



HAL
open science

Effets des interactions trophiques complexes sur la structure et la stabilité des communautés d'arthropodes : implications pour le Biocontrôle

Karim Tighiouart

► **To cite this version:**

Karim Tighiouart. Effets des interactions trophiques complexes sur la structure et la stabilité des communautés d'arthropodes : implications pour le Biocontrôle. Biologie animale. Université de la Réunion, 2021. Français. NNT : 2021LARE0015 . tel-03621613

HAL Id: tel-03621613

<https://theses.hal.science/tel-03621613v1>

Submitted on 28 Mar 2022

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 : Agronomie
UMR Peuplements Végétaux et Bioagresseurs en
Milieu Tropical CIRAD - Université de La Réunion

**Effets des interactions trophiques complexes
sur la structure et la stabilité des communautés
d'arthropodes : implications pour le
Biocontrôle**

Présentée par

Karim TIGHIOUART

Soutenance publique prévue le 25 juin 2021 au Campus Sud du Tampon, devant le jury
composé de :

Bernard REYNAUD,

Professeur, Université de La Réunion

Sabrina Gaba,

Directeur de Recherche, INRAE-AGRIPOP

Joan Van Baaren,

Professeur, Université de Rennes

Samuel NIBOUCHE,

Chercheur HDR, CIRAD Directeur

Encadrant principal

Enric FRAGO, Chercheur, CIRAD, UMR PVBMT - UMR CBGP

Résumé.

Les relations entre plantes et insectes herbivores jouent un rôle clé dans la structuration des écosystèmes terrestres et régissent la dynamique des populations qui les composent. Ces relations sont souvent des interactions complexes, impliquant aussi bien des effets directs qu'indirects. Comprendre ces interactions demeure une nécessité et ce non seulement dans un objectif de mettre en place des programmes de lutte biologique, mais également afin de comprendre les dynamiques des communautés dans les écosystèmes naturels. Notre travail de recherche s'insère à l'interface entre écologie des communautés et recherche agronomique. Son objectif principal est de comprendre l'effet des interactions trophiques complexes sur la structure et la stabilité des communautés d'herbivores et de déterminer les relations entre diversité des ennemis naturels et suppression des herbivores. Les expériences ont été conçues pour tester les prévisions théoriques et les mécanismes expliquant les conséquences de ces interactions au sein des communautés. Le travail mené au cours de cette thèse comporte trois chapitres.

Dans **le premier chapitre**, nous avons déterminé l'impact de l'élimination d'une plante généraliste, *Solanum mauritianum*, sur la structure de la communauté de thrips chez *Lantana camara* et *Ipomoea indica*. L'élimination de la plante généraliste a provoqué une augmentation de l'abondance de l'espèce *Frankliniella occidentalis* chez *I. indica*. En revanche, chez *L. camara*, nous avons observé une diminution d'abondance de cette même espèce de thrips. Le traitement a également provoqué une augmentation d'abondance de l'espèce *Hercinothrips patersonii* chez *L. camara*. Malgré ces changements d'abondance de certaines espèces, l'élimination des fleurs de *S. mauritianum* n'a pas montré d'effet significatif sur l'abondance totale ainsi que la richesse spécifique de la communauté de thrips.

Dans **le second chapitre**, nous avons déterminé les effets indirects d'un ennemi naturel sur la coexistence des herbivores, leur développement sur une plante de qualité sub-optimale et enfin sur leurs changements de traits d'histoire de vie. Quatre communautés ont été mises en cage insect-proof et leur dynamique a été suivie sur plusieurs générations. Le modèle d'étude est constitué de trois espèces d'herbivores en compétition. Deux compétiteurs supérieurs, l'acarien *Tetranychus urticae* et le puceron *Myzus persicae*, ainsi qu'un compétiteur inférieur, le thrips *Echinothrips americanus*. Nous avons également intégré deux espèces d'ennemis naturels spécialistes des deux compétiteurs supérieurs : l'acarien *Phytoseiulus persimilis* (prédateur de *T. urticae*) et l'Aphidiinae *Aphidius colemani* (parasitoïde de *M. persicae*). Dans le cadre de notre expérimentation, nous avons utilisé deux espèces de plantes hôtes : le haricot (*Phaseolus* sp.) et le tabac (*Nicotiana tabacum*). Les résultats ont montré que les deux espèces d'ennemis naturels avaient un effet indirect positif sur la population du compétiteur inférieur *E. americanus*, favorisant ainsi sa survie, grâce à l'élimination des compétiteurs supérieurs *M. persicae* et *T. urticae*. De plus, nos résultats ont également montré que le parasitoïde *A. colemani*, en limitant les populations de *M. persicae* sur le tabac, était susceptible de provoquer un changement de plante hôte d'*E. americanus* vers le tabac, qui est pour lui une plante de qualité sub-optimale, avec des conséquences sur ses traits d'histoire de vie.

Dans **le troisième chapitre**, nous avons évalué l'effet de la diversité des ennemis naturels sur la suppression des herbivores et la stabilité des communautés. Nous avons organisé un système constitué de quatre espèces d'herbivores, *Tetranychus urticae*, *Myzus persicae*, *Echinothrips americanus* et *Frankliniella occidentalis*, et quatre espèces d'ennemis naturels, *Cheilomenes sulphurea*, *Aphidius colemani*, *Amblyseius swirskii* et *Nesidiocoris volucer*. Nous avons établi huit communautés où les espèces d'herbivores étaient invariables tandis que les espèces d'ennemis naturels étaient variables. Ceci nous a permis d'obtenir un gradient de diversité d'ennemis naturels, un gradient de liens trophiques totaux au sein du réseau trophique, et un gradient de liens de prédation intraguild. Les résultats ont montré que la suppression de trois des quatre espèces d'herbivores dépendait uniquement de la présence ou l'absence de la punaise prédatrice *N. volucer*. En plus de jouer un rôle sur l'abondance, cette punaise prédatrice a également eu un effet négatif sur la stabilité, augmentant le coefficient de variation des effectifs d'herbivores. Toutefois, l'effet de *N. volucer* sur *T. urticae* a été inverse, puisque l'abondance de cet acarien était positivement corrélée à la présence de l'ennemi naturel. Ce résultat nous a permis d'identifier *N. volucer* comme étant une espèce « keystone » dans cette communauté.

Mots clés : Interactions trophiques complexes - Structure et stabilité des communautés – Effets indirect – Diversité des ennemis naturels – Plante généraliste – Compétiteurs supérieurs et inférieurs – espèce « Keystone ».

Summary

The relationship between plants and insect herbivores play a key role in the structuring of terrestrial ecosystems and govern the dynamics of most insect populations. These relationships are often complex involving both direct and indirect effects. Indirect effects occur when two species interact through a third one. Understanding these interactions is important to implement biological control programs, but also to understand the dynamics of natural communities. Research in this thesis is at the interface between fundamental and applied community ecology. Its main objective is to understand the effect of complex trophic interactions on the structure and stability of herbivore communities and to determine the relationships between natural enemy diversity and herbivore suppression. The experiments were designed to test experimentally theoretical predictions and to get insights into the mechanisms underlying the dynamics of herbivore communities. The work carried out in this thesis consists of three chapters.

In the first chapter, we determined the impact of removing a generalist plant, *Solanum mauritianum*, on the community of thrips on two other plants: *Lantana camara* and *Ipomea indica*. The removal of this plant caused an increase in the abundance of *F. occidentalis* in *I. indica*, but a decrease of this same species on *L. camara*. The treatment also resulted in an increase in abundance of *H. patersonii* on *L. camara*. Despite changes in the abundance of some species, the removal of *S. mauritianum* flowers did not show a significant effect on total abundance, species richness and community composition on the other two plants.

In the second chapter, we determined the indirect effect of a natural enemy on the coexistence of three species of herbivores, their development on two plants of different quality, and on the consequences for their life history traits. Four communities were established in insect-proof cages and their dynamics were monitored over several generations. The model community consisted of three competing herbivores: two superior competitors (*Tetranychus urticae* and *Myzus persicae*) and one inferior competitor (*Echinothrips americanus*). The herbivores were attacked by two natural enemies specialized on the two superior competitors: the mite *Phytoseiulus persimilis* and the aphid parasitoid *Aphidius colemani*. The herbivores fed on two host plants: beans (*Phaseolus sp.*) and tobacco (*Nicotiana tabacum*). Our results show that both natural enemy species reduced the densities of their prey/host and as a consequence had a positive indirect effect on the population of the inferior competitor *E. americanus*. We also show that the parasitoid *A. colemani* reduced densities of the aphid *M. persicae* on tobacco and allowed *E. americanus* to thrive on this plant, which is a host of sub-optimal quality for this insect. This switch in host plant use had consequences for *E. americanus* life history traits.

In the third chapter, we evaluated the effect of natural enemy diversity on the suppression and stability of a herbivore community. We set-up a system consisting of four herbivore species, *Tetranychus urticae*, *Myzus persicae*, *Echinothrips americanus* and *Frankliniella occidentalis*, and four natural enemies, *Cheilomenes sulphurea*, *Aphidius colemani*, *Amblyseius swirskii* and *Nesidiocoris volucer*. We established eight different communities with the four herbivores, but with different natural enemy compositions. This allowed us to create a gradient of natural enemy diversity, and a gradient of intraguild predation links (i.e. links that imply predators eating predators). Our results show that suppression of most herbivore species was solely dependent on the presence or absence of the predatory bug *N. volucer*. In addition to its role on herbivore abundance, this predatory bug also reduced the variation in herbivore population sizes through time, which suggests that predator may increase the stability of herbivore populations. For the spidermite *T. urticae*, however, the effect was the opposite as the predatory bug increased its densities, probably as a result of predation on interspecific herbivore competitors.. Our study allowed us to identify *N. volucer* as a keystone species in this system.

Key words: Complex trophic interactions - Community structure and stability - Indirect effects - Diversity of natural enemies - Generalist plant - Superior and inferior competitors - Keystone species.

Qui n'avance pas recule

Je dédie ce mémoire à toute ma famille

Remerciements

J'aimerais tout d'abord remercier **Enric Frago**, mon encadrant principal, pour son soutien tout au long de cette thèse. Grâce à toi, j'ai fait énormément de progrès. Depuis que j'ai débuté mon stage de Master 1 à l'ARMEFHLOR, tu m'as accordé toute ta confiance. Tu t'es impliqué aussi bien dans mes stages de masters que dans ma thèse de doctorat. Tu m'as apporté énormément de connaissances. Plus qu'un simple travail de recherche, tu m'as formé à maîtriser R, à la rédaction d'articles, à l'analyse de données, à l'écriture d'un projet, à la présentation et à l'interprétation des résultats. Bref tu n'as pas été uniquement un encadrant, tu as été mon professeur ainsi que mon mentor. Tu seras et resteras pour moi un exemple à suivre dans le domaine de la recherche.

Je tiens à remercier ensuite mon directeur de thèse, **Samuel Nibouche**, pour l'excellente supervision dont j'ai pu bénéficier. Vos regards critiques, conseils et apports ont été précieux pour la réalisation de ce projet. Je remercie également **Bernard Reynaud** grâce à qui j'ai pu intégrer l'équipe 3.

Je tiens à remercier aussi **Marie-Ludders Moutoussamy**, pour ton assistance technique, ta joie et ta bonne humeur. Tu m'as beaucoup aidé pour la réalisation du premier chapitre et c'est grâce à toi que je pourrais obtenir mon premier article en tant que premier auteur.

Je remercie aussi **Morguen Atiama, Olivier Fontaine, Tristan Schmitt, et Ludovic Dumont** de l'équipe La Coccinelle. C'est grâce à vous que j'ai pu obtenir des ennemis naturels, matériel biologique nécessaire et primordial aux lancements de mes expérimentations. Sans vous, je n'aurais pas eu de deuxième et troisième chapitre.

Je remercie **Jean-Sébastien Cottineau** et **Jacques Fillatre** de l'ARMEFHLOR pour m'avoir permis de récupérer des thrips dans vos serres.

Je remercie les collaborateurs du CNRS Moulis, **José Montoya** et **Daniel Montoya**, ainsi que **Dirk Sanders**, avec lesquels nous avons collaboré **Frago** et moi et construit le projet de recherche du troisième chapitre. Vos suggestions dans la construction des

communautés étaient bénéfiques. Je remercie aussi **Yannick Outreman, Elodie Vercken** et **Alexandre Bout**, qui ont été des membres de mes différents comités de thèse. Vos avis, conseils et critiques m'ont été d'un grand apport dans la réalisation de cette thèse.

Je profite également pour remercier **Frédéric Chiroleu** et **Anne Doisy** pour vos conseils en statistiques et en analyses de données. Vos formations d'initiations à R et à GGLOT2 m'ont été d'une grande utilité.

Je remercie **Renaud Vitalis** et **Carine Brouat** pour leur accueil au CBGP pendant les six derniers mois de ma thèse..

Je remercie aussi **Niry Tiana Dianzinga**, ancien thésard au Cirad et actuellement docteur, les conclusions de tes travaux de recherches menés pendant ta thèse m'ont été importantes dans la construction de mon premier chapitre de thèse.

Je remercie **Sandro Moretti** ancien stagiaire de **Frago**, tes résultats de stage ont été un plus pour écrire le projet de mon deuxième chapitre. Je remercie également Laura MADELINE, qui m'a aidé sur terrain pour mon premier chapitre.

Je remercie **Martial Grondin, Jim Payet, Serge Glenac** et **Richard Tibere** pour votre joie et bonne humeur quotidienne au laboratoire.

Je tiens à remercier tous mes collègues doctorants et docteurs avec qui j'ai partagé toute mon aventure au 3P pendant trois ans : **Ismael, Paola, Anziz, Hassina, Cathucia, Sébastien, Nicolas, Pauline, Benoit, Ahmed, Gaëlle, Maéva, Félicien, Tsiory, Olivier** et **Alizée**.

Je remercie également l'équipe « Brocolis On Fire » avec qui j'ai passé de merveilleux moments à l'île de La Réunion : **Arnaud, Quentin, Hélène, Marine, Nathan, Margot, Ariana, Justin, Mathis, Julien, Mathilde, Elisa, Antoine, Terence, François, Claire, Nora, Chloé, Lysa**. Les soirées aux cases, les randos, les mardis gastronomies, les week-ends barbecues, les sorties en plages et aux volcans furent des moments inoubliables !

Je remercie aussi **Jocelyn, Mao, Mathieu** et **Faly** pour les soirées foot à la Playstation au Crous. Et enfin merci à ceux que j'aurais malencontreusement oublié....

Sommaire

<u>Introduction générale</u>	1
I. Contexte de la thèse.....	2
II. Les interactions entre les plantes et les insectes herbivores.....	4
a) Les insectes s'adaptent face aux défenses des plantes.....	7
b) De généralistes à spécialistes.....	8
c) Changement de plante hôte.....	12
III. Interactions interspécifique entre espèces d'herbivore : La Compétition.....	14
IV. Interactions herbivore-ennemi naturel.....	16
a) Diversité des ennemis naturels et suppression des herbivores.....	17
b) Prédation intra-gilde.....	20
V. Les implications sur la gestion des ravageurs de culture.....	23
a) herbivores et prédateurs généralistes versus spécialistes : conséquence sur la lutte biologique.....	23
b) Impact des interactions complexes sur l'émergence des nouveaux ravageurs.....	26
c) Comprendre les interactions entre ennemis naturels pour améliorer le contrôle biologique.....	29
<u>Chapitre 1</u> : Impact de l'élimination de ressource florale sur une communauté d'insecte floricole.....	51
Résumé.....	52
ARTICLE 1 Experimental flower removal impacts a flower-visiting insect community.....	55
Références bibliographiques.....	70

<u>Chapitre 2</u> : Impact des effets indirects d'un ennemi naturel sur le changement de plante hôte associé et de traits d'histoire de vies.....	85
Résumé.....	86
ARTICLE 2 An indirect effect of a predator on herbivore host shift with associated changes in life history traits.....	90
Références bibliographiques.....	107
<u>Chapitre 3</u> : Effet de la diversité des ennemis naturels sur la suppression des herbivores et la stabilité des communautés.....	122
Résumé.....	123
ARTICLE 3 The effect of natural enemy diversity on herbivore suppression and community stability, an experimental study.....	126
Références bibliographiques.....	147
<u>Discussion générale</u>	163
I. L'importance des effets indirects.....	163
II. La diversité des ennemis naturels et la suppression des herbivores.....	168
III. Perspective.....	172
a) Les traits du paysage ou comment l'impact de l'élimination d'une plante généraliste dépend de l'environnement.....	172
b) Traits d'histoire de vie et lutte biologique : une relation méconnu mais réelle.....	173
c) Ce n'est pas la quantité mais la qualité des ennemis naturels qui fait la réussite d'un programme de lutte biologique.....	174
<u>IV. Conclusion générale</u>	175
Références bibliographiques.....	178

Introduction générale

Introduction générale

I. Contexte de la thèse.

Les insectes forment un groupe d'organismes extrêmement diversifié avec près de 62% des 1.6 millions d'espèces d'organismes vivants décrits sur terre (Roskov et al. 2016), soit plus de 750.000 mille espèces décrites (**figure n°1**). Ils jouent un rôle important dans le cycle des nutriments, et par extension, dans le fonctionnement des écosystèmes (Weisser, Siemann, and Sieman 2004). Lorsqu'ils interagissent avec les plantes, on les retrouve comme herbivores, pollinisateurs, disperseurs de graines, prédateurs, parasitoïdes, détritivores ou encore comme espèce-ingénieurs (Barton and Evans 2017). Dans les écosystèmes terrestres, la plupart des plantes sont associées à au moins une espèce d'insecte (Kaplan and Denno 2007). Ces associations plantes-insectes, sont soit mutualistes (comme la pollinisation) soit antagonistes (comme l'herbivorie), et confèrent aux insectes la capacité d'influencer la physiologie et la dynamique des populations de plantes (Price et al. 2011).

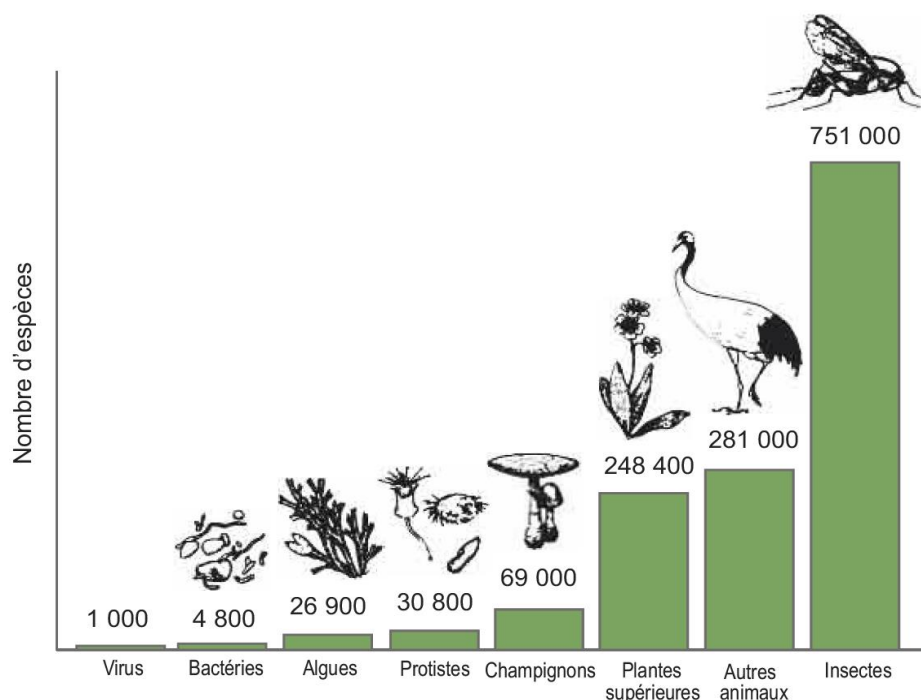


Figure n°1. Répartition de la biodiversité connue de la Science d'après Hunter (1996).

