this proportion decreased gradually to less than 10% at higher elevations. Although the mean proportion of sugar cane and of meadows never represented more than 25% of the area surrounding study sites, these two habitat types were important between 500 to 1200m.a.s.l. Savannas are common in the west of the island, and represented an average of around 25% at 200m.a.s.l. The mean proportion of area occupied by orchards was more important at low elevations, but they never represented more than 10% of the area. Other habitat types including forest plantations, vegetable crops or bare rock never occupied more than 5% of the area surrounding study sites (Appendix S10).

The different landscape features measured also changed with elevation without any remarkable difference when estimated using 300 and 1000m buffers (Appendix S11). Fragmentation changed with elevation but following a hump pattern that peaked between 500 and 1000m.a.s.l., although fragmentation values were larger at elevations below 500 than above 1000m.a.s.l. The amount of habitat increased steeply from 0 to 400m.a.s.l and then a plateau was reached, whereas habitat diversity decreased gradually with elevation. These two opposing effects may partially reflect the dominance of natural forests with increasing elevation, leading to a larger proportion of habitat available, but to a lower habitat diversity (or evenness).

In the multi-scale analysis, the deviance explained by the different landscape features

1  
2  
3 1 varied greatly among landscape features and diversity metrics, and none of the buffer sizes  
4 2 used explained model variation greater than the others (Appendix S12). Based on this result, it  
5 3 was not possible to identify the buffer at which spatial effects were strongest and models were  
6 4 therefore built using landscape data from two different buffer sizes that may explain short and  
7 5 long-scale effects, 300m and 1000m, respectively (Table 1, but see Appendix S13 for  
8 6 analyses using the other three buffer sizes).  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17

#### 18 Plant effects on insect diversity and abundance.

19 9 The plant from which insects were collected was the variable with the strongest effect on  
20 10 insect evenness, beta diversity and abundance (Table 1, Figure 2). The plants *H. ambavilla*  
21 11 and *L. camara* had particularly large values of thrips evenness, *D. ficulnea*, *H. ambavilla* and  
22 12 *Ipomoea* sp. had the most different thrips assemblages (i.e. largest values of LCBD), whereas  
23 13 *D. ficulnea*, *Ipomoea* sp. and *S. mauritianum* were the plants from where the largest insect  
24 14 abundances were obtained. Species richness was only marginally affected by the plant in  
25 15 summer when using landscape data in the buffer of 1000m (Table 1). *L. camara* was the plant  
26 16 that contained the richest insect assemblage.  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36

#### 37 Effect of elevation and rainfall on insect diversity and abundance.

38 19 Of the different environmental variables considered, only rainfall was retained in the models  
39 20 because temperature was strongly correlated ( $R < 95\%$ ) with elevation (Appendix S5). In  
40 21 agreement with our hypotheses, elevation had a negative effect on insect alpha and beta  
41 22 diversity (Figure 3; Table 1). When models were built with data from 300m buffers, the effect  
42 23 was observed in winter on species evenness (Table 1; Figure 4A). This effect was also  
43 24 observed on richness and evenness in winter when models were built with data from 1000m  
44 25 buffers (Table 1; Figure 4G; Figure 4H). Elevation correlated negatively with beta diversity  
45 26 (LCBD) in summer in models using data from both 300 and 1000m buffers (Table 1, Figure  
46 27 4B; Figure 4I). These results suggest that in Reunion Island thrips are richer, and the different  
47 28 species are more evenly represented and unique in lowlands. Rainfall had a negative effect on  
48 29 thrips species richness and evenness in the models built with landscape data from both 300  
49 30 and 1000m buffers. This effect, however, was only observed in summer (Table 1; Figure 4C;  
50 31 Figure 4J).  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

1

## 2 Effect of fragmentation, habitat diversity and habitat amount on insect diversity and 3 abundance

4 In winter, when including landscape data from both 300m or 1000m buffers, beta diversity  
5 and habitat amount related negatively (Table 1, Fig 4D; Figure 4L). In the models built using  
6 data from 1000m buffers, insect abundance related positively with fragmentation in winter  
7 (Table 1, Fig 4K). In summer, and when using landscape data from 300m buffers, for both  
8 species richness and evenness significant interactions between habitat amount and diversity  
9 were found (Table 1). In both cases, interaction plots revealed that habitat amount had a  
10 positive effect on richness and evenness, but this effect was lost in areas of low habitat  
11 diversity (Fig 4E; Figure 4F). This effect was not observed in winter.

12

## 13 **Discussion**

14 In agreement with our hypotheses, insect richness and evenness decreased with elevation,  
15 although the effect was only observed in winter. In summer, accumulated monthly rainfall  
16 was the abiotic variable that dominated over thrips alpha diversity with a negative effect too.  
17 These contrasting seasonal effects may reflect the environmental conditions that dominate  
18 these two seasons. In the Indian Ocean, summer is rainy, warm and often with violent  
19 cyclones that may wash away adult thrips, an impact already observed by Boissot, Reynaud,  
20 & Letourmy (1998) in this same area. In winter, however, low temperatures are likely to be  
21 the most important factor reducing alpha diversity at high elevations. As in many other insects  
22 in the tropics (Kishimoto-Yamada & Itioka, 2015), abiotic variables are therefore important  
23 factors determining diversity patterns in our study. Insect beta diversity also decreased with  
24 elevation in summer, a result that we hypothesized. This effect is unlikely to be caused by the  
25 presence or absence of few influential species, or sampling effects because the effect was  
26 found in areas with particularly large insect richness. It is surprising, however, that in a  
27 hotspot of diversity like Reunion, lowland habitats host the most diverse and unique thrips  
28 assemblages because these habitats are dominated by invasive plant species (like *L. camara*)  
29 and urbanization (Strasberg et al., 2005). Many studies have already reported similar  
30 correlations between human populations and diversity (Luck, 2007) probably because human  
31 populations concentrate in areas with larger annual energy budgets that lead to more benign



1  
2  
3 1 conditions for organisms to thrive (Gaston, 2005). Thrips fauna in the Indian Ocean is poorly  
4  
5 2 studied, and it is therefore difficult to know whether these lowland thrips assemblages are  
6  
7 3 dominated by exotic species that reached the island together with exotic plants, or by native  
8  
9 4 species. The former is a likely situation because invasive insects often reach new territories  
10  
11 5 together with their host plants (Liebhold, Brockerhoff, Garrett, Parke, & Britton, 2012).  
12  
13 6 Knowing where native thrips are located would be particularly useful to identify hotspots of  
14  
15 7 endemic diversity within the island (Socolar et al., 2016), and to unveil the role that invasive  
16  
17 8 species played in determining diversity patterns.

18  
19 9 Thrips diversity was influenced by landscape features, when extracting landscape  
20  
21 10 information from 300m and 1000m buffers. This suggests that these minute insects are able to  
22  
23 11 disperse large distances as has already been reported for some species (Mound, 2005). In  
24  
25 12 summer, both species richness and evenness were significantly related to habitat amount, but  
26  
27 13 this effect depended on habitat diversity. The relationship between habitat amount and insect  
28  
29 14 diversity was positive in highly diverse landscapes, but this effect was offset in areas of low  
30  
31 15 diversity. In agreement with our hypotheses, the negative effect of habitat loss on insect  
32  
33 16 diversity may be thus exacerbated in low diversity habitats. In a recent study, Corcos et al.  
34  
35 17 (2018) explored whether the effect of temperature on the diversity of a range of different  
36  
37 18 insect guilds was modulated by habitat diversity along elevational gradients. These authors  
38  
39 19 found contrasting effects on the different insect guilds studied, but the interaction between  
40  
41 20 landscape and elevation was never significant. As done by these authors, our measure of  
42  
43 21 habitat diversity was based on the proportion of different habitat types within the buffer, also  
44  
45 22 known as land cover diversity. This measure mainly expresses topographic heterogeneity, and  
46  
47 23 a meta-analysis by Stein et al. (2014) revealed its strong effect on the richness of terrestrial  
48  
49 24 plants and animals. In this meta-analysis, however, plant diversity and vegetation complexity  
50  
51 25 also had strong impacts on diversity. Studies with cavity-nesting bees and wasps (Staab et al.,  
52  
53 26 2016), and with insect predators (Vehviläinen, Koricheva, & Ruohomäki, 2008), for instance,  
54  
55 27 revealed that diversity at the plant layer can even cascade up to higher trophic levels, and that  
56  
57 28 the effect may depend on plant composition and on phylogenetic diversity [reviewed in  
58  
59 29 (Moreira, Abdala-Roberts, Rasmann, Castagneyrol, & Mooney, 2015)]. It would be very  
60  
30 interesting to obtain more detailed information from our study sites, and to explore how other  
31 habitat diversity measures affect the results obtained. Relative to lowlands, highlands in  
32 Reunion had the lowest habitat diversity values because these areas are uniformly dominated

1  
2  
3 1 by natural forests. These habitats, however, are likely to be far more diverse in terms of plant  
4 richness so the results observed here may be reversed. Going deeper into the diversity of our  
5 2 study sites, for example exploring plant diversity, may also help to understand the unexpected  
6 3 negative effect that habitat amount had on beta diversity. Exploring the effect of plant  
7 4 diversity may require expertise in plant taxonomy and intense field work, using highly-  
8 5 resolved landscape layers is therefore likely to be the most feasible technique in areas where  
9 6 plant taxonomy is not fully resolved, or field work is challenging. The technique used here  
10 7 can therefore be useful to compare our results with other animal taxa because few studies  
11 8 have integrated a suite of landscape variables to identify and isolate the factors that drive  
12 9 alpha and beta diversity changes along environmental gradients (Mori et al., 2018).

13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21 11 There is a long and unsolved debate over whether fragmentation has a positive or  
22 12 negative effect on diversity (Fahrig, 2019; Fletcher et al., 2018), and on whether positive  
23 13 effects are mostly due to an increase in the amount of habitat available. In our study,  
24 14 fragmentation had a positive effect on thrips total abundance in winter, but overall this  
25 15 variable had little influence on diversity estimates. Relative to habitat amount or habitat  
26 16 diversity, fragmentation is therefore a minor driver of thrips diversity in Reunion Island. In  
27 17 addition, if the models built are simplified and habitat amount removed (results not shown),  
28 18 fragmentation becomes a significant explanatory variable for diversity in some cases, which  
29 19 suggests that habitat amount may sometimes be the reason behind significant effects of  
30 20 fragmentation on diversity. Altogether, these results provide additional support to the habitat  
31 21 amount hypothesis (Fahrig, 2013; Watling et al., 2020), although more experimental work,  
32 22 and not just observational studies is needed to confirm this tendency over a range of taxa and  
33 23 ecosystem types.

34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45 24 Our diversity estimates were based on adult thrips collected from flowers, but their  
46 25 larvae are known to predate on other insects, or to feed on a variety of plants and fungi, and  
47 26 then to disperse as adults to feed on pollen or to mate (Mound, 2005). Thrips are easy to  
48 27 sample and have a large functional and taxonomic diversity, which makes this insect order a  
49 28 good model to study diversity patterns. Even if some thrips species are known to be  
50 29 pollinators, this group is not usually considered as a pollinator guild, and most species are  
51 30 considered as passive dispersers with weak interactions with flowers as adults (Mound, 2005).  
52 31 The multivariate analysis revealed that plants had a strong effect on thrips composition,  
53 32 thereby suggesting that this group can also be useful to study insect-plant interaction

1  
2  
3 1 networks. For example, a newly found species, *T. reunionensis* (Goldarazena et al., 2020) was  
4 2 associated with the endemic plant *Dombeya ficulnea*, but only in winter when this plant was  
5 3 in full bloom.  
6  
7  
8

9 4 One reason why the elevational diversity gradient in herbivores is not fully understood  
10 5 is that it depends on several interacting factors. Several environmental variables are  
11 6 hypothesized to be the driving force, but also their indirect effect via primary productivity and  
12 7 competitive interactions (Kreft & Jetz, 2007; Vetaas, Paudel, & Christensen, 2019). Many  
13 8 hypotheses like the mid domain effect or the water-energy dynamics have been proposed. As  
14 9 we show here, finding general patterns may be challenging if habitat disturbance by human  
15 10 populations is not taken into account. Reunion is a small island in which the landscape  
16 11 changes dramatically with elevation because human settlements concentrate in lowlands, a  
17 12 large national park covers high elevation areas, and agricultural lands are found in between  
18 13 with strong differences between the east and the west of the island (Strasberg et al., 2005).  
19 14 Even if some landscape variables like habitat amount were collinear with elevation, elevation  
20 15 impacted the different habitat features measured differently. This situation offered a unique  
21 16 opportunity to explore how, in addition to elevation, landscape features affect diversity  
22 17 patterns. Island diversity, especially in highly populated and remote islands like Reunion, is  
23 18 particularly threatened by habitat loss and invasive species. Given the disproportionate  
24 19 diversity that tropical islands host, understanding how diversity varies across space and time  
25 20 in these areas can help designing future conservation efforts (Russell & Kueffer, 2019). Many  
26 21 thrips species are pests, and studying the diversity of this taxa can also help to understand  
27 22 their spatio-temporal dynamics and allow the design of agricultural landscapes in which pest  
28 23 outbreaks are less likely.  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49

## 25 **Acknowledgements**

26 We are grateful to Samuel Nibouche for insightful discussions along the development of this  
27 27 project, to Gérard Lebreton and Eric Rivière (Pôle Forêt, Saint-Pierre) for help with plant  
28 28 identification, to Bruno Michel and Arturo Goldarazena for help with thrips identification,  
29 29 and to Christine Meynard, the many members of N.T.D's PhD committee, and two  
30 30 anonymous reviewers for insightful comments on earlier versions of the manuscript. This  
31 31 work was funded by the Regional Council of Reunion, the Departmental Council of the  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

1  
2  
3 1 Region Reunion, the European Union (EAFRD and ERDF programs) and by the Centre de  
4 2 Coopération internationale en Recherche agronomique pour le Développement (CIRAD).  
5 3 N.T.D. was funded by Regional Council of Reunion via a PhD scholarship. EF was funded by  
6 4 the Regional Council of Reunion, the Departmental Council of the Region Reunion, the  
7 5 European Union (EAFRD), CIRAD and the Agence Nationale de la Recherche (ANR) via the  
8 6 PRIMA S2 2018 project INTOMED.  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18

## 16 8 **Data availability**

19 9 The data sets generated during and/or analysed during the current study are available from the  
20 10 corresponding author on reasonable request.  
21  
22  
23  
24  
25

## 25 12 **References**

- 26  
27  
28  
29  
30 14 Barnosky, A. D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G. O. U., Swartz, B., Quental, T. B., ...  
31 15 Ferrer, E. a. (2011). Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*,  
32 16 *471*(7336), 51–57. <https://doi.org/10.1038/nature09678>
- 33 17 Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. M., & Walker, S. C. (2015). Fitting linear mixed-effects  
34 18 models using lme4. *Journal of Statistical Software*, *67*(1).  
35 19 <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- 36 20 Benjamini, Yoav ; Hochberg, Y. (1995). Controlling the False Discovery Rate - a Practical  
37 21 and Powerful Approach to Multiple Testing. *Journal of the Royal Statistical Society*  
38 22 *Series B-Methodological* 1995.pdf. *Journal of the Royal Statistical Society Series B*  
39 23 *(Methodological)*, *57*(1), 289–300. <https://doi.org/10.2307/2346101>
- 40 24 Bertrand, C., Burel, F., & Baudry, J. (2016). Spatial and temporal heterogeneity of the crop  
41 25 mosaic influences carabid beetles in agricultural landscapes. *Landscape Ecology*.  
42 26 <https://doi.org/10.1007/s10980-015-0259-4>
- 43 27 Betts, M. G., Fahrig, L., Hadley, A. S., Halstead, K. E., Bowman, J., Robinson, W. D., ...  
44 28 Lindenmayer, D. B. (2014). A species-centered approach for uncovering generalities in  
45 29 organism responses to habitat loss and fragmentation. *Ecography*, *37*(6), 517–527.  
46 30 <https://doi.org/10.1111/ecog.00740>
- 47 31 Boissot, N., Reynaud, B., & Letourmy, P. (1998). Temporal Analysis of Western Flower  
48 32 Thrips (Thysanoptera: Thripidae) Population Dynamics on Reunion Island.  
49 33 *Environmental Entomology*, *27*(6), 1437–1443. <https://doi.org/10.1093/ee/27.6.1437>

- 1  
2  
3 1 Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., ...  
4 2 Naeem, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486(7401), 59–  
5 3 67. <https://doi.org/10.1038/nature11148>  
6  
7  
8 4 Chamberlain, D., Brambilla, M., Caprio, E., Pedrini, P., & Rolando, A. (2016). Alpine bird  
9 5 distributions along elevation gradients: the consistency of climate and habitat effects  
10 6 across geographic regions. *Oecologia*, 181(4), 1139–1150.  
11 7 <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3637-y>  
12  
13  
14 8 Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Ma, K. H., Colwell, R. K., & Ellison, A.  
15 9 M. (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: A framework for sampling  
16 10 and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84(1), 45–67.  
17 11 <https://doi.org/10.1890/13-0133.1>  
18  
19  
20 12 Chao, A., & Jost, L. (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing  
21 13 samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93(12), 2533–2547.  
22 14 <https://doi.org/10.1890/11-1952.1>  
23  
24  
25 15 Colwell, R. K., Chao, A., Gotelli, N. J., Lin, S. Y., Mao, C. X., Chazdon, R. L., & Longino, J.  
26 16 T. (2012). Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction,  
27 17 extrapolation and comparison of assemblages. *Journal of Plant Ecology*, 5(1), 3–21.  
28 18 <https://doi.org/10.1093/jpe/rtr044>  
29  
30  
31 19 Corcos, D., Cerretti, P., Mei, M., Vigna Taglianti, A., Paniccia, D., Santoiemma, G., ...  
32 20 Marini, L. (2018). Predator and parasitoid insects along elevational gradients: role of  
33 21 temperature and habitat diversity. *Oecologia*, 188(1), 193–202.  
34 22 <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4169-4>  
35  
36  
37 23 Fahrig, L. (2013). Rethinking patch size and isolation effects: The habitat amount hypothesis.  
38 24 *Journal of Biogeography*, 40(9), 1649–1663. <https://doi.org/10.1111/jbi.12130>  
39  
40  
41 25 Fahrig, L. (2017). Ecological Responses to Habitat Fragmentation Per Se. *Annu. Rev. Ecol.*  
42 26 *Evol. Syst*, 48, 447–471. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316>  
43  
44 27 Fahrig, L. (2019). Habitat fragmentation: A long and tangled tale. *Global Ecology and*  
45 28 *Biogeography*, 28(1), 33–41. <https://doi.org/10.1111/geb.12839>  
46  
47 29 Fletcher, R. J., Didham, R. K., Banks-Leite, C., Barlow, J., Ewers, R. M., Rosindell, J., ...  
48 30 Haddad, N. M. (2018). Is habitat fragmentation good for biodiversity? *Biological*  
49 31 *Conservation*, 226(October), 9–15. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.07.022>  
50  
51  
52 32 Gaston, K. J. (2005). Biodiversity and extinction: Species and people. *Progress in Physical*  
53 33 *Geography*, 29(2), 239–247. <https://doi.org/10.1191/0309133305pp445pr>  
54  
55 34 Goldarazena, A., Dianzinga, N. T., Frago, E., Michel, B., & Reynaud, P. (2020). A new  
56 35 species of the Genus Thrips (Thysanoptera, Thripidae) from the Afro-tropical Region.  
57 36 *Zootaxa*, *In press*.  
58  
59  
60 37 Haddad, N. M., Brudvig, L. A., Clobert, J., Davies, K. F., Gonzalez, A., Holt, R. D., ...

- 1  
2  
3 1 Townshend, J. R. (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's  
4 2 ecosystems. *Science Advances*, *1*(2), e1500052. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1500052>  
5 3  
6 3 Haila, Y., & Hanski, I. K. (1984). Methodology for studying the effect of habitat  
7 4 fragmentation on land birds. *Annales Zoologici Fennici*.  
8 5  
9 5 Hanski, I. (2015). Correspondence - Habitat fragmentation and species richness. *Journal of*  
10 6 *Biogeography*, *42*(5), 989–993. Retrieved from  
11 7 <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/jbi.12478/full>  
12 8  
13 8 Harrison, X. A., Donaldson, L., Correa-Cano, M. E., Evans, J., Fisher, D. N., Goodwin, C. E.  
14 9 D., ... Inger, R. (2018). A brief introduction to mixed effects modelling and multi-model  
15 10 inference in ecology. *PeerJ*, *2018*(5). <https://doi.org/10.7717/peerj.4794>  
16 11  
17 11 Harter, D. E. V., Irl, S. D. H., Seo, B., Steinbauer, M. J., Gillespie, R., Triantis, K. A., ...  
18 12 Beierkuhnlein, C. (2015). Impacts of global climate change on the floras of oceanic  
19 13 islands - Projections, implications and current knowledge. *Perspectives in Plant Ecology,*  
20 14 *Evolution and Systematics*. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2015.01.003>  
21 15  
22 15 Hodkinson, I. D. (2005). Terrestrial insects along elevation gradients: species and community  
23 16 responses to altitude. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, *80*(3),  
24 17 489–513. <https://doi.org/10.1017/S1464793105006767>  
25 18  
26 18 Hooper, D. U., Adair, E. C., Cardinale, B. J., Byrnes, J. E. K., Hungate, B. a., Matulich, K. L.,  
27 19 ... O'Connor, M. I. (2012). A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver  
28 20 of ecosystem change. *Nature*, *486*(7401), 105–108. <https://doi.org/10.1038/nature11118>  
29 21  
30 21 IUCN. (2008). *World Heritage Nomination - IUCN technical evaluation, Pitons, cirques and*  
31 22 *Remparts of Reunion Island (France) - ID No 1317*.  
32 23  
33 23 Jackson, H. B., & Fahrig, L. (2015). Are ecologists conducting research at the optimal scale?  
34 24 *Global Ecology and Biogeography*, *24*(1), 52–63. <https://doi.org/10.1111/geb.12233>  
35 25  
36 25 Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, *113*(2), 363–375.  
37 26 <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x>  
38 27  
39 27 Kishimoto-Yamada, K., & Itioka, T. (2015). How much have we learned about seasonality in  
40 28 tropical insect abundance since Wolda (1988)? *Entomological Science*, *18*(4), 407–419.  
41 29 <https://doi.org/10.1111/ens.12134>  
42 30  
43 30 Kreft, H., & Jetz, W. (2007). Global patterns and determinants of vascular plant diversity.  
44 31 *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*,  
45 32 *104*(14), 5925–5930. <https://doi.org/10.1073/pnas.0608361104>  
46 33  
47 33 Kremen, C., & Merenlender, A. M. (2018). Landscapes that work for biodiversity and people.  
48 34 *Science*, *362*(6412). <https://doi.org/10.1126/science.aau6020>  
49 35  
50 35 Liebhold, A. M., Brockerhoff, E. G., Garrett, L. J., Parke, J. L., & Britton, K. O. (2012). Live  
51 36 plant imports: The major pathway for forest insect and pathogen invasions of the US.  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

- 1  
2  
3 1 *Frontiers in Ecology and the Environment*. <https://doi.org/10.1890/110198>
- 4  
5 2 Luck, G. W. (2007). A review of the relationships between human population density and  
6 3 biodiversity. *Biological Reviews*, 82(4), 607–645. <https://doi.org/10.1111/j.1469->  
7 4 185X.2007.00028.x
- 8  
9  
10 5 Mantyka-pringle, C. S., Martin, T. G., & Rhodes, J. R. (2012). Interactions between climate  
11 6 and habitat loss effects on biodiversity: A systematic review and meta-analysis. *Global*  
12 7 *Change Biology*, 18(4), 1239–1252. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02593.x>
- 13  
14 8 Marini, L., Prosser, F., Klimek, S., & Marrs, R. H. (2008). Water-energy, land-cover and  
15 9 heterogeneity drivers of the distribution of plant species richness in a mountain region of  
16 10 the European Alps. *Journal of Biogeography*. <https://doi.org/10.1111/j.1365->  
17 11 2699.2008.01924.x
- 18  
19  
20 12 McCain, C. M. (2009). Global analysis of bird elevational diversity. *Global Ecology and*  
21 13 *Biogeography*, 18(3), 346–360. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00443.x>
- 22  
23  
24 14 Moreira, X., Abdala-Roberts, L., Rasmann, S., Castagneyrol, B., & Mooney, K. A. (2015).  
25 15 Plant diversity effects on insect herbivores and their natural enemies: current thinking,  
26 16 recent findings, and future directions. *Current Opinion in Insect Science*, (November).  
27 17 <https://doi.org/10.1016/j.cois.2015.10.003>
- 28  
29  
30 18 Mori, A. S., Isbell, F., & Seidl, R. (2018).  $\beta$ -Diversity, Community Assembly, and Ecosystem  
31 19 Functioning. *Trends in Ecology and Evolution*, 33(7), 549–564.  
32 20 <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.04.012>
- 33  
34  
35 21 Mound, L. A. (2005). Thysanoptera: diversity and interactions. *Annual Review of*  
36 22 *Entomology*, 50(6), 247–269. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.49.061802.123318>
- 37  
38  
39 23 Russell, J. C., & Kueffer, C. (2019). Island Biodiversity in the Anthropocene. *Annual Review*  
40 24 *of Environment and Resources*. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-101718-033245>
- 41  
42 25 Rybicki, J., Abrego, N., & Ovaskainen, O. (2020). Habitat fragmentation and species diversity  
43 26 in competitive communities. *Ecology Letters*, 23(3), 506–517.  
44 27 <https://doi.org/10.1111/ele.13450>
- 45  
46  
47 28 Samways, M. J., McGeoch, M. A., & R., T. (2010). *Insect conservation: a handbook of*  
48 29 *approaches and methods* (Oxford Uni).
- 49  
50 30 Schielzeth, H., Dingemanse, N. J., Nakagawa, S., Westneat, D. F., Allogue, H., Teplitsky, C.,  
51 31 ... Araya-Ajoy, Y. G. (2020). Robustness of linear mixed-effects models to violations of  
52 32 distributional assumptions. *Methods in Ecology and Evolution*.  
53 33 <https://doi.org/10.1111/2041-210x.13434>
- 54  
55  
56 34 Socolar, J. B., Gilroy, J. J., Kunin, W. E., & Edwards, D. P. (2016). How Should Beta-  
57 35 Diversity Inform Biodiversity Conservation? *Trends in Ecology and Evolution*, 31(1),  
58 36 67–80. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.11.005>
- 59  
60

- 1  
2  
3 1 Staab, M., Bruelheide, H., Durka, W., Michalski, S., Purschke, O., Zhu, C. D., & Klein, A. M.  
4 2 (2016). Tree phylogenetic diversity promotes host–parasitoid interactions. *Proceedings*  
5 3 *of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1834).  
6 4 <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.0275>
- 7  
8  
9 5 Stein, A., Gerstner, K., & Kreft, H. (2014). Environmental heterogeneity as a universal driver  
10 6 of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters*, 17(7), 866–  
11 7 880. <https://doi.org/10.1111/ele.12277>
- 12  
13  
14 8 Steinbauer, M. J., Field, R., Grytnes, J. A., Trigas, P., Ah-Peng, C., Attorre, F., ...  
15 9 Beierkuhnlein, C. (2016). Topography-driven isolation, speciation and a global increase  
16 10 of endemism with elevation. *Global Ecology and Biogeography*, 25(9), 1097–1107.  
17 11 <https://doi.org/10.1111/geb.12469>
- 18  
19  
20 12 Stork, N. E. (2018). How Many Species of Insects and Other Terrestrial Arthropods Are  
21 13 There on Earth? *Annual Review of Entomology*, 63(1), 31–45.  
22 14 <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-020117-043348>
- 23  
24  
25 15 Strasberg, D., Rouget, M., Richardson, D. M., Baret, S., Dupont, J., & Cowling, R. M. (2005).  
26 16 An Assessment of habitat diversity and transformation on La Réunion Island (Mascarene  
27 17 Islands, Indian Ocean) as a basis for identifying broad-scale conservation priorities.  
28 18 *Biodiversity and Conservation*, 14(12), 3015–3032. [https://doi.org/10.1007/s10531-004-](https://doi.org/10.1007/s10531-004-0258-2)  
29 19 [0258-2](https://doi.org/10.1007/s10531-004-0258-2)
- 30  
31  
32 20 Sundqvist, M. K., Sanders, N. J., & Wardle, D. a. (2013). Community and Ecosystem  
33 21 Responses to Elevational Gradients: Processes, Mechanisms, and Insights for Global  
34 22 Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 44(1), 261–280.  
35 23 <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110512-135750>
- 36  
37  
38 24 Tyagi, K., Kumar, V., Singha, D., Chandra, K., Laskar, B. A., Kundu, S., ... Chatterjee, S.  
39 25 (2017). DNA Barcoding studies on Thrips in India: Cryptic species and Species  
40 26 complexes. *Scientific Reports*, 7(1), 1–14. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-05112-7>
- 41  
42  
43 27 Tylianakis, J. M., & Morris, R. J. (2017). Ecological Networks Across Environmental  
44 28 Gradients. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48(1), 25–48.  
45 29 <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-022821>
- 46  
47  
48 30 Urban, M. C. (2015). Accelerating extinction risk from climate change. *Science*, 348(6234),  
49 31 571–573. <https://doi.org/10.1126/science.aaa4984>
- 50  
51  
52 32 Vehviläinen, H., Koricheva, J., & Ruohomäki, K. (2008). Effects of stand tree species  
53 33 composition and diversity on abundance of predatory arthropods. *Oikos*, 117(6), 935–  
54 34 943. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2008.15972.x>
- 55  
56  
57 35 Vetaas, O. R., & Grytnes, J. A. (2002). Distribution of vascular plant species richness and  
58 36 endemic richness along the Himalayan elevation gradient in Nepal. *Global Ecology and*  
59 37 *Biogeography*, 11(4), 291–301. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2002.00297.x>
- 60



- 1  
2  
3 1 Vetaas, O. R., Paudel, K. P., & Christensen, M. (2019). Principal factors controlling  
4 2 biodiversity along an elevation gradient: Water, energy and their interaction. *Journal of*  
5 3 *Biogeography*, 46(8), 1652–1663. <https://doi.org/10.1111/jbi.13564>  
6  
7  
8 4 Watling, J. I., Arroyo-Rodríguez, V., Pfeifer, M., Baeten, L., Banks-Leite, C., Cisneros, L.  
9 5 M., ... Fahrig, L. (2020). Support for the habitat amount hypothesis from a global synthesis of  
10 6 species density studies. *Ecology Letters*, 1–8. <https://doi.org/10.1111/ele.13471>  
11  
12 7  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

For Peer Review

## Figure and table legends

Figure 1. Conceptual diagram of the experimental design and variables tested in this study. Arrows point from predictor to response variables, whereas double-headed arrows indicate interactions between landscape variables. Positive and negative symbols represent our *a priori* hypotheses on the effect of elevation, landscape features, and their interactions on insect diversity and abundance. Larger positive symbols represent expected stronger effects on diversity and abundance, whereas question marks are shown when no directional hypothesis is proposed. A map of Reunion island with 500m contour lines and the location of transects is also shown.

Figure 2. Thrips diversity and abundance on the different plants studied. Alpha diversity is expressed as species richness and evenness (Simpson index), and beta diversity as the local contribution to beta diversity metric (LCBD). Dark and light grey bars represent endemic and exotic plants, respectively. The category "others" includes plants that were sampled less than five times during the study. Abbreviations represent the following plants: *Desmodium intortum* (DesInt), *Dombeya ficulnea* (DomFic), *Hedychium gardnerianum* (HedGar), *Hubertia ambavilla* (HubAmb), *Ipomoea* spp. (Ipo), *Lantana camara* (LanCam), *Paspalum dilatatum* (PasDil) and *Solanum mauritianum* (SolMau). Details on the plants sampled can be found in Appendix S06.

Figure 3. Scatterplots showing the relationship between elevation and landscape features with the different metrics of thrips diversity and abundance. Alpha diversity is expressed as species richness and evenness (Simpson index), and beta diversity as the local contribution to beta diversity metric (LCBD). Landscape features are estimated using 1000 m buffers. Black and grey dots represent values estimated in summer and winter, respectively.

Figure 4. Plots showing partial residuals from the models on the effect of elevation, rainfall and landscape variables on thrips diversity and abundance when extracting landscape information from 300m (A-F) and 1000m (G-L) buffers. Only significant effects are plotted (see Table 1). The fitted lines are estimated from the linear mixed effects models, the points represent the partial residuals from the models, based on the *visreg* package in R, and the *ruplot* is shown along the abscissa axis. To fulfil model assumptions all analyses are performed after standardising all predictor continuous variables. A. The effect of elevation on thrips evenness in winter; B. The effect of elevation on thrips beta diversity (LCBD) in summer; C. The effect of accumulated rainfall on thrips species richness in summer; D. The effect of habitat amount on thrips beta diversity (LCBD) in winter. The effect of habitat amount and its interactions with habitat diversity on thrips species richness (E) and evenness (F) in summer. The interaction represents high (dark grey) and low (light grey) values of habitat diversity; The effect of elevation on thrips species richness (G) and evenness (H) in winter; I. The effect of elevation on thrips beta diversity (LCBD) in summer; J. The effect of accumulated rainfall on thrips species richness in summer; K. The effect of fragmentation on thrips abundance in winter; L. The effect of habitat amount on thrips beta diversity (LCBD) in winter. For both the models built using landscape data from 300 and 1000m, the significant effect of accumulated rainfall on thrips evenness in summer has been omitted as the relationship is very similar to that with species richness. Raw data ranges can be seen in Figure 3.

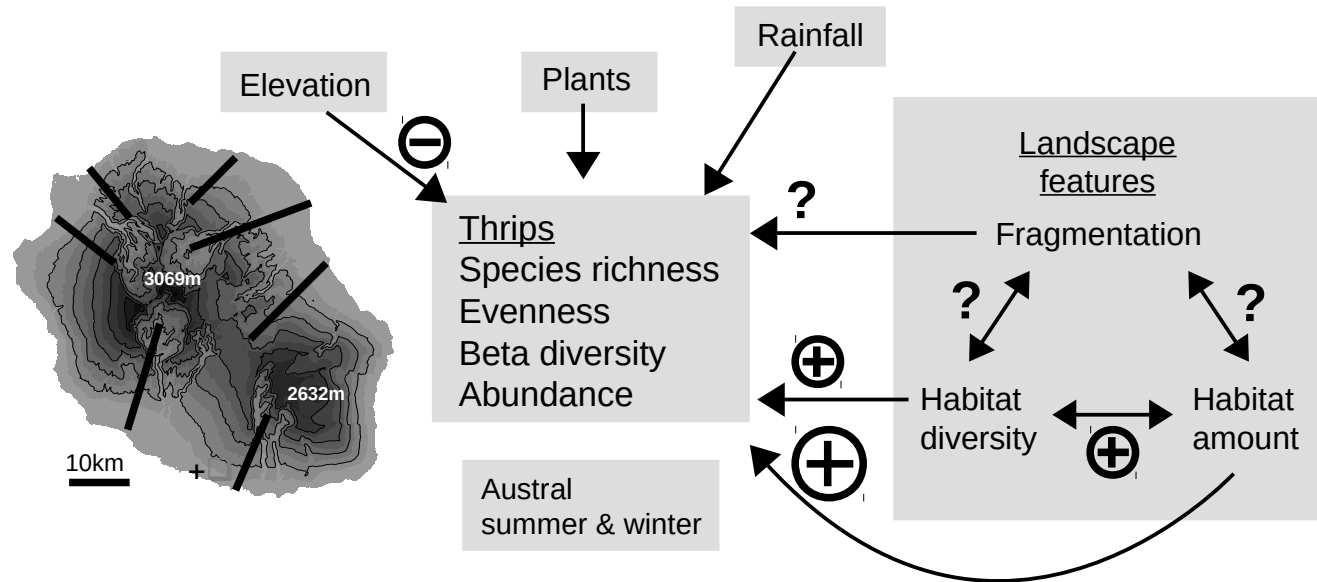
Table 1. Effect of elevation, plant of collection, accumulated rainfall, habitat diversity, fragmentation, habitat amount and pairwise interactions between habitat features on thrips alpha diversity (species richness and evenness), beta diversity (local contribution to beta diversity, LCBD) and abundance when extracting landscape data from buffers of 300m and 1000m of radius. A different linear mixed effects model was built for each buffer, and diversity and abundance estimates in both summer and winter. Significant *P*-values are presented in boldface type. Significant effects are graphically represented in Figures 4 and 5 as indicated near significant

1  
2  
3  
4  
5  
6  
7  
8  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

*P*-values. The total amount of variance explained by each model is also shown. Results using buffers of 100m, 600m and 3000m of radius are shown in Appendix S13.