Les relations entre plantes et insectes sont régies par des processus écologiques dont les plus importants sont les interactions entre espèces. Les plantes, n'étant pas des êtres mobiles, mettent en place des mécanismes de défense face aux attaques des bio-agresseurs, et plus particulièrement des herbivores. Ces défenses, qu'elles soient physiques (trichomes, etc) ou chimiques (composés répulsifs, etc) sont susceptibles d'influencer la biologie des herbivores. Ehrlich and Raven (1964), en comparant des groupes de papillons et leurs hôtes, ont observé que ces traits défensifs des plantes ont donné lieu à l'existence d'une coévolution avec les insectes, provoquant ainsi l'apparition de nouvelles espèces (spéciation) suite à une radiation adaptative expliquant la grande diversité des espèces d'insectes observée aujourd'hui. Ces traits défensifs ont également d'autres rôles sur les herbivores, agissant parfois sur leurs abondances ainsi sur que leur valeur sélective. Les plantes ont donc un autre effet écologique important vis-à-vis des herbivores : celui de réguler leurs populations (Price et al. 2011). C'est l'effet Bottom-up des plantes sur les herbivores (**figure n°2a**). D'un autre côté, les ennemis naturels des herbivores tels que les insectes prédateurs et parasitoïdes, jouent également un rôle très important dans cette régulation (Philpott 2013). Allant jusqu'à empêcher ces derniers d'entrer en pullulation (=outbreaks). C'est l'effet Top-Down des ennemis naturels sur les herbivores (**figure n°2b**). De nos jours, de nombreuses études ont démontré que les deux effets, top-down et bottom-up, ont un impact sur l'abondance et la régulation des populations d'herbivores, mais également sur leur évolution, leur distribution et leur dynamique (Vidal and Murphy 2018).

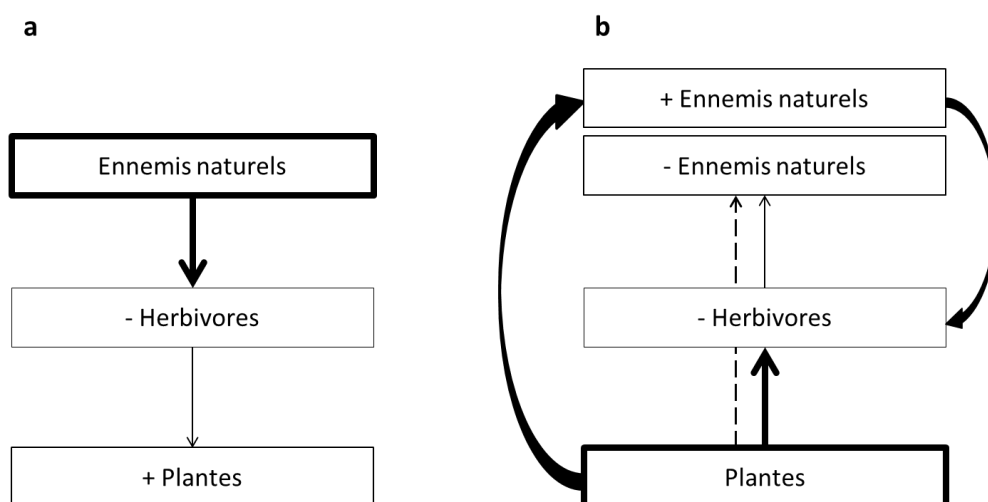


Figure n°2. Schéma présentant la régulation des populations d'herbivores (a) par les ennemis naturels (effet « Top Down ») et (b) par les plantes (effet « Bottom up »). Les interactions directes sont représentées en traits pleins tandis que les interactions indirectes sont représentées en pointillés. Les plantes peuvent agir aussi bien de manière indirecte (via les herbivores) que directe sur les performances des ennemis naturels.

Dans les relations plantes-herbivores, il est aussi courant que deux espèces d'herbivores partagent une plante hôte commune et entrent en compétition. Il s'agit de la compétition interspécifique qui se produit entre deux espèces de même niveau trophique. Les communautés d'arthropodes, sont normalement très diverses, et dans ces systèmes, des interactions complexes peuvent avoir lieu. En effet, lorsque deux espèces d'herbivores sont en compétition pour une plante, et ceci en présence d'un ennemi naturel, l'activité de ce dernier ne se limite pas à simplement exercer un effet top-down, mais il influence la compétition entre les deux espèces d'herbivores (Hunter, Varley, and Gradwell 1997). Des interactions complexes peuvent donc entrer en jeu, notamment des effets indirects, où la présence d'une espèce provoque des effets sur une autre au travers d'une troisième. C'est le cas notamment de la compétition apparente, où une espèce d'herbivore provoque un effet indirect négatif sur une autre espèce d'herbivore par l'intermédiaire d'un ennemi naturel commun. Ces interactions montrent que les espèces sont liées entre elles par des interactions plus ou moins complexes, où la présence ou l'élimination d'une seule ou plusieurs espèces dans un système tri-trophique pourraient modifier la structure de la communauté. Dans le cadre de notre travail de recherche, nous allons plus particulièrement nous intéresser aux interactions existant entre des espèces de différents niveaux trophiques, et aux conséquences du changement d'une structure de communauté sur l'abondance et le comportement des espèces.

D'un point de vue agronomique, l'étude de ces interactions pourrait avoir un rôle important dans le cadre d'un programme de lutte biologique. Malgré l'utilisation de méthodes chimiques basées sur des pesticides, les pertes de rendement liées aux insectes ravageurs de cultures restent importantes. En effet, les dégâts de ces derniers ont été estimés à près de 18 % de pertes de rendement à l'échelle mondiale (Oerke 2006). Les pesticides utilisés ont montré leurs limites dans la gestion des ravageurs des cultures. Ces insecticides peuvent avoir un effet inducteur de résurgence au sein des populations des insectes visés, lié à leur effet négatif sur les ennemis naturels des insectes ravageurs (Deguine et al. 2017). D'autres phénomènes induisant une baisse de la sensibilité des insectes ravageurs aux insecticides sont expliqués par l'apparition de résistances (Martin and Sauerborn 2012). Le nombre d'espèces d'arthropodes ayant développé une résistance à un ou plusieurs insecticides a significativement augmenté ces dernières années. C'est dans un contexte complexe concernant l'avenir de l'agriculture, les changements climatiques et la protection de la nature que des alternatives à l'agriculture conventionnelle sont apparues. Avec la prophylaxie et la gestion des habitats, la lutte biologique est l'un des piliers de la protection des cultures, qui se base sur la connaissance des

réseaux trophiques dans la régulation des bioagresseurs (Deguine et al. 2017). Toutefois, l'apparition d'interactions directes et indirectes dans une communauté composée d'une multitude d'espèces rend difficile la prévision des effets des ennemis naturels sur la suppression des herbivores. De ce fait, avant de s'engager dans un programme de lutte biologique, il serait primordial de comprendre les interactions qui entrent en jeu lors de l'introduction d'un ou de plusieurs ennemis naturels, afin de garantir la réussite de ce programme.

II. Les interactions entre les plantes et les insectes herbivores.

De nombreux écologues avancent que l'origine de la forte diversité spécifique chez les insectes serait liée à la biomasse des plantes terrestres (Schoonhoven, Jermy, and van Loon 1998). En effet, les ressources que représentent les plantes pour les insectes sont considérables. L'augmentation de la diversité structurale des plantes, qui se définit comme étant une importante variation de leur morphologie, offre davantage de nutriments et de refuges aux insectes herbivores, ce qui aurait pour conséquence d'accroître leur richesse spécifique (Wenninger and Inouye 2008), ainsi que leur abondance (Price et al. 2011). Cependant, cette hypothèse implique que la diversité spécifique des herbivores est déterminée par le règne végétal.

Les herbivores représentent près de 90% de l'ensemble des espèces d'insectes (Price et al. 2011). En effet, de nombreux auteurs rapportent que les insectes herbivores et les plantes se sont influencés mutuellement (Tilmon 2008; T. Schowalter 2006; Snow and Thompson 1984); l'effet sélectif des herbivores sur l'évolution des défenses des plantes et la contre-adaptation des herbivores à la large gamme de défenses physiques et chimiques des plantes ont provoqué un effet d'évolution réciproque, favorisant ainsi la diversité des herbivores et des plantes (Price et al. 2011). Selon Tilmon (2008), l'herbivorie a eu un plus fort impact sur le processus de diversification des insectes en comparaison avec d'autres modes d'alimentation comme la prédation et la saprophagie, considérant la faible diversité des insectes appartenant à ces deux derniers modes alimentaires.

Les relations entre plantes et herbivores sont donc très étroites. Des études ont montré que la diversité spécifique des insectes herbivores est positivement corrélée avec la diversité spécifique des plantes (K. Zhang et al. 2016). En effet, les plantes constituent pour les insectes herbivores une ressource de nutriments de base. Lorsque la richesse spécifique des plantes

augmente, cela a pour effet d'augmenter la diversité de niches et les plantes peuvent ainsi promouvoir potentiellement une large gamme et variétés d'espèces d'herbivore (Hartley and Jones 2003). Toutefois, cet effet des niveaux trophiques inférieur (la plante) sur les niveaux trophiques supérieur (l'herbivore) peut également avoir un impact sur l'abondance des insectes herbivores. Cet impact est qualifié de contrôle ascendant ou d'effet « bottom-up ».

Ces dernières décennies, de nombreux écologues se sont interrogés sur les manières dont le contrôle bottom-up a un effet sur le contrôle biologique des herbivores dans le cadre de la mise en place d'un programme de lutte biologique. Leurs observations ont montré que la diversité des plantes pouvait avoir un effet sur l'abondance des herbivores. Par exemple, Di et al. (2018) ont montré qu'au sein d'une parcelle de type polyculture (avec forte diversité de plantes), l'abondance de l'aleurode *Bemisia tabaci* était plus faible par rapport aux parcelles de type monoculture (avec faible diversité de plantes).

En plus de la diversité, la biomasse des plantes peut également avoir un effet sur l'abondance des herbivores, c'est ce que Tenow et Bylund (Tenow and Bylund 2000), dans leur étude sur la dynamique de l'espèce *Epirrita autumnata*, ont pu observer : plus la biomasse de la plante *Betula pubescens* augmente et plus l'abondance de cet herbivore augmente également. Une autre caractéristique peut également moduler les effets bottom-up, il s'agit des traits défensifs des plantes. Ces traits peuvent être d'ordre phytochimique (ex : glycoalcaloïde) ou physique (ex : trichomes) et limitent la destruction des plantes par les herbivores. Dans les traits phytochimiques on parle par exemple de substances qui vont diminuer la valeur nutritive de la plante, augmenter leur toxicité, ou donner un goût déplaisant dans les tissus à travers de la sécrétion des substances répulsives (Richards et al. 2015). Newton et al.(2009) ont ainsi étudié l'effet de la sinigrine et du butyl-glucosinolate, deux métabolites secondaires présents chez le chou sauvage *Brassica oleracea*. Ces observations ont montré que les plants de choux sécrétant de la sinigrine étaient moins attaqués par le puceron *Brevicoryne brassicae* que ceux sécrétant du butyl-glucosinolate. En effet, contrairement au butyl-glucosinolate, la sinigrine est un composé toxique pour *B. brassicae*.

Pour ce qui est des défenses physiques, un bon exemple sont les barrières physiques des plantes qui peuvent limiter les attaques des herbivores. Ces barrières physiques peuvent être une cuticule cireuse et/ou le développement d'épines, de setae et de trichomes (**Figure n°3** ; Descombes et al. 2020). Ces défenses structurelles dissuadent les herbivores de s'alimenter sur les plantes (Mitchell et al. 2016) ou réduisent directement leur abondance

(Hanley et al. 2007). Par exemple, T. D. Schowalter (2013) a montré que l'alimentation des larves de *Pieris rapae* sur des plants de moutarde noire (*Brassica nigra*), provoque chez ces derniers le développement de nouvelles feuilles avec une proportion plus élevée de trichomes.

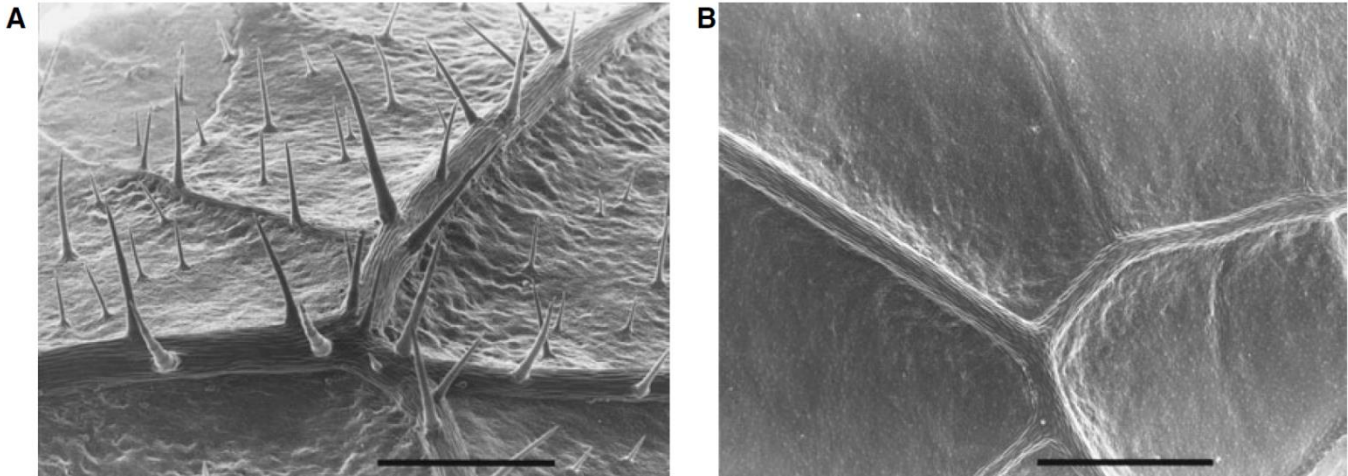


Figure n°3. Image issu d'un Microscopie électronique à balayage d'une feuille contenant des trichomes (A) et d'une autre glabre (B) issus chacune de deux cultivars de poivron différent. Échelle ¼ de mm. D'après (Schoonhoven, Jermy, and van Loon 1998)

a) Les insectes s'adaptent face aux défenses des plantes.

Il est souvent admis que les herbivores ont adopté des traits et des stratégies adaptatives face à ces systèmes de défense physiques et chimiques des plantes. Ces traits, qualifiés de « caractères offensifs des herbivores » (= « herbivore offense »), sont constitués de l'ensemble des caractères qui permettent aux herbivores de consommer leurs plantes hôtes (Karban and Agrawal 2002). Ces « traits offensifs » se manifestent par des choix de sites d'oviposition, la synthèse d'enzymes qui s'opposent aux métabolites secondaires élaborés par la plante ou simplement la séquestration de ces derniers, l'adaptation morphologique, ou l'adaptation à travers l'acquisition de symbiontes (microbes), ou l'induction de galles, etc. Par exemple, les larves du sphinx du tabac *Manduca sexta*, détoxifient des métabolites secondaires de *Nicotiana tabacum* grâce à la production d'enzymes cytochromes P450. Lors de l'ingestion de nicotine, l'induction de l'enzyme cytochrome P450 par *M. sexta* permet à cet herbivore de pouvoir se nourrir des tissus végétaux malgré la présence de nicotine (Snyder and Glendinning 1996).

En 1964, Ehrlich et Raven ont proposé l'idée que les insectes herbivores et leurs plantes hôtes sont en constante « course à l'armement » à travers une évolution réciproque (ou une coévolution) qui a donné lieu à la diversité qu'on observe aujourd'hui. Dans les relations plantes-herbivores, cette évolution se manifeste par des changements évolutifs au niveau des traits d'une espèce d'herbivores en réponse aux traits d'une plante hôte et vice-versa. A titre d'exemple, une analyse de différentes populations de panais sauvage *Pastinaca sativa* et de son herbivore spécialiste *Depressaria pastinacella* a montré que les populations de ces plantes étaient polymorphiques avec quatre phénotypes majeurs présentant des différences de composition en furanocoumarines, qui jouent un rôle dans la défense des plantes. Quant à l'herbivore, ses populations ont également montré qu'elles présentaient plusieurs phénotypes adaptés à métaboliser les différents types de furanocoumarines (May R. Berenbaum 2002).

Les insectes ont développé la capacité de répondre aux réactions de défense des plantes par le biais de processus physiologiques, métaboliques ou comportementaux. En effet, de nombreuses études expérimentales ont montré que les herbivores étaient capables de s'adapter très vite à leurs plantes hôtes. Par exemple, les populations de *Tetranychus urticae* adaptées au haricot sont capables, en moins de dix générations, de s'adapter et de montrer un meilleur développement et un taux de mortalité plus faible sur des plantes de tomates et de brocolis initialement résistantes à cette espèce d'herbivore (Fry 1989).

Malgré l'existence de nombreuses recherches sur l'adaptation des insectes aux plantes hôtes, l'effet des ennemis naturels des herbivores sur ces adaptations n'a été que peu étudié (Pelletier, Garant, and Hendry 2009). *Dans le cadre de notre travail, nous avons étudié le rôle du réseau d'ennemis naturels sur le changement de plante hôte du thrips *Echinothrips americanus*, et les conséquences de ce changement au niveau de ses traits d'histoire de vie (chapitre deux).*

b) De généralistes à spécialistes.

Au cours de l'évolution, les insectes herbivores se sont diversifiés et spécialisés. Toutefois, malgré ce processus de spécialisation, on observe encore aujourd'hui une forte variation du nombre de plantes qu'une espèce d'herbivores peut consommer et sur lesquelles elle peut s'y développer. Les insectes qui ne se trouvent que sur une ou quelques espèces végétales étroitement apparentées sont appelés monophages. De nombreuses larves de lépidoptères, d'hémiptères et de coléoptères entrent dans cette catégorie. Les insectes oligophages, tels que le papillon blanc du chou (*Pieris brassicae*) et le doryphore de la pomme de terre (*Leptinotarsa decemlineata*), se nourrissent de plusieurs espèces de plantes appartenant à la même famille : les Brassicacées et les Solanacées, respectivement. Les espèces d'insectes polyphages semblent n'exercer que peu de choix et acceptent de nombreuses plantes appartenant à différentes familles (Price et al. 2011). Le puceron vert du pêcher (*Myzus persicae*), par exemple, peut se nourrir de plus de 50 familles de plantes (Hong et al. 2019). Cette classification en trois catégories (monophage, oligophage et polyphage) est cependant assez arbitraire, car il est difficile de maintenir des définitions précises de la monophagie et de l'oligophagie. Il existe en effet un spectre gradué entre les espèces qui s'alimentent d'un seul type de plantes et celles qui consomment régulièrement plusieurs types divers (Ali and Agrawal 2012). De plus, des populations d'une même espèce d'insecte peuvent montrer différentes préférences de plantes hôtes et ceci en fonction de leur répartition géographique. Plus encore, des individus d'une seule et même population peuvent montrer un choix plus restreint à une plante hôte donnée en comparaison à l'ensemble de la population dont elles font partie (Koyama, Yao, and Akimoto 2004).

Il est donc plus simple de distinguer les espèces spécialistes (monophages et oligophages) des espèces généralistes (polyphages). Bien que cette classification en deux catégories reste parfois subjective, il est généralement admis que les espèces d'herbivores généralistes s'alimentent de plantes appartenant à des familles indépendantes d'un point de

vue phylogénétique, tandis que les espèces spécialistes ne s'alimentent que d'une seule famille ou d'un seul genre botanique (Schoonhoven, Jermy, and van Loon 1998).

D'un point de vue évolutif le comportement spécialiste des insectes herbivores est dérivé du comportement généraliste, bien qu'il y ait certaines exceptions (Schoonhoven, Jermy, and van Loon 1998). Il existe de nombreux facteurs qui peuvent entrer en jeu afin de promouvoir l'évolution vers la spécialisation et l'adaptation des insectes herbivores, les plus importants sont les changements évolutifs spécialisés à la détoxification et la séquestration des composés issus des plantes (Karban and Agrawal 2002). Ces deux mécanismes permettent aux insectes spécialistes d'exploiter les plantes non seulement comme ressource alimentaire mais également d'exploiter les métabolites des plantes pour leur propre défense contre d'autres ennemis naturels à travers la séquestration (Erb and Robert 2016). Toutefois, ces adaptations chez les spécialistes peuvent avoir des coûts et limiter leur développement sur d'autres plantes, qui peut donner lieu à la dite spécialisation.