For Peer Review

Figure 1



1  
2  
3  
4  
5  
6  
7  
8  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

Figure 2

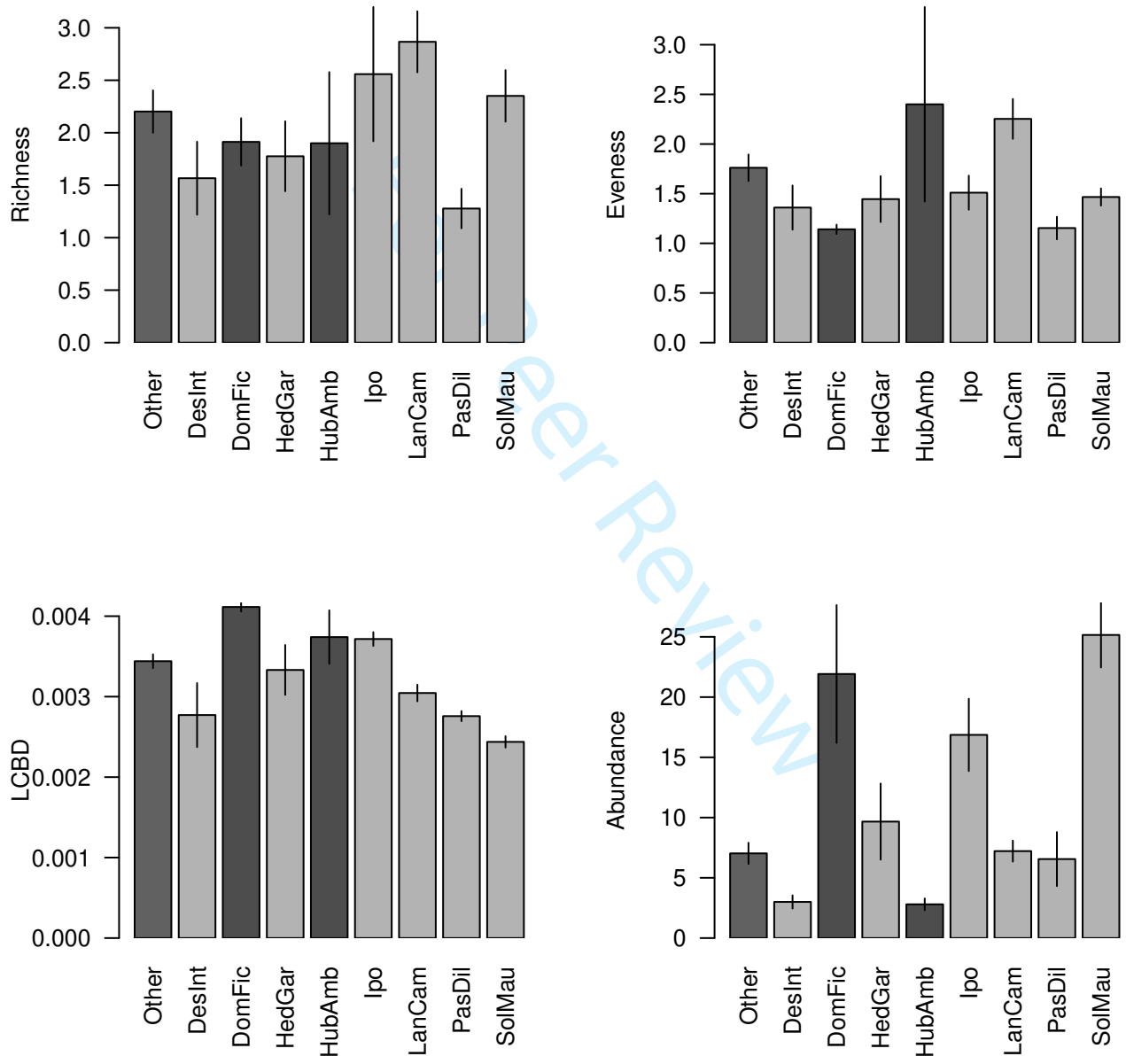


Figure 3

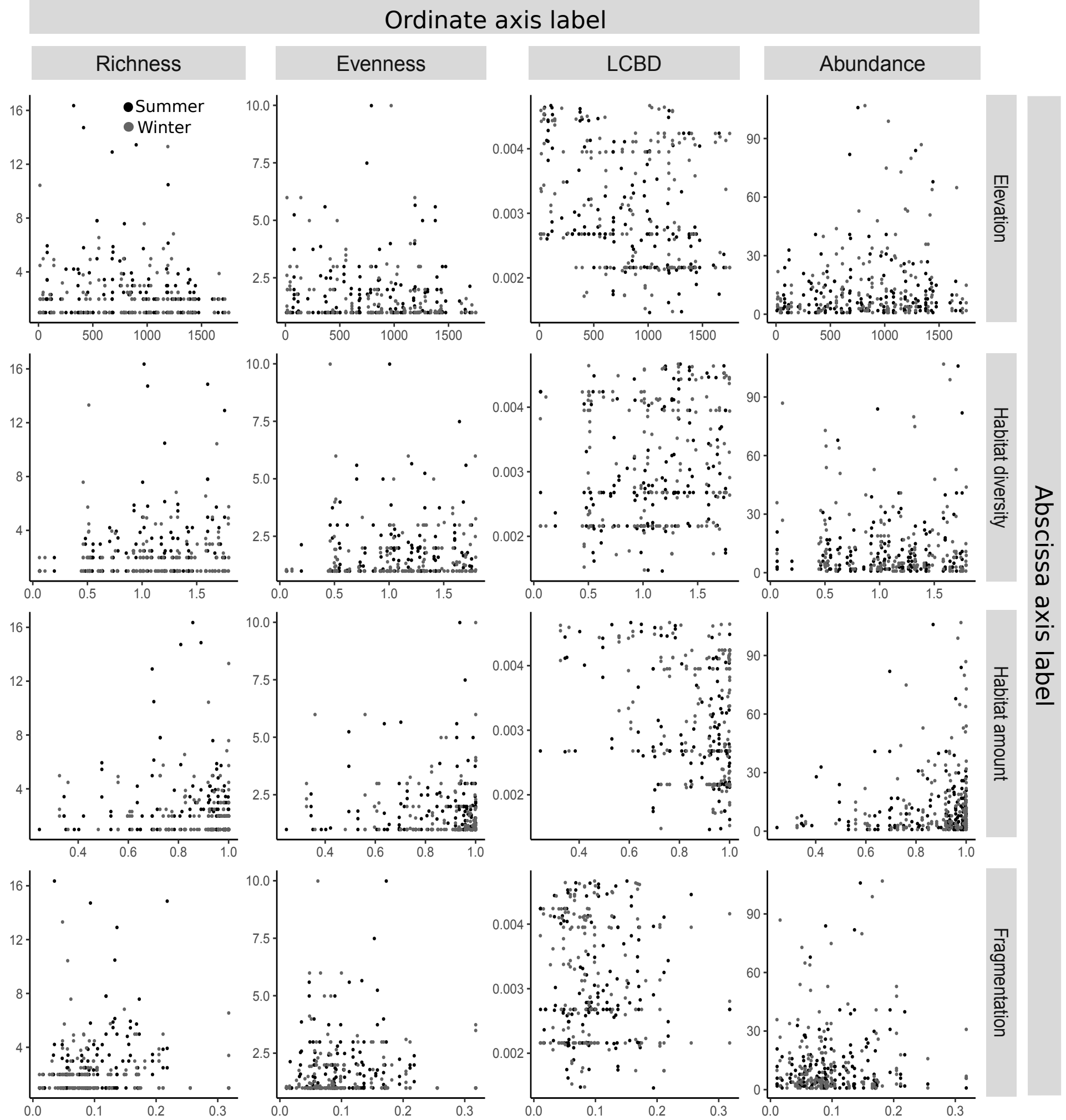


Figure 4

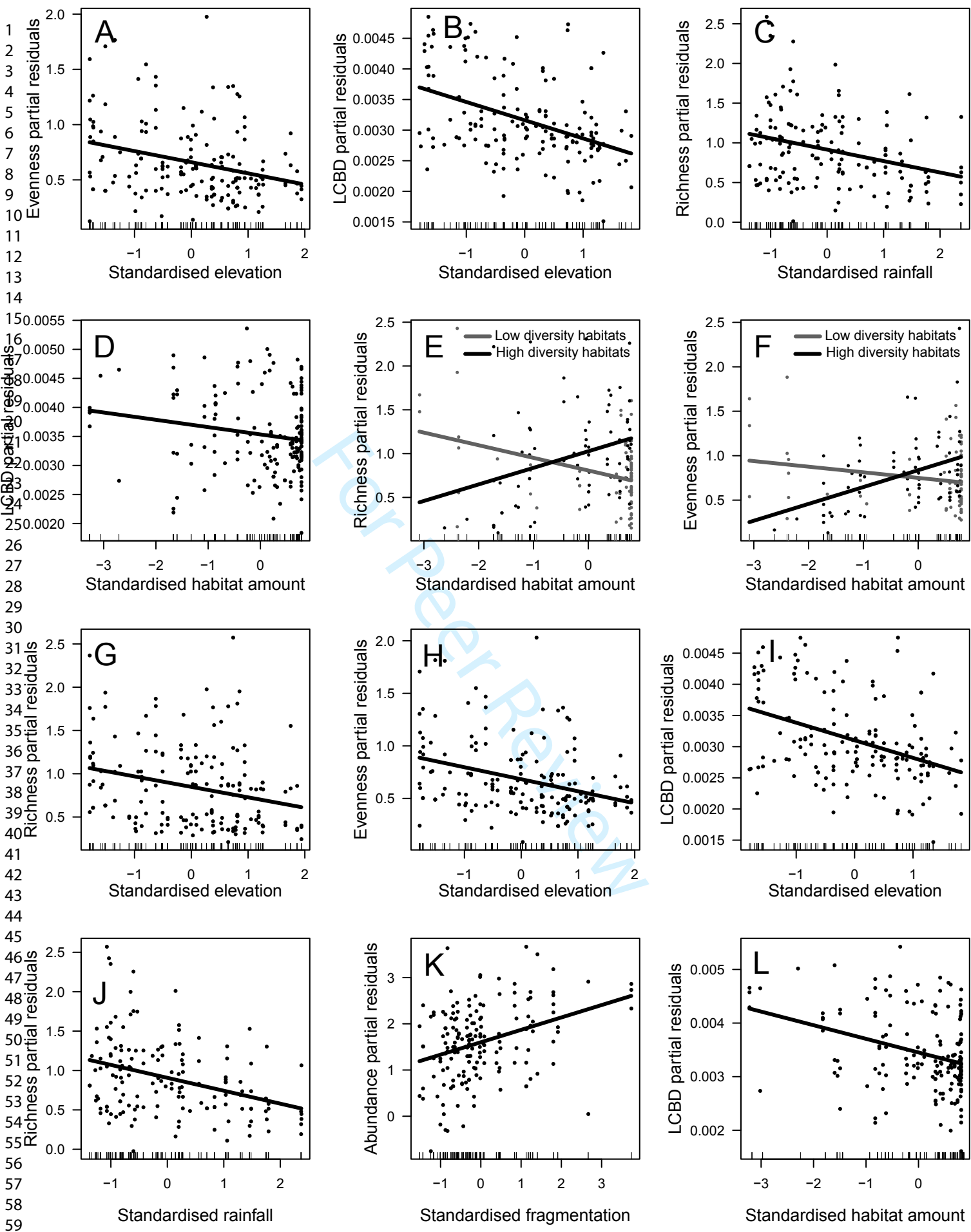


Table 1

**300m BUFFER**

	Richness			Evenness			LCBD			Abundance				
	Chisq	d.f.	p-val	Chisq	d.f.	p-val	Chisq	d.f.	p-val	Chisq	d.f.	p-val		
<b>Summer</b>														
Plant	11.36	6	0.078	10.98	6	0.089	<b>41.59</b>	<b>6</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>28.02</b>	<b>6</b>	<b>&lt;0.001</b>		
Elevation	0.13	1	0.714	0.17	1	0.684	<b>12.31</b>	<b>1</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>4B</b>	0.37	1	0.543	
Precipitation	<b>5.97</b>	<b>1</b>	<b>0.015</b>	<b>4C</b>	<b>4.95</b>	<b>1</b>	<b>0.026</b>	1.30	1	0.255	0.08	1	0.778	
Habitat diversity	1.97	1	0.161	0.42	1	0.515	0.04	1	0.837	0.83	1	0.363		
Fragmentation	1.33	1	0.249	0.71	1	0.401	0.34	1	0.560	2.58	1	0.108		
Habitat amount	0.03	1	0.852	1.36	1	0.243	0.09	1	0.767	0.19	1	0.659		
Hab. div X Fragm.	0.39	1	0.532	0.28	1	0.597	0.05	1	0.821	0.25	1	0.620		
Hab. div X Hab. am.	<b>5.65</b>	<b>1</b>	<b>0.017</b>	<b>4E</b>	<b>6.20</b>	<b>1</b>	<b>0.013</b>	<b>4F</b>	0.03	1	0.866	3.28	1	0.070
Fragm. X Hab. am.	0.04	1	0.843	0.01	1	0.998	<0.01	1	0.972	0.18	1	0.673		
Total variance explained			0.331			0.264			0.405			0.222		
<b>Winter</b>														
Plant	6.17	7	0.520	<b>22.60</b>	<b>7</b>	<b>0.002</b>	<b>94.23</b>	<b>7</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>80.40</b>	<b>7</b>	<b>&lt;0.001</b>		
Elevation	3.13	1	0.077	<b>7.79</b>	<b>1</b>	<b>0.005</b>	<b>4A</b>	2.28	1	0.131	0.67	1	0.413	
Precipitation	0.55	1	0.460	1.09	1	0.296	0.21	1	0.648	0.05	1	0.818		
Habitat diversity	0.41	1	0.523	0.36	1	0.546	1.64	1	0.200	0.01	1	0.910		
Fragmentation	0.13	1	0.721	0.04	1	0.832	3.43	1	0.064	0.58	1	0.445		
Habitat amount	0.18	1	0.670	0.13	1	0.724	<b>4.31</b>	<b>1</b>	<b>0.038</b>	<b>4D</b>	0.16	1	0.686	
Hab. div X Fragm.	0.19	1	0.662	0.33	1	0.567	0.05	1	0.830	0.27	1	0.607		
Hab. div X Hab. am.	0.78	1	0.379	<0.01	1	0.960	0.28	1	0.595	0.95	1	0.330		
Fragm. X Hab. am.	0.96	1	0.327	0.75	1	0.386	0.56	1	0.452	3.64	1	0.056		
Total variance explained			0.094			0.281			0.451			0.485		

**1000m BUFFER**

	Richness			Evenness			LCBD			Abundance				
	Chisq	d.f.	p-val	Chisq	d.f.	p-val	Chisq	d.f.	p-val	Chisq	d.f.	p-val		
<b>Summer</b>														
Host plant	12.56	6	0.051	11.96	6	0.063	<b>41.43</b>	<b>6</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>29.58</b>	<b>6</b>	<b>&lt;0.001</b>		
Elevation	0.01	1	0.920	0.13	1	0.716	<b>11.73</b>	<b>1</b>	<b>0.001</b>	<b>4I</b>	0.47	1	0.494	
Precipitation	<b>8.30</b>	<b>1</b>	<b>0.004</b>	<b>4J</b>	<b>5.40</b>	<b>1</b>	<b>0.020</b>	1.99	1	0.158	0.32	1	0.569	
Habitat diversity	0.54	1	0.464	0.03	1	0.857	0.63	1	0.428	0.99	1	0.319		
Fragmentation	0.07	1	0.795	<0.01	1	0.984	0.02	1	0.883	0.15	1	0.695		
Habitat amount	0.33	1	0.566	0.30	1	0.585	0.61	1	0.435	0.03	1	0.872		
Hab. div X Fragm.	0.46	1	0.499	0.83	1	0.361	0.52	1	0.469	0.11	1	0.745		
Hab. div X Hab. am.	3.84	1	0.050	2.32	1	0.128	0.52	1	0.471	0.09	1	0.764		
Fragm. X Hab. am.	2.05	1	0.152	1.53	1	0.216	0.89	1	0.346	0.15	1	0.694		
Total variance explained			0.321			0.262			0.415			0.184		
<b>Winter</b>														
Host plant	6.18	7	0.519	<b>22.78</b>	<b>7</b>	<b>0.002</b>	<b>86.65</b>	<b>7</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>76.92</b>	<b>7</b>	<b>&lt;0.001</b>		
Elevation	<b>4.06</b>	<b>1</b>	<b>0.044</b>	<b>4G</b>	<b>6.43</b>	<b>1</b>	<b>0.011</b>	<b>4H</b>	0.11	1	0.738	0.02	1	0.886
Precipitation	1.09	1	0.296	1.16	1	0.281	0.08	1	0.772	0.61	1	0.433		
Habitat diversity	0.02	1	0.891	0.79	1	0.373	1.06	1	0.302	1.54	1	0.215		
Fragmentation	1.04	1	0.307	1.34	1	0.246	2.81	1	0.093	<b>4.13</b>	<b>1</b>	<b>0.042</b>	<b>4K</b>	
Habitat amount	1.17	1	0.279	0.01	1	0.942	<b>7.18</b>	<b>1</b>	<b>0.007</b>	<b>4L</b>	0.60	1	0.438	
Hab. div X Fragm.	0.02	1	0.878	0.18	1	0.673	0.01	1	0.919	0.13	1	0.719		
Hab. div X Hab. am.	0.09	1	0.766	0.03	1	0.866	0.07	1	0.794	1.16	1	0.281		
Fragm. X Hab. am.	0.77	1	0.381	0.13	1	0.717	0.12	1	0.733	1.15	1	0.283		
Total variance explained			0.097			0.286			0.442			0.503		



## Appendix figure and table legends

S1. List of study sites established in this study, with details on the season each site was sampled, its elevation and geographic coordinates, the municipality to which it belongs, and the plants that were sampled.

S2. Extended methods used to identify thrips morphologically, and via barcode. Details on how the phylogenetic tree was built are also provided.

S3. List and bibliographic details of the different R packages used.

S4. Scatterplots showing the relationship between elevation and the different metrics of thrips diversity and abundance. Black and grey dots represent values estimated in summer and winter, respectively.

S5. Matrix showing R values of the Spearman correlation between elevation and environmental variables including mean, maximum, minimum and accumulated annual rainfall.

S6. List of plants sampled in this study including their scientific name, the family they belong, whether they are exotic or native, and the number of times each plant was sampled. Plants in boldface are those that were sampled at least five times during the whole study. (\*) Number of times at least one individual thrips was obtained during a plant sampling event.

S7. List of thrips species found in this study, the family they belong and the total number of individuals obtained.

S8. Variables influencing thrips community structure in summer and winter represented with a non-metric multidimensional scaling (NMDS) analysis.

S9. Phylogenetic tree of thrips specimens obtained in this study and from NCBI-GenBank (in grey). The tree was built with the maximum likelihood method. Percent bootstrap values are shown in nodes.

S10. Proportion of the different habitat types along elevation in the studied sites when using buffers of either 300m or 1000m of radius. Within each transect, the different sites were grouped into categories of 200m of elevation so that mean ( $\pm$  SE) values for the seven transects can be plotted. Habitat types with an average of less than 5% coverage within buffers are not included. Habitat types included in the figure are the following: sugar cane (CanSuc), forest (Forest), grassland (Prairie), savannah (Savane), orchards (Verger) and urban habitats (ZonUrb).

S11. Proportion of the different landscape features along elevation in the studied sites when using buffers of either 300m or 1000m of radius. Within each transect, the different sites were grouped into categories of 200m of elevation so that mean ( $\pm$  SE) values for the seven transects can be plotted.

S12. Multi-scale analysis showing the proportion of deviance explained by the different diversity and abundance estimates and landscape features along increasing buffer sizes (i.e. 100m, 300m, 600m, 1000m and 3000m of radius). Extended methods and results are presented together with a graphical representation. In the plot, the solid dot represents the only variable with a significant effect after correction for multiple comparisons using the false discovery rate approach.

1  
2 S13. Table showing the effect of elevation, plant of collection, accumulated rainfall, habitat  
3 diversity, fragmentation, habitat amount and pairwise interactions between landscape features on  
4 thrips alpha diversity (species richness and evenness), beta diversity (local contribution to beta  
5 diversity, LCBD) and abundance when extracting landscape data from buffers of 100m, 600m and  
6 3000m of radius. A different mixed effects model was built for each buffer size, diversity and  
7 abundance estimates in summer and winter. Significant *P*-values are presented in boldface type.  
8 The total amount of variance explained by each model is also shown.  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

For Peer Review

## Appendix 1

transect	site	season	location	ele	lat	lon	host plant
transect1	site1	summer	Sainte-Marie	22.752	-20.895	55.540	–
transect1	site2	summer	Sainte-Marie	204.130	-20.922	55.538	<i>Cynodon dactylon</i>
transect1	site3	summer	Sainte-Marie	392.456	-20.939	55.536	<i>Conyza sumatrensis</i>
transect1	site4	summer	Sainte-Marie	554.503	-20.947	55.535	<i>Conyza sumatrensis</i> <i>Eleusine aegyptica</i>
transect1	site5	summer	Sainte-Marie	781.850	-20.956	55.535	<i>Solanum mauritianum</i> <i>Paspalum dilatatum</i> <i>Lantana camara</i>
transect1	site6	summer	Sainte-Marie	1079.673	-20.969	55.528	<i>Lantana camara</i> <i>Paspalum dilatatum</i> <i>Solanum mauritianum</i> <i>Tibuchina grandifolia</i>
transect1	site7	summer	Grand Bras Sec	1228.010	-20.976	55.520	<i>Hedychium gardnerianum</i> <i>Paspalum dilatatum</i>
transect1	site8	summer	Grand Bras Sec	1376.547	-20.983	55.514	<i>Paspalum dilatatum</i> <i>Bertiera rufa</i> <i>Chassalia corallioides</i> <i>Hedychium gardnerianum</i> <i>Humbertia ambavilla</i> <i>Solanum mauritianum</i>
transect1	site1	winter	Sainte-Marie	22.752	-20.895	55.540	–
transect1	site2	winter	Sainte-Marie	204.130	-20.922	55.538	<i>Solanum mauritianum</i>
transect1	site3	winter	Sainte-Marie	392.456	-20.939	55.536	<i>Ipomoea</i> sp. <i>Solanum mauritianum</i>
transect1	site4	winter	Sainte-Marie	554.503	-20.947	55.535	<i>Lantana camara</i> <i>Solanum mauritianum</i> <i>Euphorbia fulgens</i>
transect1	site5	winter	Sainte-Marie	781.850	-20.956	55.535	<i>Solanum mauritianum</i> <i>Lantana camara</i>
transect1	site6	winter	Sainte-Marie	1090.587	-20.970	55.528	<i>Dombeya ficulnea</i> <i>Lantana camara</i> <i>Solanum mauritianum</i>
transect1	site7	winter	Gras Bras Sec	1335.396	-20.983	55.516	<i>Dombeya ficulnea</i> <i>Solanum mauritianum</i>
transect1	site8	winter	Gras Bras Sec	1377.092	-20.984	55.514	<i>Solanum mauritianum</i> <i>Dombeya ficulnea</i>
transect2	site1	summer	La Possession	17.098	-20.923	55.345	<i>Panicum maximum</i>
transect2	site2	summer	La Possession	114.663	-20.928	55.345	<i>Panicum maximum</i> <i>Chloris barbata</i> <i>Tribulus cistoides</i>
transect2	site3	summer	La Possession	413.849	-20.927	55.365	<i>Lantana camara</i> <i>Solanum mauritianum</i> <i>Paspalum dilatatum</i>
transect2	site4	summer	La Possession	617.295	-20.928	55.393	<i>Lantana camara</i> <i>Solanum mauritianum</i>
transect2	site5	summer	Saint-Denis	864.352	-20.933	55.400	<i>Lantana camara</i> <i>Solanum mauritianum</i> <i>Ipomoea</i> sp.
transect2	site6	summer	Plaines d'Affouches	1060.648	-20.941	55.406	<i>Lantana camara</i> <i>Solanum mauritianum</i>
transect2	site7	summer	Plaines d'Affouches	1187.042	-20.952	55.405	<i>Solanum mauritianum</i> <i>Lantana camara</i> <i>Verbena bonariensis</i>
transect2	site8	summer	Plaines d'Affouches	1325.634	-20.958	55.407	<i>Lantana camara</i> <i>Humbertia ambavilla</i>
transect2	site1	winter	La Possession	12.731	-20.923	55.345	<i>Malvastrum coromandelianum</i> <i>Sonchus oleraceus</i>
transect2	site2	winter	La Possession	261.065	-20.928	55.355	<i>Rhus longipes</i>
transect2	site3	winter	La Possession	474.538	-20.924	55.370	<i>Rhus longipes</i> <i>Solanum mauritianum</i> <i>Ipomoea</i> sp. <i>Lantana camara</i>
transect2	site4	winter	Saint-Denis	858.400	-20.932	55.400	<i>Lantana camara</i> <i>Ipomoea</i> sp.

							<i>Crotalaria berteroa</i> <i>Solanum mauritianum</i>
transect2	site5	winter	Saint-Denis	971.486	-20.939	55.401	<i>Lantana camara</i> <i>Rhus longipes</i> <i>Solanum mauritianum</i> <i>Ipomoea</i> sp.
transect2	site6	winter	Plaines d'Affouches	1148.329	-20.948	55.403	<i>Nuxia verticillata</i> <i>Dombeya ficulnea</i> <i>Solanum mauritianum</i> <i>Dodonaea viscosa</i> <i>Erica reunionensis</i> <i>Weinmannia trinctoria</i>
transect2	site7	winter	Plaines d'Affouches	1189.068	-20.951	55.402	<i>Nuxia verticillata</i> <i>Dombeya ficulnea</i> <i>Solanum mauritianum</i> <i>Hypericum lanceolatum</i> <i>Humbertia ambavilla</i>
transect2	site8	winter	Plaines d'Affouches	1286.783	-20.959	55.404	<i>Solanum mauritianum</i> <i>Dombeya ficulnea</i>
transect3	site1	summer	Saint-Paul	65.550	-21.016	55.269	<i>Guazuma ulmifolia</i>
transect3	site2	summer	Saint-Paul	117.893	-21.019	55.266	<i>Caesalpinia pulcherrima</i>
transect3	site3	summer	Saint-Paul	362.625	-21.034	55.279	<i>Solanum mauritianum</i> <i>Lantana camara</i> <i>Antigonon leptopus</i>
transect3	site4	summer	Saint-Paul	676.997	-21.040	55.303	<i>Lantana camara</i> <i>Duranta repens</i> <i>Ipomoea</i> sp. <i>Setaria pumila</i> <i>Amaranthus spinosus</i>
transect3	site5	summer	Saint-Paul	853.707	-21.040	55.319	<i>Solanum mauritianum</i> <i>Ipomoea</i> sp. <i>Lantana camara</i>
transect3	site6	summer	Saint-Paul	990.548	-21.044	55.327	<i>Lantana camara</i> <i>Hydrangea macrophylla</i> <i>Tibouchina urvilleana</i> <i>Ligustrum lucidum</i> <i>Solanum mauritianum</i>
transect3	site7	summer	Maïdo	1260.094	-21.048	55.343	<i>Lantana camara</i> <i>Solanum mauritianum</i>
transect3	site8	summer	Maïdo	1472.961	-21.054	55.353	<i>Solanum mauritianum</i> <i>Lantana camara</i> <i>Humbertia ambavilla</i>
transect3	site9	summer	Maïdo	1695.784	-21.056	55.364	<i>Solanum mauritianum</i> <i>Panicum maximum</i>
transect3	site1	winter	Saint-Paul	12.286	-20.994	55.310	<i>Solanum mauritianum</i> <i>Litchi sinensis</i>
transect3	site2	winter	Saint-Paul	117.893	-21.019	55.266	–
transect3	site3	winter	Saint-Paul	387.133	-21.034	55.282	<i>Schinus terebinthifolia</i> <i>Lantana camara</i>
transect3	site4	winter	Saint-Paul	554.264	-21.039	55.292	<i>Solanum mauritianum</i> <i>Ipomoea</i> sp. <i>Lantana camara</i>
transect3	site5	winter	Saint-Paul	761.532	-21.039	55.312	<i>Solanum mauritianum</i> <i>Ipomoea</i> sp. <i>Lantana camara</i> <i>Hedychium gardnerianum</i>
transect3	site6	winter	Saint-Paul	931.303	-21.041	55.323	<i>Solanum mauritianum</i> <i>Lantana camara</i>
transect3	site7	winter	Maïdo	1209.577	-21.048	55.340	<i>Solanum mauritianum</i> <i>Lantana camara</i> <i>Hedychium gardnerianum</i>
transect3	site8	winter	Maïdo	1434.916	-21.052	55.352	<i>Solanum mauritianum</i> <i>Lantana camara</i>
transect3	site9	winter	Maïdo	1749.060	-21.060	55.366	<i>Acacia heterophylla</i> <i>Solanum mauritianum</i> <i>Dombeya ficulnea</i>
transect4	site1	summer	Pierrefonds	46.515	-21.314	55.431	<i>Bougainvillea</i> sp. <i>Psidia retusa</i> <i>Heliotropium indicum</i>
transect4	site2	summer	Saint-Pierre	119.247	-21.290	55.453	<i>Lantana camara</i>
transect4	site3	summer	Saint-Louis	322.445	-21.217	55.454	<i>Solanum mauritianum</i> <i>Lantana camara</i>

transect4	site4	summer	Saint-Louis	466.981	-21.188	55.451	<i>Lantana camara</i>
transect4	site5	summer	Saint-Louis	680.208	-21.181	55.453	<i>Solanum mauritianum</i> <i>Lantana camara</i>
transect4	site6	summer	Cilaos	831.105	-21.176	55.459	<i>Solanum mauritianum</i> <i>Lantana camara</i>
transect4	site7	summer	Cilaos	935.982	-21.172	55.463	<i>Solanum mauritianum</i>
transect4	site8	summer	Cilaos	1180.330	-21.142	55.469	<i>Solanum mauritianum</i> <i>Russelia equisetiformis</i> <i>Bougainvillea</i> sp. <i>Lantana camara</i> <i>Ligustrum lucidum</i>
transect4	site9	summer	Bras Sec	1392.527	-21.136	55.496	<i>Solanum mauritianum</i> <i>Lantana camara</i>
transect4	site1	winter	Pierrefonds	39.307	-21.320	55.444	<i>Psidium retusa</i> <i>Coccinia grandis</i> <i>Schinus terebinthifolia</i> <i>Ricinus communis</i>
transect4	site2	winter	Saint-Pierre	140.236	-21.276	55.454	<i>Parthenium hysterophorus</i> <i>Solanum mauritianum</i> <i>Lantana camara</i> <i>Erigeron karvinskianus</i> <i>Solanum torvum</i>
transect4	site3	winter	Saint-Louis	410.131	-21.189	55.450	<i>Solanum mauritianum</i> <i>Lantana camara</i>
transect4	site4	winter	Saint-Louis	601.915	-21.183	55.453	<i>Solanum mauritianum</i> <i>Lantana camara</i>
transect4	site5	winter	Cilaos	842.205	-21.176	55.456	<i>Sorghum arundinaceum</i> <i>Lantana camara</i> <i>Desmodium intortum</i> <i>Solanum mauritianum</i>
transect4	site6	winter	Cilaos	1023.815	-21.154	55.468	<i>Lantana camara</i> <i>Desmodium intortum</i> <i>Solanum mauritianum</i> <i>Ipomoea</i> sp.
transect4	site7	winter	Cilaos	1223.237	-21.132	55.474	<i>Lantana camara</i> <i>Desmodium intortum</i> <i>Solanum mauritianum</i> <i>Datura</i> sp. <i>Erigeron karvinskianus</i> <i>Eriobotrya japonica</i> <i>Leucaena leucocephala</i>
transect4	site8	winter	Bras Sec	1398.267	-21.126	55.492	<i>Lantana camara</i> <i>Desmodium intortum</i> <i>Solanum mauritianum</i> <i>Nuxia verticillata</i>
transect5	site1	summer	Ravine des Cafres	79.178	-21.350	55.510	<i>Lantana camara</i> <i>Thevetia peruviana</i> <i>Tagetes patula</i>
transect5	site2	summer	Saint-Pierre	104.342	-21.347	55.511	<i>Bougainvillea</i> sp.
transect5	site3	summer	Saint-Pierre	372.851	-21.330	55.528	<i>Bougainvillea</i> sp. <i>Lantana camara</i> <i>Allamanda blanchetti</i>
transect5	site4	summer	Saint-Pierre	537.295	-21.315	55.536	<i>Tagetes patula</i> <i>Lantana camara</i> <i>Ipomoea</i> sp. <i>Tibuchina grandifolia</i>
transect5	site5	summer	Le Tampon	752.350	-21.284	55.544	<i>Solanum mauritianum</i> <i>Lantana camara</i>
transect5	site6	summer	Le Tampon	963.952	-21.283	55.558	<i>Solanum mauritianum</i> <i>Lantana camara</i> <i>Tropaeolum majus</i>
transect5	site7	summer	Le Tampon	1177.904	-21.276	55.572	<i>Solanum mauritianum</i> <i>Lantana camara</i>
transect5	site8	summer	Le Tampon	1429.054	-21.273	55.588	<i>Solanum mauritianum</i> <i>Hypericum lanceolatum</i>
transect5	site9	summer	Notre Dame de la Paix	1600.098	-21.270	55.598	<i>Solanum mauritianum</i>
transect5	site1	winter	Ravine des Cafres	42.168	-21.354	55.510	<i>Lantana camara</i> <i>Abutilon indicum</i> <i>Schinus terebinthifolia</i>
transect5	site2	winter	Saint-Pierre	104.342	-21.347	55.511	<i>Lantana camara</i>

transect5	site3	winter	Saint-Pierre	438.481	-21.325	55.532	<i>Solanum mauritianum</i> <i>Lantana camara</i> <i>Cajanus cajan</i>
transect5	site4	winter	Le Tampon	610.018	-21.293	55.534	<i>Solanum mauritianum</i> <i>Cajanus cajan</i> <i>Ipomoea</i> sp.
transect5	site5	winter	Le Tampon	817.169	-21.290	55.552	<i>Solanum mauritianum</i> <i>Pennisetum purpureum</i>
transect5	site6	winter	Le Tampon	1032.628	-21.281	55.563	<i>Solanum mauritianum</i> <i>Lantana camara</i> <i>Holmskioldia sanguinea</i> <i>Paspalum paniculum</i> <i>Paspalum urvillei</i>
transect5	site7	winter	Le Tampon	1240.716	-21.275	55.576	<i>Solanum mauritianum</i> <i>Lantana camara</i> <i>Pennisetum purpureum</i> <i>Ulex europaeus</i>
transect5	site8	winter	Le Tampon	1430.600	-21.273	55.589	<i>Solanum mauritianum</i> <i>Lantana camara</i> <i>Acacia mearnsii</i> <i>Ulex europaeus</i>
transect5	site9	winter	Notre Dame de la Paix	1713.896	-21.263	55.600	<i>Ulex europaeus</i> <i>Solanum mauritianum</i> <i>Nuxia verticillata</i>
transect6	site1	summer	Saint-Benoît	7.614	-21.045	55.725	<i>Lantana camara</i>
transect6	site2	summer	Saint-Benoît	252.181	-21.080	55.695	<i>Solanum mauritianum</i> <i>Paspalum dilatatum</i>
transect6	site3	summer	Saint-Benoît	500.010	-21.100	55.672	<i>Solanum mauritianum</i> <i>Lantana camara</i> <i>Impatiens flaccida</i>
transect6	site4	summer	Saint-Benoît	604.534	-21.103	55.671	<i>Lantana camara</i> <i>Paspalum dilatatum</i> <i>Verbena bonariensis</i>
transect6	site5	summer	La Plaine des Palmistes	1012.703	-21.134	55.630	<i>Lantana camara</i> <i>Paspalum dilatatum</i> <i>Crococsmia xrococsmiiflora</i>
transect6	site6	summer	La Plaine des Palmistes	1283.185	-21.155	55.602	<i>Lantana camara</i> <i>Solanum mauritianum</i> <i>Verbena bonariensis</i>
transect6	site7	summer	La Plaine des Palmistes	1415.901	-21.160	55.597	<i>Solanum mauritianum</i> <i>Paspalum dilatatum</i>
transect6	site8	summer	La Plaine des Palmistes	1617.894	-21.166	55.589	<i>Solanum mauritianum</i>
transect6	site1	winter	Saint-Benoît	16.538	-21.053	55.722	<i>Solanum mauritianum</i> <i>Ipomoea</i> sp. <i>Ageratum conyzoides</i>
transect6	site2	winter	Saint-Benoît	218.844	-21.076	55.699	<i>Solanum mauritianum</i> <i>Ipomoea</i> sp. <i>Ageratum conyzoides</i>
transect6	site3	winter	Saint-Benoît	335.975	-21.087	55.690	<i>Solanum mauritianum</i> <i>Ageratum conyzoides</i>
transect6	site4	winter	Saint-Benoît	610.312	-21.104	55.671	<i>Solanum mauritianum</i> <i>Ipomoea</i> sp.
transect6	site5	winter	La Plaine des Palmistes	882.647	-21.116	55.649	<i>Solanum mauritianum</i> <i>Ipomoea</i> sp. <i>Dombeya ficulnea</i> <i>Hedychium gardnerianum</i>
transect6	site6	winter	La Plaine des Palmistes	1013.245	-21.134	55.630	<i>Solanum mauritianum</i> <i>Hedychium gardnerianum</i> <i>Ipomoea</i> sp. <i>Ficus rubra</i> <i>Digitalis purpurea</i>
transect6	site7	winter	La Plaine des Palmistes	1283.185	-21.155	55.602	<i>Solanum mauritianum</i> <i>Hedychium gardnerianum</i> <i>Ipomoea</i> sp. <i>Dombeya ficulnea</i>
transect6	site8	winter	La Plaine des Palmistes	1415.901	-21.160	55.597	<i>Dombeya ficulnea</i>
transect6	site9	winter	La Plaine des Palmistes	1617.894	-21.166	55.589	<i>Dombeya ficulnea</i> <i>Solanum mauritianum</i> <i>Hedychium gardnerianum</i>
transect7	site1	summer	Saint-André	77.884	-20.960	55.663	<i>Lantana camara</i> <i>Solanum mauritianum</i>
transect7	site2	summer	Saint-André	302.119	-20.998	55.582	<i>Solanum mauritianum</i>