Cette théorie de spécialisation de plante-hôte a conduit de nombreux écologues à s'interroger sur les aptitudes des insectes généralistes, ce qui les a conduits à proposer l'hypothèse du "Jack of all trades – master of none". Cette dernière défend l'idée qu'un insecte généraliste peut être présent sur multiples ressources mais n'en est jamais le « maître » (**Figure n°4**). Selon Ali and Agrawal (2012), cela fait près de 40 ans que cette hypothèse a largement été adoptée par la communauté scientifique qui voit chez les insectes spécialistes des espèces capables de mieux surmonter les défenses des plantes par rapport aux insectes généralistes. Néanmoins, de nombreuses études récentes ont remis en cause cette hypothèse. En effet, la notion selon laquelle les spécialistes seraient plus résistants face aux défenses des plantes est très répandue mais non systématique. De nombreux cas d'insectes spécialistes négativement impactés par les composés défensifs des plantes incluent : l'espèce *Depressaria pastinacella* qui est souvent sensible au furanocoumarines (M. R. Berenbaum, Zangerl, and Lee 1989), le papillon ocellé *Junonia coenia* sensible aux iridoïdes glycosides (Adler, Schmitt, and Bowers 1995), le monarque *Danaus* se nourrit d'ascléride et séquestre les cardénolides contenu chez *Asclepias humistrata* (Zalucki, Brower, and Alonso-M 2001), et la piéride de la rave *Pieris rapae* qui s'intoxique avec des isothiocyanates (Agrawal and Kurashige 2003). La question principale ainsi posée serait de savoir comment de nombreuses espèces d'insectes spécialistes ne sont pas totalement tolérantes aux défenses des plantes et ceci malgré le processus de spécialisation aux plantes hôtes. La réponse à cette question est simplement liée à la digestibilité des tissus végétaux dont se nourrissent ces insectes spécialistes. En effet,

contrairement aux défenses physiques externes (trichomes, épines, etc), les plantes ont également développé des structures défensives nommées « réducteurs de digestibilité » (= « digestibility reducers ») (Feeny 1976). Ces structures défensives, à l’instar de la cellulose, la cutine et la lignine ; sont totalement indigestes pour les insectes spécialistes. Ces traits défensifs peuvent être nocifs pour ces derniers, et ceci même s’ils sont tout à fait aptes à résister aux toxines des plantes. Ce phénomène montre ainsi les limites des spécialistes.

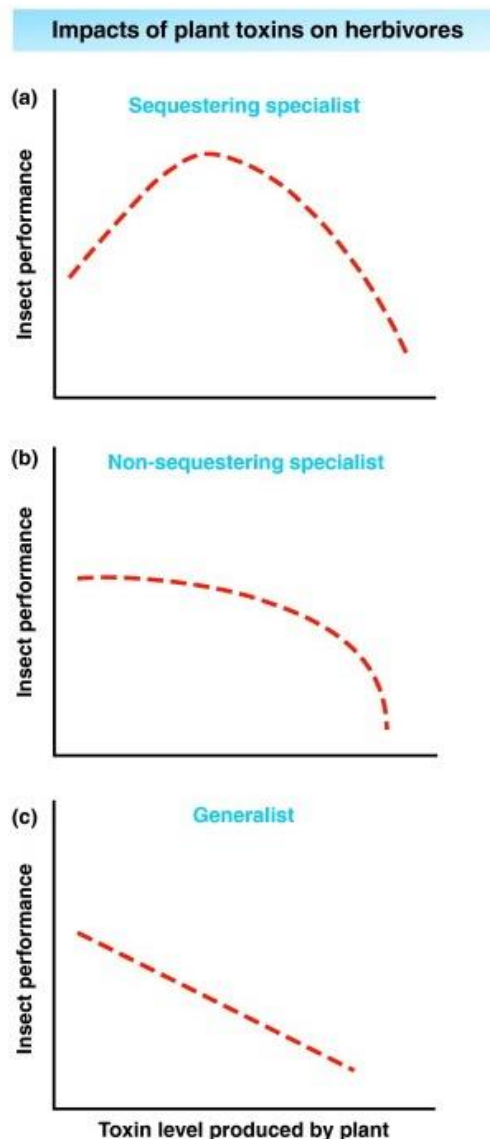


Figure n°4. Performance de trois types d’herbivores en fonction du niveau de toxicité des plantes. Les herbivores spécialistes capables de séquestrer les toxines (a) sont protégés des ennemis naturels, tandis que les herbivores spécialistes incapables de séquestrer ces mêmes toxines (b) ne sont pas protégés. Ces deux types d’herbivores spécialistes sont tolérants aux toxines à de faibles niveaux uniquement. Les herbivores généralistes (c) sont quant à eux sensibles aux toxines et leurs performances diminuent au fur et à mesure que la toxicité des plantes augmente.

Comme nous l'avons vu précédemment, les plantes ont évolué vers la production d'une large gamme de composés chimiques qui procurent une défense contre les herbivores. Ces composés sont la clé pour comprendre le processus de spécialisation de plante hôte chez les herbivores. Certaines espèces généralistes sont capables de supprimer ou détoxifier une large gamme de ces composés chimiques (Dermauw et al. 2013). Cette aptitude leur permet ainsi de pouvoir consommer des plantes hautement toxiques (Hartmann et al. 2005), ainsi qu'une large gamme de plantes hôtes moins toxiques. Cela rend ainsi la défense des plantes plus efficace à l'encontre des spécialistes que des généralistes (Karban and Agrawal 2002; Després, David, and Gallet 2007).

Du point de vue de la différence d'oviposition entre généralistes et spécialistes, Egan and Funk (2006) rapportent que le fait d'avoir une gamme d'hôtes plus large est corrélé à la fois à la détection d'une plante hôte de qualité inférieure et à un temps d'évaluation de l'hôte plus long. Ainsi, en acceptant une plus large gamme de plantes hôtes, les généralistes ont plus d'alternatives pour pondre, mais augmentent aussi leur probabilité de pondre sur des plantes de moins bonne qualité impliquant une faible valeur sélective (Mayhew 1997).

*De nombreuses études se sont limitées à comparer les espèces généralistes et spécialistes sans prendre en compte l'impact de la communauté dans son ensemble. La dégradation de l'environnement aboutit à une réduction des ressources végétales pour les herbivores (déforestation, agriculture, etc). Une question serait de savoir qui des espèces généralistes ou des spécialistes sont les plus impactées par l'élimination d'une espèce de plante hôte qui leur est commune. En théorie, si une espèce d'herbivore est généraliste, l'élimination d'une de ses plantes hôtes au sein de son milieu aboutirait simplement à un changement d'hôte, tandis que les herbivores spécialistes, qui se caractérisent par une gamme d'hôtes plus limitée, seraient plus impactés et courraient le risque d'entrer en extinction. Dans le cadre de notre thèse, **le premier chapitre** vise à étudier l'impact de l'élimination de ressources florales (par l'intermédiaire de l'élimination d'une plante généraliste) sur l'abondance et la diversité des espèces de thrips herbivores généralistes et spécialistes. Parmi les questions de recherche de ce chapitre, nous souhaitons déterminer lesquelles parmi les espèces de thrips généralistes ou spécialistes sont les moins impactées lors de l'élimination de leur plante hôte.*

c) Changement de plante hôte

Une question centrale en écologie évolutive est de comprendre ce qui rend possible un changement d'hôte (et/ou une expansion de gamme d'hôte) chez les herbivores afin d'expliquer l'émergence de nouvelles espèces et l'existence d'une riche diversité chez les insectes herbivores. Il a généralement été admis que la spéciation chez les herbivores se produisait en situation allopatrique. Cette dernière se produit lorsque des populations sont isolées dans l'espace, soit par fragmentation de l'habitat (une zone de distribution est séparée en deux par l'apparition d'un obstacle) ou par la migration, et qui du fait de cet isolement ne peuvent plus échanger de matériel génétique. Ces dernières décades, des recherches ont montré que la spéciation peut également se produire en situation sympatrique (Berlocher and Feder 2002). Cela se produit par l'apparition d'une nouvelle espèce sur une aire de répartition chevauchante avec celle de l'espèce d'origine. Ce type de spéciation suppose également qu'une « barrière intrinsèque » à la reproduction se met en place, puisque les deux groupes occupent la même aire géographique mais ne peuvent se reproduire. Cette « barrière intrinsèque » peut survenir notamment lorsque des populations d'une même espèce se développent sur différentes plantes hôtes. Par exemple, en Amérique du Nord, *Rhagoletis pomonella*, a toujours été considéré comme une espèce courante sur l'aubépine américaine *Crataegus mollis*. Il y a 150 ans, lors de la mise en culture des premiers pommiers européens *Malus domestica* en Amérique du Nord, *R. pomonella* a commencé à s'attaquer à ces derniers. Avec les années, une population de *R. pomonella* s'est différenciée progressivement, privilégiant le pommier plutôt que l'aubépine (Yee et al. 2012). De nos jours, aucun caractère morphologique ou comportemental ne différencie les mouches du pommier et celles de l'aubépine, mais les accouplements des individus de chaque population ne sont pas aléatoires : une barrière pré-copulatoire semble s'établir et un isolement reproductif se réaliser entre les deux populations (Feder and Filchak 1999).

Selon Farrell (1998) les plantes hôtes constituent des environnements qui se caractérisent par des pressions de sélection pour les insectes herbivores. Comme nous l'avons vu précédemment, l'adaptation de ces derniers à se nourrir d'une plante hôte est susceptible de les conduire à la mise en place du phénomène dit « herbivore offense » (Karban and Agrawal 2002). En effet, de nombreuses études ont mis en évidence que ces adaptations aux plantes hôtes, aboutissent chez les insectes à des changements au niveau comportemental mais

également au niveau physiologique, ce qui a pour conséquence d'affecter les stratégies des traits d'histoire de vies chez les insectes herbivores (Stone 2000).

Caswell (1983) rapporte que lorsqu'un insecte s'installe sur une plante hôte différente de celle de sa génération maternelle, la relation préférence-performance est susceptible d'altérer les performances des traits d'histoire de vie. Par exemple, dans le cas où une plante est extrêmement attractive pour un insecte mais pauvre en ressources nutritive pour ce dernier, le passage de l'herbivore sur cette plante pourrait présenter chez l'insecte une augmentation de son temps de développement, une réduction de la taille de ses adultes ainsi qu'une faible survie des larves (Rios et al. 2013). Au final, la population de l'herbivore serait susceptible de présenter un développement négatif voir même une extinction locale.

En revanche, Price (1994) souligne qu'une espèce d'herbivore serait au contraire, capable de s'adapter à sa nouvelle plante hôte, et que ses changements de traits d'histoire de vie peuvent donner lieu à une pullulation de la population (« eruptive outbreaks »). Par exemple, une expérience menée par Savković et al. (2016) sur une population d'*Acanthoscelides obtectus*, avec pour hôte ancestral *Pisum sativum*, était capable de s'adapter au bout de 48 générations sur une nouvelle plante hôte *Cicer arietinum*. Cette adaptation chez l'herbivore s'est traduite par des changements au niveau des traits d'histoire de vie avec un allongement du temps de développement des larves, une augmentation de la masse, une reproduction plus précoce, une durée de vie plus courte et ceci en comparaison avec les traits des populations issues de l'hôte ancestral *P. sativum*. Au final, la population présente sur sa nouvelle plante hôte montrait une abondance semblable à celle présente sur l'hôte ancestral.

*Dans ce présent travail de recherche, nous allons intégrer des questions portant sur les conséquences d'un changement de plante hôte au sein des communautés d'arthropodes. Dans le **premier chapitre** de cette thèse, nous avons étudié si et comment la perte de ressources florales avait un effet sur le changement de plante hôte, l'abondance et la diversité de plusieurs espèces de thrips, et ce afin de voir comment la structure d'une communauté de thrips floricoles est modulée suite à cette altération. Le **second chapitre**, a pour objectif de déterminer quelles sont les conséquences du changement de plante hôte sur les traits d'histoire de vie du thrips *E. americanus*, dans le contexte d'un changement de plante hôte, conséquence directe des changements au sein du réseau d'ennemis naturels.*

III. Interactions interspécifique entre espèces d'herbivore : La Compétition

Quand les conditions leur sont favorables, la plupart des insectes se caractérisent par un potentiel d'accroissement rapide de leurs populations et donc, de surexploitation des ressources. Il en résulte une pullulation de la population de l'herbivore, s'accompagnant par une destruction massive des plantes (Ekholm et al. 2020). Il existe de nombreux facteurs pouvant limiter ces débordements chez les insectes, ces facteurs sont généralement liés à la plante hôte, l'environnement ou la présence d'ennemis naturels (Price et al. 2011; T. D. Schowalter 2013). Toutefois, un autre facteur intrinsèque joue également un rôle prépondérant, il s'agit de la compétition pour les ressources (alimentaires, refuges, sites d'oviposition, etc) (Ferrenberg and Denno 2003). Cette dernière exerce un frein au développement démographique des populations d'insectes à travers un impact négatif sur leur fécondité et leur survie. Ainsi, la compétition peut être définie comme une interaction entre individus partageant une ressource commune limitée (Morin 2011), il en résulte une réduction de l'abondance et de la fitness des individus impliqués (Ferrenberg and Denno 2003). Pour qu'une compétition ait lieu, les organismes doivent partager une ressource limitante commune. C'est pourquoi la compétition est souvent perçue comme une interaction négative-négative réciproque pour les deux adversaires. Toutefois, il existe une variation différente concernant la forme que prend l'interaction compétitive entre deux espèces. En effet, la compétition entre deux espèces peut aboutir à un effet asymétrique où une seule partie peut en subir la conséquence (effet unilatéral) (Grether et al. 2009). De ce fait, l'espèce compétitrice ayant pris le dessus est considérée comme le compétiteur supérieur, tandis que l'autre espèce, est considérée comme le compétiteur inférieur (**figure n°5** ; Paini, Funderburk, and Reitz 2008).

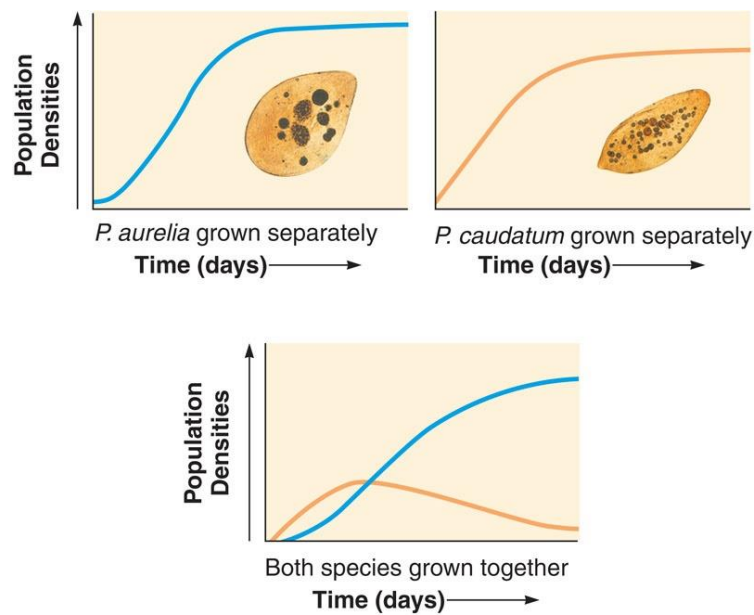


Figure n°5. L'expérience originelle de Gause, réalisée sur des paramécies, consistait à quantifier une population de *Paramecium caudatum* et une population de *Paramecium aurelia* cultivées dans le même milieu nutritif. L'expérience montre que *Paramecium aurelia* est l'espèce la plus compétitive et élimine l'autre en quelques jours. (D'après Begon, Townsend, and Harper 2006)

Chez les insectes herbivores, la compétition par interférence est fréquente. Elle se produit lorsqu'une espèce a largement accès à une ressource, mais qu'elle prive une autre espèce de cette même ressource (Price et al. 2011; Schoonhoven, Jermy, and van Loon 1998). Cette interaction inclut soit une interférence directe entre herbivores, soit une production de composés chimiques (composés dissuasifs ou kairomones) qui entrave l'exploitation, l'alimentation et/ou l'oviposition de l'autre espèce (Kaplan and Denno 2007).

La plupart des formes de compétition sont asymétriques, le compétiteur inférieur sera inapte à occuper le même habitat que celui du compétiteur supérieur. Si ce dernier envahit l'habitat d'un compétiteur inférieur, alors deux scénarios sont possibles pour le compétiteur inférieur : i) l'extinction suite à la pression de compétition, ou ii) le déplacement vers un nouvel habitat afin d'éviter cette dernière. Ce phénomène est appelé le déplacement compétitif. DeBach (1966) a défini ce type de compétition comme étant « l'élimination dans un habitat donné, d'une espèce par une autre possédant la même niche écologique ». Chez les herbivores, la plupart des exemples de déplacement compétitif dérivent de situations où une nouvelle espèce est introduite dans un milieu (Reitz and Trumble 2002) et oblige les autres espèces à chercher une nouvelle plante hôte. Par exemple, la mouche méditerranéenne des

fruits, *Ceratitis capitata*, a été introduite d'Europe en Australie vers 1897. Elle a ensuite été déplacée graduellement autour de Sydney par la mouche des fruits du Queensland *Bactrocera tryoni*, qui a envahi l'Australie au début du 20^{ième} siècle (DeBach 1966). A Hawaii, un phénomène similaire a eu lieu en 1945 lorsque la mouche Orientale des fruits, *B. dorsalis* a largement déplacé *C. capitata* des zones littorales. Cette dernière avait elle-même été introduite en 1910 et était devenue un ravageur très important dans tout l'état d'Hawaii. Depuis l'invasion par *B. dorsalis*, *C. capitata* est maintenant le plus souvent restreinte aux climats plus frais d'altitude où la mouche orientale n'est pas présente. La compétition entre les deux espèces est cependant modulée par le fruit hôte : *C. capitata* reste présente à basse altitude sur café sur lequel elle semble mieux adaptée que *B. dorsalis* tandis qu'elle n'est que rarement présente sur goyave et mangue qui constituaient pourtant pour elle des hôtes préférentiels avant l'invasion par *B. dorsalis* (Vargas, Walsh, and Nishida 1995).

Dans le cadre de ce travail, nous allons nous intéresser à l'impact de la compétition pour la ressource sur les relations entre espèces d'insectes herbivores. Dans le premier chapitre de thèse, nous avons mis en place une expérimentation sur le terrain visant à déterminer comment l'élimination d'une espèce de plante à forte ressource florale peut avoir un impact sur l'abondance des insectes herbivores présents chez d'autres espèces de plantes voisines. Dans le second chapitre nous allons déterminer comment la présence d'un ennemi naturel réduit la compétition pour la ressource entre deux espèces d'herbivores, et comment ce même ennemi naturel permet au compétiteur inférieur de perdurer dans la communauté.

IV. Interactions herbivore-ennemi naturel

Dans les relations plantes-insectes, l'effet « Top Down » suppose une régulation des populations des herbivores par les niveaux trophiques supérieurs (Halaj and Wise 2001). Polis, Myers, and Holt (1989) décrivent plus précisément ce troisième niveau trophique, constitué d'organismes divers pouvant être des prédateurs (au sens strict), des parasites, des parasitoïdes ou des pathogènes.

Hairston, Smith et Slobodkin ont proposé le modèle dit « HSS » (HSS : Hairston, Smith et Slobodkin) pour schématiser le système tri-trophique (plante-herbivore-prédateur) constitué de ses trois niveaux trophiques. Selon eux, chacun de ces niveaux se distingue par une fonction où chaque protagoniste d'un niveau trophique s'alimente du niveau qui lui est

inférieur. Les prédateurs maintiennent les populations d'herbivores à un niveau faible, tandis que l'impact des herbivores sur les plantes est minime. Hairston et al. défendent l'idée que les ressources végétales sont généralement abondantes car sous-exploitées par les herbivores, ce qu'il nomme « l'hypothèse du monde vert » (Hairston, Smith, and Slobodkin 1960). L'analyse du modèle HSS indique également que les ennemis naturels sont limités uniquement par la disponibilité de leurs proies (herbivores). Ces conclusions ont conduit de nombreux écologues à penser que l'effet top-down pourrait avoir un rôle très important sur la composition et la structures des communautés d'arthropodes (Morin 2011). Néanmoins, le modèle HSS est parfois remis en cause parce que les insectes appartenant au troisième niveau trophique n'ont pas toujours un effet négatif sur les herbivores. Par exemple, les fourmis qui font normalement partie du 3^e niveau trophique sont capables de protéger des pucerons contre leurs ennemis naturels (Billick et al. 2007), en échange de quoi ils se nourrissent de leurs miellats. Bien que ces mêmes fourmis exercent un effet positif sur les pucerons, elles sont également capables de prédateur d'autres espèces d'herbivores qui partagent la même plante hôte que les pucerons, afin que ces derniers évitent d'entrer en compétition.

L'effet « Top Down » a longtemps été supposé plus important que l'effet « Bottom Up » (Hunter, Varley, and Gradwell 1997), la croissance des populations d'herbivores étant supposée limitée par l'action des prédateurs (« Top Down ») et non par la disponibilité de la ressource en plantes (« Bottom up ») qui apparaît virtuellement illimitée (Hairston, Smith, and Slobodkin 1960). Actuellement ce principe n'est pas totalement accepté car les plantes, à travers l'évolution des traits défensifs, ont également un rôle très important de régulation des herbivores. En réalité, les contrôles bottom-up et top-down coexistent au sein des écosystèmes où leur importance relative dépend des conditions de l'environnement. Le contrôle bottom-up concerne plutôt le niveau de la production biologique, alors que le contrôle top-down influence plutôt la structure des communautés des herbivores (Vidal and Murphy 2018) .

a) Diversité des ennemis naturels et suppression des herbivores

Souvent la combinaison de plusieurs espèces d'ennemis naturels montre une meilleure suppression des populations d'herbivores que la présence individuelle d'ennemis naturels (**Figure n°6**; G. B. Snyder, Finke, and Snyder 2008; Straub and Snyder 2008; Dainese et al. 2019). C'est ce que de nombreux chercheurs nomment « l'effet synergique » (Deborah K. Letourneau et al. 2009). Cet effet se produit lorsque l'impact de l'ensemble des ennemis naturels sur la suppression des herbivores excède la somme des parties. Cette hypothèse fut

très souvent proposée par les agronomes, partant de principe que plus la diversité des ennemis naturels est élevée au sein d'une parcelle, et plus le risque d'un débordement de ravageurs (= pest outbreak) est faible (Straub and Snyder 2008). Néanmoins, afin de comprendre comment la combinaison de plusieurs ennemis naturels est efficace, il est nécessaire de connaître les mécanismes qui entrent en jeu lorsque plusieurs espèces d'ennemis naturels partagent une niche commune (et des proies communes). En général, les études mettent en évidence l'existence de deux mécanismes essentiels permettant d'aboutir à un effet synergique: il s'agit de la complémentarité de niche et la facilitation (Hooper et al. 2005). La complémentarité entre espèces de prédateurs se produit lorsque l'action combinée de plusieurs espèces de prédateurs sur la suppression des herbivores est soit égale (effet additif) soit plus élevée (effet synergique) que la somme des suppressions d'herbivores provoquées par l'action individuelle des ennemis naturels (Deborah K. Letourneau et al. 2009). Selon Ives, Cardinale, et Snyder (2005), la complémentarité survient généralement lorsque les espèces de prédateurs diffèrent l'une de l'autre sur certains traits écologiques, de telle sorte que chacune de ces espèces s'attaque à différentes espèces d'herbivores ou différentes populations d'une même espèce d'herbivore. Par exemple, plusieurs espèces d'ennemis naturels peuvent chacune consommer un stade de développement spécifique d'une espèce d'herbivore, ou exploiter une espèce d'herbivore à différentes saisons. Quant à la facilitation, elle survient lorsqu'une proie est plus facilement capturée par un premier prédateur suite à l'activité d'un autre prédateur (Philpott 2013). Un des exemples les plus courants de la facilitation entre ennemis naturels est l'expérience de Losey and Denno (1998). Ces auteurs ont examiné l'effet combiné d'une coccinelle (*Coccinella septempunctata*) et d'un carabe (*Harpalus pennsylvanicus*) sur le puceron (*Acyrtosiphon pisum*) de la luzerne. Les coccinelles prédatent sur les feuilles où les pucerons sont présents, tandis que les coléoptères prédatent sur le sol où les pucerons s'aventurent rarement. Lorsque la coccinelle est active sur les feuilles, les pucerons s'échappent en tombant sur la surface du sol, et s'exposent ainsi à la prédation des carabes. Ainsi, la coccinelle exerce indirectement une facilitation aux carabes, ce qui permet un effet positif d'une combinaison de deux ennemis naturels sur la suppression des pucerons chez la luzerne.

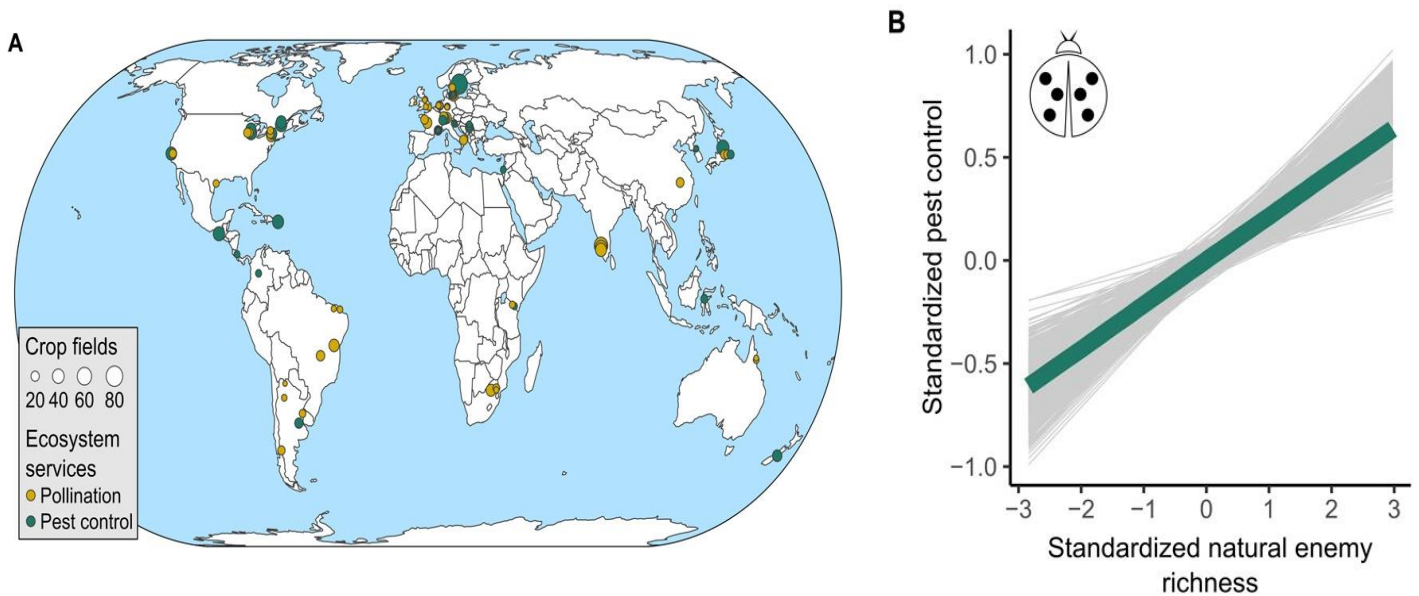


Figure n°6. Dans une méta-analyse de Dainese et al. (2019) regroupant 89 études réparties à travers le monde (a), les résultats ont montré une corrélation positive entre la diversité des ennemis naturels et le contrôle biologique des ravageurs de cultures (b).

Bien que de nombreuses études aient montré un effet positif de la combinaison de plusieurs espèces d'ennemis naturels, d'autres aussi nombreuses, ont au contraire montré que plus la diversité des ennemis naturels augmentait, et plus des effets antagonistes sont observés. Selon Rosenheim, Wilhoit, and Armer (1993), cet effet est dû à plusieurs mécanismes : la prédation intraguilde (décrite en détail plus tard), les interférences négatives entre ennemis naturels et l'hyperparasitisme (Frago 2016). Si ces interactions antagonistes entre ennemis naturels surviennent à la place des interactions complémentaires citées plus haut, alors l'augmentation du nombre d'ennemis naturels risque de réduire la prédation des herbivores et de perturber la suppression de ces derniers, et même aboutir à un débordement des populations d'herbivores (Pérez-Lachaud, Batchelor, and Hardy 2004). Néanmoins, dans une communauté composée de plusieurs espèces de prédateurs, il est parfois possible que les deux interactions, antagonistes et complémentaires, soit présentes simultanément. Dans ce cas, la suppression des herbivores sera plus élevée lorsque l'intensité des interactions positives est plus forte que l'intensité des interactions négatives (Deborah K. Letourneau et al. 2009), ou lorsqu'un ennemi naturel supérieur (supra-prédateur) est mieux représenté au sein du pool d'espèce (J. A. Rosenheim et al. 2004). Malgré l'existence de nombreuses recherches sur les relations

entre la diversité des ennemis naturels et la suppression des populations d'herbivores, peu d'études expérimentales ont été mises en place pour tester ces relations dans des conditions semi-contrôlées avec des communautés complexes qui représentent des scénarios proches de ceux qui sont rencontrés en conditions naturelles.

*Comme nous avons pu le voir, il existe donc de nombreux paramètres qui entrent en jeu dans la suppression des herbivores par une diversité d'ennemis naturels. Parmi ces paramètres nous pouvons citer : la richesse spécifique des ennemis naturels, la présence d'interactions antagonistes ou la présence d'espèces d'ennemis naturels généralistes. Dans le cadre de notre **troisième chapitre** de thèse, nous allons plus particulièrement déterminer lesquels des différents mécanismes ont un rôle prépondérant dans la suppression des populations d'herbivores.*

b) Prédation intra-gilde

La prédation intragilde (IGP) entre deux espèces se produit lorsqu'un prédateur (le prédateur intra-gilde) attaque un autre prédateur (la proie intra-gilde) en présence d'une proie commune (**Figure n°7** ; la proie extra-gilde) (Polis, Myers, and Holt 1989). Rosenheim (2007) propose l'existence de deux types d'IGP . L'IGP asymétrique qui se produit lorsqu'une espèce A est toujours prédatée par l'espèce B, mais pas l'inverse. Ce type d'IGP est souvent observé entre deux prédateurs dont la taille diffère sensiblement. Par exemple, le scorpion *Paruroctonus mesaenis* se nourrit de près de 50 espèces d'arachnides et d'insectes appartenant à la même gilde que lui, et ceci en plus des proies (Chakraborty 2015). Un autre exemple est celui des oiseaux et lézards insectivores qui s'alimentent également d'autres insectes prédateurs. Le deuxième type d'IGP est dit symétrique, elle se produit lorsqu'une prédation mutuelle entre A et B est observée. Ce type d'IGP a pour facteur déterminant le stade larvaire de chacun des protagonistes, en plus de leur taille. Elle est souvent observée entre les acariens prédateurs, par exemple entre *Phytoseiulus persimilis* et *Typhlodromus bagdasarjani* qui se prédatent mutuellement par la prédation de l'adulte d'une espèce sur la larve de l'autre espèce (Moghadasi and Allahyari 2017).

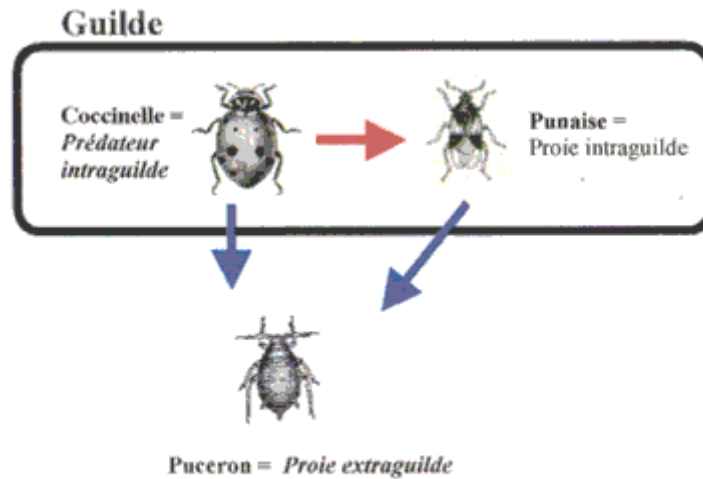


Figure n°7. Illustration de la prédation intra guildes. Sur cette figure, deux prédateurs, une coccinelle et une punaise prédatrice, partagent une proie commune : un puceron. Le puceron est le ravageur visé et donc la proie extragilde. La coccinelle et la punaise prédatrice sont des ennemis naturels du puceron et appartiennent donc à la guildes exploitant le puceron (cadre noir). Une flèche signifie « dévore ». Les flèches bleues représentent des cas de prédation classique (extragilde); la flèche rouge représente un cas de prédation intragilde car la coccinelle (prédateur intragilde) et la punaise (proie intragilde) appartiennent à la même guildes.

Pour une espèce considérée comme prédateur intra-guildes, l'intérêt de la prédation intra-guildes réside dans le fait que cette interaction lui fournit non seulement une source alimentaire supplémentaire, mais peut également servir à réduire la compétition due à la présence d'une autre espèce de même guildes.

Plusieurs facteurs inhérents aux organismes eux-mêmes peuvent toutefois venir exercer une influence sur l'IGP. Parmi ceux-ci, on observe notamment le stade de développement des différents organismes (Polis, Myers, and Holt 1989b), leur spécialisation alimentaire (spécialiste ou généraliste), le degré de satiété et la stratégie de prédation du prédateur, la densité des différents acteurs, la présence d'une proie extragilde alternative (J. A. Rosenheim et al. 1995) ainsi que le mode de distribution et les stratégies défensives des proies extraguildes. D'ailleurs, il a été démontré que la présence et la densité d'une proie alternative pouvaient grandement influencer les résultats d'un contrôle de la proie extragilde. Quelques études ont montré que lorsque la densité des proies extra-guildes augmente, il en résulte une réduction du taux d'IGP. En revanche, d'autres études ont révélé une diminution

du contrôle des proies extra-guildes en raison d'une préférence du prédateur pour la proie intragilde (Costamagna 2009).

Dans le cadre d'un programme de lutte biologique, la prédation intra-gilde est considérée comme le principal facteur contribuant à l'inefficacité de la suppression des herbivores dans un milieu constitué de plusieurs espèces de prédateurs (Robert F Denno and Finke 2006). Toutefois, cet effet varie en fonction de différents facteurs : saison, présence de proie alternative, ou la taille, le stade, la niche, la mobilité, ainsi que l'agressivité des proies intra et extra-gilde (J. A. Rosenheim 2007; J. A. Rosenheim et al. 2004). Des études ont montré que l'effet de l'IGP peut être assoupli ou modéré dans des habitats à structures complexes, où les proies intra-guildes sont susceptibles de trouver des refuges contre la prédation (Reichstein et al. 2013).

Dans le cadre d'un programme de lutte biologique, il est donc essentiel de pouvoir évaluer la nature des interactions entre les prédateurs (antagonistes, synergiques ou additives), et de savoir comment ces interactions risquent d'affecter la suppression des herbivores. *Notre présent travail pourra permettre de répondre à cette problématique. En effet, par la mise en place de plusieurs communautés variant entre-elles par leur nombre de liens de prédation et de prédation intra-gilde, nous allons tester si la prédation intra guildes joue un rôle prépondérant dans la perturbation de la suppression des herbivores dans nos conditions.*

V. Les implications sur la gestion des ravageurs de culture

a) herbivores et prédateurs généralistes versus spécialistes : conséquence sur la lutte biologique

La vulnérabilité des insectes herbivores varie face aux ennemis naturels. Certains peuvent être attaqués par deux ou trois espèces d'ennemis naturels tandis que d'autre par plus de 20 espèces (Schoonhoven, Jermy, and van Loon 1998). Depuis le début du 20^{ième} siècle, la lutte biologique s'est considérablement développée dans la lutte contre les ravageurs de cultures, cette méthode de lutte a traditionnellement impliqué l'utilisation d'une seule espèce d'auxiliaire (**Figure n°8**).

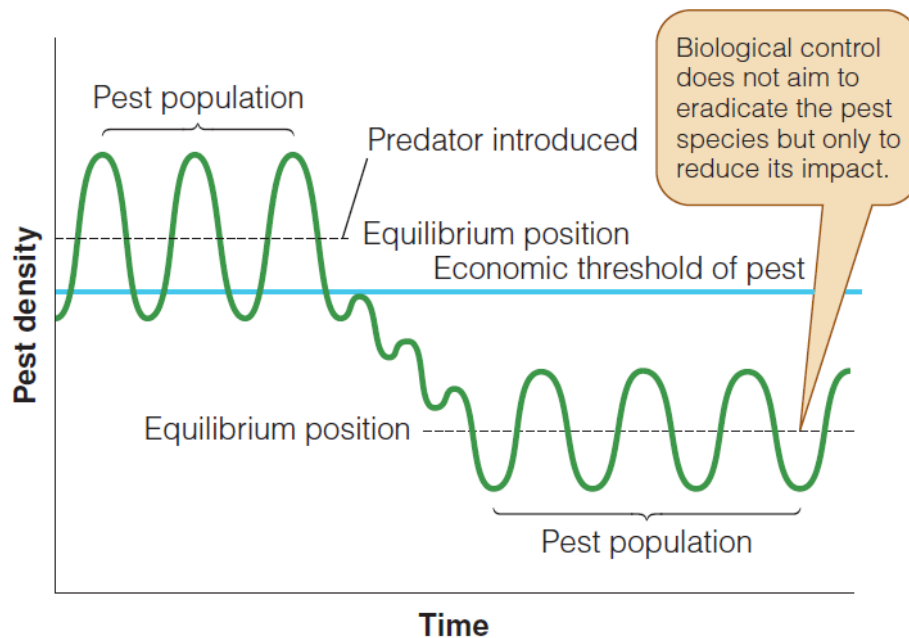


Figure n°8. Lutte biologique classique dans laquelle l'abondance moyenne d'un insecte nuisible est réduite après l'introduction d'un prédateur ou d'un agent pathogène. Le seuil de dégât économique est déterminé par les activités humaines, et sa position n'est pas modifiée par les programmes de lutte biologique (D'après Cherrett et al. 1983).

Bien que la lutte biologique ait connu de nombreuses réussites, cette méthode a également connu de nombreux échecs (Metzger and Hajek 2004). En effet, de nombreuses espèces d'herbivores demeurent toujours des ravageurs et ce malgré des tentatives d'introduire plusieurs espèces d'ennemis naturels susceptibles de contrôler leurs populations (Messing and Wright 2006). Des recherches plus approfondies seraient ainsi nécessaires afin de comprendre ce qui rend un herbivore vulnérable à un ennemi naturel. Ces recherches peuvent étudier les mécanismes, les traits ainsi que les comportements spécifiques aux individus d'une espèce de ravageurs qui présentent justement une résistance aux agents de lutte biologique. Anon (2019) a mis en évidence l'existence de trois traits majeurs : i) La capacité de réduire la probabilité d'être capturé ou d'être en contact avec un ennemi naturel. Ces individus se servent généralement de leur environnement en trouvant des micro-habitats susceptibles de leur servir de refuges. ii) Le développement de comportements défensifs physiques et morphologiques (tels que des sécrétions défensives, ou par des réactions de fuite furtive). Enfin iii) des espèces à défenses physiologiques, capable d'éliminer le développement d'œufs et des larves de parasitoïdes (ex : séquestration des composés toxiques issus de la plante). En ce qui concerne le premier mécanisme (refuge au sein des micro-habitats), un abri important chez les herbivores est l'occupation de plantes hôtes où l'ennemi naturel n'arrive pas à atteindre ses proies. L'installation au sein de ces refuges est évidemment plus facile pour les herbivores généralistes qui peuvent se développer dans celles où l'ennemi naturel est moins abondant ou inefficace. En ce qui concerne les mécanismes deux et trois (se référant aux défenses innées de l'insecte), ils concernent davantage les herbivores spécialistes que généralistes. Toutefois, cette évolution a un coût (Karban and Agrawal 2002). En effet, les plantes sécrétant des substances toxiques (voir partie II.b), les spécialistes ont la capacité de séquestrer ces dernières et de les utiliser contre leurs propres ennemis naturels. Selon Ali and Agrawal (2012) , les spécialistes ayant séquestré des composés toxiques deviennent non attractifs ou toxiques pour leurs ennemis naturels. Ce phénomène rend ainsi les herbivores spécialistes plus résistants et moins vulnérable (Karban and Agrawal 2002). De nombreuses études ont rapporté que la Chrysomèle des racines du maïs (*Diabrotica virgifera virgifera*) résiste au principal composé chimique de défense du Maïs (*Zea mays* L.) : le DIMBOA. La chrysomèle séquestre cette dernière et la modifie en ajoutant des molécules de glucose. Les larves de *D. virgifera virgifera* emmagasinent de grandes quantités de cette molécule modifiée au sein de l'hémolymphe, ce qui repousse leurs ennemis naturels, dont les nématodes qui sont couramment utilisé comme agent de lutte. La larve peut également séquestrer le benzoxazinoïde sous sa forme non-toxique dans son propre organisme, et activer sa toxicité

juste au moment de l'attaque par le nématode. Ce qui peut déclencher la mort de cet agent de lutte. Selon (Keefover-Ring 2013), il existe également un autre mécanisme de protection des spécialistes contre les ennemis naturels, il s'agit du « bouclier fécal » (= Fecal shield) où les larves d'insecte (principalement chez les Chrysomelidae) développent une structure composée de fèces et d'exuvies, ayant une fonction aposématique (dissuasion contre les prédateurs de cet insecte).