							<i>Cyperus polystachyos</i> <i>Hippobroma longiflora</i>
transect7	site3	summer	Salazie	452.238	-21.027	55.539	<i>Lantana camara</i> <i>Ipomoea</i> sp. <i>Allamanda cathartica</i> <i>Tibouchina grandifolia</i>
transect7	site4	summer	Salazie	684.471	-21.034	55.495	<i>Lantana camara</i> <i>Solanum mauritianum</i> <i>Brugmansia suaveolens</i>
transect7	site5	summer	Salazie	789.320	-21.032	55.489	<i>Lantana camara</i> <i>Solanum mauritianum</i> <i>Ligustrum lucidum</i>
transect7	site6	summer	Salazie	1012.536	-21.032	55.482	<i>Solanum mauritianum</i> <i>Lantana camara</i> <i>Ipomoea</i> sp.
transect7	site7	summer	Grand Îlet	1306.142	-21.040	55.464	<i>Solanum mauritianum</i> <i>Lantana camara</i> <i>Hydrangea macrophylla</i>
transect7	site8	summer	Grand Îlet	1442.571	-21.050	55.457	<i>Solanum mauritianum</i> <i>Lantana camara</i> <i>Cynorkis purpurascens</i>
transect7	site9	summer	Grand Îlet	1652.280	-21.055	55.455	<i>Solanum mauritianum</i> <i>Hubertia ambavilla</i>
transect7	site1	winter	Saint-André	117.749	-20.975	55.649	<i>Solanum mauritianum</i>
transect7	site2	winter	Salazie	433.925	-21.026	55.542	<i>Solanum mauritianum</i> <i>Ipomoea</i> sp.
transect7	site3	winter	Salazie	651.976	-21.033	55.526	<i>Solanum mauritianum</i> <i>Lantana camara</i> <i>Ageratum conyzoides</i>
transect7	site4	winter	Salazie	803.233	-21.032	55.489	<i>Solanum mauritianum</i> <i>Lantana camara</i>
transect7	site5	winter	Salazie	1098.365	-21.031	55.479	<i>Solanum mauritianum</i> <i>Ipomoea</i> sp. <i>Lantana camara</i>
transect7	site6	winter	Grand Îlet	1113.040	-21.030	55.477	–
transect7	site7	winter	Grand Îlet	1660.752	-21.053	55.454	<i>Solanum mauritianum</i> <i>Dombeya ficulnea</i>

## Appendix S2

**Morphological and molecular insect identification methods**

Insects were stored in 10% Ethanol (containing a drop of liquid baseline per liter to break surface tension) during 10 days to prevent insects becoming too rigid and to facilitate morphological identification and then transferred into 70% ethanol and preserved at -20°C. Specimens were first sorted into morpho-species using a stereo-microscope and then, a subset of individuals identified to species level using a light microscope. To allow visualisation of internal structures, insects were immersed into lactic acid for two hours. All species were identified by N.T.D. using keys from (J.P. Bournier, 2000; Mound & Kibby, 1998). All thrips specimens are stored at the entomological collections of CIRAD-UMR PVBMT (CIRAD, Saint-Pierre, La Réunion) and at Centre de Biologie et de Gestion des Populations (CBGP-INRA, Montferrier-sur-Lez, France).

To ensure that morphological identifications were correct and to detect potential cryptic species, 223 specimens representing four known endemic species (*T. bourbonensis*, *T. candidus*, *T. quilicii* and *T. reunionensis* n. sp.) and six species with a global distribution (*T. parvispinus*, *T. florum*, *M. sjostedti*, *F. schultzei*, *H. pattersoni* and *H. gowdeyi*) were barcoded. These specimens were selected based on their abundance and the potential presence of cryptic species, as is the case of *F. schultzei* (Tyagi et al., 2017). To barcode these specimens, total genomic DNA was extracted from whole individuals using Qiagen DNeasy® 96 Blood & Tissue extraction Kit (Qiagen, Hilden, Germany) following the manufacturer's protocol. The Polymerase chain reaction (PCR) was performed to amplify about 750 base pairs (bp) from the 5' end of mtCOI gene using primer pair C\_LepFolF and C\_LepFolR, and a mixture of LepF1/LepR1 and LCO1490/HCO2198LepF1 and LepR1 (Folmer, Black, Hoeh, Lutz, & Vrijenhoek, 1994; Hebert, Penton, Burns, Janzen, & Hallwachs, 2004). The PCR reaction was set in a 20 µl total volume containing 4 µl of genomic DNA, 0.25 µM of each primer and 10 µl of Taq polymerase (Type-it Multiplex PCR Master Mix, 2x) (Qiagen, Hilden, Germany). Cycling parameters were: 15 min at 95°C, 5 cycles of 30 s at 95°C, 30 s at 45°C, 60 s at 72°C, followed by 35 cycles of 30 s at 95°C, 60 s at 51°C, 60 s at 72°C and a final extension for 10 min at 72°C. PCR amplified products were sent to MacroGen Inc. (Amsterdam, Netherland) for purification and bidirectional sequencing using the Sanger method. The generated forward and reverse chromatograms were assembled to obtain the consensus sequences using *Geneious* software version 10.2.3 (Biomatters, New Zealand). 196 sequences for 10 described species were generated in the current study. Sequenced voucher specimens and their DNA were stored in the entomological collections of CIRAD-UMR PVBMT (CIRAD, Saint-Pierre, La Réunion) and CIRAD-UMR CBGP (CBGP-INRA, Montferrier-sur-Lez, France). Consensus sequences in *FASTA* format, were imported with 23 published barcode sequences pertaining to 10



1 species from NCBI-GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) into the program *MEGA*  
2 version 7.0.26 (Edgar, 2004) for alignment by amino acid. Once the open reading frame was  
3 determined, sequences were translated to amino acid, and then aligned in *MEGA* via *MUSCLE*. In  
4 order to obtain a sequence alignment of at least 500 bp, we eliminated the shortest sequences.  
5 Overall, 76 generated sequences and 18 published barcode sequences were included in the analyses.  
6 The model for nucleotide substitution was General Time Reversible using a discrete Gamma  
7 distribution with 5 rate categories and by assuming that a certain fraction of sites were evolutionary  
8 invariable (GTR+G+I). This model was assumed based on BIC (Bayesian Information Criterion)  
9 scores. Phylogenetic tree were built using the maximum likelihood method with 1000 replications  
10 as bootstrap values using the tool *RAxML-HPC* version 8.2.10 on *XSEDE* (Stamatakis, 2014) in  
11 *CIPRES Science Gateway* (Miller, Pfeiffer, & Schwartz, 2010).  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

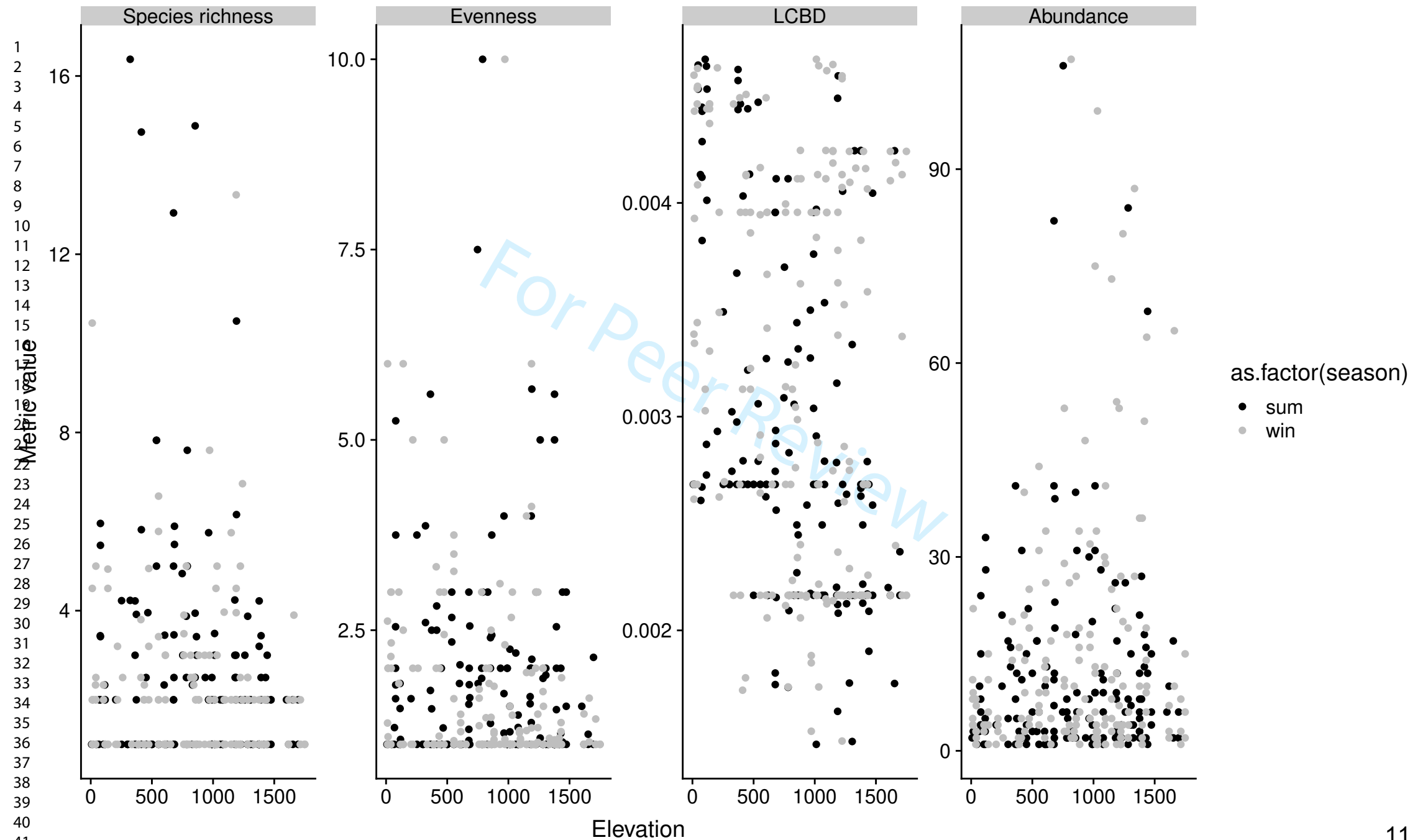
For Peer Review

1  
2 Appendix 3.

3 In this work the following R packages have been used: *adespatial* (Dray et al., 2018), *ape* (Paradis  
4 & Schliep, 2019), *car* (Fox et al., 2018), *iNEXT* (Hsieh, Ma, & Chao, 2016), *lme4* (Bates, Maechler,  
5 Bolker, & Walker, 2014), *MuMIn* (Bartoń, 2019), *predictmeans* (Luo, Ganesh, & Koolgaard, 2018),  
6 *raster* (Hijmans, 2019), *vegan* (Oksanen et al., 2017), *visreg* (Breheny & Burchett, 2017).  
7

8  
9 **References**

- 10 Bartoń, B. (2019). MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.43.6. [https://CRAN.R-](https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn)  
11 [project.org/package=MuMIn](https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn).  
12  
13 Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2014). *lme4: Linear mixed-effects models using*  
14 *Eigen and S4. R package version 1.1-7*, <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>.  
15  
16 Breheny, P., & Burchett, W. (2017). Visualization of regression models using visreg. *R Journal*.  
17  
18 Dray, S., Bauman, D., Blanchet, G., Borcard, D., Clappe, S., Guenard, G., ... Wagner, H. H. (2018).  
19 *adespatial: Multivariate Multiscale Spatial Analysis*.  
20 <Http://CRAN.R-Project.Org/Package=adespatial>.  
21 <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.74.016110>.  
22  
23 Fox, J., Weisberg, S., Adler, D., Bates, D., Baud-Bovy, G., Ellison, S., ... Zeileis, A. (2018). *car:*  
24 *Companion to Applied Regression. In: R Package Version 2.0-21*.  
25  
26 Hijmans, R. J. (2019). raster: Geographic Data Analysis and Modeling. R package version 2.9-5.  
27 <https://CRAN.R-project.org/package=raster>.  
28  
29 Hsieh, T. C., Ma, K. H., & Chao, A. (2016). iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation  
30 of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, 7(12), 1451–1456.  
31 <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12613>  
32  
33 Luo, D., Ganesh, S., & Koolgaard, J. (2018). predictmeans: Calculate Predicted Means for Linear  
34 Models. R package version 1.0.1. <https://CRAN.R-project.org/package=predictmeans>.  
35  
36 Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., ... Wagner, H. H.  
37 (2017). R package “vegan”: Community Ecology Package.  
38 <Http://CRAN.R-Project.Org/Package=vegan>. <https://doi.org/10.1029/2006JF000545>  
39  
40 Paradis, E., & Schliep, K. (2019). Ape 5.0: An environment for modern phylogenetics and  
41 evolutionary analyses in R. *Bioinformatics*. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bty633>  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60



1  
2  
3  
4  
5  
6  
7  
8  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38

	Elevation	Mean temp.	Max. temp.	Min. temp.	Rainfall
Elevation	<b>1</b>	<b>-0.96</b>	<b>-0.95</b>	<b>-0.95</b>	<b>0.27</b>
Mean temp.		<b>1</b>	<b>0.99</b>	<b>0.99</b>	<b>-0.31</b>
Max. temp.			<b>1</b>	<b>0.95</b>	<b>-0.37</b>
Min. temp.				<b>1</b>	<b>-0.25</b>
Rainfall					<b>1</b>

## Appendix 6

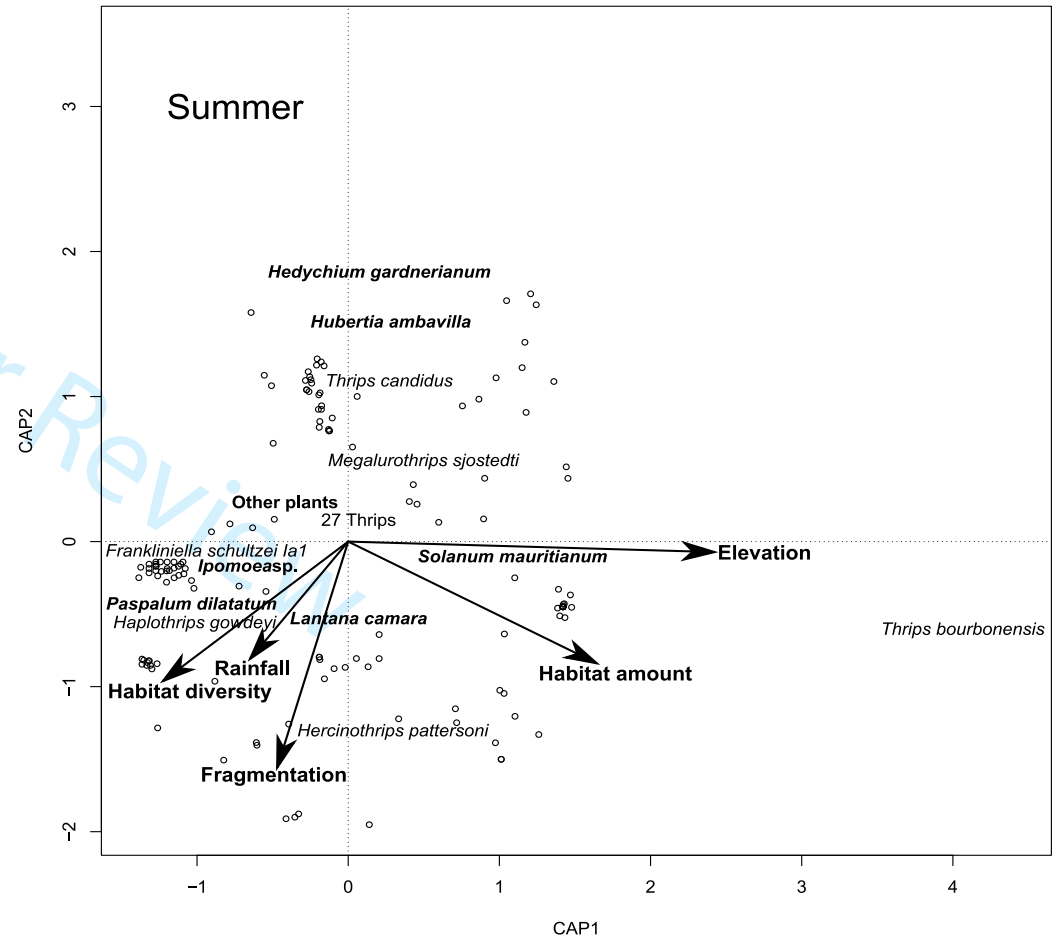
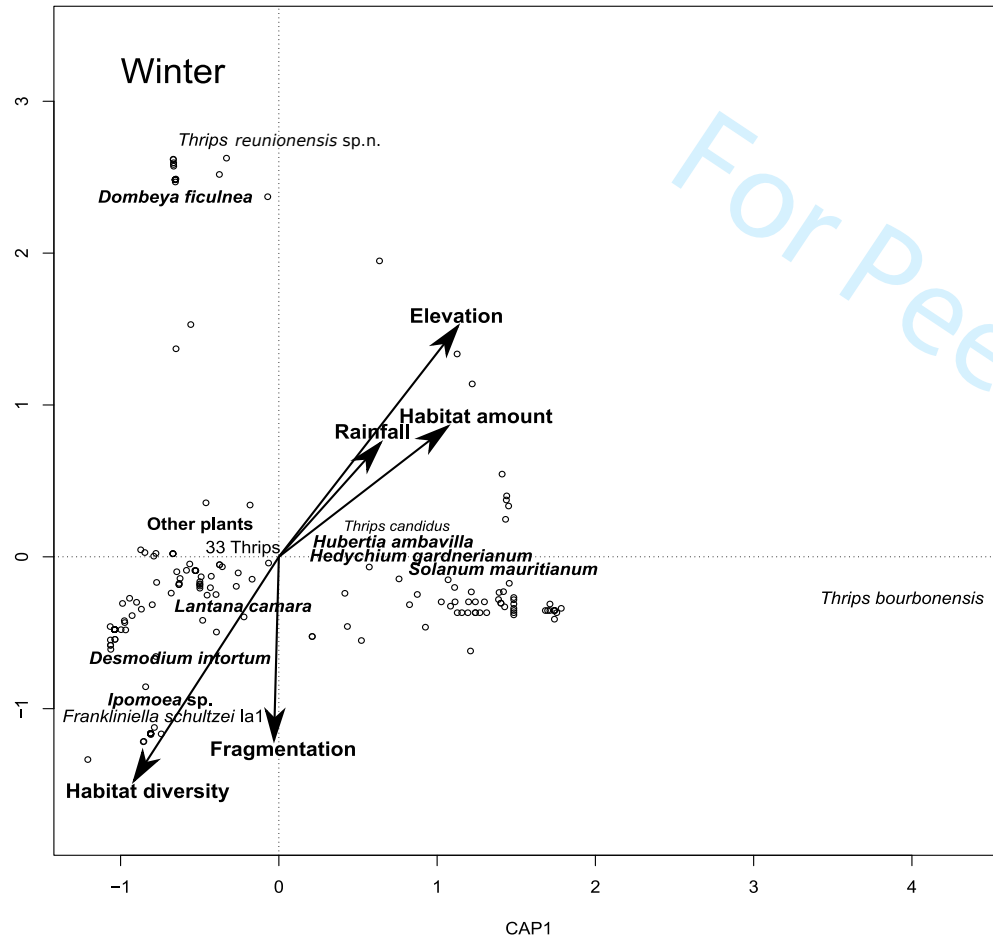
Family	Genus	Species	Status	Sampling number(*)
Malvaceae	<i>Abutilon</i>	<i>indicum</i>	Exotic	1(1)
Fabaceae	<i>Acacia</i>	<i>heterophylla</i>	Indigenous	1(1)
Fabaceae	<i>Acacia</i>	<i>meanrsii</i>	Exotic	2(1)
Fabaceae	<i>Acacia</i>	<i>farnesiana</i>	Exotic	1(0)
Asteraceae	<i>Ageratum</i>	<i>conyzoides</i>	Exotic	4(4)
Apocynaceae	<i>Allamanda</i>	<i>blanchetti</i>	Exotic	1(1)
Apocynaceae	<i>Allamanda</i>	<i>cathartica</i>	Exotic	1(1)
Amaranthaceae	<i>Amaranthus</i>	<i>spinus</i>	Exotic	1(1)
Polygonaceae	<i>Antigonon</i>	<i>leptopus</i>	Exotic	2(1)
Rubiaceae	<i>Bertiera</i>	<i>rufa</i>	Indigenous	1(1)
Urticaceae	<i>Boehmeria</i>	<i>penduliflora</i>	Exotic	2(0)
Nyctaginaceae	<i>Bougainvillea</i>	sp.	Exotic	4(4)
Solanaceae	<i>Brugmansia</i>	<i>suaveolens</i>	Exotic	1(1)
Fabaceae	<i>Caesalpinia</i>	<i>pulcherrima</i>	Exotic	3(1)
Fabaceae	<i>Cajanus</i>	<i>cajan</i>	Exotic	2(2)
Myrtaceae	<i>Callistemon</i>	<i>speciosus</i>	Exotic	1(0)
Rubiaceae	<i>Chassalia</i>	<i>corallioides</i>	Indigenous	1(1)
Poaceae	<i>Chloris</i>	<i>barbata</i>	Exotic	1(1)
Cucurbitaceae	<i>Coccinia</i>	<i>grandis</i>	Exotic	1(1)
Asteraceae	<i>Conyza</i>	<i>sumatrensis</i>	Exotic	2(2)
Iridaceae	<i>Crocasmia</i>	× <i>crocasmiiiflora</i>	Exotic	2(1)
Fabaceae	<i>Crotalaria</i>	<i>berteroana</i>	Exotic	1(1)
Poaceae	<i>Cynodon</i>	<i>dactylon</i>	Indigenous	1(1)
Orchidaceae	<i>Cynorkis</i>	<i>purpurascens</i>	Indigenous	2(1)
Cyperaceae	<i>Cyperus</i>	<i>polystachyos</i>	Exotic	1(1)
Solanaceae	<i>Datura</i>	sp.	Exotic	1(1)
<b>Fabaceae</b>	<b>Desmodium</b>	<b>intortum</b>	<b>Exotic</b>	<b>5(5)</b>
Plantaginaceae	<i>Digitalis</i>	<i>purpurea</i>	Exotic	3(1)
Sapindaceae	<i>Dodonaea</i>	<i>salicifolia</i>	Indigenous	2(0)
Sapindaceae	<i>Dodonaea</i>	<i>viscosa</i>	Indigenous	1(1)
Malvaceae	<i>Dombeya</i>	<i>punctata</i>	Indigenous	1(0)
Malvaceae	<i>Dombeya</i>	<i>elegans</i>	Indigenous	1(0)
Malvaceae	<i>Dombeya</i>	<i>ciliata</i>	Indigenous	1(0)
<b>Malvaceae</b>	<b>Dombeya</b>	<b>ficulnea</b>	<b>Indigenous</b>	<b>12(12)</b>
Verbenaceae	<i>Duranta</i>	<i>repens</i>	Exotic	1(0)
Poaceae	<i>Eleusine</i>	<i>aegyptica</i>	Exotic	1(1)
Ericaceae	<i>Erica</i>	<i>reunionensis</i>	Indigenous	2(1)
Asteraceae	<i>Erigeron</i>	sp.	Exotic	1(0)
Asteraceae	<i>Erigeron</i>	<i>karvinskianus</i>	Exotic	2(2)
Rosaceae	<i>Eriobotrya</i>	<i>japonica</i>	Exotic	1(1)
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia</i>	<i>fulgens</i>	Exotic	1(1)
Moraceae	<i>Ficus</i>	<i>rubra</i>	Indigenous	1(1)
Escalloniaceae	<i>Forgesia</i>	<i>racemosa</i>	Indigenous	1(0)
Onagraceae	<i>Fuchsia</i>	× <i>exoniensis</i>	Exotic	1(0)
Onagraceae	<i>Fuchsia</i>	<i>boliviana</i>	Exotic	1(0)
Malvaceae	<i>Guazuma</i>	<i>ulmifolia</i>	Exotic	1(1)
<b>Zingiberaceae</b>	<b>Hedychium</b>	<b>gardnerianum</b>	<b>Exotic</b>	<b>15(10)</b>
Boraginaceae	<i>Heliotropium</i>	<i>indicum</i>	Exotic	2(1)
Campanulaceae	<i>Hippobroma</i>	<i>longiflora</i>	Exotic	1(1)
Lamiaceae	<i>Holmskioldia</i>	<i>sanguinea</i>	Exotic	1(1)
<b>Asteraceae</b>	<b>Hubertia</b>	<b>ambavilla</b>	<b>Indigenous</b>	<b>7(5)</b>
Hydrangeaceae	<i>Hydrangea</i>	<i>macrophylla</i>	Exotic	6(2)
Hypericaceae	<i>Hypericum</i>	<i>lanceolatum</i>	Indigenous	6(2)
Asteraceae	<i>Hypochoeris</i>	<i>radicata</i>	Exotic	1(0)
Balsaminaceae	<i>Impatiens</i>	<i>flaccida</i>	Exotic	1(1)
Convolvulaceae	<i>Ipomoea</i>	<i>carnea</i>	Exotic	1(0)
<b>Convolvulaceae</b>	<b>Ipomoea</b>	<b>sp.</b>	<b>Exotic</b>	<b>27(22)</b>
<b>Verbenaceae</b>	<b>Lantana</b>	<b>camara</b>	<b>Exotic</b>	<b>81(69)</b>
Fabaceae	<i>Leucaena</i>	<i>leucocephala</i>	Exotic	1(1)
Sapindaceae	<i>Licthi</i>	<i>sinensis</i>	Exotic	1(1)
Oleaceae	<i>Ligustrum</i>	<i>lucidum</i>	Exotic	3(3)
Lauraceae	<i>Litsea</i>	<i>glutinosa</i>	Exotic	1(0)
Malvaceae	<i>Malvastrum</i>	<i>coromandelianum</i>	Exotic	1(1)
Rutaceae	<i>Melicope</i>	<i>obtusifolia</i>	Indigenous	1(0)
Cucurbitaceae	<i>Momordica</i>	<i>charantia</i>	Exotic	2(1)
Asteraceae	<i>Montanoa</i>	<i>hibiscifolia</i>	Exotic	1(0)
Stilbaceae	<i>Nuxia</i>	<i>verticillata</i>	Indigenous	4(4)
Oxalidaceae	<i>Oxalis</i>	<i>tetraphylla</i>	Exotic	1(0)
Poaceae	<i>Panicum</i>	<i>maximum</i>	Exotic	9(3)
Asteraceae	<i>Parthenium</i>	<i>hysterophorus</i>	Exotic	1(1)
<b>Poaceae</b>	<b>Paspalum</b>	<b>dilatatum</b>	<b>Exotic</b>	<b>12(10)</b>
Poaceae	<i>Paspalum</i>	<i>urvillei</i>	Exotic	2(1)
Poaceae	<i>Paspalum</i>	<i>paniculum</i>	Exotic	1(1)
Poaceae	<i>Pennisetum</i>	<i>setaceum</i>	Exotic	1(0)
Poaceae	<i>Pennisetum</i>	<i>purpureum</i>	Exotic	3(2)

1					
2	Asteraceae	<i>Pseudogynoxys</i>	<i>chenopodioides</i>	Exotic	1(0)
3	Asteraceae	<i>Psiadia</i>	<i>retusa</i>	Indigenous	2(2)
4	Anacardiaceae	<i>Rhus</i>	<i>longipes</i>	Exotic	3(3)
5	Euphorbiaceae	<i>Ricinus</i>	<i>communis</i>	Exotic	3(1)
6	Polygonaceae	<i>Rumex</i>	<i>abyssinicus</i>	Exotic	1(0)
7	Plantaginaceae	<i>Russelia</i>	<i>equisetiformis</i>	Exotic	1(1)
8	Poaceae	<i>Saccharum</i>	<i>officinarum</i>	Exotic	1(0)
9	Lamiaceae	<i>Salvia</i>	<i>coccinea</i>	Exotic	1(0)
10	Anacardiaceae	<i>Schinus</i>	<i>terebinthifolia</i>	Exotic	6(3)
11	Poaceae	<i>Setaria</i>	<i>pumila</i>	Exotic	1(1)
12	<b>Solanaceae</b>	<b><i>Solanum</i></b>	<b><i>mauritanum</i></b>	<b>Exotic</b>	<b>93(89)</b>
13	Solanaceae	<i>Solanum</i>	<i>torvum</i>	Exotic	2(1)
14	Asteraceae	<i>Sonchus</i>	<i>oleraceus</i>	Exotic	1(1)
15	Poaceae	<i>Sorghum</i>	<i>arundinaceum</i>	Exotic	2(1)
16	Myrtaceae	<i>Syzygium</i>	<i>jambos</i>	Exotic	1(0)
17	Asteraceae	<i>Tagetes</i>	<i>patula</i>	Exotic	2(2)
18	Apocynaceae	<i>Thevetia</i>	<i>peruviana</i>	Exotic	2(1)
19	Melastomataceae	<i>Tibouchina</i>	<i>grandifolia</i>	Exotic	4(3)
20	Melastomataceae	<i>Tibouchina</i>	<i>urvilleana</i>	Exotic	1(1)
21	Zygophyllaceae	<i>Tribulus</i>	<i>cistoides</i>	Exotic	1(1)
22	Tropaeolaceae	<i>Tropaeolum</i>	<i>majus</i>	Exotic	1(1)
23	Fabaceae	<i>Ulex</i>	<i>europaeus</i>	Exotic	3(3)
24	Unknown	Unkown	Unknown	Exotic	1(0)
25	Unknown	Unkown	Unknown	Exotic	1(1)
26	Unknown	Unkown	Unknown	Exotic	1(0)
27	Unknown	Unkown	Unknown	Exotic	1(1)
28	Unknown	Unkown	Unknown	Exotic	1(1)
29	Unknown	Unkown	Unknown	Exotic	1(1)
30	Unknown	Unkown	Unknown	Exotic	1(1)
31	Unknown	Unkown	Unknown	Exotic	1(1)
32	Unknown	Unkown	Unknown	Exotic	1(1)
33	Unknown	Unkown	Unknown	Exotic	1(1)
34	Unknown	Unkown	Unknown	Exotic	1(1)
35	Unknown	Unkown	Unknown	Exotic	1(1)
36	Unknown	Unkown	Unknown	Exotic	1(1)
37	Unknown	Unkown	Unknown	Exotic	1(1)
38	Unknown	Unkown	Unknown	Exotic	1(1)
39	Unknown	Unkown	Unknown	Exotic	1(1)
40	Unknown	Unkown	Unknown	Exotic	1(1)
41	Unknown	Unkown	Unknown	Exotic	1(1)
42	Unknown	Unkown	Unknown	Exotic	1(1)
43	Unknown	Unkown	Unknown	Exotic	1(1)
44	Unknown	Unkown	Unknown	Exotic	1(1)
45	Unknown	Unkown	Unknown	Exotic	1(1)
46	Unknown	Unkown	Unknown	Exotic	1(1)
47	Unknown	Unkown	Unknown	Exotic	1(1)
48	Unknown	Unkown	Unknown	Exotic	1(1)
49	Unknown	Unkown	Unknown	Exotic	1(1)
50	Unknown	Unkown	Unknown	Exotic	1(1)
51	Unknown	Unkown	Unknown	Exotic	1(1)
52	Unknown	Unkown	Unknown	Exotic	1(1)
53	Unknown	Unkown	Unknown	Exotic	1(1)
54	Unknown	Unkown	Unknown	Exotic	1(1)
55	Unknown	Unkown	Unknown	Exotic	1(1)
56	Unknown	Unkown	Unknown	Exotic	1(1)
57	Unknown	Unkown	Unknown	Exotic	1(1)
58	Unknown	Unkown	Unknown	Exotic	1(1)
59	Unknown	Unkown	Unknown	Exotic	1(1)
60	Unknown	Unkown	Unknown	Exotic	1(1)
	Verbenaceae	<i>Verbena</i>	sp.	Exotic	1(1)
	Verbenaceae	<i>Verbena</i>	<i>bonariensis</i>	Exotic	3(3)
	Cunoniaceae	<i>Weinmannia</i>	<i>trinctoria</i>	Indigenous	1(1)