Le degré de spécialisation des ennemis naturels sur les insectes herbivores est également important et doit être pris en considération pour la réussite d'un programme de lutte biologique. De nombreuses études attestent que la présence d'une espèce d'ennemi naturel spécialiste (tel que certains parasitoïdes) dans le cadre d'une lutte biologique classique ou par inondation est souvent éphémère au sein d'une parcelle ce qui parfois les rend inefficaces pour contrôler les populations de ravageurs. En effet, lorsque leurs proies sont en faible abondance, les spécialistes ne trouvant plus de ressource alternative, finissent par disparaître. En revanche, lorsque les espèces d'ennemis naturels sont généralistes, ils perdurent plus longtemps au sein de leurs milieux. Par exemple, *A. swirskii*, utilisé pour lutter contre les thrips, peut se nourrir de pollen, ce qui lui permet de perdurer plus longtemps dans une serre, même en absence de sa proie. Toutefois, de nombreux chercheurs soulignent un grand inconvénient souvent observé chez les ennemis naturels généralistes. En effet, les généralistes ayant une large gamme de proie, sont susceptibles de s'attaquer à des espèces non-cibles, herbivores ou plantes, ce qui risque de perturber le programme de lutte biologique.

La principale question ainsi posée serait de savoir lequel des deux caractères, spécialiste ou généraliste, serait le plus efficace en lutte biologique ? Des études se sont intéressées à comparer différentes espèces d'ennemis naturels appartenant chacune à ces deux groupes. Les généralistes dépensent moins d'énergie à prédater, car ils acceptent volontiers la plupart des aliments qui se trouvent sur leur chemin. Les spécialistes passent plus de temps et dépensent plus d'énergie dans la recherche de nourriture (Davies, Krebs, and West 2012; Begon, Townsend, and Harper 2006). Contrairement aux ennemis naturels généralistes, les spécialistes ont tendance à s'attaquer à des proies de relativement grande taille (Pekár 2014). Selon Futuyma and Moreno (1988), les ennemis naturels spécialistes se caractérisent par une meilleure capture des proies en comparaison avec les ennemis naturels généralistes.

Tous ces mécanismes nous conduisent ainsi à conclure que la lutte biologique peut montrer des limites et que la connaissance du niveau de spécialisation écologique des herbivores ciblés et de leurs ennemis naturels est très important pour garantir une meilleure efficacité de la lutte biologique vis-à-vis des ravageurs de cultures.

b) Impact des interactions complexes sur l'émergence des nouveaux ravageurs

La lutte biologique classique consiste à introduire intentionnellement un ennemi naturel exotique antagoniste de l'herbivore ciblé pour un établissement permanent et un contrôle sur le long terme (Lydie Suty 2010). Bien qu'étant considérée depuis longtemps comme un outil efficace, voire parfois comme un « remède miracle » pour la gestion des ravageurs agricoles et forestiers, cette méthode a souvent présenté des effets indésirables. Ces derniers sont qualifiés par les écologues d'effets non-cible (= non-target effect) (Metzger and Hajek 2004).

Les effets non-cible sont généralement liés aux effets que peuvent provoquer des ennemis naturels introduits dans un environnement, sur des organismes généralement natifs non-ciblés. En effet, la plupart des ennemis naturels ont une préférence pour une espèce d'herbivore cible, toutefois ils ont également d'autres espèces de proies alternatives lorsque l'espèce cible n'est plus présente en quantité suffisante (comme discuté à la section précédente). De ce fait, des effets dit « non-cible » surviennent lorsque ces ennemis naturels s'attaquent aux espèces non ciblées par le programme de lutte biologique (Stiling 2004). Selon (Pearson and Callaway 2003), il existe deux types d'effets non-cible : i) un effet direct où l'ennemi naturel s'attaque directement à une espèce de proie non-cible, et un ii) effet indirect, lorsque un agent de lutte biologique influence les interactions inter-espèces au sein d'un réseau trophique appartenant à l'espèce cible (**Figure n°9**). Dans le cadre de cette section, nous allons particulièrement nous intéresser à ces effets indirects.

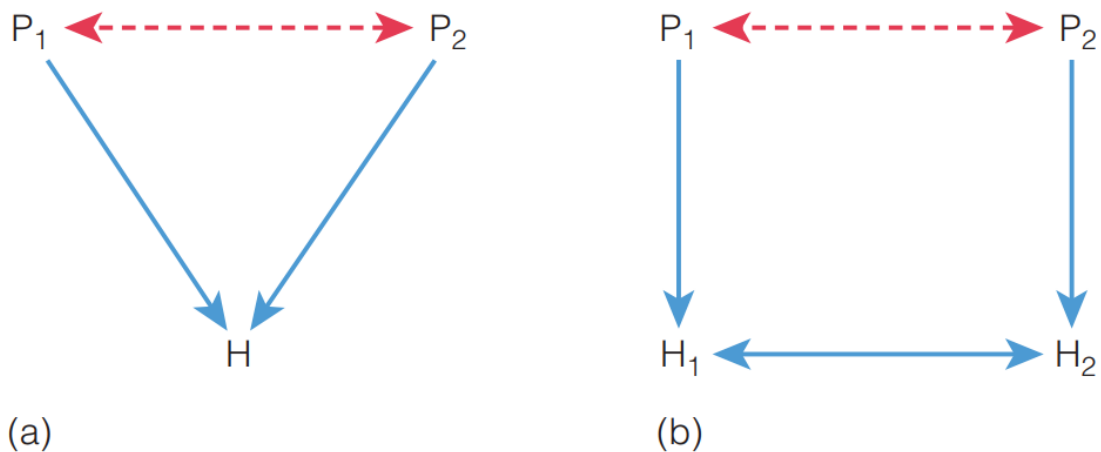


Figure n°9. Schémas représentant les effets indirects possibles (flèches en pointillés) entre deux espèces de prédateurs P1 et P2 qui consomment respectivement les herbivores H1 et H2. La figure (a) représente des effets indirects entre deux prédateurs partageant une proie commune, ils peuvent interagir indirectement via une compétition par exploitation. La figure (b) représente des effets indirects sans compétition. Deux prédateurs consomment deux espèces de proies différentes et n'interfèrent pas directement entre eux. Une compétition est présente entre les deux espèces d'herbivores H1 et H2 ce qui a des conséquences sur les niveaux trophiques supérieurs. Par exemple, si H1 augmente, P1 augmentera également tandis que H2 diminuera suite à la compétition avec H1, ce qui va provoquer indirectement une diminution de P2.

Ces effets indirects peuvent être une réelle préoccupation pour l'agriculture, car leurs conséquences demeurent difficilement prévisibles. En effet, à ce jour, il est difficile de pouvoir prédire comment la mise en place d'un ennemi naturel sur une parcelle ou un environnement donné sera susceptible de produire la suppression de l'herbivore visé sans toutefois avoir d'effet sur la communauté avec laquelle ce même herbivore interagit. Il devient donc primordial de prévoir, avant la mise en place d'un programme de lutte biologique, le devenir d'une espèce d'ennemi naturel dans son nouvel environnement. Le pire des scénarios serait l'émergence d'une nouvelle population d'herbivore ravageur appartenant à une autre espèce, en conséquence justement d'un effet non-cible indirect de l'agent de lutte biologique. Comprendre les interactions entre ce dernier et les autres espèces devient donc un enjeu primordial pour la réussite de la lutte biologique sur le long-terme.

Il est généralement admis que l'introduction d'une nouvelle espèce dans un réseau trophique a pour effet de modifier la structure d'une communauté. Par exemple, en Amérique du nord, le parasitoïde introduit *Cotesia glomerata* a parasité la Piéride de la rave *Pieris rapae* ainsi qu'une autre espèce *Pieris napi oleracea*. Ces deux espèces interagissent donc à travers une compétition apparente (i.e. compétition indirecte entre deux espèces de proies partageant un ennemi naturel commun). Ce qui a eu pour conséquence la réduction de la population de cette dernière (*Pieris napi oleracea*) qui était en compétition avec *Pieris rapae* (Benson et al. 2003). Il s'agit donc d'un effet indirect présent dans un réseau trophique existant suite à l'introduction d'un parasitoïde. Dans ce cas, l'introduction d'un ennemi naturel a donné lieu à la suppression de deux ravageurs, mais, est-ce qu'un effet inverse serait possible? Est-ce que l'arrivée d'un nouvel ennemi naturel peut donner lieu à un commensalisme apparent, où certaines espèces ravageuses sont susceptibles d'en tirer des effets bénéfiques ?

Peu d'études du commensalisme indirect entre ennemis naturels et herbivores ont été réalisées. Nous connaissons une seule étude réalisée par (Sanders, Sutter, and van Veen 2013) dans un système constitué de trois espèces de pucerons avec la présence de chacune de leurs parasitoïde spécialistes. Les résultats de cette étude ont montré qu'en présence du parasitoïde *Aphidius megourae*, l'abondance du puceron *Aphis fabae* est plus élevée en comparaison avec cette même abondance dans les modalités où *A. megourae* est absent. Le parasitoïde *A. megourae* ne parasite pas les pucerons *Aphis fabae* (aucune interaction directe entre ces deux protagonistes). Néanmoins, ce même parasitoïde interagit directement avec le puceron *Megoura viciae*, compétiteur supérieur à *Aphis fabae*. Lorsque le parasitoïde est présent, il en résulte une réduction de la pression de compétition exercé par *M. viciae* sur *A. fabae*.

On peut voir à travers cette étude un effet positif indirect d'une espèce de parasitoïde sur une autre et sur un puceron qui n'est pas son hôte. Même si cette étude a été réalisée au sein de cages microcosmes, il paraît possible que dans un écosystème plus complexe, l'utilisation d'un ennemi naturel pour la lutte biologique soit susceptible de provoquer un effet indirect positif sur une espèce herbivore non-cible et donner lieu à l'émergence d'un nouveau ravageur.

c) Comprendre les interactions entre ennemis naturels pour améliorer le contrôle biologique

Le bon fonctionnement des agrosystèmes, gage de la fourniture des différents services est assuré par la diversité des espèces qui y coexistent et interagissent. En effet, la richesse spécifique (somme des espèces au sein d'une communauté) est corrélée positivement avec la probabilité qu'elles aient des traits bioécologiques et des fonctions complémentaires dans l'espace ou le temps avec des conséquences importantes sur les services rendus (Deguine et al. 2017).

Dans les agroécosystèmes cultivés, les perturbations d'origine anthropique sont accentuées et altèrent les services rendus par la biodiversité. L'implantation d'une seule espèce végétale cultivée et l'utilisation d'une seule espèce d'auxiliaire de culture peuvent être à l'origine de phénomènes de débordement (= outbreak) pour les populations d'herbivores ravageurs des cultures. Il devient donc intéressant de concevoir des systèmes de cultures favorisant la biodiversité, en faisant l'hypothèse qu'elle contribue à assurer, comme dans les écosystèmes naturels, le contrôle naturel ainsi que la régulation naturelle des herbivores (Philpott 2013).

Russell (1989) a proposé que l'hypothèse dite « enemy hypothesis » serait une solution pour les agrosystèmes pauvre en diversité. Cette méthode qui entre dans des démarches de protection agro écologique des cultures, consiste à conserver et augmenter l'abondance, la richesse et la diversité des ennemis naturels pour les rendre plus efficaces. Pour obtenir cet effet positif sur la suppression des herbivores, les agriculteurs sont encouragés à adopter des techniques culturales telles que la mise en place de plantes refuges, associations et cultures intercalaires, la gestion des bords de parcelle, l'aménagement de structure de composition écologique (corridors, haies, bande herbacées et fleuries, etc), et l'incorporation de diversité végétale. Néanmoins, la diversité *per se* n'est pas toujours suffisante pour obtenir un meilleur contrôle biologique, et, même au sein d'écosystèmes très diversifiés, il existe souvent des débordements de ravageurs. Dans ce contexte, la complémentarité des ennemis naturels est essentielle.

Afin d'aboutir à une complémentarité (effet additif ou synergique), de nombreux mécanismes écologiques sont à prendre en compte. Snyder (2019), rapporte que la complémentarité de niches entre ennemis naturels partageant une espèce d'herbivores survient lorsque ces mêmes ennemis naturels sont soumis à une partition de niches, où chaque espèce d'ennemi naturel occupe une niche bien distincte, dans ce cas, un effet additif de leur présence collective sera observé sur la suppression de l'herbivore. Rudolf (2012) suggère qu'un effet complémentaire entre plusieurs espèces d'ennemis naturels est également susceptible de se produire lorsqu'ils s'attaquent à un herbivore commun à différentes périodes, par exemple à différentes saisons au cours de l'année. Ramirez et Snyder (2009) ont quant à eux suggéré que même si plusieurs espèces d'ennemis naturels étaient présentes en même temps et sur la même niche, une complémentarité de niches serait observée si ces derniers s'attaquent à différents stades de développement de l'herbivore (**Figure n°10**).

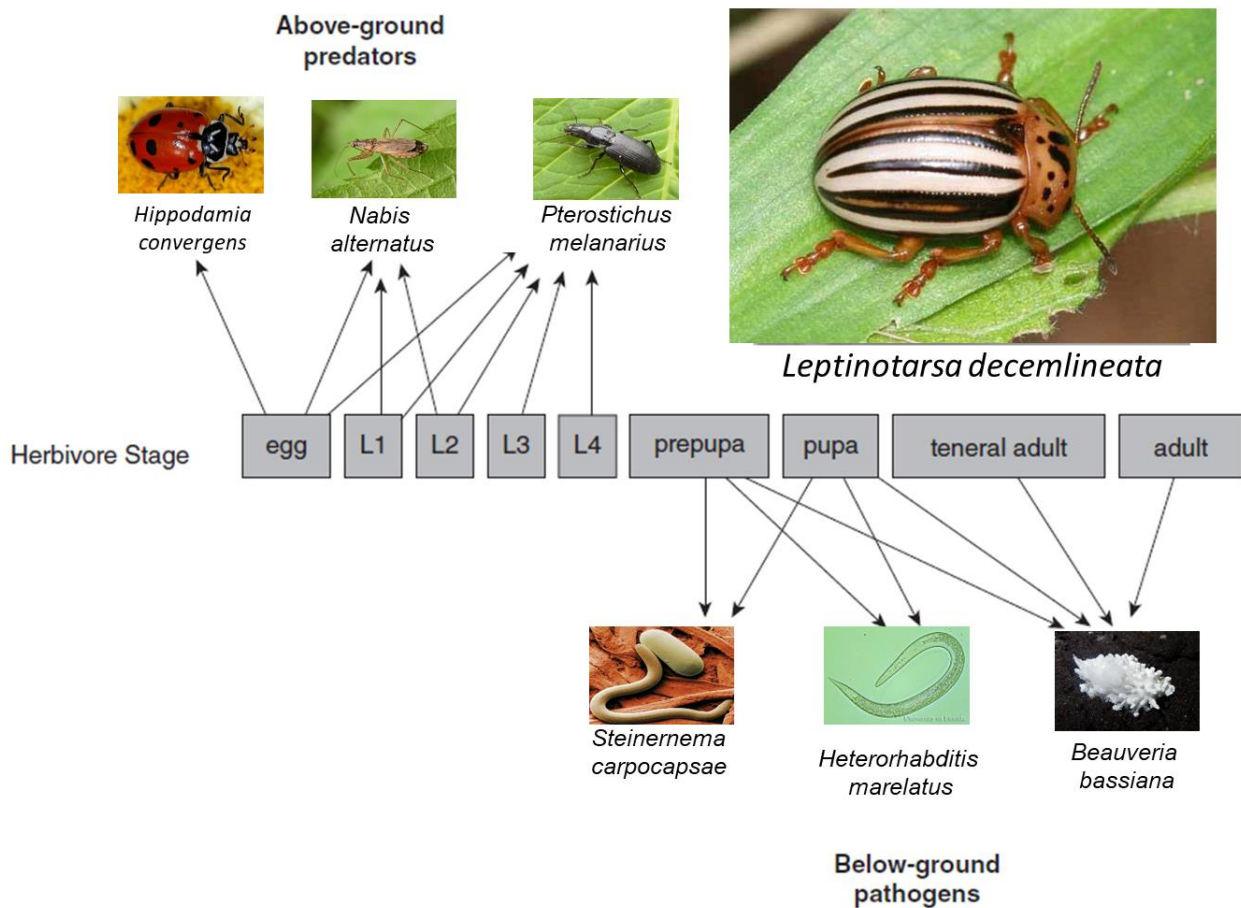


Figure n°10. Ramirez and Snyder (2009) ont examiné l'impact de la diversité des ennemis naturels prédateurs et pathogènes sur la lutte biologique contre le doryphore de la pomme de terre *Leptinotarsa decemlineata*. Ce dernier a un cycle biologique complexe. En effet, au stade larvaire, les individus se nourrissent de feuilles de pomme de terre. Après trois mues, la larve a terminé son développement ; elle descend alors dans le sol et s'enterre à environ 10 cm de profondeur pour se transformer en nymphe, puis en insecte adulte. De nombreuses espèces d'ennemis naturels sont susceptibles de consommer les doryphores de la pomme de terre, et ce, dans les deux habitats de cet herbivore. *Hippodamia convergens*, *Nabis alternatus* et *Pterostichus melanarius* s'attaquent à ce dernier sur la partie aérienne de la plante. *Steinernema carpocapsae*, *Heterorhabditis marelatus* et *Beauveria bassiana* en partie souterraine. Dans ce cas, prédateurs et pathogènes s'attaquent à différents stades larvaires du *L. decemlineata* et à différents habitats. Ces espèces d'ennemis naturels sont ainsi complémentaires aussi bien dans l'espace que dans le temps. (D'après Ramirez and Snyder, 2009).

Comme nous l'avons précédemment évoqué (Partie IV. a), lorsque la diversité d'ennemis naturels au sein d'un réseau trophique augmente, des interactions négatives (antagonistes) sont susceptibles de survenir. La question ainsi posée serait de savoir comment réaliser la meilleure combinaison d'espèces d'ennemis naturels afin d'en tirer les avantages qu'elle est susceptible d'apporter dans la gestion des ravageurs, mais également pouvoir éviter au maximum les interférences négatives tels que la prédation intra-guilde et l'hyperparasitisme (Frago 2016).