## Appendix 7

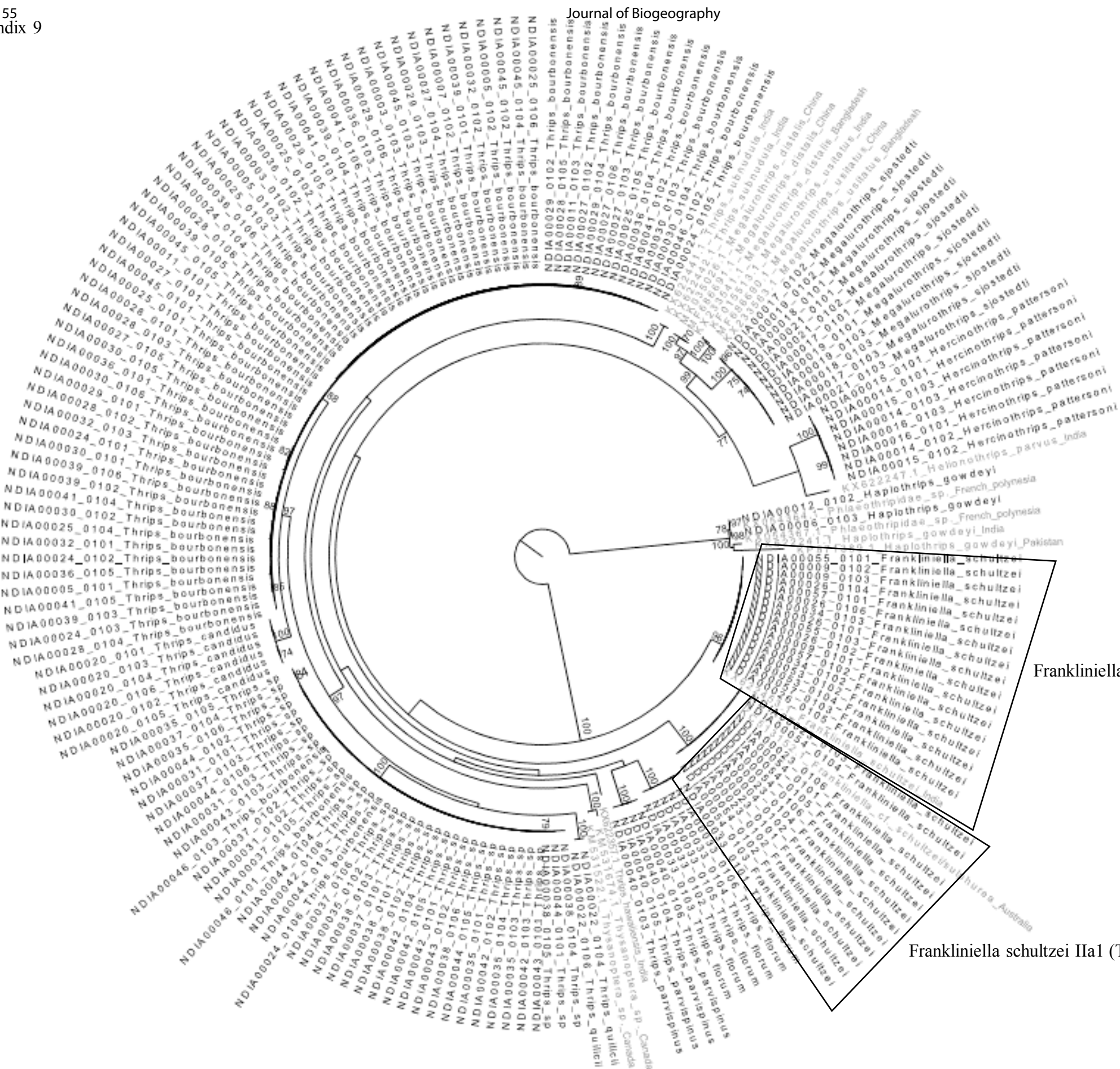
Scientific name	Sub-order	Abundance
<i>Arorathrips mexicanus</i> (Crawford, 1909)	Terebrantia	4
<i>Ceratothripoides brunneus</i> (Bagnall, 1918)	Terebrantia	7
<i>Chaetanaphothrips orchidii</i> (Moulton, 1907)	Terebrantia	2
<i>Chirothrips</i> spp.	Tubulifera	3
<i>Dendrothripoides innoxius</i> (Karny, 1914)	Terebrantia	3
<i>Elaphothrips</i> spp.	Tubulifera	1
<i>Frankliniella insularis</i> (Franklin, 1908)	Terebrantia	36
<i>Frankliniella intonsa</i> (Trybom, 1895)	Terebrantia	1
<i>Frankliniella occidentalis</i> (Pergande, 1895)	Terebrantia	29
<i>Frankliniella schultzei</i> Ia1 (Trybom, 1910, Tyagi et al., 2017)	Terebrantia	441
<i>Frankliniella schultzei</i> IIa1 (Trybom, 1910, Tyagi et al., 2017)	Terebrantia	77
<i>Franklinothrips vespiformis</i> (Crawford, 1909)	Terebrantia	10
<i>Gigantothrips elegans</i> (Zimmermann, 1900)	Tubulifera	1
<i>Gynaikothrips ficorum</i> (Marchal, 1908)	Tubulifera	2
<i>Haplothrips articulatus</i> (Bagnall, 1926)	Tubulifera	56
<i>Haplothrips gowdeyi</i> (Franklin, 1908)	Tubulifera	381
<i>Haplothrips nigricornis</i> (Bagnall, 1910)	Tubulifera	8
<i>Haplothrips</i> spp.	Tubulifera	5
<i>Heliothrips haemorrhoidalis</i> (Bouché, 1833)	Terebrantia	2
<i>Hercinothrips pattersoni</i> (Bagnall, 1919)	Terebrantia	198
<i>Liothrips</i> spp.	Tubulifera	11
<i>Megalurothrips sjostedti</i> (Trybom, 1910)	Terebrantia	199
<i>Microcephalothrips abdominalis</i> (Crawford, 1910)	Terebrantia	16
<i>Neohydatothrips samayunkur</i> (Kudo, 1995)	Terebrantia	6
<i>Nesothrips</i> spp.	Tubulifera	17
<i>Scirtothrips aurantii</i> (Faure, 1929)	Terebrantia	20
<i>Scirtothrips</i> spp.	Terebrantia	3
<i>Scolothrips rhagebianus</i> (Priesner, 1950)	Terebrantia	1
<i>Thrips australis</i> (Bagnall, 1915)	Terebrantia	1
<i>Thrips bourbonensis</i> (Bournier, 2000)	Terebrantia	1964
<i>Thrips candidus</i> (Bournier and Bournier, 1988)	Terebrantia	114
<i>Thrips florum</i> (Schmutz, 1913)	Terebrantia	27
<i>Thrips hawaiiensis</i> (Morgan, 1913)	Terebrantia	11
<i>Thrips palmi</i> (Karny, 1925)	Terebrantia	31
<i>Thrips parvispinus</i> (Karny, 1922)	Terebrantia	70
<i>Thrips quilicii</i> (Bournier, 2000)	Terebrantia	150
<i>Thrips reunionensis</i> n. sp. (Goldarazena et al. 2020)	Terebrantia	329
<i>Thrips</i> spp.	Terebrantia	10
<i>Thrips tabaci</i> (Lindeman, 1889)	Terebrantia	14
<i>Phlaeothripinea</i> spp.	Tubulifera	1
<i>Thripinae</i> spp.	Terebrantia	17
<b>Total species</b>		<b>41</b>
<b>Total abundances</b>		<b>4279</b>

## Appendix 8



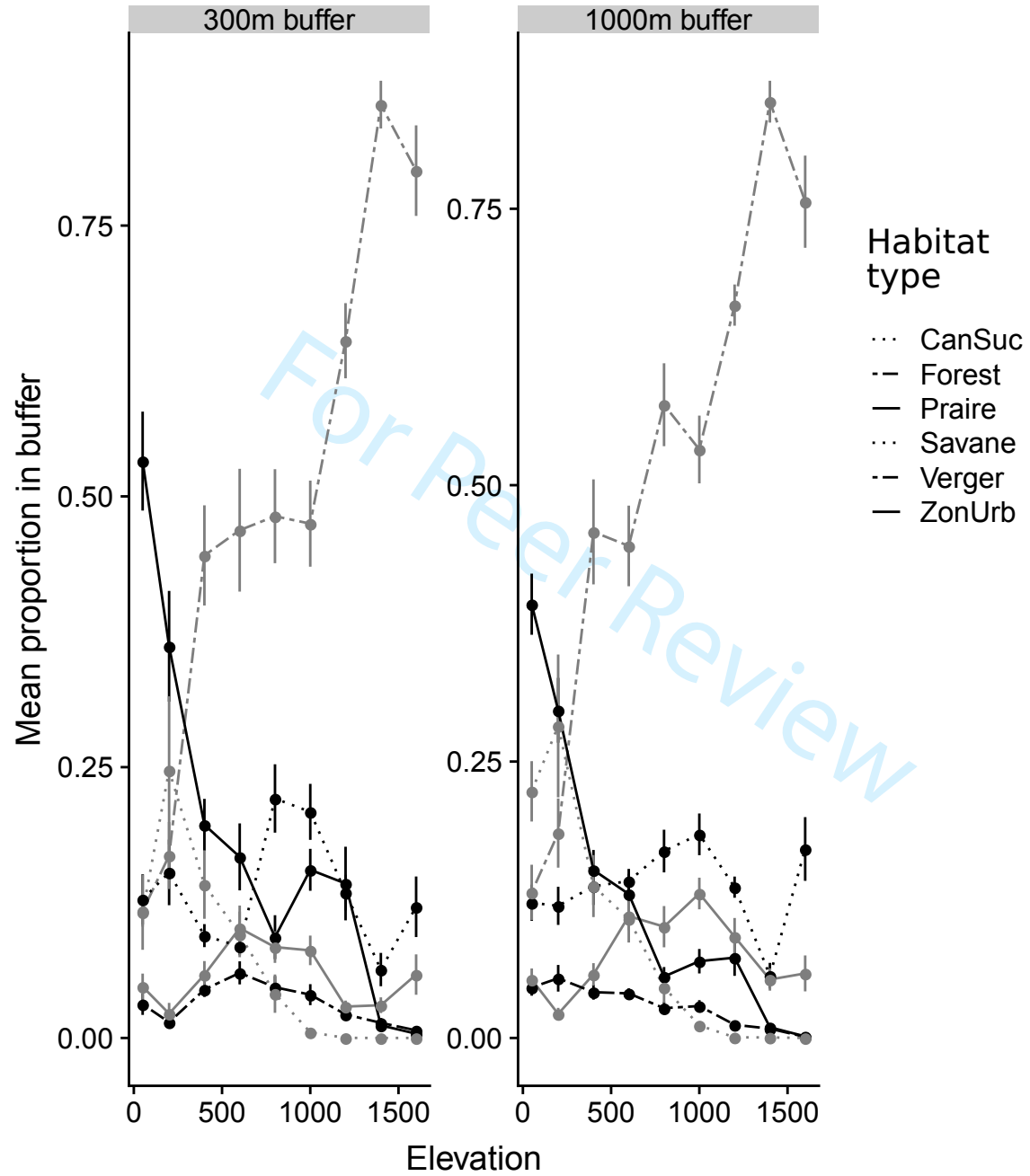


1  
2  
3  
4  
5  
6  
7  
8  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56

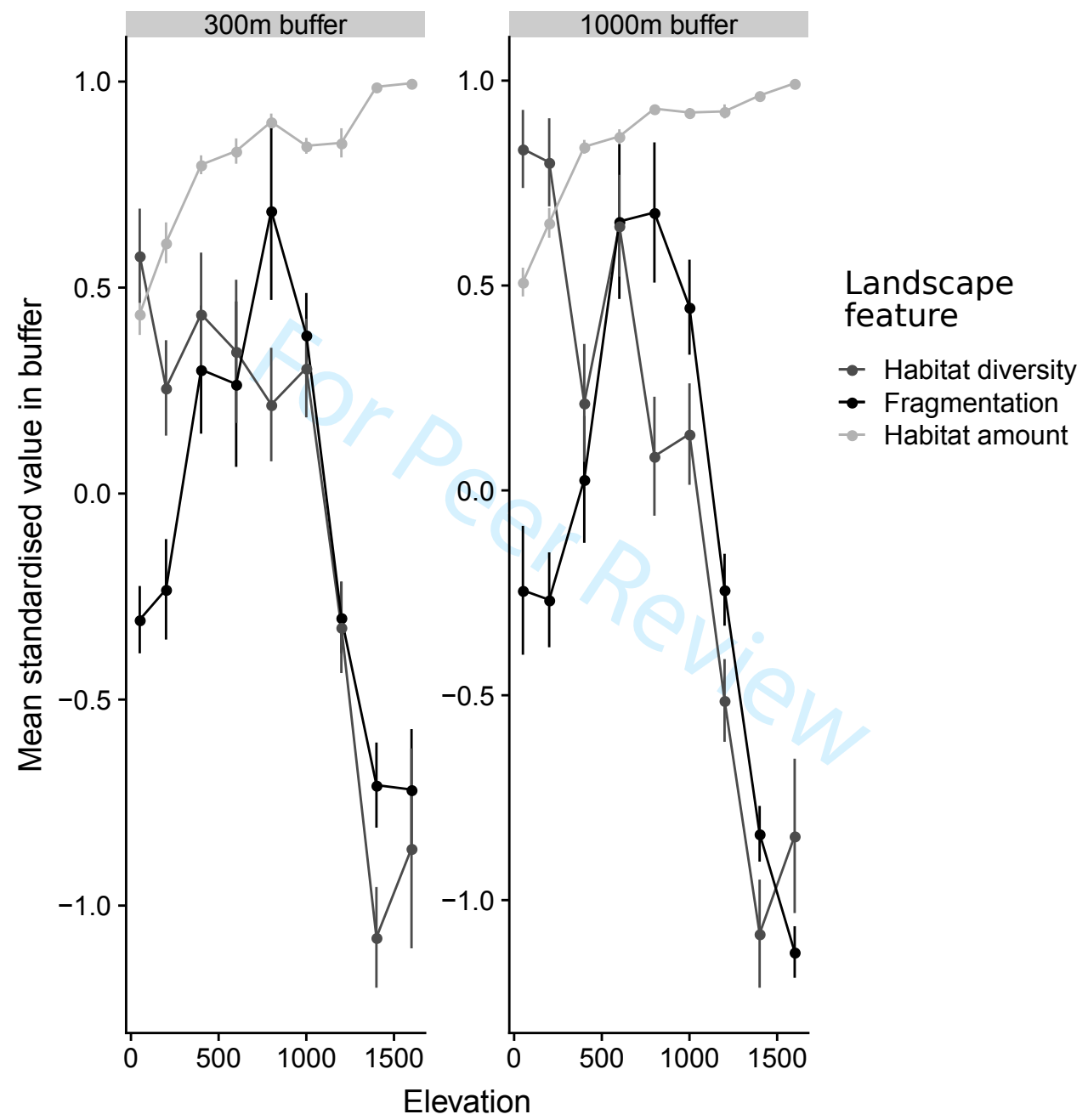


*Frankliniella schultzei* Ia1 (Tyagi et al. 2017)

*Frankliniella schultzei* IIa1 (Tyagi et al. 2017)



Journal of Biogeography  
Appendix 11



## Appendix 12

### Multi-scale analysis

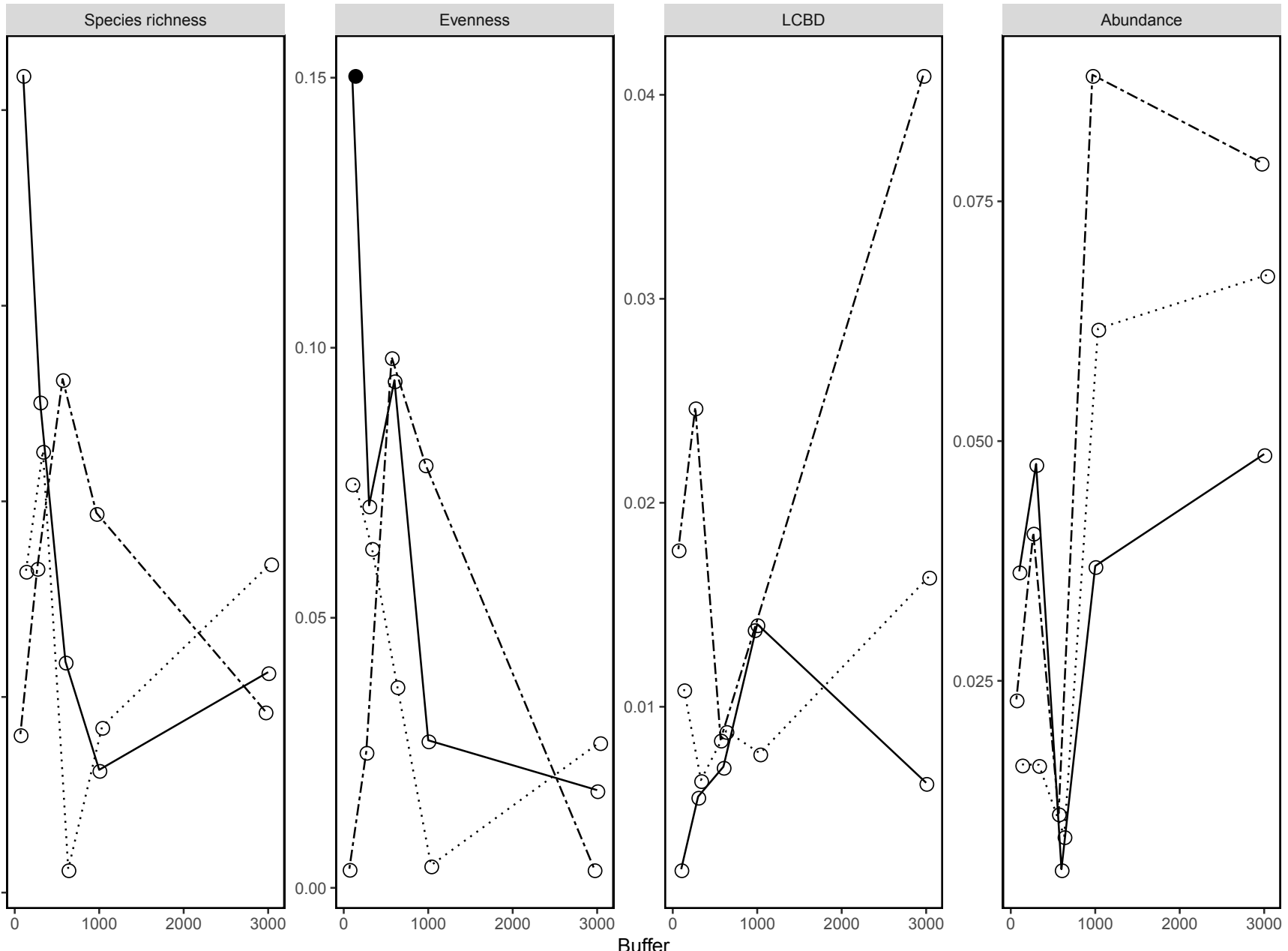
#### **Methods**

A multi-scale analysis was done by estimating the effect of landscape variables at different buffer sizes including circles of 100, 300, 600, 1000 and 3000 m of radius from the centre of each sampling site. These distances to the centre of the sampling site may represent short and long-distance dispersal of thrips. It is expected that the variance explained by the different landscape variables in statistical models is highest for the scale that best fits the home ranges or life dispersal of the species studied. The peak is thus the scale at which landscape variables operate at the maximum level. To perform this analysis, independent mixed effects models including all explanatory variables were built for each of the different response variables (i.e. abundance and insect diversity estimates). Independent models were also built using landscape data from each of the five different buffer sizes, leading to a total of 60 models (details on mixed effects models are provided below). To assess the variance explained by a given landscape variable in each model, the variance explained by full models was compared to the variance explained by simpler models in which the variable and its interactions were removed. In this analysis, the variance explained by the models was obtained with the function *r.squaredGLMM* from the package *MuMIn*, and significance of a given landscape variable in the different models was tested by comparing simplified and complex models. Within the same response and predictor variable, but along the different buffer sizes, p-values were corrected for multiple testing using the false discovery rate method.

#### **Results**

The deviance explained by the different landscape features varied greatly among landscape features and diversity metrics, and none of the buffer sizes used explained model variation greater than the others (Appendix S10). For species richness and the evenness (i.e. Simpson's diversity index) a non-consistent pattern was observed. For two out of the three landscape features studied, the variance explained in the LCBD models peaked at 3000m, whereas for insect abundance the largest deviance explained was obtained when landscape data was extracted from 1000m buffers. Based on this result, it was not possible to identify the buffer at which spatial effects were strongest and models were therefore built using landscape data from two different buffer sizes that may explain short and long-scale effects, 300m and 1000m, respectively.

1  
2  
3  
4  
5  
6  
7  
8  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41



**Habitat features**

- Fragmentation
- Habitat amount
- ... Habitat diversity



**Dianzinga et al. Biosketch and author contributions**

Niry. T. Dianzinga is a PhD student of the University of Reunion based at CIRAD/3P interested in the ecology and taxonomy of thrips and on insect community ecology in general. This PhD was developed in the team led by Enric Frago who is an insect ecologist interested in insect community ecology, insect-plant-microbe interactions and biocontrol. N.T.D. and E.F conceived and designed the study; N.T.D., M-L.M. and E.F. collected insects; N.T.D identified insects; J.S. performed the molecular laboratory work; N.T.D. and E.F analysed data and wrote the manuscript with comments from all co-authors.

For Peer Review

## Références bibliographiques

- Cadet, L. (1980) *La Végétation de l'île de la Réunion: Etude Phytoecologique et Phytosociologique*, Imprimerie Cazal. Saint-Denis. Available at: <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=US201300003331> (Accessed: 18 January 2020).
- Fahrig, L. (2013) 'Rethinking patch size and isolation effects: The habitat amount hypothesis', *Journal of Biogeography*, 40(9), pp. 1649–1663. doi: 10.1111/jbi.12130.
- Fletcher, R. J. *et al.* (2018) 'Is habitat fragmentation good for biodiversity?', *Biological Conservation*. Elsevier, 226(April), pp. 9–15. doi: 10.1016/j.biocon.2018.07.022.
- Haddad, N. M. *et al.* (2015) 'Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems', *Science Advances*, 1(2), pp. 1–10. doi: 10.1126/sciadv.1500052.
- Legendre, P. and De Cáceres, M. (2013) 'Beta diversity as the variance of community data: Dissimilarity coefficients and partitioning', *Ecology Letters*, 16(8), pp. 951–963. doi: 10.1111/ele.12141.
- MacArthur, R. H. and Wilson, E. O. (1967) *The Theory of Island biogeography*, Princeton university press. doi: 10.1515/9781400881376.
- Mori, A. S., Isbell, F. and Seidl, R. (2018) 'β-Diversity, Community Assembly, and Ecosystem Functioning', *Trends in Ecology and Evolution*. Elsevier Ltd, 33(7), pp. 549–564. doi: 10.1016/j.tree.2018.04.012.
- Pereira, H. M. *et al.* (2010) 'Scenarios for global biodiversity in the 21st century', *Science*, pp. 1496–1501. doi: 10.1126/science.1196624.
- Rands, M. R. W. *et al.* (2010) 'Biodiversity conservation: Challenges beyond 2010', *Science*. American Association for the Advancement of Science, pp. 1298–1303. doi: 10.1126/science.1189138.
- Strasberg, D. *et al.* (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', *Biodiversity and Conservation*, 14(12), pp. 3015–3032. doi: 10.1007/s10531-004-0258-2.



# **Article Annexe**



## A new species of the genus *Thrips* (Thysanoptera, Thripidae) from the Malagasy Region

ARTURO GOLDARAZENA<sup>1</sup>, NIRY T. DIANZINGA<sup>2,3</sup>, ENRIC FRAGO<sup>2,4</sup>,BRUNO MICHEL<sup>4</sup> & PHILIPPE REYNAUD<sup>5</sup><sup>1</sup>European Union Reference Laboratory for Insects and Mites 755 avenue du campus Agropolis CS 30016 FR-34988 Montferrier-sur-Lez Cedex, France. E-mail: [arturo.goldarazena@anses.fr](mailto:arturo.goldarazena@anses.fr)<sup>2</sup>CIRAD-UMR PVBMT, Saint-Pierre, La Réunion, France<sup>3</sup>Université de la Réunion-UMR PVBMT, Saint-Denis, La Réunion, France<sup>4</sup>Centre de Biologie pour la Gestion des Populations CIRAD, UMR CBGP, F-34398 Montpellier, France<sup>5</sup>Ansés Laboratoire de la Santé des Végétaux 755 avenue du campus Agropolis CS 30016 FR-34988 Montferrier-sur-Lez Cedex

The genus *Thrips* comprises 296 species (ThripsWiki 2019) and is the largest of all Terebrantian genera. The only other Thysanopteran genera comparable in size are the phlaeothripids *Haplothrips* and *Liothrips*. Species of *Thrips* can be found in flowers and on leaves of a wide variety of plants from grasses to trees. Most of them are beneficial pollinators (Garcia-Fayos & Goldarazena 2008; Eliyahu *et al.* 2015), while others are pests and cause significant economic damage (Mound & Marullo 1996). Some of them are polyphagous and widespread, while others are rarely seen and restricted to one species of plant (Palmer 1992).

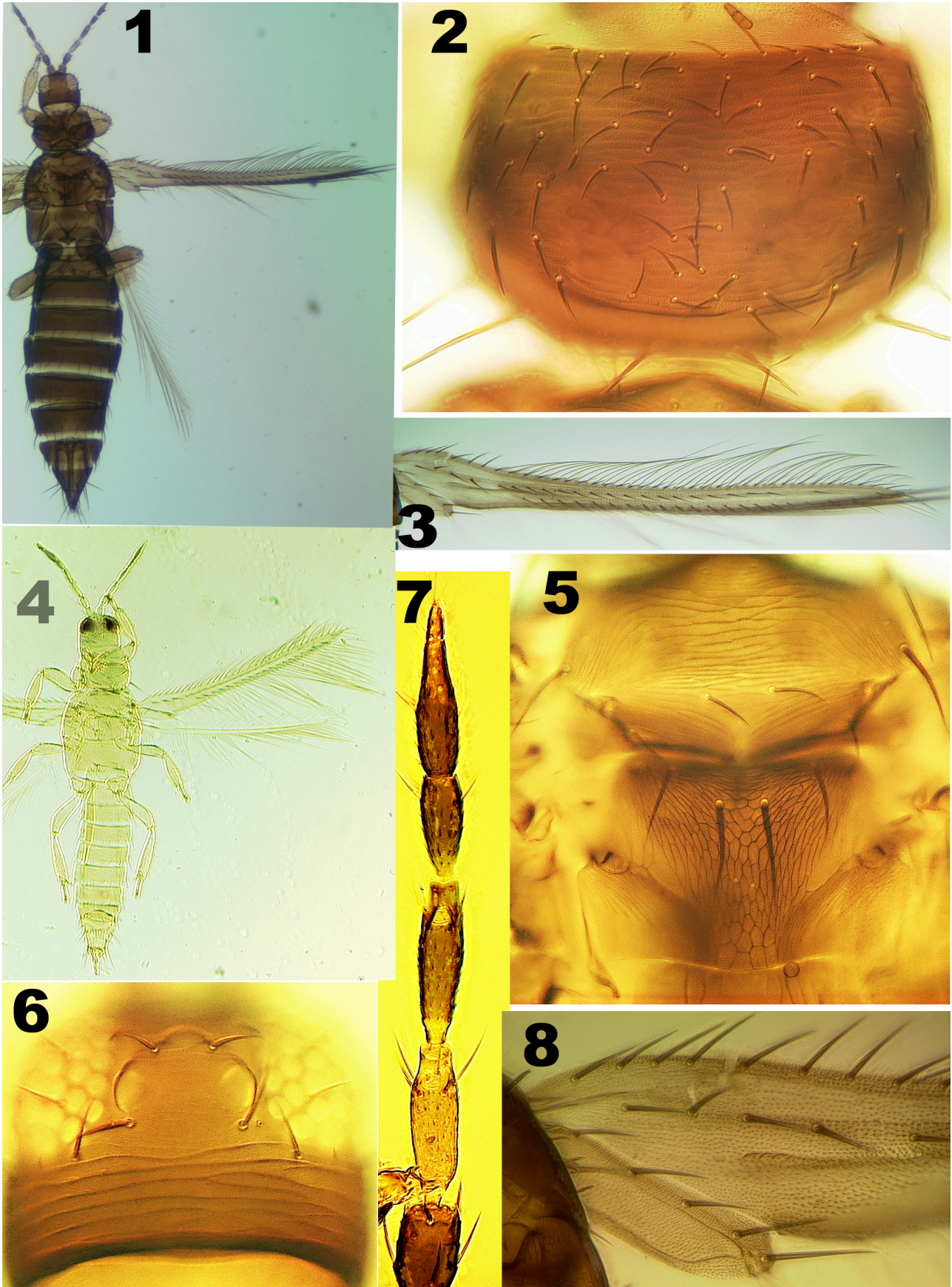
There are very few articles dealing with the Thysanoptera of the Réunion Island. Among them are the publications of Plenet (1965), Bournier (1979, 1988, 1990), and zur Strassen (1993). These are mainly lists of records based on single individuals and without precise data on the host plant. The later publication by Jean Paul Bournier (2000) cites 42 species of Terebrantia from this island, together with bioecological data for the species of agronomic interest. For the Afro-tropical region there is a key to species of the genus *Thrips* that includes 34 species (Mound 2010) with a diagnosis for each species and a discussion about host plants and known distributions. The purpose of the work presented here is to describe a new species of *Thrips* from Réunion Island.

### *Thrips reunionensis* sp.n.

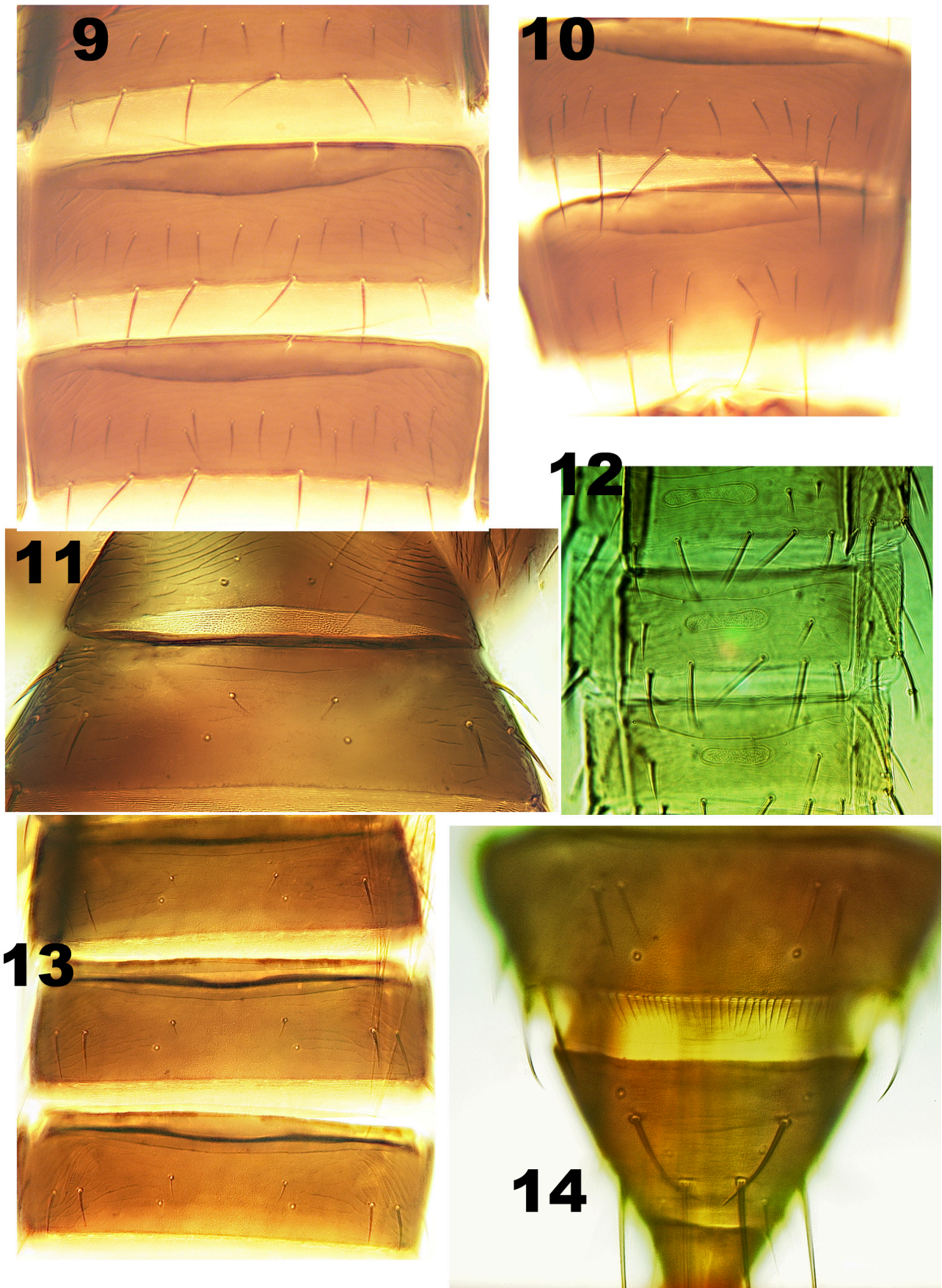
*Female macroptera.* Colour of macerated slide mounted females brown (Fig. 1), legs brown with tibia and tarsi yellow; antennal segments I–II brown, III mainly yellow (Fig. 7), IV–V yellow at base; fore wing shaded with basal area close to the clavus slightly clearer. Antennae 7-segmented. Ocellar setae III arising on the lateral side of the triangle, shorter than the distance between hind ocelli (Fig. 6). Pronotum with many transverse sculpture lines not closely spaced, about 40 discal setae, posteroangular setae about 0.6 as long as pronotum with 4 pairs of posteromarginal setae (Fig. 2). Mesonotal anteromedian campaniform sensilla present. Metanotum medially with longitudinal row of large slightly elongate reticles that lack internal markings, median setae not on anterior margin; campaniform sensilla present (Fig. 5). Fore wing first vein almost complete with 2 setae on distal third (Fig. 3); clavus with 5 marginal setae and 1 discal setae (Fig. 8). Abdominal tergites with sculpture lines extending to seta S2 but not between S1 and the campaniform sensilla (Fig. 13); tergite II with 3 lateral marginal setae (Fig. 11); ctenidia present on V–VIII. Pleurotergites with no discal setae and without microtrichia. Tergite VIII with comb of microtrichia complete, long and slender (Fig. 14). Sternites III–VII with 10–15 discal setae in one irregular row (Figs 9–10); II without discal setae and with 2 pairs of marginal setae.