Janssen et al. (2007) suggèrent que l'impact des prédateurs sur les proies intra guildes est faible au sein des habitats complexes, qui se caractérisent, via la diversité des plantes, par une importante zone de refuges pour les ennemis naturels, réduisant ainsi leurs contacts sur un même territoire commun et par extension, favorisant ainsi la coexistence de plusieurs ennemis naturels. Une étude de Finke and Denno (2006) a examiné l'impact de la suppression de l'hémiptère *Prokelisia dolus* par ses trois prédateurs présents simultanément : *Pardosa amentata*, *Grammonota trivittata* et *Tytthus vagus* sur l'espèce de plante *Spartina alterniflora* en condition simple (absence de chaume) et complexe (avec présence de chaume). Les résultats de leur étude ont montré que les habitats à structures complexes réduisent de manière significative les interactions antagonistes entre espèces de prédateurs, ce qui a eu pour conséquence d'améliorer la suppression de l'herbivore. Cette expérience était réalisée avec trois espèces de prédateurs généralistes. Toutefois, dans le cas où une espèce d'ennemi naturel spécialiste comme un parasitoïde serait soumise à la présence d'une espèce généraliste comme un prédateur et partageraient une proie commune, des études ont montré que les parasitoïdes ont tendance à éviter les prédateurs intragilde en exploitant les zones où les proies se mettent à l'abri de ces derniers (Murphy et al. 2014).

Objectifs de la thèse et hypothèses de recherche

Les relations entre plantes et insectes herbivores jouent un rôle clé dans la structuration des écosystèmes terrestres et régissent la dynamique des populations qui les composent. Notre travail de recherche s'insère à l'interface entre l'écologie des communautés et la recherche agronomique. Son objectif principal est de comprendre l'effet des interactions trophiques complexes sur la structure et la stabilité des communautés d'herbivores et de déterminer les relations entre la diversité des ennemis naturels et la suppression des herbivores. Les expériences ont été conçues pour tester des prévisions théoriques et les mécanismes expliquant les conséquences de ces interactions au sein des communautés. Le travail mené au cours de cette thèse comporte trois chapitres.

L'objectif du **premier chapitre de thèse** est de comprendre comment la perte d'une ressource florale, niveau trophique inférieur, d'une espèce de plante keystone (clé de voûte), altère une communauté de thrips floricoles. Les recherches menées par (Dianzinga et al. 2020) ont permis d'identifier 41 espèces de thrips associés aux fleurs de 106 espèces de plantes à l'île de La Réunion, incluant des espèces de thrips hautement spécialisés à certaines espèces de plantes. Parmi ces plantes, trois espèces se caractérisent par la présence d'une diversité ainsi qu'une abondance élevée en thrips : *Solanum mauritianum*, *Lantana camara* et *Ipomoea indica*. *S. mauritianum* en particulier, abrite la plus forte abondance de thrips. Afin de tester l'effet de l'élimination de cette espèce potentiellement « keystone », *S. mauritianum*, nous avons effectué une élimination de ses fleurs. Puis, nous avons observé l'effet de cette élimination sur la communauté de thrips chez les deux autres plantes, *L. camara* et *I. indica*. Deux modalités ont ainsi été mises en place : a) une modalité témoin (avec fleurs de *S. mauritianum*) et une modalité b) traitement (fleurs de *S. mauritianum* éliminées). Nous avons testé l'hypothèse que l'élimination de *S. mauritianum* aurait pour effet de provoquer une réduction de la diversité des thrips (richesse spécifique) ainsi qu'une réduction de l'abondance totale de thrips chez *L. camara* et *I. indica*. Pour mieux comprendre les résultats de notre expérimentation, nous avons utilisé le réseau d'interaction thrips-fleurs obtenu précédemment par Dianzinga et al. (2020) sur la même zone géographique. À partir de ce réseau nous avons calculé pour chaque espèce de thrips observée au sein de notre propre expérience son niveau de spécialisation ainsi que la proportion d'individus partagés entre *S. mauritianum* et les deux autres espèces de plante. De plus, nous avons également simulé l'élimination de *S. mauritianum* sur ce réseau et estimé comment la perte de cette plante serait susceptible de

donner lieu à une augmentation d'individus sur les deux autres espèces de plantes. Cet effet serait expliqué par la migration des adultes sur des plantes alternatives quand *S. mauritianum* n'est pas présent sur les sites d'études. Nous avons donc testé les hypothèses que l'élimination des fleurs de *S. mauritianum* aurait i) un effet négatif sur les espèces de thrips les plus spécialistes, ii) un effet négatif sur l'abondance des espèces de thrips les plus partagées entre *S. mauritianum* et les plantes *L. camara* et *I. indica* dans le réseau plantes-thrips floricoles, et iii) un effet positif sur les espèces de thrips qui voient leur abondance relative s'accroître sur les plantes *L. camara* et *I. indica* quand on simule l'élimination de *S. mauritianum* dans le réseau.

L'objectif du **second chapitre de thèse** est de déterminer les effets indirects d'un ennemi naturel sur la coexistence des herbivores, sur leur développement sur une plante de qualité sub-optimale et enfin sur leurs changements de traits d'histoire de vie. Quatre communautés ont été mises en cage insect-proof et leur dynamique a été suivie sur plusieurs générations. Le modèle d'étude était constitué de trois espèces d'herbivores. Parmi ces espèces, deux sont des compétiteurs supérieurs et une est un compétiteur inférieur. Nous avons intégré deux espèces d'ennemis naturels spécialistes aux deux compétiteurs supérieurs. Les cages contenaient deux espèces de plantes hôtes : le haricot (*Phaseolus* sp.) et le tabac (*Nicotiana tabacum*). Parmi les trois espèces d'herbivores, *E. americanus* manifeste une préférence de plante hôte pour le haricot. À partir de cette expérimentation, nous avons testé l'hypothèse que i) l'absence des ennemis naturels de chacune des espèces d'herbivores considérées comme compétiteurs supérieurs aboutirait à une extinction des compétiteurs inférieurs, ii) la présence d'une des deux espèces d'ennemis naturels permettrait en revanche au compétiteur inférieur de survivre et de se maintenir suite à la réduction de la compétition interspécifique, iii) nous avons également testé l'hypothèse qu'en présence des deux ennemis naturels, le compétiteur inférieur se développerait uniquement sur sa plante de préférence. Dans le cadre de cette expérimentation, et dans un contexte lié à des effets indirects des ennemis naturels, nous avons également observé si le compétiteur inférieur était susceptible de se développer sur une plante de qualité sub-optimale et si ce développement allait aboutir à des changements de ses traits d'histoire de vie.

L'objectif du **troisième chapitre de thèse** porte sur l'évaluation de l'effet de la diversité d'ennemis naturels sur la suppression des herbivores et la stabilité des communautés. Pour ce faire, nous avons organisé un système constitué de quatre espèces d'herbivores et quatre espèces d'ennemis naturels. Nous avons établi huit communautés où les espèces d'herbivores étaient invariables tandis que les espèces d'ennemis naturels étaient variables. Ainsi nous avons obtenu un gradient de diversité d'ennemis naturels, ce qui a eu pour conséquence de présenter également un gradient de liens trophiques totaux dans le réseau, et de liens de prédatons intragilde. A partir de ces communautés complexes, nous avons testé l'hypothèse i) que le nombre de liens de prédation serait positivement corrélé avec la suppression des herbivores ainsi que la stabilité des communautés, ii) que cet effet pourrait toutefois être réduit au fur et à mesure que les liens de prédation intragilde augmentent, iii) et nous avons également évalué l'effet de l'absence et présence de chacune des espèces d'ennemis naturels pour tester l'hypothèse que la dynamique des herbivores dépend d'un seul prédateur « keystone ».

Références bibliographiques

- Adler, Lynn S., Johanna Schmitt, and M. Deane Bowers. 1995. "Genetic Variation in Defensive Chemistry in *Plantago Lanceolata* (Plantaginaceae) and Its Effect on the Specialist Herbivore *Junonia Coenia* (Nymphalidae)." *Oecologia*. <https://doi.org/10.1007/BF00328903>.
- Agosta, Salvatoe J. 2006. "On Ecological Fitting, Plant-Insect Associations, Herbivore Host Shifts, and Host Plant Selection." *Oikos*. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.15025.x>.
- Agrawal, Anurag A., and Nile S. Kurashige. 2003. "A Role for Isothiocyanates in Plant Resistance against the Specialist Herbivore *Pieris Rapae*." *Journal of Chemical Ecology*. <https://doi.org/10.1023/A:1024265420375>.
- Ali, Jared G., and Anurag A. Agrawal. 2012. "Specialist versus Generalist Insect Herbivores and Plant Defense." *Trends in Plant Science*. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.02.006>.
- Altieri, Miguel. 2004. *Biodiversity and Pest Management in Agroecosystems*. *Biodiversity and Pest Management in Agroecosystems*. <https://doi.org/10.1201/9781482277937>.
- Ananthkrishnan, T N. 1982. "Thrips and Pollination Biology." *Current Science*.
- Andow, D. A. 1991. "Vegetational Diversity and Arthropod Population Response." *Annual Review of Entomology*. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.36.010191.003021>.
- Andow, David. 1983. "The Extent of Monoculture and Its Effects on Insect Pest Populations with Particular Reference to Wheat and Cotton." *Agriculture, Ecosystems and Environment*. [https://doi.org/10.1016/0167-8809\(83\)90003-8](https://doi.org/10.1016/0167-8809(83)90003-8).
- Ariti, Cono. 2017. "Walter W Stroup, Generalized Linear Mixed Models, Modern Concepts, Methods and Applications . ." *Statistical Methods in Medical Research*. <https://doi.org/10.1177/0962280214563202>.
- Barton, Philip S., and Maldwyn J. Evans. 2017. "Insect Biodiversity Meets Ecosystem Function: Differential Effects of Habitat and Insects on Carrion Decomposition." *Ecological Entomology*. <https://doi.org/10.1111/een.12395>.
- Begon, Michael, Colin R Townsend, and John L Harper. 2006. *Ecology: From Individuals to Ecosystems, 4th Edition*. Blackwell Publishing.
- Benson, J., R. G. Van Driesche, A. Pasquale, and J. Elkinton. 2003. "Introduced Braconid Parasitoids and Range Reduction of a Native Butterfly in New England." *Biological Control*. [https://doi.org/10.1016/S1049-9644\(03\)00058-6](https://doi.org/10.1016/S1049-9644(03)00058-6).
- Berenbaum, M. R., A. R. Zangerl, and K. Lee. 1989. "Chemical Barriers to Adaptation by a Specialist Herbivore." *Oecologia*. <https://doi.org/10.1007/BF00380073>.
- Berenbaum, May R. 2002. "Postgenomic Chemical Ecology: From Genetic Code to Ecological Interactions." *Journal of Chemical Ecology*. <https://doi.org/10.1023/A:1015260931034>.
- Berlocher, Stewart H, and Jeffrey L Feder. 2002. "Sympatric Speciation in Phytophagous Insects: Moving beyond Controversy?" *Annual Review of Entomology* 47: 773–815. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.47.091201.145312>.
- Biella, Paolo, Asma Akter, Jeff Ollerton, Sam Tarrant, Štěpán Janeček, Jana Jersáková, and Jan Klecka. 2019. "Experimental Loss of Generalist Plants Reveals Alterations in Plant-Pollinator Interactions and a Constrained Flexibility of Foraging." *Scientific Reports*. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-43553-4>.
- Billick, Ian, Samantha Hammer, Jennifer S. Reithel, and Patrick Abbot. 2007. "Ant-Aphid Interactions: Are Ants Friends, Enemies, or Both?" *Annals of the Entomological Society of America*. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2007\)100\[887:AIAAFE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2007)100[887:AIAAFE]2.0.CO;2).
- Bind, Raj Bahadur. 2007. "Reproductive Behaviour of a Generalist Aphidophagous Ladybird

- Beetle *Cheilomenes Sexmaculata* (Coleoptera: Coccinellidae).” *International Journal of Tropical Insect Science*. <https://doi.org/10.1017/S1742758407814688>.
- Bográn, Carlos E., Kevin M. Heinz, and Matthew A. Ciomperlik. 2002. “Interspecific Competition among Insect Parasitoids: Field Experiments with Whiteflies as Hosts in Cotton.” *Ecology*. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[0653:ICAIPF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[0653:ICAIPF]2.0.CO;2).
- Boland, Greg J., and Theresa Brimmer. 2004. “Nontarget Effects of Biological Control Agents.” *New Phytologist*. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01149.x>.
- Borrett, Stuart R., Stuart J. Whipple, and Bernard C. Patten. 2010. “Rapid Development of Indirect Effects in Ecological Networks.” *Oikos*. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.18104.x>.
- Bottollier-Curtet, Marion, Anne Marie Planty-Tabacchi, and Eric Tabacchi. 2013. “Competition between Young Exotic Invasive and Native Dominant Plant Species: Implications for Invasions within Riparian Areas.” *Journal of Vegetation Science*. <https://doi.org/10.1111/jvs.12034>.
- Bresch, Cécile, Lydia Ottenwalder, Christine Poncet, and Pia Parolin. 2014. “Tobacco as Banker Plant for *Macrolophus Pygmaeus* to Control *Trialeurodes Vaporariorum* in Tomato Crops.” *Universal Journal of Agricultural Research*.
- Brooks, Mollie E., Kasper Kristensen, Koen J. van Benthem, Arni Magnusson, Casper W. Berg, Anders Nielsen, Hans J. Skaug, Martin Mächler, and Benjamin M. Bolker. 2017. “GlmTMB Balances Speed and Flexibility among Packages for Zero-Inflated Generalized Linear Mixed Modeling.” *R Journal*. <https://doi.org/10.32614/rj-2017-066>.
- Brown, J. S. 1989. “Coexistence on a Seasonal Resource.” *American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/284908>.
- Cardinale, Bradley J., J. Emmett Duffy, Andrew Gonzalez, David U. Hooper, Charles Perrings, Patrick Venail, Anita Narwani, et al. 2012. “Biodiversity Loss and Its Impact on Humanity.” *Nature*. <https://doi.org/10.1038/nature11148>.
- Cardinale, Bradley J., Chad T. Harvey, Kevin Gross, and Anthony R. Ives. 2003. “Biodiversity and Biocontrol: Emergent Impacts of a Multi-Enemy Assemblage on Pest Suppression and Crop Yield in an Agroecosystem.” *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00508.x>.
- Cardinale, Bradley J., Jerome J. Weis, Andy E. Forbes, Kelley J. Tilmon, and Anthony R. Ives. 2006. “Biodiversity as Both a Cause and Consequence of Resource Availability: A Study of Reciprocal Causality in a Predator-Prey System.” *Journal of Animal Ecology*. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01070.x>.
- Caswell, Hal. 1978. “Predator-Mediated Coexistence: A Nonequilibrium Model.” *The American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/283257>.
- . 1983. “Phenotypic Plasticity in Life-History Traits: Demographic Effects and Evolutionary Consequences.” *Integrative and Comparative Biology*. <https://doi.org/10.1093/icb/23.1.35>.
- Catford, Jane A., Michael Bode, and David Tilman. 2018. “Introduced Species That Overcome Life History Tradeoffs Can Cause Native Extinctions.” *Nature Communications*. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-04491-3>.
- Chakraborty, Subhendu. 2015. “The Influence of Generalist Predators in Spatially Extended Predator-Prey Systems.” *Ecological Complexity*. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2015.06.003>.
- Chase, Jonathan M., Peter A. Abrams, James P. Grover, Sebastian Diehl, Peter Chesson, Robert D. Holt, Shane A. Richards, Roger M. Nisbet, and Ted J. Case. 2002. “The Interaction between Predation and Competition: A Review and Synthesis.” *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00315.x>.
- Cheng, Xin Yue, Pei Zhen Xie, Fei Xue Cheng, Ru Mei Xu, and Bing Yan Xie. 2009.

- “Competitive Displacement of the Native Species *Bursaphelenchus mucronatus* by an Alien Species *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematoda: Aphelenchida: Aphelenchoididae): A Case of Successful Invasion.” *Biological Invasions*. <https://doi.org/10.1007/s10530-008-9225-2>.
- Cherrett, J. M., R. van den Bosch, P. S. Messenger, and A. P. Gutierrez. 1983. “An Introduction to Biological Control.” *The Journal of Applied Ecology*. <https://doi.org/10.2307/2403155>.
- Chesson, P. 2000. “Mechanisms of Maintenance of Species Diversity.” *Annual Review of Ecology and Systematics*. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343>.
- Ciros-Pérez, Jorge, María José Carmona, Sara Lapesa, and Manuel Serra. 2004. “Predation as a Factor Mediating Resource Competition among Rotifer Sibling Species.” *Limnology and Oceanography*. <https://doi.org/10.4319/lo.2004.49.1.0040>.
- Costamagna, Alejandro C. 2009. “Trophic and Guild Interactions in Biological Control.” *Environmental Entomology*. <https://doi.org/10.1603/022.038.0446>.
- Dai, Peng, Xiaoqin Shi, Deguang Liu, Zhaohong Ge, Da Wang, Xinjia Dai, Zhihao Yi, and Xiuxiang Meng. 2016. “Life-History Trait Plasticity and Its Relationships with Plant Adaptation and Insect Fitness: A Case Study on the Aphid Sitobion Avenae.” *Scientific Reports*. <https://doi.org/10.1038/srep29974>.
- Dainese, Matteo, Emily A. Martin, Marcelo Aizen, Matthias Albrecht, Ignasi Bartomeus, Riccardo Bommarco, Luisa G. Carvalheiro, et al. 2019. “A Global Synthesis Reveals Biodiversity-Mediated Benefits for Crop Production.” *Science Advances*. <https://doi.org/10.1101/554170>.
- Davies, Nicholas B., John R. Krebs, and Stuart A. West. 2012. *An Introduction to Behavioural Ecology Fourth Edition. Statewide Agricultural Land Use Baseline 2015*.
- DeBach, Paul. 1966. “The Competitive Displacement and Coexistence Principles.” *Annual Review of Entomology*. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.11.010166.001151>.
- Deguine, Jean Philippe, Caroline Gloanec, Philippe Laurent, Alain Ratnadass, and Jean Noël Aubertot. 2017. *Agroecological Crop Protection. Agroecological Crop Protection*. <https://doi.org/10.1007/978-94-024-1185-0>.
- Denholm, Ian, and Greg Devine. 2013. “Insecticide Resistance.” In *Encyclopedia of Biodiversity: Second Edition*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384719-5.00104-0>.
- Denno, R. F., M. S. McClure, and J. R. Ott. 1995. “Interspecific Interactions in Phytophagous Insects: Competition Reexamined and Resurrected.” *Annual Review of Entomology*. Vol. 40. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.40.1.297>.
- Denno, Robert F., and Deborah L. Finke. 2006. “Multiple Predator Interactions and Food-Web Connectance: Implications for Biological Control.” In *Trophic and Guild in Biological Interactions Control*, edited by Jacques Brodeur and Guy Boivin, 45–70. Dordrecht: Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/1-4020-4767-3_3.
- Denoth, Madlen, Leonardo Frid, and Judith H. Myers. 2002. “Multiple Agents in Biological Control: Improving the Odds?” *Biological Control*. [https://doi.org/10.1016/S1049-9644\(02\)00002-6](https://doi.org/10.1016/S1049-9644(02)00002-6).
- Dermauw, Wannes, Nicky Wybouw, Stephane Rombauts, Björn Menten, John Vontas, Miodrag Grbić, Richard M. Clark, René Feyereisen, and Thomas Van Leeuwen. 2013. “A Link between Host Plant Adaptation and Pesticide Resistance in the Polyphagous Spider Mite *Tetranychus urticae*.” *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. <https://doi.org/10.1073/pnas.1213214110>.
- Dermo, Robert F., and Merrill A. Peterson. 1995. “Density-Dependent Dispersal and Its Consequences for Population Dynamics.” In *Population Dynamics*. <https://doi.org/10.1016/b978-012159270-7/50007-5>.
- Descombes, Patrice, Alan Kergunteuil, Gaëtan Glauser, Sergio Rasmann, and Loïc Pellissier.