**Measurements** (holotype female in microns). Body length 1710. Head, length 121; width across eyes 146; ocellar setae II 9, III 23. Pronotum, length 128; width 230; posteroangular setae 85, 84. Fore wing length 997. Antennal segments I–VII length 26, 40, 65, 66, 46, 57, 15.

*Male.* Similar to female but smaller and yellow (Fig. 4). Tergite VIII posteromarginal comb absent, microtrichia absent also laterally. Tergite IX setal pair S2 arising slightly behind pair S1, but arranged almost in straight line. Sternites III–VII each with transverse oval pore plate and one or two pairs of discal setae (Fig. 12).



**FIGURES 1–8.** *Thrips reunionensis*. (1) Habitus female. (2) Pronotum. (3) Fore wing. (4) habitus male. (5) Mesonotum and metanotum. (6) Head. (7) Antenna; (8) Clavus.



**FIGURES 9–14.** *Thrips reunionensis*. (9–10) Sternites III–VII. (11) Tergites I–II. (12) Male sternal pore plates. (13) Abdominal tergites IV–VI. (14) Tergites VIII–IX.

**Specimens studied.** Holotype female, **La Reunion Island**, on flowers of *Dombeya* sp. (Malvaceae), 14.vi.2018 (Enric Frago and Niry Dianzinga) in the collection of insects of the Centre de Biologie pour la Gestion des Populations (CBGP) Montpellier, France.

Paratypes: 6 females and 12 males with the same data as holotype in CBGP Montpellier, 1 female and 1 male in Muséum national d' Histoire naturelle, Paris.

**Comments.** Using the key by Mound (2010) this species tracks to couplets 24 and 25 but it differs from *Thrips kurahashii* in the position of ocellar setae III and the presence of metanotal campaniform sensilla. The colour also is different, yellow in *T. kurahashii* and brown in *T. reunionensis*. Mound (2010) noted variation in *Thrips acaciae* but that species has four lateral marginal setae on tergite II, more than 24 discal setae in sternites III–VII and a weak comb of microtrichia on tergite VIII posterior margin.

Because in *Thrips* the number of antennal segments within species may vary from seven to eight this species could be confused also with specimens of *Thrips simplex* with seven antennal segments. However, the male of *simplex* is black with longer and wider pore plates, and in both sexes the metanotal campaniform sensilla are absent and the metanotal reticles have internal markings. Moreover, the fore wings of *T. simplex* have a long white proximal area that is light brown in *T. reunionensis*.

## Acknowledgements

We thank the European Commission for funding the European Reference Laboratory for insects and mites, also CIRAD for funding the insect sampling on Réunion Island, and Laurence Mound for editorial support. We thank to ANSES for the use of facilities. We also thank to Dr. G. (Bert) Vierbergen and other anonymous reviewer for very interesting comments that have improved the manuscript. Insect sampling was funded by the Regional Council of Reunion, the Departmental Council of the Region Reunion, the European Union (EAFRD and ERDF programs) and by the Centre de Coopération internationale en Recherche agronomique pour le Développement (CIRAD). N.T.D. was funded by Regional Council of Reunion via a PhD scholarship. EF was funded by the Regional Council of Reunion, the Departmental Council of the Region Reunion, the European Union (EAFRD) and CIRAD.

## References

- Bournier, A. (1979) Deux espèces nouvelles de Thysanoptères muscicoles de l'île de la Réunion. *Bulletin de la Société entomologique de France*, 84, 147–153.
- Bournier, A. (1988) Nouvelles espèces muscicoles de la Réunion, II. Nouvelle *Revue d'Entomologie*, 5, 67–78.
- Bournier, A. (1990) Thysanoptères muscicoles de la Réunion III. *L'entomologiste*, 46, 301–310
- Bournier, J.-P. (2000) Les Thysanoptères de l'île de la Réunion: Terebrantia. *Bulletin de la Société entomologique de France*, 105 (1), 65–108.
- Eliyahu, D., McCall, A.C., Lauck, M., Trakhtenbrot, A. & Bronstein, J.L. (2015) Minute pollinators: The role of thrips (Thysanoptera) as pollinators of pointleaf manzanita, *Arctostaphylos pungens* (Ericaceae). *Journal of pollination Ecology*, 16, 64–71.  
[https://doi.org/10.26786/1920-7603\(2015\)10](https://doi.org/10.26786/1920-7603(2015)10)
- Garcia Fayos, P. & Goldarazena, A. (2008) The role of thrips in pollination of *Arctostaphylos uva-ursi*. (2008). *International Journal of Plant Sciences*, 169 (6), 776–781.  
<https://doi.org/10.1086/588068>
- Mound, L.A. (2010) Species of the genus *Thrips* (Thysanoptera, Thripidae) from the Afro-tropical region. *Zootaxa*, 2423 (1), 1–24.  
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.2423.1.1>
- Mound, L.A. & Marullo, R. (1996) The thrips of Central and South America: an introduction (Insecta: Thysanoptera). *Memoirs on Entomology, International*, 6, 1–488.
- Palmer, J.M. (1992) Thrips (Thysanoptera) from Pakistan to the Pacific: a review. *Bulletin British Museum Natural History, Entomology*, 61 (1), 1–76.
- Plenet, A. (1965) Parasites animaux des principales plantes cultivées à la Réunion. *Congrès de la protection des cultures tropicales: C.R. des travaux, Chambre de commerce et d'industrie, Marseille*, 23–27 Mars 1965, 203–216.
- ThripsWiki (2019) *ThripsWiki - providing information on the World's thrips*. Available from: [http://thrips.info/wiki/Main\\_Page](http://thrips.info/wiki/Main_Page) (accessed 4 December 2019)
- Zur Strassen, R. (1993) On Thysanoptera (Insecta) from Mascarene Islands in the Indian Ocean. *Zoology (Journal of Pure and Applied Zoology)*, 4, 445–457.



## Chapitre 2

## **Comprendre les mécanismes permettant la coexistence des prédateurs dans une prédation intragilde et leurs conséquences sur la suppression des communautés de thrips**

Ce chapitre correspond à l'article ci-dessous en préparation, inséré après un bref résumé

N. T. Dianzinga, L. Madeleine, M.-L. Moutoussamy, L. H. R. Ravaomanarivo, S. Nibouche, E. Frago. (in prep.). **The competition-colonization trade-off may determine the efficiency of two herbivore predators that engage in reciprocal intraguild predation.**

### **Contexte**

L'importance de la diversité des ennemis naturels dans la suppression des insectes herbivores, potentiellement ravageurs, a été largement documentée (Denoth *et al.*, 2002; Casula *et al.*, 2006; Letourneau *et al.*, 2009; Dainese *et al.*, 2019). La littérature dit que la présence de plusieurs prédateurs augmente le taux de consommation des proies via l'addition ou le synergisme des actions des prédateurs (Losey and Denno, 1998; Sih *et al.*, 1998; Schmitz, 2007; Letourneau *et al.*, 2009). Par ailleurs, d'autres études ont démontré l'existence de la prédation intragilde entre prédateurs pouvant influencer négativement la régulation des herbivores (Losey and Denno, 1998; Sih *et al.*, 1998; Schmitz, 2007; Letourneau *et al.*, 2009). Cependant, la coexistence de plusieurs prédateurs demeure tout de même favorable à une forte suppression des herbivores, bien que les prédateurs interagissent dans une prédation intragilde (Finke and Denno, 2006; Messelink *et al.*, 2013; Frago and Godfray, 2014). Pour cette raison, il existe un grand intérêt à comprendre les mécanismes par lesquels la diversité des ennemis naturels entraîne un effet positif sur la suppression des insectes herbivores, même en présence de la prédation intragilde.

### **Approches**

L'objectif de ce chapitre était de comprendre les mécanismes permettant la coexistence des prédateurs dans une prédation intragilde et leurs conséquences dans la suppression des communautés herbivores. Une approche expérimentale a été adoptée. Pour cela, trois expériences ont été mises en place. Dans la première expérience, nous avons manipulé dans des cages placées sous serres, des communautés répliquées, composées de deux espèces de thrips *Thrips*



*parvispinus*, *Frankliniella occidentalis* et deux espèces d'acariens prédateurs *Amblyseius swirskii* et *Proprioseiopsis mexicanus*. Cette expérience avait pour but d'étudier l'efficacité de la prédation des acariens sur les thrips. La deuxième expérience consistait à explorer au laboratoire le cannibalisme et la prédation hétérosécifique chez *A. swirskii* et *P. mexicanus*. Dans la troisième expérience, nous avons étudié au laboratoire les comportements de déplacement et de dispersion des deux acariens. Les deux dernières expériences avaient pour but de comprendre les résultats observés dans la première expérience et d'en déduire les mécanismes expliquant l'exclusion et/ou la coexistence des prédateurs.

## Résultats et discussion

La première expérience a montré que les deux acariens ensemble étaient efficaces dans la suppression de *T. parvispinus*. Cependant, la présence seule d'*A. swirskii* suffisait pour réduire significativement *F. occidentalis*. *A. swirskii* affectait négativement *P. mexicanus*; et *P. mexicanus* se dispersait plus qu'*A. swirskii*. La deuxième expérience a montré que *A. swirskii* consommait plus les larves hétérosécifiques que *P. mexicanus*, confirmant ainsi la présence néfaste d'*A. swirskii* pour *P. mexicanus*. Enfin, la dernière expérience a révélé que *P. mexicanus* passait plus de temps à se déplacer qu'*A. swirskii*. Ce dernier résultat supposerait l'existence possible d'un compromis entre la compétition pour la ressource et la dispersion chez les prédateurs, appelé « *The competition-colonization trade-off* », permettant ainsi leur coexistence malgré leur interaction dans une prédation intragilde.

## Conclusions

Notre étude a montré que l'association de plusieurs prédateurs demeure tout de même favorable à une forte suppression des herbivores, et ce bien que les prédateurs interagissent dans une prédation intragilde (Finke and Denno, 2006; Messelink *et al.*, 2013; Frago and Godfray, 2014). Cependant, il est important de sélectionner des associations d'ennemis naturels aux traits fonctionnels variés, capables de se rendre complémentaires. La prise en compte de la dispersion, comme trait fonctionnel, peut être utile dans la compréhension des effets de multiples prédateurs dans le contrôle top-down. Bien que *P. mexicanus* seul s'est montré improductif dans la suppression des deux thrips, il reste tout de même un bon candidat dans la lutte biologique contre les thrips, particulièrement en combinaison avec *A. swirskii*. Cette étude en est d'ailleurs l'une des premières à explorer le rôle potentiel de *P. mexicanus* en tant qu'auxiliaire de cultures. Enfin, cette étude représente également l'une des rares traitant la lutte biologique contre *T. parvispinus* à partir des acariens prédateurs.

## Article 2

# The competition-colonization trade-off may determine the efficiency of two predators that engage in reciprocal intraguild predation

N. T. Dianzinga<sup>1,2</sup>, L. Madeleine<sup>1</sup>, M.-L. Moutoussamy<sup>1</sup>, L. H. R. Ravaomanarivo<sup>3</sup>, S. Nibouche<sup>1</sup>, E. Frago<sup>1,4</sup> (in prep)

<sup>1</sup> CIRAD, UMR PVBMT, Saint-Pierre, La Réunion, France

<sup>2</sup> Université de la Réunion, UMR PVBMT, Saint-Pierre, La Réunion, France

<sup>3</sup> Université d'Antananarivo, Faculté des Sciences, Département d'Entomologie, Madagascar

<sup>4</sup> CIRAD, UMR CBGP, Montferrier-sur-Lez, Montpellier, France

### Abstract

It is usually assumed that herbivore suppression is larger when natural enemy diversity is larger too. This principle, however, can be challenged when natural enemies engage in an intraguild predation (IGP). IGP theory predicts that species that engage in IGP can only coexist under restrictive circumstances, and that under these circumstances IGP can even stabilise predator-prey dynamics and increase prey suppression. However, when IGP is reciprocal, conditions for coexistence are even harder. The aim of this study was to explore the mechanisms that allow coexistence of two predators that potentially engage in reciprocal intraguild predation, and the consequences of their coexistence for herbivore suppression. We studied the long-term dynamics of a community of two herbivorous *Thrips parvispinus* (TP) and *Frankliniella occidentalis* (FO), and two predatory mites *Amblyseius swirskii* (AS) and *Proprioseiopsis mexicanus* (PM) in replicated population cages. This experiment revealed that the presence of AS alone was enough to reduce significantly FO, and TP was reduced only when both mites were together. However, AS had a strong negative effect on PM, and PM had a greater tendency to disperse than AS. To further understand these results, we first performed predation tests to explore whether the two predators differed in terms of predation and cannibalism over young predatory stages, as avoidance of cannibalism by AS may explain its

superiority. This experiment revealed that AS was more predatory on heterospecific larvae than PM, but we found no differences in cannibalism between both mites. Then, we investigated dispersion in mites under several conditions to explore whether the competition-colonization trade-off may explain PM persistence. We found no differences in dispersal behaviour between both mite species, but PM spend more time in movement than AS, which could explain its greater tendency to disperse and its ability to persist in the community despite the high predation by AS.

## Introduction

Herbivore suppression often correlates positively with natural enemy diversity because multiple predator species generally cause higher predation rates than a single one (Alhadidi *et al.*, 2018). This principle, however, is not always true as in diverse natural enemy assemblages, because natural enemies may engage in higher-order antagonistic interactions. These interactions can ultimately have negative impacts on herbivore suppression and have been long discussed particularly for their implications in pest control in diverse ecosystems (Bao-Fundora *et al.*, 2016). One of the most common interactions of this type is intraguild predation (IGP), which occurs when a predator feeds on both a herbivore species but also on another predator that attacks this same resource (Polis *et al.*, 1989; Holt and Huxel 2007). IGP theory predicts that species that engage in IGP can only coexist under certain and quite restrictive circumstances. Under these circumstances this interaction can even stabilise predator-prey dynamics and increase suppression over the resource via niche complementarity (Holt and Huxel, 2007). This contrasts with the fact that in natural ecosystems IGP is very common, and the common belief by biocontrol practitioners that IGP is an interaction that often jeopardizes pest suppression. The first theoretical models suggested that coexistence of IGP is only possible when, relative to the IG predator, the IG prey is more efficient in exploiting the shared resource (Holt and Huxel, 2007). This theoretical framework has been shown to be too restrictive and further models with increased complexity, rendered the conditions for coexistence more flexible. For example, IGPs can coexist when competitor populations are stage-structured so that adult predators attack both the common prey and juveniles of the other predator species, while juvenile predators only attack the shared prey (Schellekens and van Kooten, 2012; Fonseca *et al.*, 2018). Many studies have also revealed that IGPs may coexist via niche differentiation in space and time. The weaker IGP, for example, may escape exclusion by finding refuges in time or in space (Prescott and Andow, 2018), a situation that may require avoidance behaviours that allow weaker predators to avoid encounters with stronger

competitors by dispersing to enemy-free patches (Amarasekare, 2003). Although most studies on IGP have focussed on a single species as basal resource (often an herbivorous insect), in natural communities multiple hosts are common (Tylianakis and Romo, 2010). Under these circumstances, persistence of IGP may also be facilitated if different predators partition their niches having different preferences over a range of shared prey.

When IGP is reciprocal (i.e. when two predators each prey on the other) conditions for coexistence are even harder (HilleRisLambers and Dieckmann, 2003). Theory and experimental work have revealed that under reciprocal IGP both predators are unable to persist at the same time so that the stronger competitor usually excludes the weaker one. This was demonstrated in an experimental study, which revealed that initial densities of the different IGP species determined the outcome of competition and exclusion (Montserrat *et al.*, 2012). In reciprocal IGP, the dynamics can also take the form of alternative states in which different predators dominate at different times (van der Hammen *et al.*, 2010; Marques *et al.*, 2018). Despite these evidences, reciprocal IGP is very common in nature particularly in some groups of predatory arthropods like predatory mites. Predatory mites have been long studied because they are one of the arthropod groups most commonly used in augmentative biological control. Despite this, knowledge on the mechanisms that may allow these mites to coexist in natural situations is still limited. For example, although theoretical models explore the dynamics of these communities at equilibrium states, few experimental studies have studied the dynamics of these communities over multiple generations [i.e. long-term dynamics, but see (Messelink *et al.*, 2013)], or in scenarios where more than one prey species is considered.

One of the mechanisms that could explain the coexistence of predators engaging in reciprocal IGP is the competition-colonization trade-off (Levins and Culver, 1971). This trade-off implies that species that are good at dispersing and colonizing new habitats are traded-off against their ability to compete at resource exploitation. Strong competitors are thus weaker colonizers (dispersers) and weak competitors are strong colonizers (dispersers) (Levine and Rees, 2002; Wang *et al.*, 2002). The competition-colonization trade-off predicts that, above some spatial isolation threshold, habitat patches will contain inferior competitors (Rodríguez *et al.*, 2007). This may allow better colonizers to persist as fugitives in those habitats where the superior competitor has recently gone extinct or where it has not yet arrived (Kneitel and Chase, 2004). Most studies on the competition-colonization trade-off have focussed on plants and primary consumers (Levine and Rees, 2002; Wang *et al.*, 2002), but as far as we are aware, there is limited number studies exploring this trade-off in the context of predator competition

and IGP. This knowledge may be important to understand how multiple predators may coexist in communities, and how their coexistence may affect herbivore suppression, and may therefore have important implications for biological pest control.

We worked with a community of two competing herbivores: the thrips *Frankliniella occidentalis* and *Thrips parvispinus*, and two predators that engage in reciprocal IGP: the mites *Amblyseius swirskii* and *Proprioseiopsis mexicanus*. These four species coexist in commercial sweet-pepper greenhouses in Reunion island, a French overseas territory located in the Indian Ocean. The aim of this study was to explore the mechanisms that allow coexistence of these two predators, and the consequences of this coexistence for herbivore suppression. We studied the long-term dynamics of this community in replicated population cages and hypothesise that (i) herbivore suppression will be stronger when both predators are present than when they are alone, and that (ii) although both predator species will persist in our experimental communities, each species will have a negative impact on the density and survival of the other. This experiment revealed that the predator *A. swirskii* had a negative effect on *P. mexicanus* populations but not vice-versa, which suggests that the former predator is a superior IGP. When both predators were present, however, *P. mexicanus* was able to persist over multiple generations, and herbivore suppression was stronger. This experiment also revealed that the poorer IGP had a greater tendency to disperse. To further understand these results, laboratory experiments were performed to explore whether the two predators differed (iii) in terms of predation and cannibalism over young predatory stages, as avoidance of cannibalism by *A. swirskii* may explain its superiority. (iv) To test whether the competition-colonization trade-off may operate between the two predatory mites studied, dispersal behaviours were also studied to test whether the weaker competitor is a better disperser that avoids patches dominated by the superior competitor.

## Materials and Methods

### - Plant rearing and arthropod material

Common bean plants (*Phaseolus vulgaris* L. (Fabaceae) var. Kerveguen) were sown each week in plastic plots in a climatic chamber (Strader Society) under controlled conditions ( $25 \pm 5$  °C, 16L: 8D photoperiod,  $60 \pm 5$  %). Plants were watered twice a week and were used for the experiment after 14 days. *F. occidentalis* and *T. parvispinus* were obtained from two greenhouses in Saint-Leu and Saint-Pierre (Reunion). *A. swirskii* and *P. mexicanus* were provided by La Coccinelle Society.

- Longterm dynamics of thrips and mites

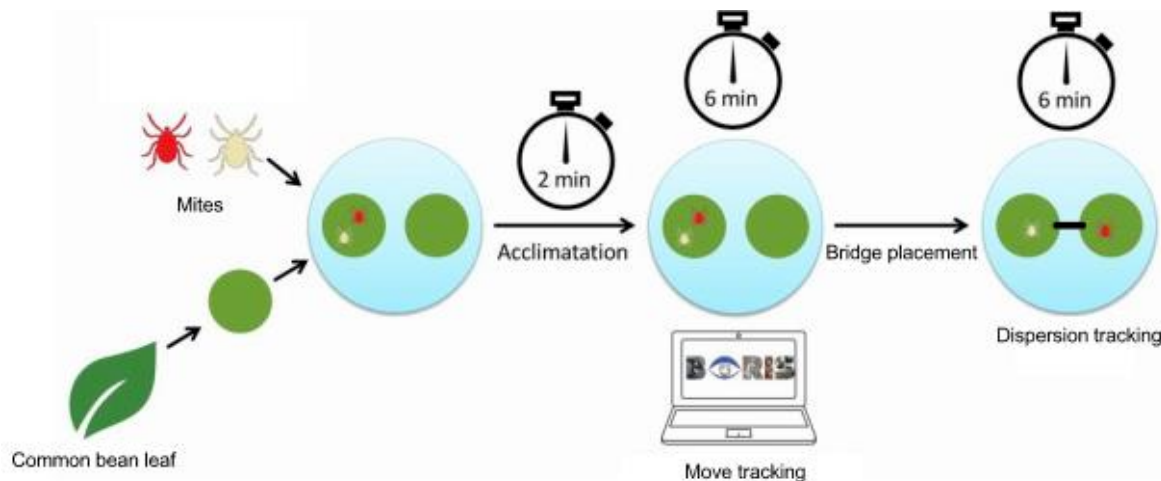
The experiment was carried out at Pôle de Protection des Plantes (CIRAD, Saint-Pierre, Reunion), in a greenhouse (8.2 × 5.0 m) wherein communities were maintained in thrips-proof population cages of 47.5 × 47.5 × 47.5 cm (Bugdorm-44545). Since cages were thrips-proof but not mite-proof, and mites cannot fly, each cage was placed on top of four cups filled with water to avoid mite contamination between cages. We established four community types, each replicated 10 times leading to a total of 40 cages: *F. occidentalis* + *T. parvispinus*; *F. occidentalis* + *T. parvispinus* + *A. swirskii*; *F. occidentalis* + *T. parvispinus* + *P. mexicanus*; and *F. occidentalis* + *T. parvispinus* + *A. swirskii* + *P. mexicanus*. The experiment started the last week of August 2017 and lasted until the first week of January 2018. The establishment of different communities took four weeks. To allow alternate generation of both thrips and mites, thrips were released during the first two weeks (10 females of each species per cage), and mites were released the following two weeks (10 adults per cage). This community was allowed to settle and two weeks after, when the first symptoms of whitish streaks on leaves were observed, sampling started (this first sampling will be considered as week 1 in our results sections). Insects were sampled every week during 14 weeks from early October 2017 to early January 2018. Every week, three leaves (at base, mid and top) per plant and cage were collected and placed in a Petri dish. These leaves were collected from the plant that was introduced in the cage the previous week. Leaves were observed under a stereomicroscope to count the numbers of female thrips and mites (males of both guilds can not be identified at the species level). To estimate the number of thrips per unit of leaf surface, each leaf was associated to five different surface classes (3.16, 8.97, 13.05, 17.86, 27.60 square centimetres). In the survival analysis, the different insect species were considered as extinct in a given cage when the species was not found after three consecutive counts.

To estimate dispersal of thrips and mites, a small plastic pot of 125 ml containing 50 ml of water mixed with a few liquid soap (to reduce surface tension) was placed inside the cage. The pots were placed in the northern side of the greenhouse because we observed that dispersal individuals concentrated in this side, probably as a response to light intensity. The pots were placed inside cages every week during 3 days, collected, and insects found inside collected and preserved with Ethanol until females of both mite species were counted using a stereomicroscope.

- Mite predation and cannibalism over young mites

We explored conspecific and heterospecific predation of both predatory mites. This experience was conducted in the laboratory in arenas that consisted of a Petri dish of 120 × 98 mm. Each dish was filled to its half with 2% agarose gel above which we placed a circular piece cut from a bean leaf (i.e. a leaf disk) of diameter equal to half the width of the dish. The dish was closed off with mite proof tissue and the lid. We established two treatments and one control, each with ten replicates divided into two temporal blocks. In all arenas we placed 10 eggs of each mite species. In controls no adult mites were added, whereas in each of the two treatments one adult of either *P. mexicanus* or *A. swirskii* was added. The eggs were placed 24h before adding adults to allow larvae to become early instar nymphs, which are susceptible to be eaten by adults. Adults were then allowed to forage and feed on young instars for 24h and then removed. Four days after, all surviving nymphs would become adult mites, and at this time, they were counted to estimate the proportion of surviving mites.

- Dispersal experiments in laboratory



**Figure 1:** Method used for tracking move and dispersion of mites

We explored moving behaviour and dispersal traits of both predatory mites. This experience was conducted in the laboratory in Petri dishes filled by water in which two common bean leaf disks of 3.3 cm of diameter were placed on top of two sponge disks, which were separated by 1 cm, as described in **Figure 1**. Two experiments were performed. In the first one, dispersal behaviour of the two mites in the presence of food (pollen) or not, and in the presence of conspecific and heterospecific mites was tested. To do this, a full factorial experiment was performed with two different treatments: mite competition and food availability. Mite competition was emulated by placing on arenas two conspecific mites alone or two

heterospecific individuals: 2 *A. swirskii* or 2 *P. mexicanus* or 1 *A. swirskii* + 1 *P. mexicanus*. These modalities were crossed with the presence or absence of pollen (food may hamper competitive interactions) leading to a total of six different modalities. Each Petri dish contained two leaf discs, and the insects and pollen were established in one of them. Two minutes after placing the mites, individual behaviours were recorded during six minutes using the software *BORIS* version 7.7.3 (Friard and Gamba, 2016). Three behaviours were observed: moving, standing and feeding (especially when pollen was present). After six minutes a toothpick bridge of 2 cm of length was placed between the two leaf disks allowing mites to disperse from the initial to the second disk. The time taken to cross the bridge was measured during the following six minutes. Mites that did not cross after this time were considered as non-dispersers. We repeated each modality 10 times. For modalities with two individuals of the same species, the behaviour of a single individual was followed, whereas in modalities with two mite species, both species were followed simultaneously.

In the second experiment, the effects of traces of the mite on the behaviour and dispersal of mites was explored. A mite was placed on a leaf disk during 24 hours and then it was removed. After this, a second mite of either the same or a different species was placed on the same leaf disk. Behavioural observations were performed as described in the previous experiment. For each modality, 10 repetitions were performed.

- Statistical analyses

All statistical analyses were performed with *R* software version 3.4.4 (R Development Core Team., 2009). The dynamics of thrips and mites was analysed by calculating mean cumulative density of each species over all weeks and following the survival of each species along weeks for each community type. For density data, negative binomial generalized linear models were built using the function *glm.nb*. We assumed a negative binomial distribution because it corrected the overdispersion of the response variables better than the quasi-Poisson distribution. Significance of models was assessed with the Pearson's chi-squared test using the function *anova*. When the global model was significant, multiple comparison tests among community types were performed with the function *ghlt* from the package *multcomp* (Hothorn *et al.*, 2008). The survival of each species was deduced by taking into account the extinctions. These were considered when after three successive samplings no individuals of a particular species were recorded. Persistence of different thrips and mite species was analysed with nonparametric Kaplan – Meier survival analysis using a log-rank or Mantel-Haenszel test as implemented in the function *survdif* in the package *survival* (Harrington and Fleming, 1982). Species that



persisted until the end of experiment were treated as censored data. When the global test of all survival curves for a given species was significant, multiple comparison tests among treatments were performed, and the significance level was corrected with the Bonferroni adjustment.

Dispersal observations in cages were analysed with the ratio of disperser mites (i.e. number of mite dispersers/mean density of mites per square centimetre) for all weeks. To compare this ratio between *A. swirskii* and *P. mexicanus*, negative binomial generalized linear models were built using the function *glm.nb*

The effects of predation and cannibalism on juvenile mites were estimated using generalized linear models with abundance data as dependent variable assuming quasibinomial error distribution. We used adult treatments as fixed factors, and we added the temporal block as random factor. Significance of models was assessed with the Pearson's chi-squared test using the function *Anova* from the package *car* (Fox and Weisberg, 2011). When the global model was significant, multiple comparison tests among treatments were performed with the function *ghlt* from the package *multcomp* (Hothorn *et al.*, 2008).

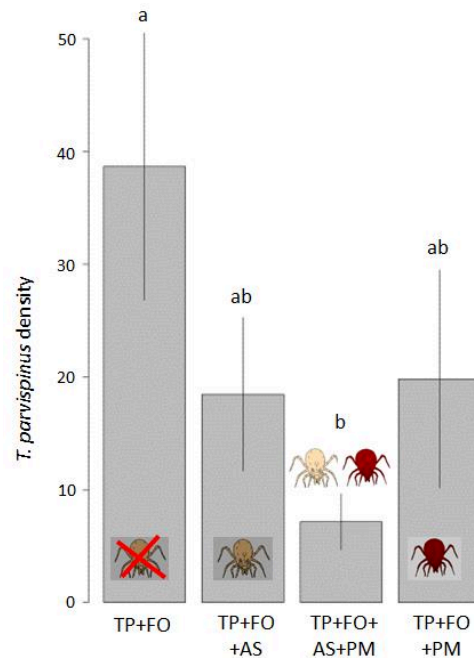
Moving behaviours were analysed by performing mean comparison pairwise analyses using nonparametric Wilcoxon-Mann-Whitney tests with the function *pairwise.wilcox.test*, as we had non-Gaussian data and low sample sizes. Here, the significance level was corrected with the Bonferroni method. Dispersion data also considered as “Time-to-Event” datatype (Ingram *et al.*, 1997) were analysed with nonparametric Kaplan–Meier survival analysis using a log-rank or Mantel-Haenszel test in the function *survdif* from the package *survival* (Harrington and Fleming, 1982). The significance level was also corrected with the Bonferroni method, when necessary.

## Results

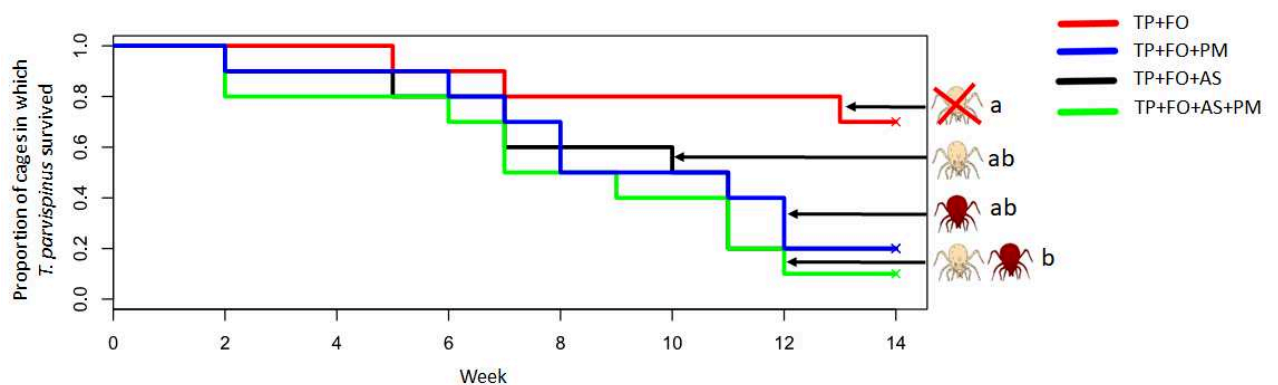
### - Longterm effect of mites on the density and survival of *T. parvispinus*

Overall, we found that *T. parvispinus* density varied among community types (Chisq = 8.266, df = 3, P = 0.0408). After multiple comparison tests, we found that *T. parvispinus* density was not reduced by each mite alone (*A. swirskii*: Z = -1.319, P = 0.5507; *P. mexicanus*: Z = -1.193, P = 0.6315; **Figure 2, Appendix 1**), relative to the community without mites. The effect of *A. swirskii* versus *P. mexicanus* on *T. parvispinus* density was not significantly different (Z = 0.127, P = 0.9993; **Figure 2, Appendix 1**). The density of *T. parvispinus*, however, was significantly reduced when both mites were together, relative to the community without mites

( $Z = -2.970$ ,  $P = 0.0156$ ; **Figure 2, Appendix 1**). When considering the comparisons between both mites together and each mite alone on *T. parvispinus* density, the effect of both mites together was not different to *A. swirskii* alone ( $Z = -1.661$ ,  $P = 0.3446$ ; **Figure 2, Appendix 1**), and *P. mexicanus* alone ( $Z = 1.787$ ,  $P = 0.2796$ ; **Figure 2, Appendix 1**).



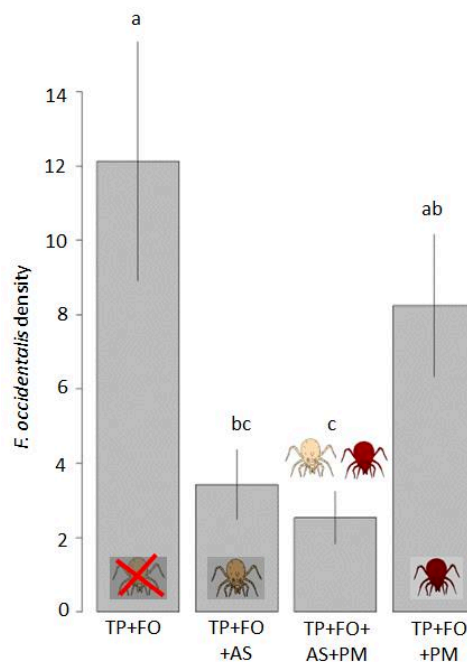
**Figure 2:** *T. parvispinus* cumulative density (mean  $\pm$  SE) over a period of 14 weeks in different community types. TP: *T. parvispinus*, FO: *F. occidentalis*, AS: *A. swirskii* (white mite), PM: *P. mexicanus* (red mite). Treatments followed by the same letter are not significantly different ( $p$ .value  $> 0.05$  after Bonferroni correction).



**Figure 3:** Proportion of cages in which *T. parvispinus* survived along 14 weeks in different community types. TP: *T. parvispinus*, FO: *F. occidentalis*, AS: *A. swirskii*, PM: *P. mexicanus*. Treatments followed by the same letter are not significantly different ( $p$ .value  $> 0.05$  after Bonferroni correction).

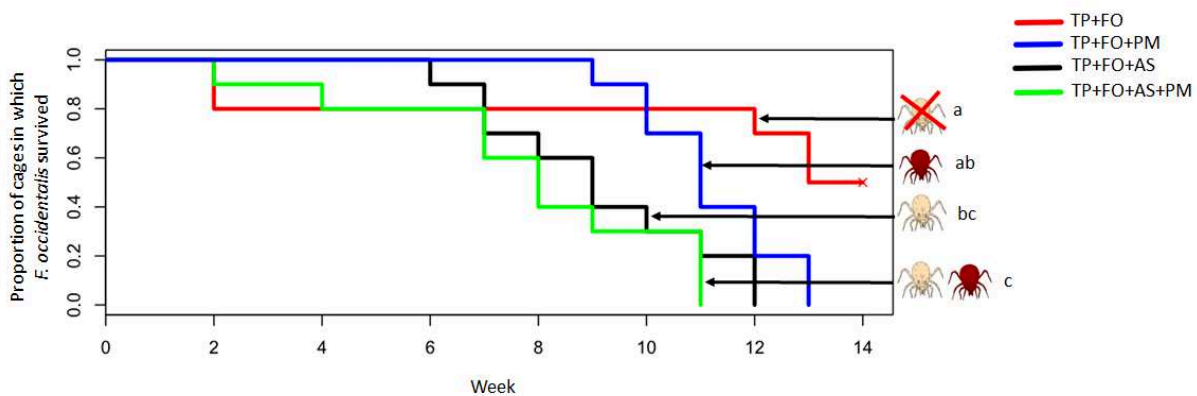
With regard to population survival, the proportion of cages in which *T. parvispinus* survived after 14 weeks were affected by community type (Chisq = 8.5, df = 3, P = 0.0374; **Figure 3, Appendix 2**). Relative to the control (i.e. without mites), the survival of *T. parvispinus* was not affected by *A. swirskii* (Chisq = 4.8, df = 1, P = 0.0292; **Figure 3, Appendix 2**) or by *P. mexicanus* (Chisq = 4.7, df = 1, P = 0.0308; **Figure 3, Appendix 2**). The survival of *T. parvispinus* in the presence of *A. swirskii* was not different from its survival in the presence of *P. mexicanus* (Chisq = 0.1, df = 1, P = 0.8290; **Figure 3, Appendix 2**). The survival of *T. parvispinus* in the presence of both mites together was not different relative to when this species was exposed to *A. swirskii* alone (Chisq = 0.4, df = 1, P = 0.5500; **Figure 3, Appendix 2**) or *P. mexicanus* alone (Chisq = 0.6, df = 1, P = 0.4200; **Figure 3, Appendix 2**). However, only when both mites were together, *T. parvispinus* became extinct more often than in the absence of any predator (i.e. in 90% of cages) (Chisq = 7.8, df = 1, P = 0.0054; **Figure 3, Appendix 2**). This suggests that both mites are needed to suppress the populations of this thrips.

- Longterm effects of mites on the density and survival of *F. occidentalis*



**Figure 4:** *F. occidentalis* cumulative density (mean ± SE) over a period of 14 weeks. TP: *T. parvispinus*, FO: *F. occidentalis*, AS: *A. swirskii* (white mite), PM: *P. mexicanus* (red mite). Treatments followed by the same letter are not significantly different (p.value > 0.05 after Bonferroni correction).

The density of *F. occidentalis* was affected by community types (Chisq = 25.543, df = 3,  $P < .0001$ ). We found that *F. occidentalis* density was reduced by *A. swirskii* alone ( $Z = -3.609$ ,  $P = 0.0017$ ; **Figure 4, Appendix 1**) but not by *P. mexicanus* alone ( $Z = -1.189$ ,  $P = 0.6329$ ; **Figure 4, Appendix 1**), relative to the community without mites. The opposite effect of *A. swirskii* alone versus *P. mexicanus* alone on *F. occidentalis* density was not different ( $Z = 2.467$ ,  $P = 0.0648$ ; **Figure 4, Appendix 1**). Both mites together have significantly reduced the density of *F. occidentalis*, relative to the community without mites ( $Z = -4.295$ ,  $P < .0001$ ; **Appendix 1, Figure 4**). Relative to the community of the two mites alone, the effect of both mites together on *F. occidentalis* was different to *P. mexicanus* alone ( $Z = 3.189$ ,  $P = 0.0076$ ; **Figure 4, Appendix 1**) but not to *A. swirskii* alone ( $Z = -0.770$ ,  $P = 0.8677$ ; **Figure 4, Appendix 1**).



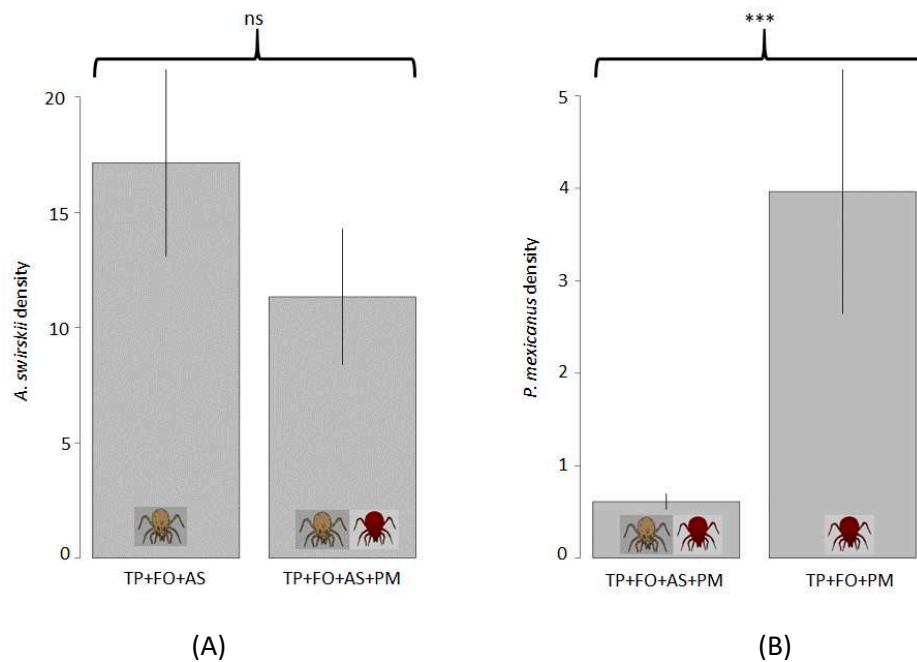
**Figure 5:** Proportion of cages in which *F. occidentalis* survived along 14 weeks in different community types. TP: *T. parvispinus*, FO: *F. occidentalis*, AS: *A. swirskii* (white mite), PM: *P. mexicanus* (red mite). Treatments followed by the same letter are not significantly different (p.value > 0.05 after Bonferroni correction).

Concerning population survival, the proportions of cages in which *F. occidentalis* survived after 14 weeks varied among community types (Chisq = 20.0, df = 3,  $p = 0.0002$ ; **Figure 5, Appendix 2**). Relative to the community without mites, the survival of *F. occidentalis* was not affected by the presence of *P. mexicanus* (Chisq = 6.0, df = 1,  $P = 0.0144$ ; **Figure 5, Appendix 2**). However, in the presence of *A. swirskii*, *F. occidentalis* became extinct in all cages after 12 weeks (Chisq = 8.8, df = 1,  $P = 0.0030$ ; **Figure 5, Appendix 2**), relative to the community without mites. The survival of *F. occidentalis* in the presence of *A. swirskii* was not different from its survival in the presence of *P. mexicanus* (Chisq = 4.2, df = 1,  $P = 0.0406$ ; **Figure 5, Appendix 2**). *F. occidentalis* became extinct in all cages after 11 weeks due to the presence of both mites together (Chisq = 9.7, df = 1,  $P = 0.0018$ ; **Figure 5, Appendix 2**), relative to the control without mites. The survival of *F. occidentalis* in the presence of both mites together was

not different relative the presence of *A. swirskii* alone (Chisq = 0.8, df = 1, P = 0.3590; **Figure 5, Appendix 2**), but was different relative to the presence of *P. mexicanus* alone (Chisq = 7.6, df = 1, P = 0.0058; **Figure 5, Appendix 2**).

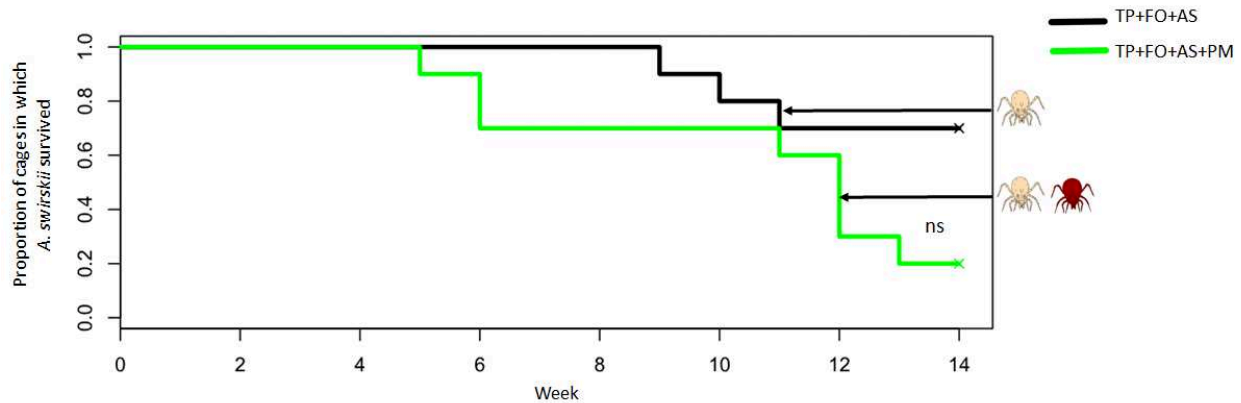
- Longterm effects of one mite on the density and survival of the other

When comparing mite densities between the communities with the two mites alone and the community with both mites together, we found that the density of *A. swirskii* was similar both when it was alone or in associated with *P. mexicanus* ( $Z = -1.200$ ,  $P = 0.2300$ ; **Figure 6, Appendix 1**). This suggest that *A. swirskii* was not affected by the presence of *P. mexicanus*. However, we found that *P. mexicanus* density was significantly lower in cages where *A. swirskii* was present ( $Z = 3.635$ ,  $P = 0.0003$ ; **Figure 6, Appendix 1**). This suggests that *P. mexicanus* was negatively affected by the presence of *A. swirskii*, but not the other way around.

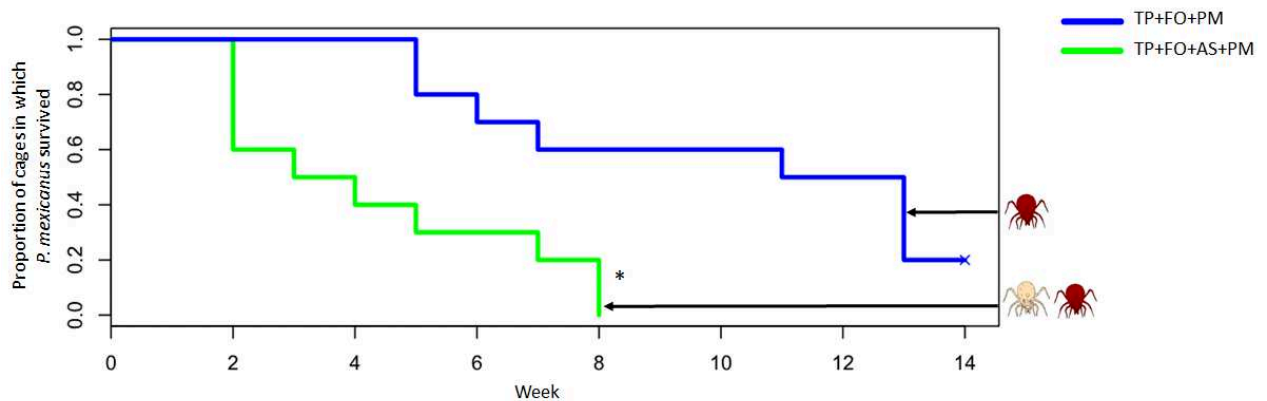


**Figure 6:** (A) *A. swirskii* and (B) *P. mexicanus* cumulative densities (mean ± SE) over a period of 14 weeks in different community types. TP: *T. parvispinus*, FO: *F. occidentalis*, AS: *A. swirskii* (white mite), PM: *P. mexicanus* (red mite).

Concerning mite survival, we found that the survival of *A. swirskii* was not affected by the presence of *P. mexicanus* (Chisq = 3.8 df = 1, P = 0.0510; **Figure 7, Appendix 2**), whereas *P. mexicanus* became extinct in all cages after 8 weeks due to the presence of *A. swirskii* (Chisq = 9.5, df = 1, P = 0.0020; **Figure 8, Appendix 2**).



**Figure 7:** Proportion of cages in which *A. swirskii* survived along 14 weeks in the communities where it is alone, and associated with *P. mexicanus*. TP: *T. parvispinus*, FO: *F. occidentalis*, AS: *A. swirskii* (white mite), PM: *P. mexicanus* (red mite)

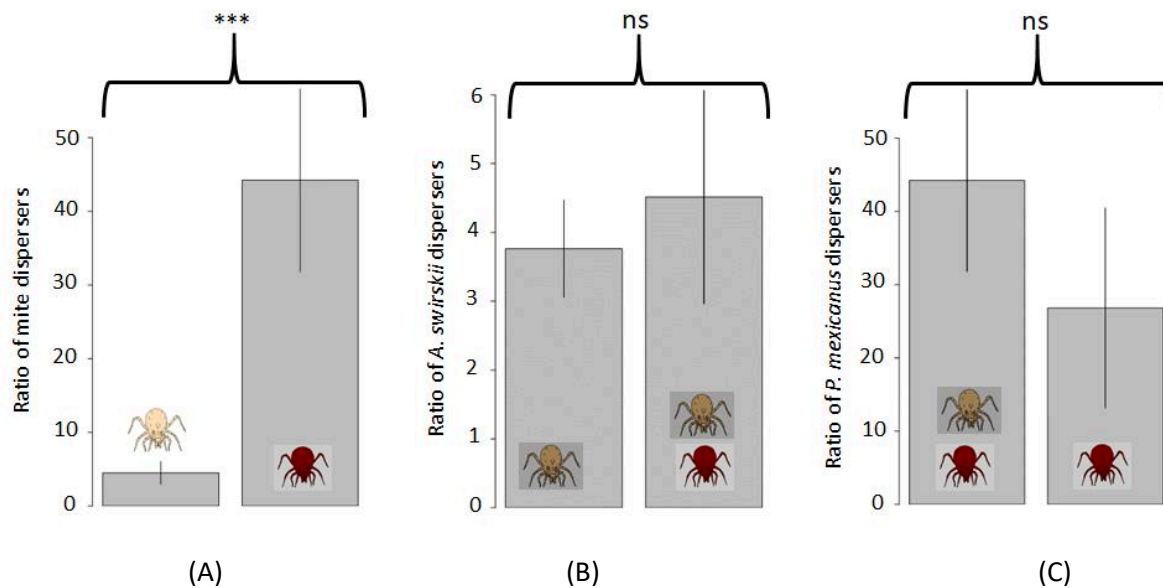


**Figure 8:** Proportion of cages in which *P. mexicanus* survived along 14 weeks in the communities where it is alone, and associated with *A. swirskii*. TP: *T. parvispinus*, FO: *F. occidentalis*, AS: *A. swirskii* (white mite), PM: *P. mexicanus* (red mite)

- Mite dispersal in population cages

We found that the ratio of *P. mexicanus* dispersers was significantly greater than the ratio of *A. swirskii* dispersers ( $Z = 6.349$ ,  $P < .0001$ , **Figure 9-A**) in cages where both mites were present. This suggests that *P. mexicanus* had a greater tendency to disperse than *A. swirskii*. When comparing communities with the two mites alone and the community with both mites together, we found that the ratio of *A. swirskii* dispersers did not change in the presence of *P.*

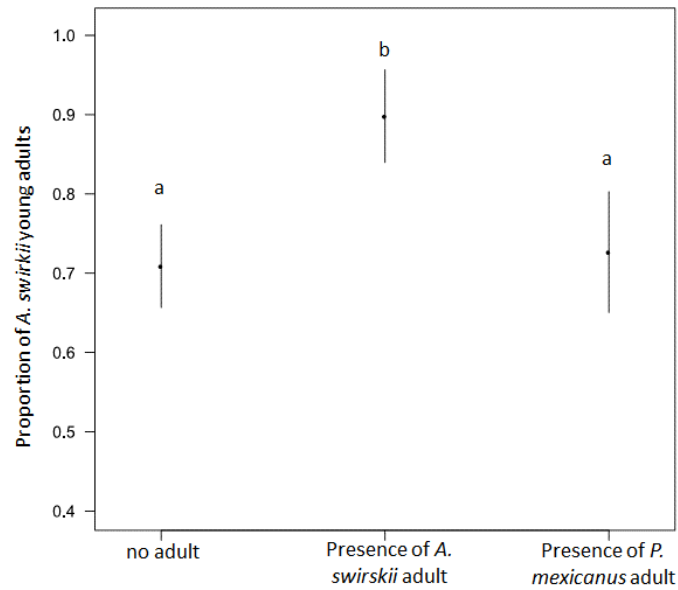
*mexicanus* ( $Z = 0.521$ ,  $P = 0.6020$ ; **Figure 9-B**). In the same way, the ratio of *P. mexicanus* dispersers did not change in the presence of *A. swirskii* ( $Z = -1.229$ ,  $P = 0.2190$ ; **Figure 9-C**).



**Figure 9:** (A) Ratio of mites that have left the plant and were collected in pots in cages where *A. swirskii* (white mite) and *P. mexicanus* (red mite) were together. (B) Ratio of *A. swirskii* that have left the plant and were collected in pots in the communities where it was alone, and associated with *P. mexicanus*. (C) Ratio of *P. mexicanus* that left the plant and were collected in pots in the communities where it was alone, and associated with *A. swirskii*.

- Laboratory experiment on mite intraguild predation and cannibalism

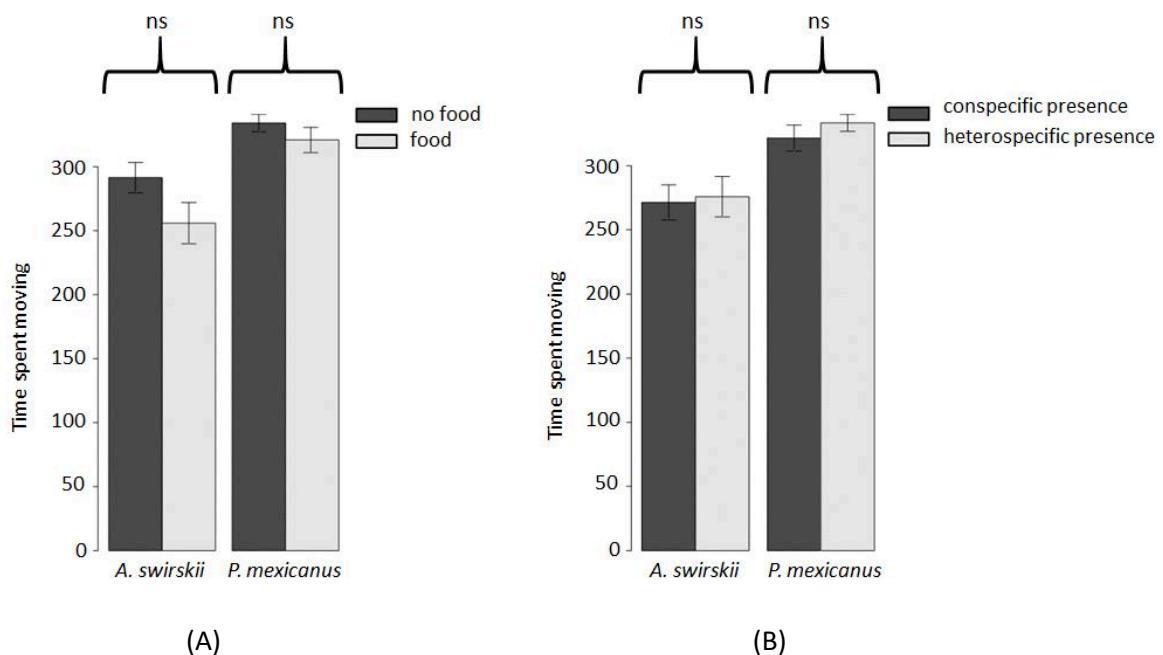
On each arena, 10 eggs of either species were placed and once emerged; young instars were then exposed to predation by adults of either species, or not (control). In the control without predation by adult mites a total of 20 eggs were placed on leaf disks (10 for each mite species). In average only five eggs of *A. swirskii* became adults, and only three *P. mexicanus*. Thus, in the absence of predation, *A. swirskii* had a greater egg to adult survival than *P. mexicanus* leading to a final average proportion of  $0.70 (\pm 0.16)$  *A. swirskii*. This proportion, however, changed when predation was present ( $\text{Chisq} = 12.609$ ,  $\text{df} = 2$ ,  $P = 0.0018$ ). Post-hoc tests revealed that, relative to controls, the proportion of *A. swirskii* was larger ( $0.90 \pm 0.06$ ) in the treatment where adult *A. swirskii* were placed ( $Z = 2.904$ ,  $P = 0.0100$ , **Figure 10, Appendix 3**) but not when *P. mexicanus* was present ( $Z = 0.043$ ,  $P = 0.9990$ , **Figure 10, Appendix 3**). This result shows that *A. swirskii* adults, but not *P. mexicanus*, feed preferentially hetero-specific than conspecific individuals.



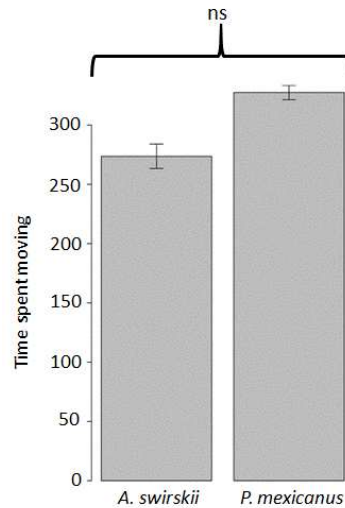
**Figure 10:** Proportion of *A. swirkii* young adults grown with or without predation by *A. swirkii* adult and *P. mexicanus* adult. a and b represent the p.value significance

- Laboratory experiments on mite behaviour

In the first experiment, we found that for both mite species the presence or absence of food did not induce differences in the time spent moving (Wilcoxon test:  $P = 0.3800$  [*A. swirkii*];  $P = 0.6300$  [*P. mexicanus*]. **Figure 11-A, Appendix 2**). The presence of a conspecific or heterospecific individual did not alter the time spent moving in either mite species (Wilcoxon test:  $P = 0.9999$  [*A. swirkii*];  $P = 0.9999$  [*P. mexicanus*]. **Figure 11-B, Appendix 2**). In all cases, *P. mexicanus* and *A. swirkii* spent the same time moving (Wilcoxon test:  $P = 0.4110$ , **Figure 11-C, Appendix 2**).







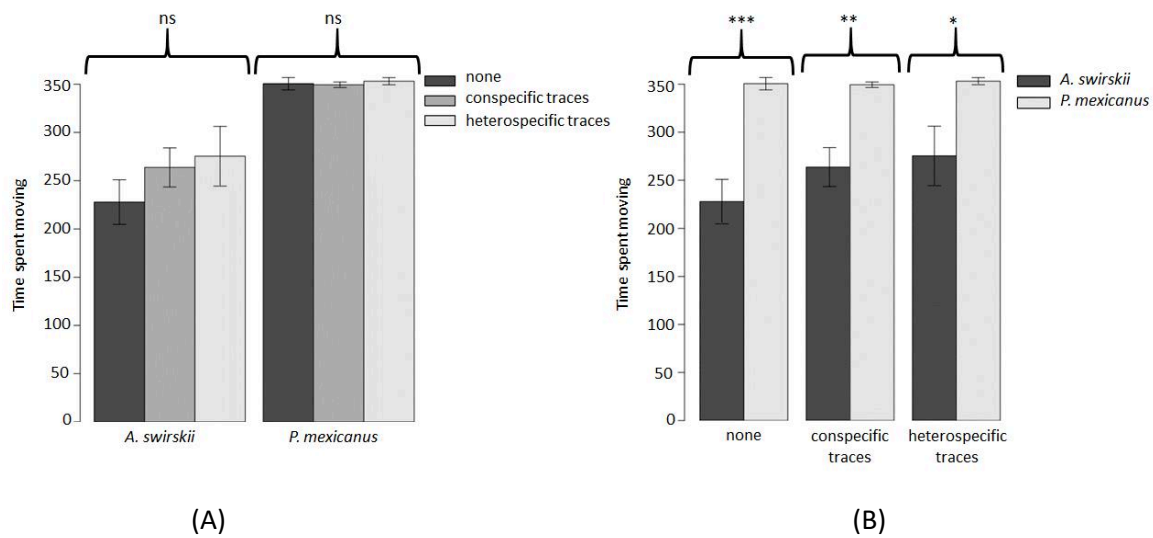
(c)

**Figure 11:** (A) Time spent moving (mean  $\pm$  SE) by *A. swirskii* and *P. mexicanus* in the presence or absence of food, in case where the other mite present is of the same species as the mite tracked. (B) Time spent moving (mean  $\pm$  SE) by *A. swirskii* and *P. mexicanus* in the presence of con- and heterospecific individual, in absence of food. (C) Global mean time spent moving (mean  $\pm$  SE) by *A. swirskii* and *P. mexicanus* in this experiment.

In the second part of this same experiment, mites were allowed to disperse from one leaf disk to another. The presence and absence of food did not induce a significant difference in the dispersal rates in either *A. swirskii* (Chisq = 2.9, df = 1, P = 0.0894; **Appendix 4, Appendix 6-A**) nor *P. mexicanus* (Chisq = 0.8, df = 1, P = 0.3770; **Appendix 4, Appendix 6-B**). For both species, we found that the proportion of individuals that dispersed in the presence of heterospecific individuals or conspecific ones was not different (*A. swirskii*: Chisq = 1.7, df = 1, P = 0.1980, after bonferroni correction. *P. mexicanus*: Chisq = 0.1, df = 1, P = 0.7780; **Appendix 4, Appendix 6-C**).

In the second experiment that explored the effect of traces on mite behaviour, we found that, relative to the control without traces, conspecific traces had no significant effect on the time spent moving in either mite species (Wilcoxon test: P = 0.7400 [*A. swirskii*]; P = 0.3700 [*P. mexicanus*]. **Figure 12-A, Appendix 4**). Similarly, relative to control arenas without traces, the presence of heterospecific traces had no significant effect on the time spent moving in either mite species (Wilcoxon test: P = 0.3200 [*A. swirskii*]; P = 0.9999 [*P. mexicanus*]. **Figure 12-A, Appendix 4**). The effect of conspecific traces was not different to the effect of heterospecific traces for either mite species (Wilcoxon test: P = 0.9999 [*A. swirskii*]; P = 0.2700 [*P. mexicanus*]. **Figure 12-A, Appendix 4**). In all cases we found that *P. mexicanus* spent more time moving than *A. swirskii* (Wilcoxon test: P = 0.0006 [in absence of traces]; P = 0.0073 [in presence of

conspecific traces];  $P = 0.0432$  [in presence of heterospecific traces]. **Figure 12-B, Appendix 4).**



**Figure 12:** (A) Time spent moving (mean ± SE) by *A. swirskii* and *P. mexicanus* in the presence and absence of con- and heterospecific traces. (B) Comparison of mean time spent moving by *A. swirskii* and *P. mexicanus* for each modality.

Regarding to dispersion, we found that, relative to the control without traces, dispersal rates of *A. swirskii* individuals were not affected by the presence of conspecific traces (Chisq = 0.4, df = 1,  $P = 0.5430$ ; **Appendix 5, Appendix 7-A**), but they were significantly affected by the presence of heterospecific traces (Chisq = 5.5, df = 1,  $P = 0.0195$ ; **Appendix 5, Appendix 7-A**). The effect of heterospecific and conspecific traces in *A. swirskii* dispersion was not different (Chisq = 0.5, df = 1,  $P = 0.4830$ ; **Appendix 5, Appendix 7-A**). Concerning *P. mexicanus*, we also found that, relative to the control without traces, dispersal rates of individuals were not affected by neither the presence of conspecific traces (Chisq = 0.3, df = 1,  $P = 0.5810$ ; **Appendix 5, Appendix 7-B**) nor by the presence of heterospecific (Chisq = 1.4, df = 1,  $P = 0.2440$ ; **Appendix 5, Appendix 7-B**). The effect of heterospecific and conspecific traces in dispersion was not different (Chisq = 0.3, df = 1,  $P = 0.5750$ ; **Appendix 5, Appendix 7-B**).

## Discussion

In this study, we explored the mechanisms that allow coexistence of two predatory mites, *A. swirskii* and *P. mexicanus*, and the consequences of this coexistence on suppression of two herbivorous thrips, *T. parvispinus* and *F. occidentalis*. This arthropod community was naturally observed in active sweet-pepper production greenhouses. For feasibility reasons, we

used common bean plants rather than sweet-pepper plants because these latter are slower in their growth and requires more care. In our experiment, *T. parvispinus* was more abundant than *F. occidentalis*, which suggests that the former thrips is better competitor for settling on the host plant. This fact was also observed in sweet-pepper greenhouses (unpublished data).

Our first result showed that suppression of *T. parvispinus* below the levels found in control cages without predations, was only achieved in the presence of both *A. swirskii* and *P. mexicanus*. This is in accordance with our first hypothesis. Indeed, the isolated effect of each mite did not effectively reduce the density and the survival of *T. parvispinus*. This result suggests a synergistic action of *A. swirskii* and *P. mexicanus* in the regulation of *T. parvispinus*. Synergistic effects are resulting of mutual facilitation between predators for the capture of a common prey, such that the presence of one predator improves the capture of the prey of the other (Embar *et al.*, 2014). Schmitz (2007) also explained that synergistic effects often occur when the predator niches completely cover the prey niche; therefore, the prey has lower chances to escape. The suppression of the second thrips, *F. occidentalis*, was achieved with *A. swirskii* alone, but also when both mites were together. However, the effect of both mites together was the same that of *A. swirskii* alone, and was significantly greater than that of *P. mexicanus* alone. This suggests that the combined effect of both mites together is mainly due to the action of *A. swirskii*. The efficiency of *A. swirskii* in biological control of *F. occidentalis* has been widely documented in the literature (Bolekmans *et al.*, 2005; Messelink *et al.*, 2008; Buitenhuis *et al.*, 2010a; Zannou and Hanna, 2011). *A. swirskii* has also been shown to be effective in the biological control of other pest thrips species, such as *Echinothrips americanus* (Hoogerbrugge *et al.*, 2014), *Retithrips syriacus* (Swirski *et al.*, 1967) *Scirtothrips dorsalis* (Arthurs *et al.*, 2009; Kumar *et al.*, 2014) and *Thrips tabaci* (Hoda *et al.*, 1986; Wimmer *et al.*, 2008). As for *P. mexicanus*, its biological control potential remains largely unexplored, and our study is thus one of the first evidences on this regard. Although its predation on *T. parvispinus* and *F. occidentalis* was less efficient than of *A. swirskii*, *P. mexicanus* remains a good candidate for thrips control, particularly in combination with *A. swirskii*.

Despite the fact that *A. swirskii* and *P. mexicanus* were able to coexist, resulting in strong thrips control, we found that the former mite was harmful for the latter, such that the presence of *A. swirskii* reduced the density and survival of *P. mexicanus*. This result is in agreement with our second hypothesis. Predation tests in laboratory of both mites revealed that *A. swirskii* and *P. mexicanus* do not differ in terms of cannibalism, but in terms of heterospecific predation over young mite stages. *A. swirskii* fed more *P. mexicanus* juveniles than vice versa. There is

ample evidence showing that *A. swirkii* feeds on other phytoseiids. Rasmy *et al.*, (2004) have shown that *A. swirkii* is able to feed on protonymphs of *Euseius scutalis*. More recently, Buitenhuis *et al.*, (2010b) have shown that *A. swirkii* is an important intraguild predator of juveniles of another predatory mite, *Neoseiulus cucumeris*, because of a high predation rate and a preference for *N. cucumeris* juveniles over the common prey. Otherwise, Schausberger and Croft (2000) have demonstrated that adult females of generalists, such as *A. swirkii*, were able to discriminate between con- and heterospecific larvae and preferentially consumed the latter, whereas specialists fed equally on both when given a choice. Beyond competition and predation relationships between the two mites, we always observed that *A. swirkii* was more abundant than *P. mexicanus* in our experiments. It is very likely that *A. swirkii* is a stronger competitor than *P. mexicanus* based on the life-history traits explored here.

During the long-term dynamics in microcosms, we found that *P. mexicanus* had a greater tendency to disperse than *A. swirskii*. Indeed, despite strong intraguild predation from *A. swirkii*, *P. mexicanus* persisted in communities by dispersing as a fugitive, probably taking refuge in habitats where *A. swirkii* was less abundant. We hypothesised this was a result of the competition-colonization trade-off (Levins and Culver, 1971). Based on this hypothesis the weaker competitor would disperse more than the stronger one. Results of laboratory experiments on mite behaviour partially supported this hypothesis because *P. mexicanus* spent more time moving than *A. swirkii* both in the presence and in absence of con- and heterospecific traces. However, both species did not differ in their capability to disperse. This result may reflect the highly walking character of *P. mexicanus*, and cannot reflect an escape behaviour due to any presence of *A. swirskii*. Observations in cages show similar trends. Thus, the larger dispersal character of *P. mexicanus* in microcosms is rather related to the fact that *P. mexicanus* spends more time moving, which can underlie a potential competition-colonization trade-off.

In conclusion, our study has shown that it is important of selecting cocktails of natural enemies with varying traits so pest suppression is better. Several studies recommend favouring the composition and not the species richness in the assembly of natural enemy communities for an effective suppression of pests (Crowder *et al.*, 2010; Alhadidi *et al.*, 2018). Species composition may be important whether particular combinations or groups of species have traits that lead to strong complementarity. Then, complementarity between *A. swirskii* and *P. mexicanus*, allowed them to control together *T. parvispinus* populations, although in isolation they were ineffective. This result is so important because it represents one of the few studies exploring biological control of *T. parvispinus* via predatory mites. Despite strong intraguild

predation from *A. swirkii*, *P. mexicanus* persisted in communities because it spent more time moving, which would have relatively limited contacts with *A. swirkii*. Despite the fact that we found no difference in dispersal behaviour between *A. swirkii* and *P. mexicanus*, this study is also one of the few exploring competition-colonization trade-off in the context of predator exclusion and IGP. Future studies should aim to improve the method used for tracking movement and dispersion of mites, and use other more advanced methods, such as that described by using more complex arenas (Buitenhuis *et al.*, 2010a).

## References

- Alhadidi, S. N., Griffin, J. N. and Fowler, M. S. (2018) ‘Natural enemy composition rather than richness determines pest suppression’, *BioControl*. Springer Netherlands, 63(4), pp. 575–584. doi: 10.1007/s10526-018-9870-z.
- Amarasekare, P. (2003) ‘Competitive coexistence in spatially structured environments: A synthesis’, *Ecology Letters*, 6(12), pp. 1109–1122. doi: 10.1046/j.1461-0248.2003.00530.x.
- Arthurs, S. *et al.* (2009) ‘Evaluation of *Neoseiulus cucumeris* and *Amblyseius swirskii* (Acari: Phytoseiidae) as biological control agents of chilli thrips, *Scirtothrips dorsalis* (Thysanoptera: Thripidae) on pepper’, *Biological Control*, 49(1), pp. 91–96. doi: 10.1016/j.biocontrol.2009.01.002.
- Bao-Fundora, L. *et al.* (2016) ‘Intraguild predation of *Geocoris punctipes* on *Eretmocerus eremicus* and its influence on the control of the whitefly *Trialeurodes vaporariorum*’, *Pest Management Science*, 72(6), pp. 1110–1116. doi: 10.1002/ps.4163.
- Bolckmans, K., van Houten, Y. M. and Hoogerbrugge, H. (2005) ‘Biological Control Of Whiteflies And Western Flower Thrips In Greenhouse Sweet Peppers With The Phytoseiid Predatory Mite *Amblyseius Swirskii* Athias-Henriot (Acari: Phytoseiidae)’, in *Second International Symposium on Biological Control of Arthropods*, pp. 555–565. Available at: <https://www.researchgate.net/publication/242278027> (Accessed: 28 January 2020).
- Buitenhuis, Rosemarije, Shipp, L. and Scott-Dupree, C. (2010) ‘Dispersal of *Amblyseius swirskii* Athias-Henriot (Acari: Phytoseiidae) on potted greenhouse chrysanthemum’, *Biological Control*, 52(2), pp. 110–114. doi: 10.1016/j.biocontrol.2009.10.007.
- Buitenhuis, R, Shipp, L. and Scott-Dupree, C. (2010) ‘Intra-guild vs extra-guild prey: Effect on predator fitness and preference of *Amblyseius swirskii* (Athias-Henriot) and *Neoseiulus cucumeris* (Oudemans) (Acari: Phytoseiidae)’, *Bulletin of Entomological Research*, 100(2),

pp. 167–173. doi: 10.1017/S0007485309006944.