2020. "Plant Physical and Chemical Traits Associated with Herbivory in Situ and under a Warming Treatment." *Journal of Ecology*. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13286>.
- Després, Laurence, Jean Philippe David, and Christiane Gallet. 2007. "The Evolutionary Ecology of Insect Resistance to Plant Chemicals." *Trends in Ecology and Evolution*. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.02.010>.
- Di, Ning, Kai Zhang, Fan Zhang, Su Wang, and Tong Xian Liu. 2018. "Polyculture and Monoculture Affect the Fitness, Behavior and Detoxification Metabolism of Bemisia Tabaci (Hemiptera: Aleyrodidae)." *Frontiers in Physiology*. <https://doi.org/10.3389/fphys.2018.01392>.
- Dianzinga, Niry T, Marie-Ludders Moutoussamy, Joëlle Sadeyen, Lala H R Ravaomanarivo, and Enric Frago. 2020. "The Interacting Effect of Habitat Amount, Habitat Diversity and Fragmentation on Insect Diversity along Elevational Gradients." *Journal of Biogeography* 47 (11): 2377–91. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/jbi.13959>.
- Duggins, David O. 1980. "Kelp Beds and Sea Otters: An Experimental Approach." *Ecology*. <https://doi.org/10.2307/1937405>.
- Egan, Scott P., and Daniel J. Funk. 2006. "Individual Advantages to Ecological Specialization: Insights on Cognitive Constraints from Three Conspecific Taxa." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3382>.
- Ehrlich, Paul R., and Peter H. Raven. 1964. "Butterflies and Plants: A Study in Coevolution." *Evolution*. <https://doi.org/10.2307/2406212>.
- Ekholm, Adam, Ayco J.M. Tack, Pertti Pulkkinen, and Tomas Roslin. 2020. "Host Plant Phenology, Insect Outbreaks and Herbivore Communities – The Importance of Timing." *Journal of Animal Ecology*. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13151>.
- Eliyahu, Dorit, Andrew C McCall, Marina Lauck, Ana Trakhtenbrot, and Judit L Bronstein. 2015. "Minute Pollinators: The Role of Thrips (Thysanoptera) as Pollinators of Pointleaf Manzanita, *Arctostaphylos Pungens* (Ericaceae)." *Journal of Pollination Ecology*. [https://doi.org/10.26786/1920-7603\(2015\)10](https://doi.org/10.26786/1920-7603(2015)10).
- Ellis, Willem N., and Albertine C. Ellis-Adam. 2019. "To Make a Meadow It Takes a Clover and a Bee: The Entomophilous Flora of N.W. Europe and Its Insects." *Bijdragen Tot de Dierkunde*. <https://doi.org/10.1163/26660644-06304001>.
- Elton, Charles S. 1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants. The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. <https://doi.org/10.1007/978-1-4899-7214-9>.
- Emden, H. F. van, V. F. Eastop, R. D. Hughes, and M. J. Way. 1969. "The Ecology of *Myzus Persicae* ." *Annual Review of Entomology*. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.14.010169.001213>.
- Erb, Matthias, and Christelle A.M. Robert. 2016. "Sequestration of Plant Secondary Metabolites by Insect Herbivores: Molecular Mechanisms and Ecological Consequences." *Current Opinion in Insect Science*. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2015.11.005>.
- Fan, Meng, Bingbing Zhang, and Michael Yi Li. 2010. "Mechanisms for Stable Coexistence in an Insect Community." *Mathematical Biosciences and Engineering*. <https://doi.org/10.3934/mbe.2010.7.603>.
- Farrell, Brian D. 1998. "'Inordinate Fondness' Explained: Why Are There so Many Beetles?" *Science*. <https://doi.org/10.1126/science.281.5376.555>.
- Fauth, J. E., and W. J. Resetarits. 1991. "Interactions between the Salamander *Siren Intermedia* and the Keystone Predator *Notophthalmus Viridescens*." *Ecology*. <https://doi.org/10.2307/1940585>.
- Feder, Jeffrey L., and Kenneth E. Filchak. 1999. "It's about Time: The Evidence for Host Plant-Mediated Selection in the Apple Maggot Fly, *Rhagoletis Pomonella*, and Its

- Implications for Fitness Trade-Offs in Phytophagous Insects.” In *Entomologia Experimentalis et Applicata*. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.1999.00486.x>.
- Feeny, Paul. 1976. “Plantapparency and Chemical Defense.” In *Biochemical Interaction Between Plants and Insects*. https://doi.org/10.1007/978-1-4684-2646-5_1.
- Ferrenberg, Scott M., and Robert F. Denno. 2003. “Competition as a Factor Underlying the Abundance of an Uncommon Phytophagous Insect, the Salt-Marsh Planthopper *Delphacodes penedectae*.” *Ecological Entomology*. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2003.00479.x>.
- Finke, Deborah L., and Robert F. Denno. 2005. “Predator Diversity and the Functioning of Ecosystems: The Role of Intraguild Predation in Dampening Trophic Cascades.” *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00832.x>.
- . 2006. “Spatial Refuge from Intraguild Predation: Implications for Prey Suppression and Trophic Cascades.” *Oecologia*. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0443-y>.
- Finke, Deborah, and William Snyder. 2010. “Conserving the Benefits of Predator Biodiversity.” *Biological Conservation* 143 (October): 2260–69. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.03.022>.
- Frago, Enric. 2016. “Interactions between Parasitoids and Higher Order Natural Enemies: Intraguild Predation and Hyperparasitoids.” *Current Opinion in Insect Science*. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2016.02.005>.
- Fry, James D. 1989. “Evolutionary Adaptation to Host Plants in a Laboratory Population of the Phytophagous Mite *Tetranychus urticae* Koch.” *Oecologia*. <https://doi.org/10.1007/BF00378969>.
- Futuyma, D. J., and G. Moreno. 1988. “The Evolution of Ecological Specialization.” *Annual Review of Ecology and Systematics*. Vol. 19. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.19.110188.001231>.
- G. P. Opit, B. Peterson, D. R. Gillespie, R. A. Costello. 1997. “The Life Cycle and Management of *Echinothrips americanus* (Thysanoptera: Thripidae).” *Journal of the Entomological Society of British Columbia*.
- Gandiwa, Edson. 2013. “Top-down and Bottom-up Control of Large Herbivore Populations: A Review of Natural and Human-Induced Influences.” *Tropical Conservation Science*. <https://doi.org/10.1177/194008291300600404>.
- Gillon, Yves. 1976. “Stratégies Démographiques Chez Les Insectes, Leurs Processus Biologiques, Par.” *Tome*.
- Gliessman, Stephen R. 2015. *Agroecology: The Ecology of Sustainable Food Systems*. *Agroecology: The Ecology of Sustainable Food Systems, Second Edition*.
- Goldstein, Jan, and Marcin Zych. 2016. “What If We Lose a Hub? Experimental Testing of Pollination Network Resilience to Removal of Keystone Floral Resources.” *Arthropod-Plant Interactions*. <https://doi.org/10.1007/s11829-016-9431-2>.
- Greenop, Arran, Ben A. Woodcock, Andy Wilby, Samantha M. Cook, and Richard F. Pywell. 2018. “Functional Diversity Positively Affects Prey Suppression by Invertebrate Predators: A Meta-Analysis.” *Ecology*. <https://doi.org/10.1002/ecy.2378>.
- Grether, Gregory F., Neil Losin, Christopher N. Anderson, and Kenichi Okamoto. 2009. “The Role of Interspecific Interference Competition in Character Displacement and the Evolution of Competitor Recognition.” *Biological Reviews*. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2009.00089.x>.
- Gurr, G. M., S. D. Wratten, and P. Barbosa. 2000. “Success in Conservation Biological Control of Arthropods.” In *Biological Control: Measures of Success*. https://doi.org/10.1007/978-94-011-4014-0_4.
- Gurr, Geoff M., Steve D. Wratten, William E. Snyder, and Donna M.Y. Read. 2012. *Biodiversity and Insect Pests: Key Issues for Sustainable Management*. *Biodiversity and*

- Insect Pests: Key Issues for Sustainable Management*.
<https://doi.org/10.1002/9781118231838>.
- Hairston, Nelson G., Frederick E. Smith, and Lawrence B. Slobodkin. 1960. "Community Structure, Population Control, and Competition." *The American Naturalist*.
<https://doi.org/10.1086/282146>.
- Halaj, J., and D. H. Wise. 2001. "Terrestrial Trophic Cascades: How Much Do They Trickle?" *American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/319190>.
- Handel, S. N. 2014. "Dispersal Ecology and Evolution." *Ecological Restoration*.
<https://doi.org/10.3368/er.32.4.464>.
- Hanley, Mick E., Byron B. Lamont, Meredith M. Fairbanks, and Christine M. Rafferty. 2007. "Plant Structural Traits and Their Role in Anti-Herbivore Defence." *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2007.01.001>.
- Hartley, S. E., and T. H. Jones. 2003. "Plant Diversity and Insect Herbivores: Effects of Environmental Change in Contrasting Model Systems." In *Oikos*.
<https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12566.x>.
- Hartmann, T., C. Theuring, T. Beuerle, E. A. Bernays, and M. S. Singer. 2005. "Acquisition, Transformation and Maintenance of Plant Pyrrolizidine Alkaloids by the Polyphagous Arctiid *Grammia geneura*." *Insect Biochemistry and Molecular Biology*.
<https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2005.05.011>.
- Hong, Feng, Hong Liang Han, Po Pu, Dong Wei, Jia Wang, and Yinghong Liu. 2019. "Effects of Five Host Plant Species on the Life History and Population Growth Parameters of *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae)." *Journal of Insect Science*.
<https://doi.org/10.1093/jisesa/iez094>.
- Hooper, D. U., F. S. Chapin, J. J. Ewel, A. Hector, P. Inchausti, S. Lavorel, J. H. Lawton, et al. 2005. "Effects of Biodiversity on Ecosystem Functioning: A Consensus of Current Knowledge." *Ecological Monographs*. <https://doi.org/10.1890/04-0922>.
- Hunter, Mark D., George C. Varley, and George R. Gradwell. 1997. "Estimating the Relative Roles of Top-down and Bottom-up Forces on Insect Herbivore Populations: A Classic Study Revisited." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.17.9176>.
- Huston, Michael A. 1997. "Hidden Treatments in Ecological Experiments: Re-Evaluating the Ecosystem Function of Biodiversity." *Oecologia*.
<https://doi.org/10.1007/s004420050180>.
- Hutchinson, G. E. 1959. "Homage to Santa Rosalia or Why Are There So Many Kinds of Animals?" *The American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/282070>.
- Inouye, Richard S., Gregory S. Byers, and James H. Brown. 1980. "Effects of Predation and Competition on Survivorship, Fecundity, and Community Structure of Desert Annuals." *Ecology*. <https://doi.org/10.2307/1939043>.
- Irwin, Rebecca E., Judith L. Bronstein, Jessamyn S. Manson, and Leif Richardson. 2010. "Nectar Robbing: Ecological and Evolutionary Perspectives." *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120330>.
- Ives, A. R., B. J. Cardinale, and W. E. Snyder. 2005. "Erratum: A Synthesis of Subdisciplines: Predator-Prey Interactions, and Biodiversity and Ecosystem Functioning (*Ecology Letters* (2005) 8 (102-116))." *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00789.x>.
- Ives, Anthony R., Bradley J. Cardinale, and William E. Snyder. 2005. "A Synthesis of Subdisciplines: Predator-Prey Interactions, and Biodiversity and Ecosystem Functioning." *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00698.x>.
- Ives, Anthony R., and Stephen R. Carpenter. 2007. "Stability and Diversity of Ecosystems." *Science*. <https://doi.org/10.1126/Science.1133258>.

- Janssen, Arne, Marta Montserrat, Reinier HilleRisLambers, André M. de Roos, Angelo Pallini, and Maurice W. Sabelis. 2007. "Intraguild Predation Usually Does Not Disrupt Biological Control." In *Trophic and Guild in Biological Interactions Control*. https://doi.org/10.1007/1-4020-4767-3_2.
- Janssen, Arne, Maurice W. Sabelis, Sara Magalhães, Marta Montserrat, and Tessa Van Der Hammen. 2007. "Habitat Structure Affects Intraguild Predation." *Ecology*. <https://doi.org/10.1890/06-1408.1>.
- Jaworski, Coline C., Anaïs Bompard, Laure Genies, Edwige Amiens-Desneux, and Nicolas Desneux. 2013. "Preference and Prey Switching in a Generalist Predator Attacking Local and Invasive Alien Pests." *PLoS ONE*. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0082231>.
- Jonsen, Ian D., and Lenore Fahrig. 1997. "Response of Generalist and Specialist Insect Herbivores to Landscape Spatial Structure." *Landscape Ecology*. <https://doi.org/10.1023/A:1007961006232>.
- Jonsson, Mattias, Riikka Kaartinen, and Cory S. Straub. 2017. "Relationships between Natural Enemy Diversity and Biological Control." *Current Opinion in Insect Science*. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2017.01.001>.
- Kaplan, Ian, and Robert F. Denno. 2007. "Interspecific Interactions in Phytophagous Insects Revisited: A Quantitative Assessment of Competition Theory." *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01093.x>.
- Karadjova, Olya, and Vladimir Krumov. 2003. *Echinothrips Americanus Morgan (Thysanoptera: Thripidae) a New Pest of the Bulgarian Greenhouses*.
- Karban, Richard, and Anurag A. Agrawal. 2002. "Herbivore Offense." *Annual Review of Ecology and Systematics*. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150443>.
- Keefover-Ring, Ken. 2013. "Making Scents of Defense: Do Fecal Shields and Herbivore-Caused Volatiles Match Host Plant Chemical Profiles?" *Chemoecology*. <https://doi.org/10.1007/s00049-012-0117-7>.
- Kirk, W. D.J. 1984. "Pollen-feeding in Thrips (Insecta: Thysanoptera)." *Journal of Zoology*. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1984.tb02364.x>.
- Klein, Alexandra Maria, Bernard E. Vaissière, James H. Cane, Ingolf Steffan-Dewenter, Saul A. Cunningham, Claire Kremen, and Teja Tscharntke. 2007. "Importance of Pollinators in Changing Landscapes for World Crops." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3721>.
- Koyama, Yoshitaka, Izumi Yao, and Shin Ichi Akimoto. 2004. "Aphid Galls Accumulate High Concentrations of Amino Acids: A Support for the Nutrition Hypothesis for Gall Formation." *Entomologia Experimentalis et Applicata*. <https://doi.org/10.1111/j.0013-8703.2004.00207.x>.
- Lang, Jennifer M. 2013. "Species Interactions and Competition." *Nature Education*.
- Lecoq, Lucie, Aude Ernoult, and Cendrine Mony. 2021. "Past Landscape Structure Drives the Functional Assemblages of Plants and Birds." *Scientific Reports*. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-82851-8>.
- Lehman, C. L., and D. Tilman. 2000. "Biodiversity, Stability, and Productivity in Competitive Communities." *American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/303402>.
- Lenth, Russell V. 2016. "Least-Squares Means: The R Package Lsmeans." *Journal of Statistical Software*. <https://doi.org/10.18637/jss.v069.i01>.
- Letourneau, D. K., and B. Goldstein. 2001. "Pest Damage and Arthropod Community Structure in Organic vs. Conventional Tomato Production in California." *Journal of Applied Ecology*. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2001.00611.x>.
- Letourneau, Deborah K., Julie A. Jedlicka, Sara G. Bothwell, and Carlo R. Moreno. 2009. "Effects of Natural Enemy Biodiversity on the Suppression of Arthropod Herbivores in Terrestrial Ecosystems." *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*.

- <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120320>.
- Levine, Jonathan M., Jordi Bascompte, Peter B. Adler, and Stefano Allesina. 2017. "Beyond Pairwise Mechanisms of Species Coexistence in Complex Communities." *Nature*. <https://doi.org/10.1038/nature22898>.
- Losey, John E., and Robert F. Denno. 1998. "Positive Predator-Predator Interactions: Enhanced Predation Rates and Synergistic Suppression of Aphid Populations." *Ecology*. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[2143:PPPIEP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[2143:PPPIEP]2.0.CO;2).
- Losey, John E., Anthony R. Ives, Jason Harmon, Ford Ballantyne, and Carrie Brown. 1997. "A Polymorphism Maintained by Opposite Patterns of Parasitism and Predation." *Nature*. <https://doi.org/10.1038/40849>.
- Luan, Jun Bo, Jing Xu, Ke Ke Lin, Myron P. Zalucki, and Shu Sheng Liu. 2012. "Species Exclusion Between an Invasive and an Indigenous Whitefly on Host Plants with Differential Levels of Suitability." *Journal of Integrative Agriculture*. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(12\)60006-9](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(12)60006-9).
- Lublinkhof, John, and David E Foster. 2014. "Development and Reproductive Capacity of *Frankliniella Occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae) Reared at Three Temperatures." *Journal of the Kansas Entomological Society*.
- Lydie Suty. 2010. *LA LUTTE BIOLOGIQUE : Vers de Nouveaux Équilibres Écologiques*. Edited by Éditions Quae. 1ère édit.
- MacArthur, Robert. 1955. "Fluctuations of Animal Populations and a Measure of Community Stability." *Ecology*. <https://doi.org/10.2307/1929601>.
- Martin, Konrad, and Joachim Sauerborn. 2012. *Agroecology*. *Agroecology*. https://doi.org/10.1007/978-94-007-5917-6_1.
- May, R. M. 1973. "Stability and Complexity in Model Ecosystems: Monographs in Population Biology." *Princeton University Press, Princeton, NJ*.
- Mayhew, Peter J. 1997. "Adaptive Patterns of Host-Plant Selection by Phytophagous Insects." *Oikos*. <https://doi.org/10.2307/3546884>.
- McNaughton, S. J. 1977. "Diversity and Stability of Ecological Communities: A Comment on the Role of Empiricism in Ecology." *The American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/283181>.
- Menge, B. A., E. L. Berlow, C. A. Blanchette, S. A. Navarrete, and S. B. Yamada. 1994. "The Keystone Species Concept: Variation in Interaction Strength in a Rocky Intertidal Habitat." *Ecological Monographs*. <https://doi.org/10.2307/2937163>.
- Messenger, P S. 1975. "PARASITES, PREDATORS, AND POPULATION DYNAMICS." In .
- Messing, Russell H., and Mark G. Wright. 2006. "Biological Control of Invasive Species: Solution or Pollution?" *Frontiers in Ecology and the Environment*. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2006\)004\[0132:BCOISS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2006)004[0132:BCOISS]2.0.CO;2).
- Metzger, Chase W., and Ann Hajek. 2004. "Natural Enemies. An Introduction to Biological Control." *Journal of Range Management*. <https://doi.org/10.2307/4003989>.
- Middleton, Beth, and Jim Grace. 2004. "Biodiversity and Ecosystem Functioning: Synthesis and Perspectives." *Restoration Ecology*. <https://doi.org/10.1111/j.1061-2971.2004.120401.x>.
- Mitchell, Carolyn, Rex M. Brennan, Julie Graham, and Alison J. Karley. 2016. "Plant Defense against Herbivorous Pests: Exploiting Resistance and Tolerance Traits for Sustainable Crop Protection." *Frontiers in Plant Science*. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01132>.
- Moghadas, Mona, and Hossein Allahyari. 2017. "Effect of Prey and Pollen on Interactions between *Typhlodromus Bagdasarjani* and *Phytoseiulus Persimilis* (Acari: Phytoseiidae) on Cucumber (Cucurbitaceae)." *Canadian Entomologist*. <https://doi.org/10.4039/tce.2017.28>.