Casula, P., Wilby, A. and Thomas, M. B. (2006) ‘Understanding biodiversity effects on prey in multi-enemy systems’, *Ecology letters*, 9(1), pp. 995–1004. doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00945.x.

Crowder, D. W. *et al.* (2010) ‘Organic agriculture promotes evenness and natural pest control’, *Nature*, 466(7302), pp. 109–112. doi: 10.1038/nature09183.

Dainese, M. *et al.* (2019) ‘A global synthesis reveals biodiversity-mediated benefits for crop production’, pp. 1–14.

Denoth, M., Frid, L. and Myers, J. H. (2002) ‘Multiple agents in biological control: Improving the odds?’, *Biological Control*, 24(1), pp. 20–30. doi: 10.1016/S1049-9644(02)00002-6.

Embar, K. *et al.* (2014) ‘Predator facilitation or interference: A game of vipers and owls’, *Oecologia*. Springer Verlag, 174(4), pp. 1301–1309. doi: 10.1007/s00442-013-2760-2.

Finke, D. L. and Denno, R. F. (2006) ‘Spatial refuge from intraguild predation: Implications for prey suppression and trophic cascades’, *Oecologia*, 149(2), pp. 265–275. doi: 10.1007/s00442-006-0443-y.

Fonseca, M. M. *et al.* (2018) ‘Ontogenetic stage-specific reciprocal intraguild predation’, *Oecologia*. Springer Verlag, 188(3), pp. 743–751. doi: 10.1007/s00442-018-4256-6.

Fox, J. and Weisberg, S. (2011) *An {R} Companion to Applied Regression*. Second. Sage. Available at: <http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion>.

Frago, E. and Godfray, H. C. J. (2014) ‘Avoidance of intraguild predation leads to a long-term positive trait-mediated indirect effect in an insect community’, *Oecologia*, 174(3), pp. 943–952. doi: 10.1007/s00442-013-2799-0.

Friard, O. and Gamba, M. (2016) ‘BORIS: a free, versatile open-source event-logging software for video/audio coding and live observations’, *Methods in Ecology and Evolution*. Edited by R. Fitzjohn, 7(11), pp. 1325–1330. doi: 10.1111/2041-210X.12584.

van der Hammen, T. *et al.* (2010) ‘Order of invasion affects the spatial distribution of a reciprocal intraguild predator’, *Oecologia*. Springer Verlag, 163(1), pp. 79–89. doi: 10.1007/s00442-010-1575-7.

- Harrington, D. P. and Fleming, T. R. (1982) 'A class of rank test procedures for censored survival data', *Biometrika*, 69(3), pp. 553–566. doi: 10.1093/biomet/69.3.553.
- HilleRisLambers, R. and Dieckmann, U. (2003) 'Competition and predation in simple food webs: Intermediately strong trade-offs maximize coexistence', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270(1533), pp. 2591–2598. doi: 10.1098/rspb.2003.2532.
- Hoda, F. M. *et al.* (1986) 'Effect of different types of food on fecundity of predacious mite *Amblyseius swirskii* Athias-Henriot (Acari: Phytoseiidae).', *Bulletin de la Société Entomologique d'Égypte*, pp. 113–116. Available at: <http://www.redi-bw.de/db/ebSCO.php/search.ebSCOhost.com/login.aspx?direct=true&db=lah&AN=19891131243&site=ehost-live> (Accessed: 28 January 2020).
- Holt, R. D. and Huxel, G. R. (2007) 'Alternative prey and the dynamics of intraguild predation: Theoretical perspectives', *Ecology*, 88(11), pp. 2706–2712. doi: 10.1890/06-1525.1.
- Hoogerbrugge, H. *et al.* (2014) 'Screening of three phytoseiid mite species as biocontrol agents of *Echinothrips americanus*', *IOBC WPRS Bulletin*. International Organization for Biological and Integrated Control of Noxious Animals and Plants (OIBC/OILB), West Palearctic Regional Section (WPRS/SROP), 102, pp. 97–101.
- Hothorn, T., Bretz, F. and Westfall, P. (2008) 'Simultaneous inference in general parametric models', *Biometrical Journal*, pp. 346–363. doi: 10.1002/bimj.200810425.
- Ingram, D. D., Makuc, D. M. and Feldman, J. J. (1997) 'Re: "Time-to-event analysis of longitudinal follow-up of a survey: choice of the time-scale".', *American journal of epidemiology*, pp. 528–529. doi: 10.1093/oxfordjournals.aje.a009309.
- Kneitel, J. M. and Chase, J. M. (2004) 'Trade-offs in community ecology: Linking spatial scales and species coexistence', *Ecology Letters*, pp. 69–80. doi: 10.1046/j.1461-0248.2003.00551.x.
- Kumar, V. *et al.* (2014) 'Effect of Pollens of Various Ornamental Pepper Cultivars on the Development and Reproduction of *Amblyseius swirskii* (Acari: Phytoseiidae)', *Florida Entomologist*. Florida Entomological Society, 97(2), pp. 367–373. doi: 10.1653/024.097.0205.
- Letourneau, D. K. *et al.* (2009) 'Effects of Natural Enemy Biodiversity on the Suppression of

Arthropod Herbivores in Terrestrial Ecosystems’, *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40(1), pp. 573–592. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.110308.120320.

Levine, J. M. and Rees, M. (2002) ‘Coexistence and relative abundance in annual plant assemblages: The roles of competition and colonization’, *American Naturalist*, 160(4), pp. 452–467. doi: 10.1086/342073.

Levins, R. and Culver, D. (1971) ‘Regional Coexistence of Species and Competition between Rare Species’, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 68(6), pp. 1246–1248. doi: 10.1073/pnas.68.6.1246.

Losey, J. E. and Denno, R. F. (1998) ‘Positive Predator-Predator Interactions: Enhanced Predation Rates and Synergistic Suppression of Aphid Populations’, *Ecology*, 79(6), pp. 2143–2152.

Marques, R. V. *et al.* (2018) ‘Reciprocal intraguild predation and predator coexistence’, *Ecology and Evolution*, 8(14), pp. 6952–6964. doi: 10.1002/ece3.4211.

Messelink, G. J. *et al.* (2008) ‘Biological control of thrips and whiteflies by a shared predator: Two pests are better than one’, *Biological Control*, 44(3), pp. 372–379. doi: 10.1016/j.biocontrol.2007.10.017.

Messelink, G. J. *et al.* (2013) ‘Biological control of aphids in the presence of thrips and their enemies’, *Biocontrol*, 58(1), pp. 45–55. doi: 10.1007/s10526-012-9462-2.

Montserrat, M. *et al.* (2012) ‘Invasion success in communities with reciprocal intraguild predation depends on the stage structure of the resident population’, *Oikos*, 121(1), pp. 67–76. doi: 10.1111/j.1600-0706.2011.19369.x.

Polis, G. A., Myers, C. A. and Holt, R. D. (1989) ‘The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other’, *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20(1), pp. 297–330. doi: 10.1146/annurev.es.20.110189.001501.

Prescott, K. K. and Andow, D. A. (2018) ‘Co-occurrence among Intraguild Predators: Avoidance or Aggregation?’, *Environmental Entomology*, 47(3), pp. 559–566. doi: 10.1093/ee/nvy016.

R Development Core Team. (2009) ‘R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.’, p. 2009. Available at: <http://www.r-project.org> (Accessed: 22 January 2020).



Rasmy, A. H., Abou-El-Ella, G. M. and Hussein, H. E. (2004) ‘Cannibalism and interspecific predation of the phytoseiid mite, *Amblyseius swirskii*’, *Journal of Pest Science*, 77(1), pp. 23–26. doi: 10.1007/s10340-003-0022-5.

Rodríguez, A., Jansson, G. and Andrén, H. (2007) ‘Composition of an avian guild in spatially structured habitats supports a competition-colonization trade-off’, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. Royal Society, 274(1616), pp. 1403–1411. doi: 10.1098/rspb.2007.0104.

Schausberger, P. and Croft, B. A. (2000) ‘Cannibalism and intraguild predation among phytoseiid mites: Are aggressiveness and prey preference related to diet specialization?’, *Experimental and Applied Acarology*, 24(9), pp. 709–725. doi: 10.1023/A:1010747208519.

Schellekens, T. and van Kooten, T. (2012) ‘Coexistence of two stage-structured intraguild predators’, *Journal of Theoretical Biology*, 308, pp. 36–44. doi: 10.1016/j.jtbi.2012.05.017.

Schmitz, O. J. (2007) ‘Predator Diversity and Trophic Interactions’, *Ecology*, 88(10), pp. 2415–2426.

Sih, A., Englund, G. and Wooster, D. (1998) ‘Emergent impacts of multiple predators on prey’, *Trends in Ecology and Evolution*, 13(9), pp. 350–355. doi: 10.1016/S0169-5347(98)01437-2.

Swirski, E., Amitai, S. and Dorzia, N. (1967) ‘Laboratory Studies on the Feeding, Development and Reproduction of the Predaceous Mites *Amblyseius rubini* Swirski and Amitai and *Amblyseius swirskii* Athias (Acarina: Phytoseidae) on various kinds of food substances’, *Israel Journal of Agricultural Research*, 17(2), pp. 101–119. Available at: <https://ci.nii.ac.jp/naid/10006970369/> (Accessed: 28 January 2020).

Tylianakis, J. M. and Romo, C. M. (2010) ‘Natural enemy diversity and biological control: Making sense of the context-dependency’, *Basic and Applied Ecology*, 11(8), pp. 657–668. doi: 10.1016/j.baae.2010.08.005.

Wang, Z. L. *et al.* (2002) ‘Competition and coexistence in regional habitats’, *American Naturalist*, 159(5), pp. 498–508. doi: 10.1086/339460.

Wimmer, D., Hoffmann, D. and Schausberger, P. (2008) ‘Prey suitability of western flower thrips, *Frankliniella occidentalis*, and onion thrips, *Thrips tabaci*, for the predatory mite *Amblyseius swirskii*’, *Biocontrol Science and Technology*, 18(6), pp. 541–550. doi:

10.1080/09583150802029784.

Zannou, I. D. and Hanna, R. (2011) ‘Clarifying the identity of *Amblyseius swirskii* and *Amblyseius rykei* (Acari: Phytoseiidae): Are they two distinct species or two populations of one species?’, *Experimental and Applied Acarology*, 53(4), pp. 339–347. doi:

10.1007/s10493-010-9412-6.

## Appendices

**Appendix 1:** Multiple comparison tests between community types. TP = *T. parvispinus* . FO = *F. occidentalis* . AS = *A. swirskii* . PM = *P. mexicanus* .

Density difference tests	<i>T. parvispinus</i>		<i>F. occidentalis</i>		<i>A. swirskii</i>		<i>P. mexicanus</i>	
	Z	P.value	Z	P.value	Z	P.value	Z	P.value
TP+FO+AS - TP+FO	-1.319	0.5506	<b>-3.609</b>	<b>0.0017</b>				
TP+FO+PM - TP+FO	-1.193	0.6315	-1.189	0.6329				
TP+FO+AS+PM - TP+FO	<b>-2.970</b>	<b>0.0164</b>	<b>-4.295</b>	<b>&lt; .0001</b>				
TP+FO+AS+PM - TP+FO+AS	-1.661	0.3446	-0.770	0.8677	-1.200	0.2300		
TP+FO+AS+PM - TP+FO+PM	1.787	0.2795	<b>3.189</b>	<b>0.0075</b>			<b>3.635</b>	<b>0.0003</b>
TP+FO+PM - TP+FO+AS	0.127	0.9993	2.467	0.0649				

**Appendix 2:** Survival difference tests of each species in microcosm-cages. P-value significance of post-hoc comparisons among community types on *T. parvispinus* and *F. occidentalis* was adjusted by the Bonferroni correction ( $P < 0.0083$ ). TP = *T. parvispinus* . FO = *F. occidentalis* . AS = *A. swirskii* . PM = *P. mexicanus*

Survival difference tests	<i>T. parvispinus</i>			<i>F. occidentalis</i>			<i>A. swirskii</i>			<i>P. mexicanus</i>		
	Chisq	df	P.value	Chisq	df	P.value	Chisq	df	P.value	Chisq	df	P.value
All	<b>8.5</b>	<b>3</b>	<b>0.0374</b>	<b>20.0</b>	<b>3</b>	<b>0.0002</b>	46.1	3	<.0001	31.1	3	<.0001
TP+FO+AS - TP+FO	4.8	1	0.0292	<b>8.8</b>	<b>1</b>	<b>0.0030</b>						
TP+FO+PM - TP+FO	4.7	1	0.0308	6.0	1	0.0144						
TP+FO+AS+PM - TP+FO	<b>7.8</b>	<b>1</b>	<b>0.0054</b>	<b>9.7</b>	<b>1</b>	<b>0.0018</b>						
TP+FO+AS+PM - TP+FO+AS	0.4	1	0.5500	0.8	1	0.3590	3.8	1	0.0511			
TP+FO+AS+PM - TP+FO+PM	0.6	1	0.4200	<b>7.6</b>	<b>1</b>	<b>0.0058</b>				<b>9.5</b>	<b>1</b>	<b>0.0021</b>
TP+FO+PM - TP+FO+AS	0.0	1	0.8290	4.2	1	0.0406						

**Appendix 3:** Test results comparing proportional differences of young adult mites grown with or without predation by *A. swirkii* (AS) adult and *P. mexicanus* (PM) adult

Comparison tests	Z	P.value
adult <i>A. swirkii</i> - no adult	2.904	<b>0.0100</b>
adult <i>P. mexicanus</i> - no adult	0.043	0.9990
adult <i>A. swirkii</i> - adult <i>P. mexicanus</i>	-2.685	<b>0.0190</b>

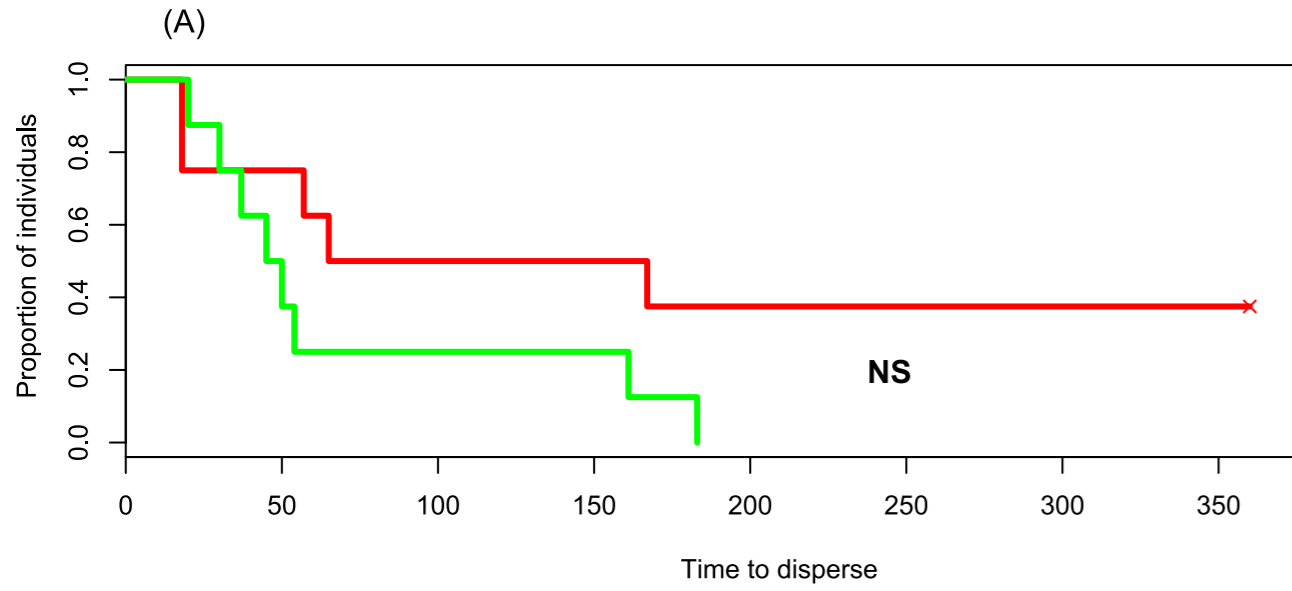
**Appendix 4:** Results of pairwise Wilcoxon-Mann-Whitney tests concerning moving behaviours of mites. P.value was corrected by with the Bonferroni method. AS: *A. swirskii* . PM: *P. mexicanus* . consp: conspecific. heterosp: heterospecific

Experiment	Species	Comparing factors	Fixed factor	Corrected P.value
Effect of food and IGP	AS	food – no food	no IGP	0.3800
		IGP - no IGP	no food	0.9999
	PM	food – no food	no IGP	0.6300
		IGP - no IGP	no food	0.9999
	AS and PM	AS - PM	no food, no IGP	0.4110
	Effect of mite traces	AS	none – consp trace	x
none – heterosp trace			x	0.3200
consp trace – heterosp trace			x	0.9999
PM		none – consp trace	x	0.3700
		none – heterosp trace	x	0.9999
		consp trace – heterosp trace	x	0.2700
AS and PM		none	x	<b>0.0007</b>
		consp trace	x	<b>0.0073</b>
		heterosp trace	x	<b>0.0432</b>

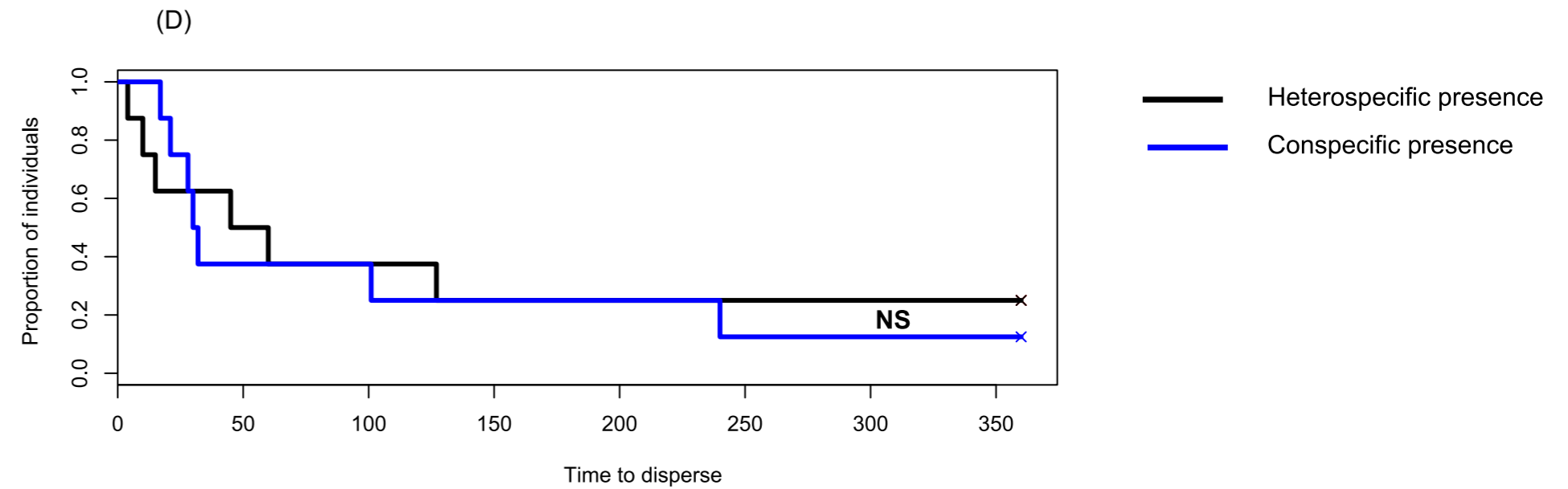
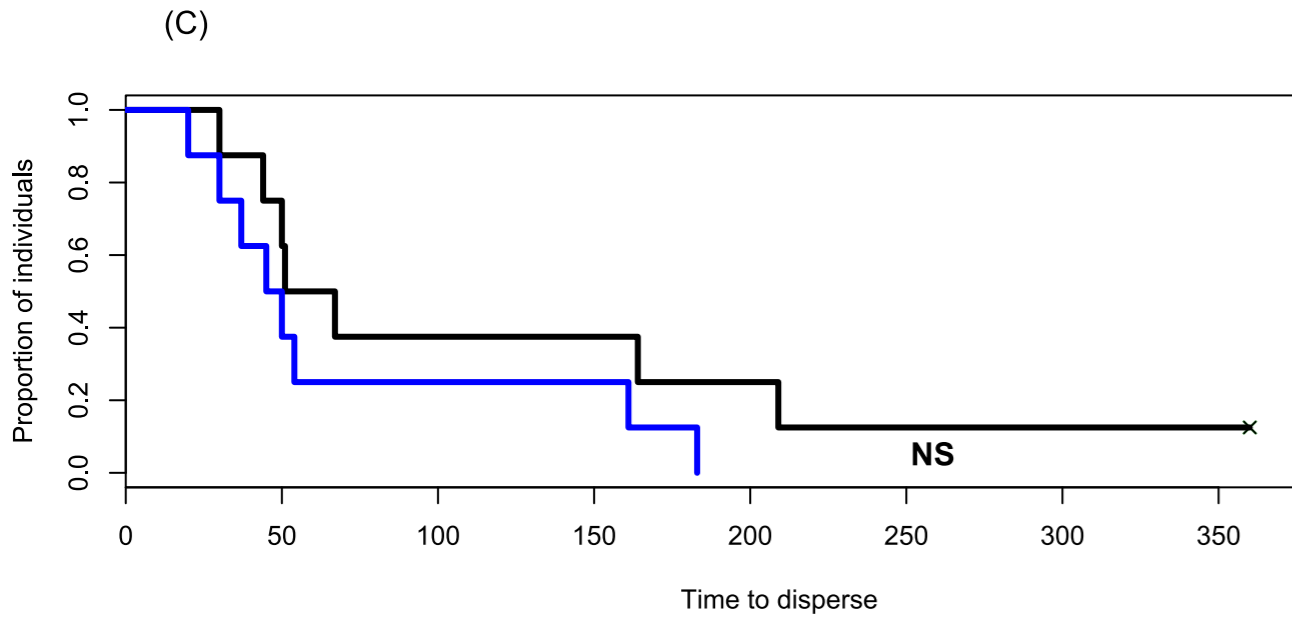
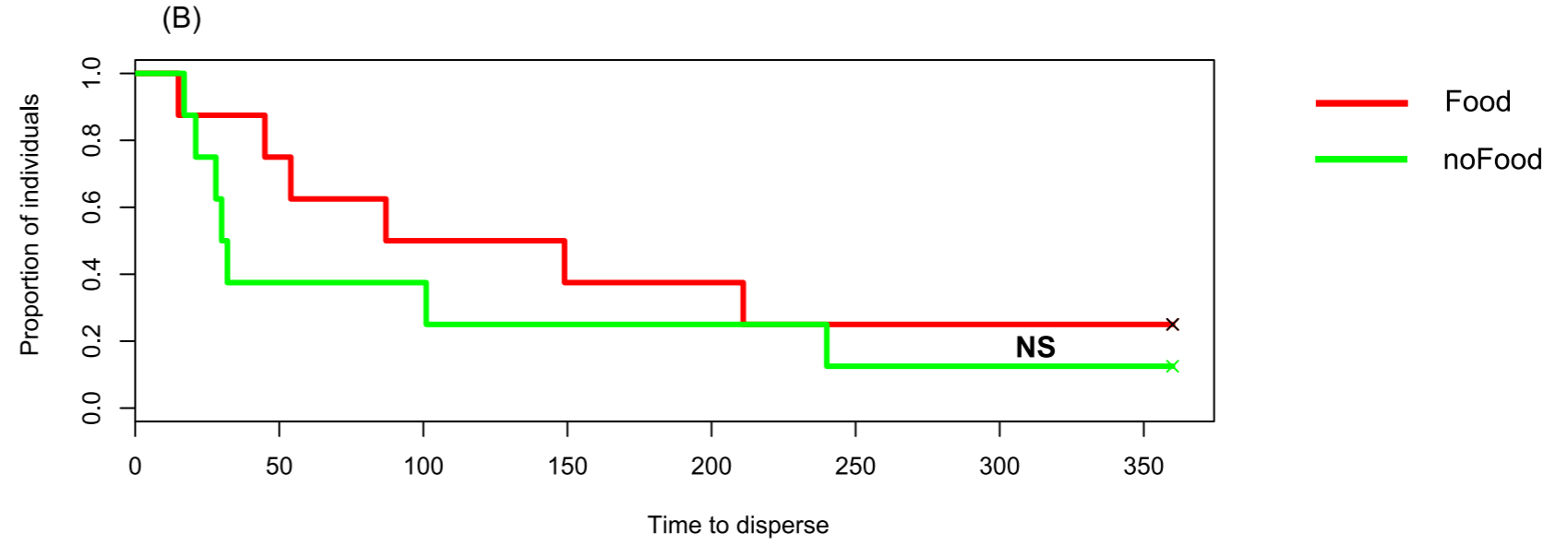
**Appendix 5:** Results of pairwise Kaplan-Meier survival tests concerning dispersion of mites. Significance level was corrected by with the Bonferroni method. AS: *A. swirskii*. PM: *P. mexicanus*. consp.: conspecific. heterosp: heterospecific

Experiment	Species	Comparing factors	Fixed factor	Chisq	df	P.value
Effect of food and IGP	AS	food – no food	no IGP	2.9	1	0.0894
		IGP - no IGP	no food	1.7	1	0.1980
	PM	food – no food	no IGP	0.8	1	0.3770
		IGP - no IGP	no food	0.1	1	0.7780
Effect of mite traces	AS	none – consp trace	x	0.4	1	0.5430
		none – heterosp trace	x	5.5	1	<b>0.0195</b>
		consp trace – heterosp trace	x	0.5	1	0.4830
	PM	none – consp trace	x	0.3	1	0.5810
		none – heterosp trace	x	1.4	1	0.2440
		consp trace – heterosp trace	x	0.3	1	0.5750

*A. swirkii*



*P. mexicanus*



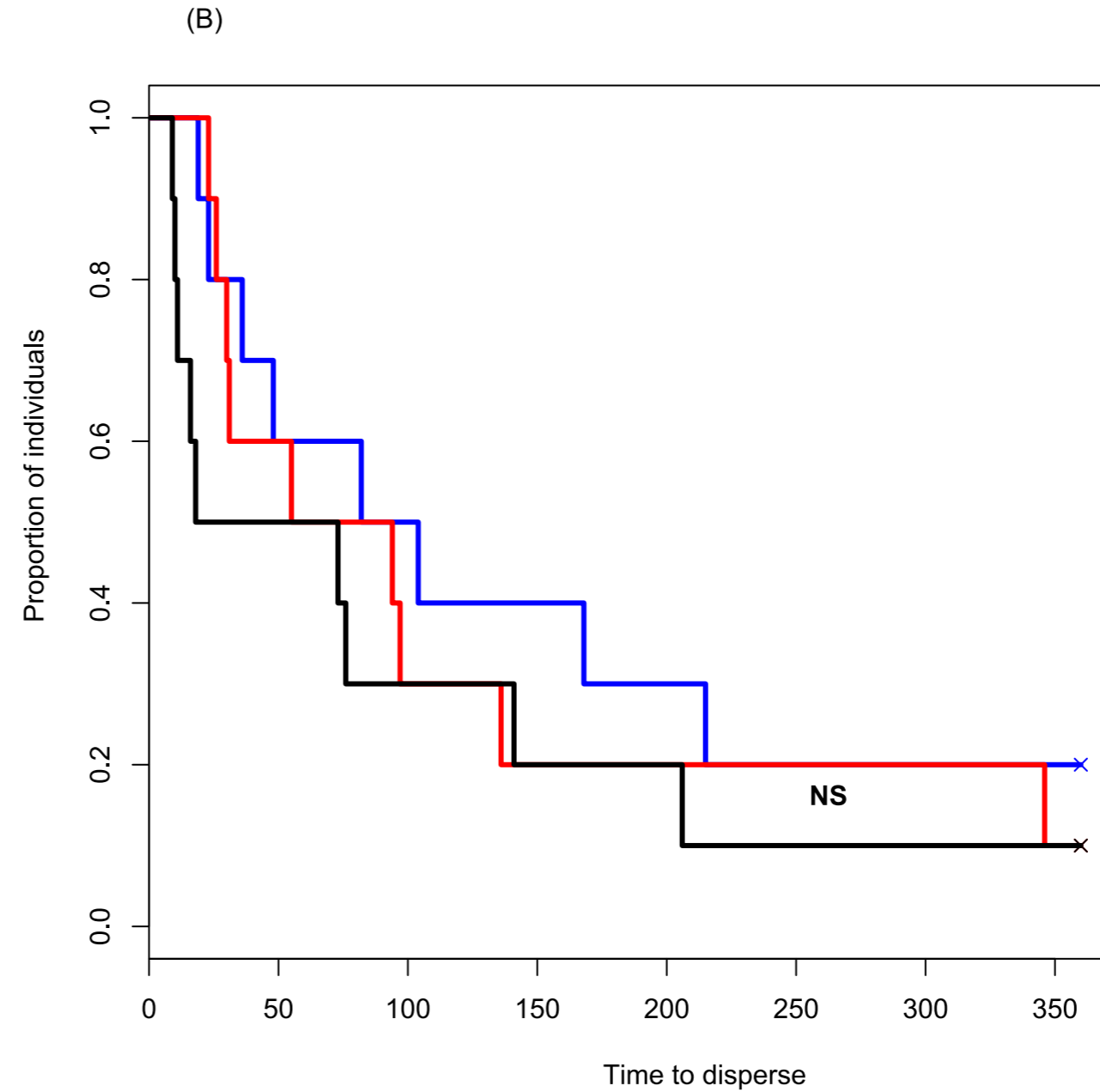
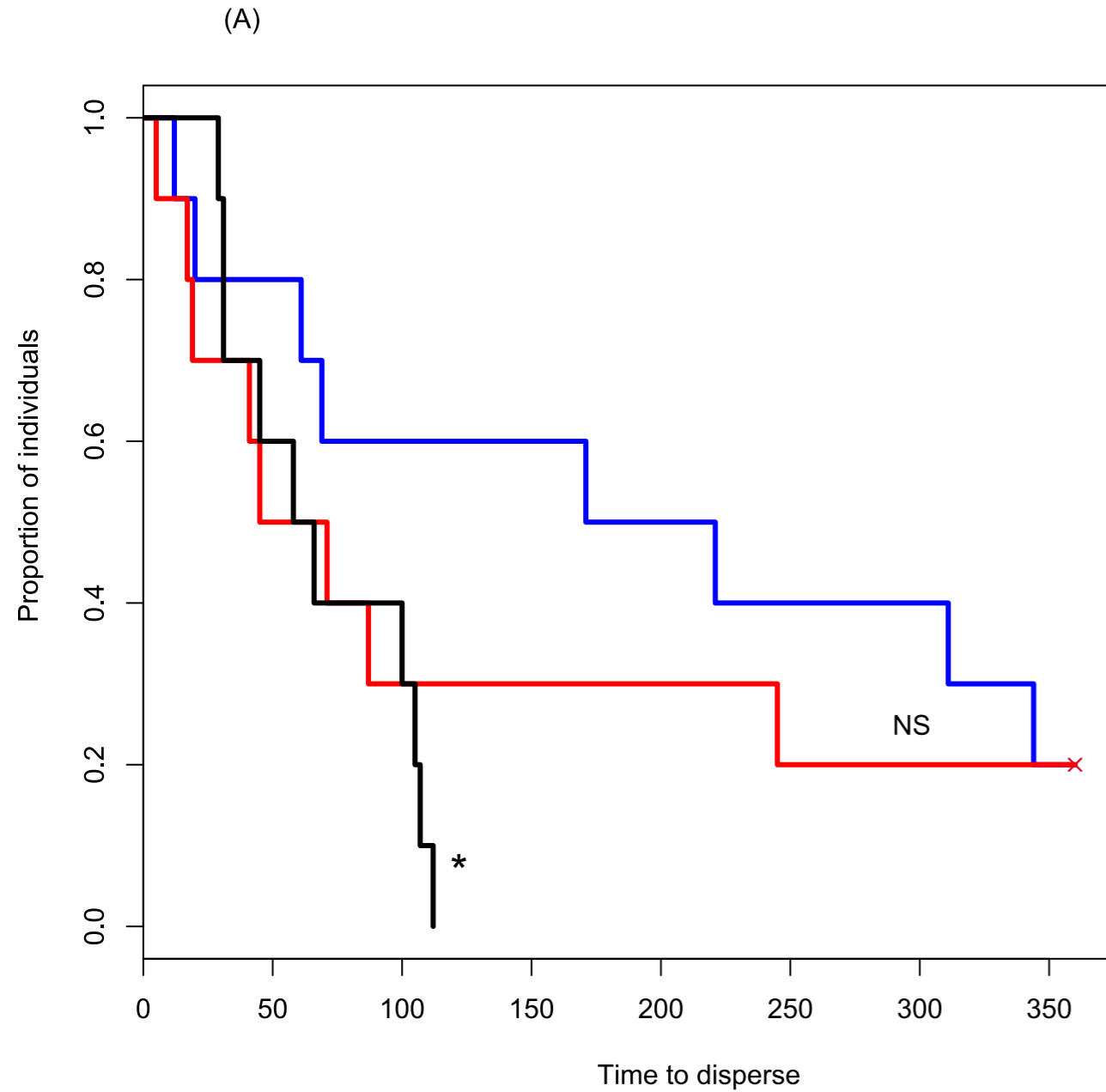
**Appendix 6:** Proportion of *A. swirkii* individuals, not having dispersed over time, in the presence and absence of food (A), and in the presence of con- and heterospecific individuals (C)

Proportion of *P. mexicanus* individuals, not having dispersed over time, in the presence and absence of food (B), and in the presence of con- and heterospecific individuals (D)



*A. swirkii*

*P. mexicanus*



— no traces  
— Conspecific traces  
— Heterospecific traces

**Appendix 7:** Proportion of *A. swirkii* (A) and *P. mexicanus* (B), not having dispersed over time, in the presence and absence of con- and heterospecific traces



# Discussion générale

## A. Le concept biodiversité – contrôle biologique

Nous avons montré que la suppression des communautés de *T. parvispinus* et *F. occidentalis* est plus forte lorsque *A. swirskii* et *P. mexicanus* sont associés, bien qu'il existe une prédation intragilde entre les deux prédateurs. Ceci est en adéquation avec les travaux précédents qui ont montré que la présence de plusieurs ennemis naturels est favorable à une forte suppression des herbivores, et ce malgré l'existence d'interactions antagonistes entre ennemis naturels (Finke and Denno, 2006; Messelink *et al.*, 2013; Frago and Godfray, 2014). L'importance de la biodiversité au sein des prédateurs dans le contrôle biologique des herbivores a été plusieurs fois démontrée (Denoth *et al.*, 2002; Casula *et al.*, 2006; Letourneau *et al.*, 2009; Dainese *et al.*, 2019). La raison est que la présence de plusieurs prédateurs augmente le taux de consommation des proies via l'addition ou le synergisme des actions des prédateurs (Losey and Denno, 1998; Sih *et al.*, 1998; Schmitz, 2007; Letourneau *et al.*, 2009). Notre étude est une illustration des effets synergiques entre acariens prédateurs, puisque l'action combinée d'*A. swirskii* et *P. mexicanus* a entraîné une mortalité chez les thrips, supérieure à celle attendue par rapport aux prédatons individuelles des acariens. Les effets synergiques sont souvent observés lorsqu'il y a un phénomène de facilitation entre prédateurs, c'est-à-dire lorsque la présence d'un prédateur améliore la capture des proies de l'autre prédateur (Schmitz, 2007; Letourneau *et al.*, 2009). La facilitation entre prédateurs a été également observée par Cardinale *et al.* (2003) qui ont montré qu'*Aphidius ervi* (Braconidae) profite de la présence d'*Harmonia axyridis* (Coccinellidae) et *Nabis* sp. (Nabidae) pour parasiter davantage *Acyrtosiphon pisum* (Aphididae).

Les études actuelles traitant l'effet de multiple prédateurs dans le contrôle biologique s'intéressent de plus en plus à la diversité fonctionnelle des ennemis naturels plutôt qu'à la diversité spécifique (Schmitz, 2009; Jonsson *et al.*, 2017; Greenop *et al.*, 2018). En effet, l'efficacité d'une association particulière de prédateurs va surtout dépendre du rôle fonctionnel de chaque prédateur dans la communauté. Schmitz (2007) fut l'un des pionniers à traiter la diversité fonctionnelle dans un système top-down comprenant plusieurs ennemis naturels. Il a mis en lumière les traits fonctionnels comme le mode de chasse et la niche ou l'habitat des prédateurs. On peut aussi y ajouter le régime alimentaire des prédateurs qui est souvent évoqué dans la littérature.

## B. Etude des traits fonctionnels dans la compréhension de la coexistence des prédateurs

### 1. Le régime alimentaire

De nombreuses études portant sur le contrôle biologique, contre les insectes ravageurs de cultures, utilisent une combinaison d'ennemis naturels généralistes et de spécialistes (Snyder *et al.*, 2008; Bao-Fundora *et al.*, 2016). Les spécialistes utilisés étant souvent des parasitoïdes. Les prédateurs généralistes et les parasitoïdes présentent généralement des différences claires dans leurs stratégies de recherche de nourriture. Ce qui peut entraîner une complémentarité dans l'exploitation des proies et ainsi augmenter de manière synergique le taux de consommation des proies (Sih *et al.*, 1998; Schmitz *et al.*, 2004; Byrnes *et al.*, 2006). Le prédateur généraliste contrôlerait ainsi un assemblage de proies divers, tandis que le spécialiste consommerait les proies ayant échappé au prédateur généraliste (Jiang and Morin, 2005).

Au regard de notre étude, bien qu'*A. swirskii* soit connu pour être un prédateur généraliste et montre généralement une forte appétence pour *F. occidentalis* (Bolckmans *et al.*, 2005; Messelink *et al.*, 2008; Buitenhuis *et al.*, 2010; Zannou and Hanna, 2011), nous connaissons encore très peu sur le régime alimentaire de *P. mexicanus*. Par ailleurs, *P. mexicanus* s'est montré relativement inefficace dans la suppression de *F. occidentalis* et *T. parvispinus*, cela suppose que ces deux thrips ne font pas partie de ses proies préférentielles. Par conséquent, il est peu probable que le régime alimentaire soit le trait fonctionnel le plus pertinent expliquant la synergie entre *A. swirskii* et de *P. mexicanus*.

### 2. Le mode de chasse

Le mode de chasse englobe tout ce qui est stratégie de localisation et de capture des proies. On distingue trois modes de chasse chez les prédateurs (Schmitz, 2007, 2008, 2009) : la chasse active, la chasse de type « *sit-and-pursue* » et la chasse d'embuscade ou de type « *sit-and-wait* ». La chasse est dite active lorsque le prédateur cherche sa proie en se déplaçant régulièrement. C'est le cas chez les acariens prédateurs. La chasse de type « *sit-and-pursue* », lorsque le prédateur attend sa proie et la poursuit activement une fois qu'il l'a identifiée. C'est le cas, par exemple, des araignées *Misumenops* spp. La chasse de type « *sit-and-wait* » lorsque le prédateur reste essentiellement immobile et n'attaque la proie que lorsque celle-ci se trouve à sa portée, à distance de capture immédiate. C'est le cas des punaises *Nabis* spp. Les chasseurs actifs générèrent généralement plus de mortalité dans les populations des proies parce qu'ils

sont moins prévisibles. Tandis que les chasseurs de types « *sit-and-pursue* » et « *sit-and-wait* », moins actifs, plus prévisibles, causent moins de mortalité, et les proies ont tendance de s'adapter à ce type de chasse (Schmitz, 2007, 2008, 2009; Miller *et al.*, 2014).

Au regard de notre étude, le mode de chasse ne peut pas être le trait fonctionnel expliquant la complémentarité entre *P. mexicanus* et *A. swirskii*. Les deux acariens sont des chasseurs actifs, ils cherchent leur proie en se déplaçant régulièrement.

### 3. La niche

La niche d'un prédateur est la portion de microhabitat disponible, utilisée par ce prédateur pour poursuivre ses proies (Preisser *et al.*, 2007). L'habitat d'un prédateur dépend souvent du mode de chasse de ce dernier. Les chasseurs actifs se déplacent librement dans un vaste espace (l'ensemble de la plante ou du champ), tandis que les chasseurs moins actifs (types « *sit-and-pursue* » et « *sit-and-wait* ») occupent souvent des espaces étroits (une partie de la plante ou du champ) (Schmitz, 2007, 2009). L'habitat étroit d'un prédateur peut faire partie du vaste habitat de l'autre prédateur, on parle alors de chevauchement spatial des niches. L'habitat étroit d'un prédateur peut aussi être juxtaposé du vaste habitat de l'autre prédateur, on parle alors de ségrégation spatiale des niches. Schmitz (2007) explique ainsi que les prédateurs sont complémentaires dans la suppression des proies lorsqu'ils occupent des habitats qui couvrent entièrement l'habitat des proies, et ont différents modes de chasse. Si les prédateurs ont le même mode de chasse, il y a risque d'interférence compétitive pour les proies. Cependant, lorsque les prédateurs occupent un espace plus petit que celui des proies, les prédateurs tendent à s'engager dans une prédation intragilde.

Au regard de notre étude, la ségrégation spatiale des niches d'*A. swirskii* et de *P. mexicanus* pourrait expliquer la coexistence de ces deux prédateurs ayant le même mode de chasse. Cependant, les analyses préliminaires effectuées n'ont pas montré un phénomène de niche partitioning entre les acariens (données non montrées).

### 4. La dispersion

La dispersion est très peu utilisée comme trait fonctionnel pouvant expliquer les variations de la prédation entre plusieurs ennemis naturels. Ronce (2007) définit la dispersion comme étant tout déplacement d'individus ou de propagules dans une échelle spatiale et temporelle. Dans notre cas, la dispersion définit la capacité des prédateurs à se disperser d'un endroit à un autre, pendant un laps de temps afin de coloniser le système où ils se trouvent. La

dispersion des prédateurs peut être un trait fonctionnel important à prendre à compte dans le contrôle biologique, car certains prédateurs ont une capacité à coloniser plus rapidement un milieu que d'autres. Le compromis compétition – colonisation prédit que les espèces, moins compétitrices dans l'exploitation des ressources, se dispersent plus que les espèces plus compétitrices. Nos résultats ont confirmé partiellement l'existence de ce trade-off entre les deux prédateurs. Le fait que *P. mexicanus* bouge beaucoup pourrait indiquer d'une certaine manière qu'il se disperse plus. Cependant, dans des habitats structurellement plus complexes, la compétition pour l'occupation de l'espace pourrait être plutôt favorable à l'espèce qui se disperse le plus. Dans ces conditions, *P. mexicanus* serait alors plus compétiteur qu'*A. swirkii*. Ceci remettrait en cause le compromis compétition – colonisation. Néanmoins, cette spéculation mérite d'être davantage explorée et des nouvelles expérimentations plus élaborées sont indispensables pour conclure.

### C. La biodiversité est gouvernée par des forces environnementales

Nous avons montré que la diversité des thrips était négativement affectée par l'altitude. Du fait que les insectes herbivores sont intimement liés aux plantes, qui montrent généralement suivant l'altitude le pattern de *mid-elevation peak* (Rahbek, 2005), on pouvait penser que ce même pattern soit aussi général chez les insectes herbivores. Cependant, les patterns diversité spécifique - altitude sont très dépendants du groupe taxonomique et de la zone géographique étudiée (McCain, 2009; McCain and Grytnes, 2010; Chamberlain *et al.*, 2016). La décroissance continue de la diversité en relation avec l'altitude a été aussi démontrée chez les insectes herbivores (Hodkinson, 2005). De même que, Rasmann *et al.* (2014) et Descombes *et al.* (2017) en démontrant que l'herbivorie diminuait dans les hautes altitudes, confirmaient dans une certaine mesure que la diversité des herbivores décroît avec l'altitude. Les causes expliquant la forte diversité des thrips en basse altitude sont nombreuses. On peut citer quelques-unes comme les température et l'humidité favorables; l'hétérogénéité et la complexité du paysage, ainsi qu'une possible relation avec la forte présence de plantes exotiques en basse altitude. Cependant, cette relation reste encore à démontrer. Cela supposerait que les plantes exotiques ont été une voie d'introduction des thrips exotiques à La Réunion.

Nous avons montré que la relation diversité spécifique – quantité d'habitat n'était positive que dans les paysages hétérogènes. Cela suppose une influence de l'hétérogénéité du paysage sur la quantité d'habitat. La quantité d'habitat est généralement présentée comme le

trait de paysage le plus dominant et ses effets sont généralement positifs sur la biodiversité (Fahrig, 2003; Ewers and Didham, 2006; Smith, Fahrig and Francis, 2011). De son côté, l'hétérogénéité du paysage contribue à apporter de la diversité dans les communautés d'espèces. Ceci grâce à l'accumulation d'espèces associées aux différents types de couvert végétal présents dans le paysage. Cette augmentation de la richesse spécifique n'est pas nécessairement linéaire, mais dépend des réponses des différentes espèces à la combinaison des ressources fournies par les différents types de végétation (Fahrig *et al.*, 2011). Dunning *et al.* (1992) ont appelé ce phénomène complémentarité du paysage ou « *landscape complementation* », dans lequel les différents habitats d'un paysage sont nécessaires à différents moments du cycle de vie d'un organisme, ou fournissent des ressources complémentaires, telles que des sites d'alimentation et de ponte, à un moment donné.

#### **D. Le contrôle biologique est-il aussi gouverné par des forces environnementales ?**

##### **Etude expérimentale : Explorer les effets de l'altitude et des traits du paysage dans le contrôle biologique des communautés de thrips ravageurs**

A la lumière des résultats des Chapitres 1 et 2, une étude expérimentale a été effectuée dans le but de comprendre l'influence de l'altitude et des traits du paysage sur le contrôle biologique des thrips ravageurs. Cette étude, destinée à être le Chapitre 3 de cette thèse, n'a cependant pas été terminée pour des raisons de timing. Trois hypothèses de recherche avaient été définies.

(1) Le contrôle biologique des thrips serait fort en basse altitude, et devrait décroître avec l'augmentation de l'altitude.

Des études ont démontré que le contrôle top-down décroît généralement de façon continue avec l'altitude (Hodkinson, 2005; Roslin *et al.*, 2017). En effet, les taux d'attaque d'arthropodes prédateurs chutent globalement en moyenne de 9,6% à chaque 100 m d'altitude croissante (Roslin *et al.*, 2017). La principale raison serait qu'au fur et à mesure qu'on s'élève en altitude, il y a perte de diversité dans les communautés d'ennemis naturels. La forte diminution de la richesse des prédateurs en hautes altitudes a été attribuée à la faible disponibilité en énergie à ces altitudes (Kaspari *et al.*, 2000; O'Brien, 2006), et à une faible



tolérance des prédateurs arthropodes aux conditions plus fraîches et excessivement humides (Dunn *et al.*, 2009; Corcos *et al.*, 2018).

### (2) La contrôle biologique des thrips serait fort dans les paysages hétérogènes

De façon générale, la complexité croissante d'un paysage est favorable à l'augmentation de l'abondance et de la diversité des ennemis naturels (Gardiner *et al.*, 2009a; Gardiner *et al.*, 2009b). L'une des raisons est que les paysages hétérogènes servent souvent de lieu de refuge et fournissent de la ressource alternative, le nectar et le pollen, en absence d'herbivores (Landis *et al.*, 2000). Les paysages hétérogènes permettent aussi une meilleure coexistence des ennemis naturels en réduisant les interactions négatives telles que la compétition pour l'espace et/ou la ressource et la prédation intragilde (Finke and Denno, 2002). Récemment, Haan *et al.* (2019) ont montré que les paysages hétérogènes sont favorables à une meilleure régulation des communautés d'insectes herbivores.

### (3) Le contrôle biologique des thrips serait faible dans les paysages fragmentés

Les ennemis naturels sont particulièrement vulnérables à la fragmentation. Zabel et Tschardtke (1998) ont émis quatre hypothèses expliquant pourquoi les communautés de prédateurs sont affectées négativement par la fragmentation : (1) la rareté : le fait que les populations de prédateurs soient moins abondantes que celles de leurs proies les rend plus vulnérables aux extinctions stochastiques dans les patchs isolés (Kruess and Tschardtke, 1994, 2000) ; (2) la variabilité : la variabilité de la population est souvent plus élevée dans les niveaux trophiques supérieurs, ce qui entraîne donc un risque d'extinction plus élevé chez les prédateurs (Kruess and Tschardtke, 1994, 2000) ; (3) le pouvoir de dispersion : les prédateurs ne peuvent pas coloniser des habitats isolés car ils sont généralement de mauvais disperseurs (Turin and den Boer, 1988) ; (4) le niveau trophique: les colonisateurs des niveaux trophiques supérieurs sont principalement désavantagés en raison de leur dépendance à l'égard de l'établissement réussi des populations d'herbivores (Holt, 1996).

### Méthodologie

Nous avons infesté en serre des plants de haricots verts (*Phaseolus vulgaris* L. (Fabaceae) var. Kerveguen) par 2×20 individus de *Frankliniella occidentalis* et *Echinothrips americanus*. Ces deux espèces ont été collectées dans des serres chez des agriculteurs. Après apparition des premiers symptômes et des premières larves, les plantes ont été installées au terrain, tous les 200 m d'altitude dans un transect allant de 0 à 2000 m. Pour différencier l'effet

de la pression des ennemis naturels de l'effet de la pression environnementale liée à l'altitude sur les populations de thrips, les plantes, dans les sites, ont été installées dans deux types de cages (**Figure 1**). Une première cage, dite « ouverte », faite d'un grillage métallique dont la maille est suffisamment grande pour laisser passer n'importe quel arthropode. Le grillage sert de protection contre les animaux errants pouvant détruire la plante. La deuxième cage, dite « fermée », faite d'une toile verte en polyéthylène dans la maille mesure 4.5 mm. Pour rendre la cage encore plus efficace contre toute pénétration, la cage a été entièrement couverte de glue sur face extérieure. Au-dessus des cages une bâche en plastique a été installée pour protéger les plantes contre les eaux de pluies. Dans les cages, des data logger étaient installés dans le but de mesurer la température et le pourcentage d'humidité. Les deux cages étaient séparées d'une distance d'un mètre. L'échantillonnage consistait à compter 2 fois par semaine pendant 1 mois les femelles adultes de chaque espèce de thrips et les larves, et à collecter tout autre arthropode se trouvant sur la plante dans le but d'identifier des potentiels ennemis naturels présents.



(A)

(B)

**Figure 1** : Dispositif expérimental. (A) Cage dite « ouverte », permettant aux ennemis naturels et d'autres arthropodes d'atteindre la plante où se trouvent les thrips. (B) Cage dite « fermée », à maille fine, entièrement recouverte de glue, empêchant ennemis naturels et autres arthropodes d'atteindre la plante où se trouvent les thrips.

## E. Conclusion générale

Cette thèse est une contribution pour la recherche fondamentale en écologie et pour la recherche appliquée en lutte biologique. Elle a montré que la plus grande diversité des thrips à La Réunion se concentre en basse altitude, bien que les habitats naturels dans ces altitudes soient fortement dégradés. La diversité des thrips a été particulièrement insensible à la fragmentation et s'est montrée positivement influencée par une forte hétérogénéité et quantité d'habitat des paysages. Ce qui confirme partiellement les travaux de Fahrig (2013, 2017) et Fahrig *et al.* (2019) sur le fait que la fragmentation n'est pas systématiquement négative pour la biodiversité. Cependant, ces résultats sont issus d'étude basée sur une approche corrélative. Un apport plus expérimentale serait donc nécessaire pour confirmer les patterns observés. Du point de vue recherche appliquée, ces résultats nous permettent d'avoir un aperçu sur la distribution spatiale des thrips ravageurs, ainsi que leurs réponses face aux pressions environnementales. Cette thèse a aussi montré que plusieurs ennemis naturels sont plus efficaces qu'un seul dans la suppression des thrips ravageurs. Ce qui confirme ces nombreux travaux qui ont montré l'importance de la biodiversité au niveau trophique supérieur dans le contrôle biologique des herbivores (Denoth *et al.*, 2002; Casula *et al.*, 2006; Letourneau *et al.*, 2009; Dainese *et al.*, 2019). Nos résultats peuvent être utiles pour nos partenaires, tels que La Coccinelle, spécialisés dans la production des ennemis naturels et dans le conseil auprès des agriculteurs. Du point de vue recherche fondamentale, ces résultats ont révélé l'existence possible d'un compromis entre la compétition pour la ressource et la dispersion chez les prédateurs, appelé « *The competition-colonization trade-off* », permettant ainsi leur coexistence malgré leur interaction dans une prédation intragilde. Néanmoins, nous admettons que cette spéculation mérite d'être explorée et des nouvelles expérimentations sont indispensables pour conclure davantage.

Il est intéressant aussi de noter que cette thèse a permis entre autre de mettre à jour la base de données ePRPV (*Elargissement et pérennisation du réseau de protection des végétaux*) du CIRAD, avec la signalisation de la présence de 17 nouvelles espèces de thrips à La Réunion, parmi lesquelles sont présents des ravageurs de cultures, et la découverte d'une nouvelle espèce endémique *Thrips reunionensis* sp.n. (Goldarazena *et al.*, 2020).

Maintenant que l'on sait que, d'une part la diversité des thrips à La Réunion est influencée par l'altitude et par les traits de paysages, d'autre part qu'il est important de maintenir de la biodiversité au niveau trophique supérieur pour un contrôle biologique efficace des thrips ravageurs, il est intéressant de voir si l'altitude et les traits de paysages ont une

influence sur le contrôle biologique des thrips ravageurs via la diversité des ennemis naturels. Une étude expérimentale a été effectuée, il nous reste plus qu'à analyser les données afin d'interpréter les patterns de prédation observés.

## Références bibliographiques

Bao-Fundora, L. *et al.* (2016) 'Intraguild predation of *Geocoris punctipes* on *Eretmocerus eremicus* and its influence on the control of the whitefly *Trialeurodes vaporariorum*', *Pest Management Science*, 72(6), pp. 1110–1116. doi: 10.1002/ps.4163.

Bolckmans, K., van Houten, Y. M. and Hoogerbrugge, H. (2005) 'Biological Control Of Whiteflies And Western Flower Thrips In Greenhouse Sweet Peppers With The Phytoseiid Predatory Mite *Amblyseius Swirskii* Athias-Henriot (Acari: Phytoseiidae)', in *Second International Symposium on Biological Control of Arthropods*, pp. 555–565. Available at: <https://www.researchgate.net/publication/242278027> (Accessed: 28 January 2020).

Buitenhuis, R., Shipp, L. and Scott-Dupree, C. (2010) 'Dispersal of *Amblyseius swirskii* Athias-Henriot (Acari: Phytoseiidae) on potted greenhouse chrysanthemum', *Biological Control*, 52(2), pp. 110–114. doi: 10.1016/j.biocontrol.2009.10.007.

Byrnes, J. *et al.* (2006) 'Predator diversity strengthens trophic cascades in kelp forests by modifying herbivore behaviour', *Ecology Letters*. John Wiley & Sons, Ltd, 9(1), pp. 61–71. doi: 10.1111/j.1461-0248.2005.00842.x.

Cardinale, B. J. *et al.* (2003) 'Biodiversity and biocontrol: Emergent impacts of a multi-enemy assemblage on pest suppression and crop yield in an agroecosystem', *Ecology Letters*, 6(9), pp. 857–865. doi: 10.1046/j.1461-0248.2003.00508.x.

Casula, P., Wilby, A. and Thomas, M. B. (2006) 'Understanding biodiversity effects on prey in multi-enemy systems', *Ecology Letters*, 9(9), pp. 995–1004. doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00945.x.

Chamberlain, D. *et al.* (2016) 'Alpine bird distributions along elevation gradients: the consistency of climate and habitat effects across geographic regions', *Oecologia*. Springer

Berlin Heidelberg, 181(4), pp. 1139–1150. doi: 10.1007/s00442-016-3637-y.

Corcos, D. *et al.* (2018) ‘Predator and parasitoid insects along elevational gradients: role of temperature and habitat diversity’, *Oecologia*. Springer Berlin Heidelberg. doi: 10.1007/s00442-018-4169-4.

Dainese, M. *et al.* (2019) ‘A global synthesis reveals biodiversity-mediated benefits for crop production’, pp. 1–14.

Denoth, M., Frid, L. and Myers, J. H. (2002) ‘Multiple agents in biological control: Improving the odds?’, *Biological Control*, 24(1), pp. 20–30. doi: 10.1016/S1049-9644(02)00002-6.

Descombes, P. *et al.* (2017) ‘Community-level plant palatability increases with elevation as insect herbivore abundance declines’, *Journal of Ecology*. Edited by K. Whitney. Blackwell Publishing Ltd, 105(1), pp. 142–151. doi: 10.1111/1365-2745.12664.

Dunn, R. R. *et al.* (2009) ‘Climatic drivers of hemispheric asymmetry in global patterns of ant species richness’, *Ecology Letters*. John Wiley & Sons, Ltd, 12(4), pp. 324–333. doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01291.x.

Dunning, J. B., Danielson, B. J. and Pulliam, H. R. (1992) ‘Ecological processes that effect populations in complex landscapes’, *Oikos*, 65(1), pp. 169–175. doi: 10.2307/3544901.

Ewers, R. M. and Didham, R. K. (2006) ‘Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation’, *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, pp. 117–142. doi: 10.1017/S1464793105006949.

Fahrig, L. (2003) ‘Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity’, *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, pp. 487–515. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419.

Fahrig, L. *et al.* (2011) ‘Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes’, *Ecology Letters*, 14(2), pp. 101–112. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x.

Fahrig, L. (2013) ‘Rethinking patch size and isolation effects: The habitat amount hypothesis’, *Journal of Biogeography*, 40(9), pp. 1649–1663. doi: 10.1111/jbi.12130.

Fahrig, L. (2017) ‘Ecological Responses to Habitat Fragmentation Per Se’, *Annual Review of*

*Ecology, Evolution, and Systematics*, 48(1), pp. 1–23. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-110316-022612.

Fahrig, L. *et al.* (2019) ‘Is habitat fragmentation bad for biodiversity?’, *Biological Conservation*. Elsevier, 230(September 2018), pp. 179–186. doi: 10.1016/j.biocon.2018.12.026.

Finke, D. L. and Denno, R. F. (2002) ‘Intraguild predation diminished in complex-structured vegetation: Implications for prey suppression’, *Ecology*. Ecological Society of America, 83(3), pp. 643–652. doi: 10.1890/0012-9658(2002)083[0643:IPDICS]2.0.CO;2.

Finke, D. L. and Denno, R. F. (2006) ‘Spatial refuge from intraguild predation: Implications for prey suppression and trophic cascades’, *Oecologia*, 149(2), pp. 265–275. doi: 10.1007/s00442-006-0443-y.

Frago, E. and Godfray, H. C. J. (2014) ‘Avoidance of intraguild predation leads to a long-term positive trait-mediated indirect effect in an insect community’, *Oecologia*, 174(3), pp. 943–952. doi: 10.1007/s00442-013-2799-0.

Gardiner, M. M., Landis, D. A., Gratton, C., Schmidt, N., *et al.* (2009) ‘Landscape composition influences patterns of native and exotic lady beetle abundance’, *Diversity and Distributions*. John Wiley & Sons, Ltd, 15(4), pp. 554–564. doi: 10.1111/j.1472-4642.2009.00563.x.

Gardiner, M. M., Landis, D. A., Gratton, C., DiFonzo, C. D., *et al.* (2009) ‘Landscape diversity enhances biological control of an introduced crop pest in the north-central USA’, *Ecological Applications*. John Wiley & Sons, Ltd, 19(1), pp. 143–154. doi: 10.1890/07-1265.1.

Goldarazena, A. *et al.* (2020) ‘A new species of the genus Thrips (Thysanoptera, Thripidae) from the Malagasy Region’, *Zootaxa*, pp. 443–446. doi: 10.11646/zootaxa.4750.3.13.

Greenop, A. *et al.* (2018) ‘Functional diversity positively affects prey suppression by invertebrate predators: a meta-analysis’, *Ecology*, 99(8), pp. 1771–1782. doi: 10.1002/ecy.2378.

Haan, N. L., Zhang, Y. and Landis, D. A. (2019) ‘Predicting Landscape Configuration Effects on Agricultural Pest Suppression’, *Trends in Ecology and Evolution*. Elsevier Ltd, pp. 175–186. doi: 10.1016/j.tree.2019.10.003.

- Hodkinson, I. D. (2005) 'Terrestrial insects along elevation gradients: species and community responses to altitude', *Biological Reviews*, 80(03), pp. 489–513. doi: 10.1017/S1464793105006767.
- Holt, R. D. (1996) 'Food Webs in Space: An Island Biogeographic Perspective', in *Food Webs*. Springer US, pp. 313–323. doi: 10.1007/978-1-4615-7007-3\_30.
- Jiang, L. and Morin, P. J. (2005) 'Predator Diet Breadth Influences the Relative Importance of Bottom-Up and Top-Down Control of Prey Biomass and Diversity', *The American Naturalist*, 165(3), pp. 350–363.
- Jonsson, M., Kaartinen, R. and Straub, C. S. (2017) 'Relationships between natural enemy diversity and biological control', *Current Opinion in Insect Science*. Elsevier Inc., pp. 1–6. doi: 10.1016/j.cois.2017.01.001.
- Kaspari, M., Donnell, S. and Kercher, J. R. (2000) 'Energy, density, and constraints to species richness: Ant assemblages along a productivity gradient', *American Naturalist*. The University of Chicago Press, 155(2), pp. 280–293. doi: 10.1086/303313.
- Kruess, A. and Tscharntke, T. (1994) 'Habitat fragmentation, species loss, and biological control', *Science*. American Association for the Advancement of Science, 264(5165), pp. 1581–1584. doi: 10.1126/science.264.5165.1581.
- Kruess, A. and Tscharntke, T. (2000) 'Effects of Habitat Fragmentation on Plant-Insect Communities', in *Interchanges of Insects between Agricultural and Surrounding Landscapes*, pp. 53–70. doi: 10.1007/978-94-017-1913-1\_4.
- Landis, D. A., Wratten, S. D. and Gurr, G. M. (2000) 'Habitat Management to Conserve Natural Enemies of Arthropod Pests in Agriculture', *Annual Review of Entomology*, 45(1), pp. 175–201. doi: 10.1146/annurev.ento.45.1.175.
- Letourneau, D. K. *et al.* (2009) 'Effects of Natural Enemy Biodiversity on the Suppression of Arthropod Herbivores in Terrestrial Ecosystems', *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40(1), pp. 573–592. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.110308.120320.
- Losey, J. E. and Denno, R. F. (1998) 'Positive Predator-Predator Interactions: Enhanced Predation Rates and Synergistic Suppression of Aphid Populations', *Ecology*, 79(6), pp. 2143–2152.
- Mccain, C. M. (2009) 'Global analysis of bird elevational diversity', *Global Ecology and*

- Biogeography*, 18(3), pp. 346–360. doi: 10.1111/j.1466-8238.2008.00443.x.
- McCain, C. M. and Grytnes, J.-A. (2010) ‘Elevational Gradients in Species Richness’, *Encyclopedia of Life Sciences*, pp. 1–10. doi: 10.1002/9780470015902.a0022548.
- Messelink, G. J. *et al.* (2008) ‘Biological control of thrips and whiteflies by a shared predator: Two pests are better than one’, *Biological Control*, 44(3), pp. 372–379. doi: 10.1016/j.biocontrol.2007.10.017.
- Messelink, G. J. *et al.* (2013) ‘Biological control of aphids in the presence of thrips and their enemies’, *Biocontrol*, 58(1), pp. 45–55. doi: 10.1007/s10526-012-9462-2.
- Miller, J. R. B., Ament, J. M. and Schmitz, O. J. (2014) ‘Fear on the move: Predator hunting mode predicts variation in prey mortality and plasticity in prey spatial response’, *Journal of Animal Ecology*, 83(1), pp. 214–222. doi: 10.1111/1365-2656.12111.
- O’Brien, E. M. (2006) ‘Biological relativity to water-energy dynamics’, *Journal of Biogeography*. John Wiley & Sons, Ltd, 33(11), pp. 1868–1888. doi: 10.1111/j.1365-2699.2006.01534.x.
- Preisser, E. L., Orrock, J. L. and Schmitz, O. J. (2007) ‘Predator Hunting Mode and Habitat Domain Alter Nonconsumptive Effects in Predator- Prey Interactions’, *Ecology*, 88(11), pp. 2744–2751.
- Rahbek, C. (2005) ‘The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns’, *Ecology Letters*, pp. 224–239. doi: 10.1111/j.1461-0248.2004.00701.x.
- Rasmann, S. *et al.* (2014) ‘Climate-driven change in plant-insect interactions along elevation gradients’, *Functional Ecology*. John Wiley & Sons, Ltd, 28(1), pp. 46–54. doi: 10.1111/1365-2435.12135.
- Ronce, O. (2007) ‘How Does It Feel to Be Like a Rolling Stone? Ten Questions About Dispersal Evolution’, *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38(1), pp. 231–253. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095611.
- Roslin, T. *et al.* (2017) ‘Higher predation risk for insect prey at low latitudes and elevations’, *Science*, 356(6339), pp. 742–744. doi: 10.1126/science.aaj1631.
- Schmitz, O. J. (2007) ‘Predator Diversity and Trophic Interactions’, *Ecology*, 88(10), pp. 2415–2426.



- Schmitz, O. J. (2008) 'Effects of Predator Hunting Mode on Grassland Ecosystem Function', *Science*, 319(February), pp. 952–955.
- Schmitz, O. J. (2009) 'Effects of predator functional diversity on grassland ecosystem function', *Ecology*, 90(9), pp. 2339–2345. doi: 10.1890/10-1922.1.
- Schmitz, O. J., Krivan, V. and Ovadia, O. (2004) 'Trophic cascades: The primacy of trait-mediated indirect interactions', *Ecology Letters*. John Wiley & Sons, Ltd, pp. 153–163. doi: 10.1111/j.1461-0248.2003.00560.x.
- Sih, A., Englund, G. and Wooster, D. (1998) 'Emergent impacts of multiple predators on prey', *Trends in Ecology and Evolution*, 13(9), pp. 350–355. doi: 10.1016/S0169-5347(98)01437-2.
- Smith, A. C., Fahrig, L. and Francis, C. M. (2011) 'Landscape size affects the relative importance of habitat amount, habitat fragmentation, and matrix quality on forest birds', *Ecography*, 34(1), pp. 103–113. doi: 10.1111/j.1600-0587.2010.06201.x.
- Snyder, G. B., Finke, D. L. and Snyder, W. E. (2008) 'Predator biodiversity strengthens aphid suppression across single- and multiple-species prey communities', *Biological Control*, 44(1), pp. 52–60. doi: 10.1016/j.biocontrol.2007.09.006.
- Turin, H. and den Boer, P. J. (1988) 'Changes in the distribution of carabid beetles in The Netherlands since 1880. II. Isolation of habitats and long-term time trends in the occurrence of carabid species with different powers of dispersal (Coleoptera, Carabidae)', *Biological Conservation*, 44(3), pp. 179–200. doi: 10.1016/0006-3207(88)90101-2.
- Zabel, J. and Tschardtke, T. (1998) 'Does fragmentation of *Urtica* habitats affect phytophagous and predatory insects differentially?', *Oecologia*, 116(3), pp. 419–425. doi: 10.1007/s004420050605.
- Zannou, I. D. and Hanna, R. (2011) 'Clarifying the identity of *Amblyseius swirskii* and *Amblyseius rykei* (Acari: Phytoseiidae): Are they two distinct species or two populations of one species?', *Experimental and Applied Acarology*, 53(4), pp. 339–347. doi: 10.1007/s10493-010-9412-6.

**LETTRE D'ENGAGEMENT DE NON-PLAGIAT**

Je, soussigné(e) **Niry Tiana DIANZINGA** en ma qualité de doctorant(e) de l'Université de La Réunion, déclare être conscient(e) que le plagiat est un acte délictueux passible de sanctions disciplinaires. Aussi, dans le respect de la propriété intellectuelle et du droit d'auteur, je m'engage à systématiquement citer mes sources, quelle qu'en soit la forme (textes, images, audiovisuel, internet), dans le cadre de la rédaction de ma thèse et de toute autre production scientifique, sachant que l'établissement est susceptible de soumettre le texte de ma thèse à un logiciel anti-plagiat.

Fait à Saint-Denis le : **26/07/2020**

Signature :



**Extrait du Règlement intérieur de l'Université de La Réunion**  
(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**

L'utilisation des ressources informatiques de l'Université implique le respect de ses droits de propriété intellectuelle ainsi que ceux de ses partenaires et plus généralement, de tous tiers titulaires de ces droits.

En conséquence, chaque utilisateur doit :

- utiliser les logiciels dans les conditions de licences souscrites ;
- ne pas reproduire, copier, diffuser, modifier ou utiliser des logiciels, bases de données, pages Web, textes, images, photographies ou autres créations protégées par le droit d'auteur ou un droit privatif, sans avoir obtenu préalablement l'autorisation des titulaires de ces droits.

**La contrefaçon et le faux**

Conformément aux dispositions du code de la propriété intellectuelle, toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle d'une œuvre de l'esprit faite sans le consentement de son auteur est illicite et constitue un délit pénal.

L'article 444-1 du code pénal dispose : « Constitue un faux toute altération frauduleuse de la vérité, de nature à causer un préjudice et accomplie par quelque moyen que ce soit, dans un écrit ou tout autre support d'expression de la pensée qui a pour objet ou qui peut avoir pour effet d'établir la preuve d'un droit ou d'un fait ayant des conséquences juridiques ».

L'article L335\_3 du code de la propriété intellectuelle précise que : « Est également un délit de contrefaçon toute reproduction, représentation ou diffusion, par quelque moyen que ce soit, d'une œuvre de l'esprit en violation des droits de l'auteur, tels qu'ils sont définis et réglementés par la loi. Est également un délit de contrefaçon la violation de l'un des droits de l'auteur d'un logiciel (...) ».

**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.