- Montoya, José M., Miguel A. Rodríguez, and Bradford A. Hawkins. 2003. "Food Web Complexity and Higher-Level Ecosystem Services." *Ecology Letters*.
<https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00469.x>.
- Morin, Peter J. 1981. "Predatory Salamanders Reverse the Outcome of Competition among Three Species of Anuran Tadpoles." *Science*.
<https://doi.org/10.1126/science.212.4500.1284>.
- . 2011. *Community Ecology*. *Community Ecology*.
<https://doi.org/10.1002/9781444341966>.
- Morris, William F. 1996. "Mutualism Denied? Nectar-Robbing Bumble Bees Do Not Reduce Female or Male Success of Bluebells." *Ecology*. <https://doi.org/10.2307/2265542>.
- Murphy, Shannon M., John T. Lill, M. Deane Bowers, and Michael S. Singer. 2014. "Enemy-Free Space for Parasitoids." *Environmental Entomology*.
<https://doi.org/10.1603/EN13201>.
- Naher, Najmoon, Md Wahedul Islam, M Khalequzzaman, and Mohd Mainul Haque. 1970. "Study on the Developmental Stages of Spider Mite (*Tetranychus Urticae* Koch) Infesting Country Bean." *Journal of Bio-Science*. <https://doi.org/10.3329/jbs.v16i0.3751>.
- Natural Enemies of Insect Pests in Neotropical Agroecosystems*. 2019. *Natural Enemies of Insect Pests in Neotropical Agroecosystems*. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-24733-1>.
- Navarrkte, Sergio A., and Bruch A. Menge. 1996. "Keystone Predation and Interaction Strength: Interactive Effects of Predators on Their Main Prey." *Ecological Monographs*.
<https://doi.org/10.2307/2963488>.
- Newton, Erika, James M. Bullock, and Dave Hodgson. 2009. "Bottom-up Effects of Glucosinolate Variation on Aphid Colony Dynamics in Wild Cabbage Populations." *Ecological Entomology*. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2009.01111.x>.
- Nikolakakis, N.N., J.T. Margaritopoulos, and J.A. Tsitsipis. 2003. "Performance of Myzus Persicae (Hemiptera: Aphididae) Clones on Different Host-Plants and Their Host Preference." *Bulletin of Entomological Research*. <https://doi.org/10.1079/ber2003230>.
- Oerke, E. C. 2006. "Crop Losses to Pests." *Journal of Agricultural Science*.
<https://doi.org/10.1017/S0021859605005708>.
- Ollerton, Jeff, Rachael Winfree, and Sam Tarrant. 2011. "How Many Flowering Plants Are Pollinated by Animals?" *Oikos*. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x>.
- Omkar. 2016. *Ecofriendly Pest Management for Food Security*. *Ecofriendly Pest Management for Food Security*. <https://doi.org/10.1016/C2014-0-04228-1>.
- Paine, Robert T. 1966. "Food Web Complexity and Species Diversity." *The American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/282400>.
- Paini, Dean R., Joe E. Funderburk, and Stuart R. Reitz. 2008. "Competitive Exclusion of a Worldwide Invasive Pest by a Native. Quantifying Competition between Two Phytophagous Insects on Two Host Plant Species." *Journal of Animal Ecology*.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01324.x>.
- Pearson, Dean E., and Ragan M. Callaway. 2003. "Indirect Effects of Host-Specific Biological Control Agents." *Trends in Ecology and Evolution*. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00188-5](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00188-5).
- . 2005. "Indirect Nontarget Effects of Host-Specific Biological Control Agents: Implications for Biological Control." In *Biological Control*.
<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2005.05.011>.
- Pekár, Stano. 2014. "Comparative Analysis of Passive Defences in Spiders (Araneae)." *Journal of Animal Ecology*. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12177>.
- Pelletier, F., D. Garant, and A. P. Hendry. 2009. "Eco-Evolutionary Dynamics." *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0027>.

- Pérez-Lachaud, Gabriela, Tim Batchelor, and Ian Hardy. 2004. "Wasp Eat Wasp: Facultative Hyperparasitism and Intra-Guild Predation by Bethyloid Wasps." *Biological Control* 30 (June): 149–55. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2004.03.003>.
- Philpott, Stacy M. 2013. "Biodiversity and Pest Control Services." In *Encyclopedia of Biodiversity: Second Edition*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384719-5.00344-0>.
- Pimentel, David. 1961. "Species Diversity and Insect Population Outbreaks." *Annals of the Entomological Society of America*. <https://doi.org/10.1093/aesa/54.1.76>.
- "Plant-Animal Interactions: An Evolutionary Approach." 2003. *Choice Reviews Online*. <https://doi.org/10.5860/choice.40-4600>.
- Polis, G. A., C. A. Myers, and R. D. Holt. 1989a. "The Ecology and Evolution of Intraguild Predation: Potential Competitors That Eat Each Other." *Annual Review of Ecology and Systematics*. Vol. 20. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.20.110189.001501>.
- Polis, G A, C A Myers, and R D Holt. 1989b. "The Ecology and Evolution of Intraguild Predation: Potential Competitors That Eat Each Other." *Annual Review of Ecology and Systematics* 20 (1): 297–330. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.20.110189.001501>.
- Price, Peter W. 1994. "Phylogenetic Constraints, Adaptive Syndromes, and Emergent Properties: From Individuals to Population Dynamics." *Researches on Population Ecology*. <https://doi.org/10.1007/BF02515079>.
- Price, Peter W., Robert F. Denno, Micky D. Eubanks, Deborah L. Finke, and Ian Kaplan. 2011. *Insect Ecology*. *Insect Ecology*. <https://doi.org/10.1017/cbo9780511975387>.
- Proffit, Magali, Mohammed A Khallaf, David Carrasco, Mattias C Larsson, and Peter Anderson. 2015. "'Do You Remember the First Time?' Host Plant Preference in a Moth Is Modulated by Experiences during Larval Feeding and Adult Mating." *Ecology Letters* 18 (4): 365–74. <https://doi.org/10.1111/ele.12419>.
- Ramirez, Ricardo A., and William E. Snyder. 2009. "Scared Sick? Predator-Pathogen Facilitation Enhances Exploitation of a Shared Resource." *Ecology*. <https://doi.org/10.1890/08-1941.1>.
- Reichstein, Birte, Arne Schröder, Lennart Persson, and André M. De Roos. 2013. "Habitat Complexity Does Not Promote Coexistence in a Size-Structured Intraguild Predation System." *Journal of Animal Ecology*. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2012.02032.x>.
- Reitz, Stuart R., and John T. Trumble. 2002. "Competitive Displacement among Insects and Arachnids." *Annual Review of Entomology*. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.47.091201.145227>.
- Richards, Lora A., Lee A. Dyer, Matthew L. Forister, Angela M. Smilanich, Craig D. Dodson, Michael D. Leonard, and Christopher S. Jeffrey. 2015. "Phytochemical Diversity Drives Plant-Insect Community Diversity." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. <https://doi.org/10.1073/pnas.1504977112>.
- Rios, Rodrigo S., Maritza Cárdenas, Kely González, Mónica F. Cisternas, Patricia C. Guerra, Andrea P. Loayza, and Ernesto Gianoli. 2013. "Effects of Host Plant and Maternal Feeding Experience on Population Vital Rates of a Specialized Leaf Beetle." *Arthropod-Plant Interactions*. <https://doi.org/10.1007/s11829-012-9225-0>.
- Risch, Stephen J., and C. Ronald Carroll. 1982. "Effect of a Keystone Predaceous Ant, *Solenopsis Geminata*, on Arthropods in a Tropical Agroecosystem." *Ecology*. <https://doi.org/10.2307/1940138>.
- Root, Richard B. 1973. "Organization of a Plant-Arthropod Association in Simple and Diverse Habitats: The Fauna of Collards (*Brassica Oleracea*)." *Ecological Monographs*. <https://doi.org/10.2307/1942161>.
- Roscher, Christiane, Alexandra Weigelt, Raphael Proulx, Elisabeth Marquard, Jens Schumacher, Wolfgang W. Weisser, and Bernhard Schmid. 2011. "Identifying Population- and Community-Level Mechanisms of Diversity-Stability Relationships in

- Experimental Grasslands.” *Journal of Ecology*. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01875.x>.
- Rosenheim, Jay A. 2007. “Intraguild Predation: New Theoretical and Empirical Perspectives.” *Ecology*. <https://doi.org/10.1890/07-0790.1>.
- Rosenheim, Jay A., Tobias E. Glik, Rachel E. Goeriz, and Birgitta Rämert. 2004. “Linking a Predator’s Foraging Behavior with Its Effects on Herbivore Population Suppression.” *Ecology*. <https://doi.org/10.1890/03-0825>.
- Rosenheim, Jay A., Harry K. Kaya, Lester E. Ehler, James J. Marois, and Bruce A. Jaffee. 1995. “Intraguild Predation among Biological-Control Agents: Theory and Evidence.” *Biological Control*. <https://doi.org/10.1006/bcon.1995.1038>.
- Rosenheim, Jay A., Lawrence R. Wilhoit, and Christine A. Armer. 1993. “Influence of Intraguild Predation among Generalist Insect Predators on the Suppression of an Herbivore Population.” *Oecologia*. <https://doi.org/10.1007/BF00317517>.
- Rosenheim, Jay, David Limburg, and Ramana Colfer. 1999. “Impact of Generalist Predators on a Biological Control Agent, *Chrysoperla Carnea*: Direct Observations.” *Ecological Applications - ECOL APPL* 9 (May): 409–17. <https://doi.org/10.2307/2641128>.
- Roskov, Y., L. Abucay, T. Orrell, D. Nicolson, C. Flann, N. Bailly, P. Kirk, et al. 2016. “Species 2000 & ITIS Catalogue of Life, 2016 Annual Checklist. Digital Resource at [www.Catalogueoflife.Org/Annual-Checklist/2016](http://www.catalogueoflife.org/annual-checklist/2016).” *Species 2000: Naturalis, Leiden, the Netherlands*.
- Rudolf, Volker H.W. 2012. “Seasonal Shifts in Predator Body Size Diversity and Trophic Interactions in Size-Structured Predator-Prey Systems.” *Journal of Animal Ecology*. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01935.x>.
- Rusch, Adrien, Muriel Valantin-Morison, Jean Pierre Sarthou, and Jean Roger-Estrade. 2010. *Biological Control of Insect Pests in Agroecosystems. Effects of Crop Management, Farming Systems, and Seminatural Habitats at the Landscape Scale: A Review. Advances in Agronomy*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-385040-9.00006-2>.
- Russell, Edmund P. 1989. “Enemies Hypothesis: A Review of the Effect of Vegetational Diversity on Predatory Insects and Parasitoids.” *Environmental Entomology*. <https://doi.org/10.1093/ee/18.4.590>.
- Ryszkowski, L, Jerzy Karg, G Margarit, M G Paoletti, and R Glotin. 2021. “Above-Ground Insect Biomass in Agricultural Landscape of Europe. In Bunce R.G.H., Ryszkowski L. & Paoletti M.G. (Eds): *Landscape Ecology and Agroecosystems*,” May.
- Sanders, Dirk, Louis Sutter, and F. J.Frank van Veen. 2013. “The Loss of Indirect Interactions Leads to Cascading Extinctions of Carnivores.” *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1111/ele.12096>.
- Savković, Uroš, Mirko Đorđević, Darka Šešlija Jovanović, Jelica Lazarević, Nikola Tucić, and Biljana Stojković. 2016. “Experimentally Induced Host-Shift Changes Life-History Strategy in a Seed Beetle.” *Journal of Evolutionary Biology*. <https://doi.org/10.1111/jeb.12831>.
- Schoonhoven, L. M., T. Jermy, and J. J. A. van Loon. 1998. *Insect-Plant Biology. Insect-Plant Biology*. <https://doi.org/10.1007/978-1-4899-3200-6>.
- Schoonhoven, L. M., T. Jermy, J. J. A. van Loon, L. M. Schoonhoven, T. Jermy, and J. J. A. van Loon. 1998. “Insects and Flowers: The Beauty of Mutualism.” In *Insect-Plant Biology*. https://doi.org/10.1007/978-1-4899-3200-6_11.
- Schowalter, Timothy. 2006. *Insect Ecology. Insect Ecology*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-088772-9.X5022-5>.
- Schowalter, Timothy D. 2013. *Insects and Sustainability of Ecosystem Services. Insects and Sustainability of Ecosystem Services*. <https://doi.org/10.1201/b14911>.
- Shinen, J. S., and S. G. Morgan. 2009. “Mechanisms of Invasion Resistance: Competition

- among Intertidal Mussels Promotes Establishment of Invasive Species and Displacement of Native Species.” *Marine Ecology Progress Series*. <https://doi.org/10.3354/meps07982>.
- Singh, T. V.K., and J. Satyanarayana. 2009. “Insect Outbreaks and Their Management.” In *Integrated Pest Management*. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8992-3_13.
- Snow, D. W., and John N. Thompson. 1984. “Interaction and Coevolution.” *The Journal of Animal Ecology*. <https://doi.org/10.2307/4546>.
- Snyder, M. J., and J. I. Glendinning. 1996. “Causal Connection between Detoxification Enzyme Activity and Consumption of a Toxic Plant Compound.” *Journal of Comparative Physiology - A Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*. <https://doi.org/10.1007/bf00222792>.
- Snyder, Gretchen B., Deborah L. Finke, and William E. Snyder. 2008. “Predator Biodiversity Strengthens Aphid Suppression across Single- and Multiple-Species Prey Communities.” *Biological Control*. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2007.09.006>.
- Snyder, W. E., and A. R. Ives. 2001. “Generalist Predators Disrupt Biological Control by a Specialist Parasitoid.” *Ecology*. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[0705:GPDBCB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[0705:GPDBCB]2.0.CO;2).
- Snyder, William E. 2019. “Give Predators a Complement: Conserving Natural Enemy Biodiversity to Improve Biocontrol.” *Biological Control*. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2019.04.017>.
- Snyder, William E., and Anthony R. Ives. 2003. “Interactions between Specialist and Generalist Natural Enemies: Parasitoids, Predators, and Pea Aphid Biocontrol.” *Ecology*. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[0091:IBSAGN\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[0091:IBSAGN]2.0.CO;2).
- Snyder, William E., Gretchen B. Snyder, Deborah L. Finke, and Cory S. Straub. 2006a. “Predator Biodiversity Strengthens Herbivore Suppression.” *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00922.x>.
- . 2006b. “Predator Biodiversity Strengthens Herbivore Suppression.” *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00922.x>.
- Stiling, Peter. 2004. “Biological Control Not on Target.” *Biological Invasions*. <https://doi.org/10.1023/B:BINV.0000022130.54793.b7>.
- Stojković, Biljana, Uroš Savković, Mirko Đorđević, and Nikola Tucić. 2014. “Host-Shift Effects on Mating Behavior and Incipient Pre-Mating Isolation in Seed Beetle.” *Behavioral Ecology* 25 (3): 553–64. <https://doi.org/10.1093/beheco/aru015>.
- Stone, J. R. 2000. “Phenotypic Evolution: A Reaction Norm Perspective . Carl D. Schlichting , Massimo Pigliucci .” *The Quarterly Review of Biology*. <https://doi.org/10.1086/393292>.
- Strasberg, Dominique, Mathieu Rouget, David Richardson, Stéphane Baret, and Joel Dupont. 2005. “An Assessment of Habitat Diversity and Transformation on La Reunion Island (Mascarene Islands, Indian Ocean) as a Basis for Identifying Broad-Scale Conservation Priorities.” *Biodiversity and Conservation* 14 (November): 3015–32. <https://doi.org/10.1007/s10531-004-0258-2>.
- Straub, Cory S., and William E. Snyder. 2006. “Species Identity Dominates the Relationship between Predator Biodiversity and Herbivore Suppression.” *Ecology*. <https://doi.org/10.1890/05-0599>.
- . 2008. “Increasing Enemy Biodiversity Strengthens Herbivore Suppression on Two Plant Species.” *Ecology*. <https://doi.org/10.1890/07-0657.1>.
- Sun, Di Bing, Yin Quan Liu, Li Qin, Jing Xu, Fang Fang Li, and Shu Sheng Liu. 2013. “Competitive Displacement between Two Invasive Whiteflies: Insecticide Application and Host Plant Effects.” *Bulletin of Entomological Research*. <https://doi.org/10.1017/S0007485312000788>.
- Tang, Junfeng, and Shurong Zhou. 2011. “The Importance of Niche Differentiation for Coexistence on Large Scales.” *Journal of Theoretical Biology*.

- <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2010.12.025>.
- Tenow, Olle, and Helena Bylund. 2000. "Recovery of a *Betula Pubescens* Forest in Northern Sweden after Severe Defoliation by *Epirrita Autumnata* ." *Journal of Vegetation Science*. <https://doi.org/10.2307/3236555>.
- Terry, J Christopher D, J Chen, and O T Lewis. 2021. "Natural Enemies Have Inconsistent Impacts on the Coexistence of Competing Species." *BioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/2020.08.27.270389>.
- Thies, Carsten, Ingolf Steffan-Dewenter, and Teja Tschardt. 2003. "Effects of Landscape Context on Herbivory and Parasitism at Different Spatial Scales." In *Oikos*. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12567.x>.
- Tilman, D., and D. Wedin. 1991. "Plant Traits and Resource Reduction for Five Grasses Growing on a Nitrogen Gradient." *Ecology*. <https://doi.org/10.2307/2937208>.
- Tilman, David. 1999. "The Ecological Consequences of Changes in Biodiversity: A Search for General Principles." In *Ecology*. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[1455:tecoci\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[1455:tecoci]2.0.co;2).
- Tilmon, Kelley Jean. 2008. *Specialization, Speciation, and Radiation: The Evolutionary Biology of Herbivorous Insects*. *Specialization, Speciation, and Radiation: The Evolutionary Biology of Herbivorous Insects*. [https://doi.org/10.1653/0015-4040\(2008\)91\[351:ssarte\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1653/0015-4040(2008)91[351:ssarte]2.0.co;2).
- Tooker, John F., Matthew E. O'Neal, and Cesar Rodriguez-Saona. 2020. "Balancing Disturbance and Conservation in Agroecosystems to Improve Biological Control." *Annual Review of Entomology*. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-011019-025143>.
- Tucić, N., S. Mikuljanac, and O. Stojković. 1997. "Genetic Variation and Covariation among Life History Traits in Populations of *Acanthoscelides Obtectus* Maintained on Different Hosts." *Entomologia Experimentalis et Applicata*. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.1997.00255.x>.
- Vanblaricom, G. R., and J. A. Estes. 1988. "The Community Ecology of Sea Otters." *The Community Ecology of Sea Otters*. [https://doi.org/10.1016/0304-3800\(91\)90110-m](https://doi.org/10.1016/0304-3800(91)90110-m).
- Vargas, R. I., W. A. Walsh, and T. Nishida. 1995. "Colonization of Newly Planted Coffee Fields: Dominance of Mediterranean Fruit Fly over Oriental Fruit Fly (Diptera: Tephritidae)." *Journal of Economic Entomology*. <https://doi.org/10.1093/jee/88.3.620>.
- Vidal, Mayra C., and Shannon M. Murphy. 2018. "Bottom-up vs. Top-down Effects on Terrestrial Insect Herbivores: A Meta-Analysis." *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1111/ele.12874>.
- Wagner, David L., Eliza M. Grames, Matthew L. Forister, May R. Berenbaum, and David Stopak. 2021. "Insect Decline in the Anthropocene: Death by a Thousand Cuts." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. <https://doi.org/10.1073/PNAS.2023989118>.
- Walker, K., and R. Frederick. 2019. "Entomological Risks of Genetically Engineered Crops." In *Encyclopedia of Environmental Health*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.11677-X>.
- Weibull, Ann Christin, and Örjan Östman. 2003. "Species Composition in Agroecosystems: The Effect of Landscape, Habitat, and Farm Management." *Basic and Applied Ecology*. <https://doi.org/10.1078/1439-1791-00173>.
- Weisser, W.W. W, E Siemann, and E. Sieman. 2004. "The Various Effects of Insects on Ecosystem Functioning - Tble of Contents." In *Insects and Ecosystem Function*.
- Weninger, E. J., and R. S. Inouye. 2008. "Insect Community Response to Plant Diversity and Productivity in a Sagebrush-Steppe Ecosystem." *Journal of Arid Environments*. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2007.04.005>.
- Werner, Earl E., and Scott D. Peacor. 2003. "A Review of Trait-Mediated Indirect Interactions

- in Ecological Communities.” *Ecology*. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[1083:AROTII\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[1083:AROTII]2.0.CO;2).
- Wilby, A., S. C. Villareal, L. P. Lan, K. L. Heong, and M. B. Thomas. 2005. “Functional Benefits of Predator Species Diversity Depend on Prey Identity.” *Ecological Entomology*. <https://doi.org/10.1111/j.0307-6946.2005.00717.x>.
- Wilby, Andrew, and Matthew B. Thomas. 2002. “Natural Enemy Diversity and Pest Control: Patterns of Pest Emergence with Agricultural Intensification.” *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00331.x>.
- Wootton, J. T. 1994. “The Nature and Consequences of Indirect Effects in Ecological Communities.” *Annual Review of Ecology and Systematics*. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.25.110194.002303>.
- Xue, Y., C. A. Bahlai, A. Frewin, C. M. McCreary, L. E. Des Marteaux, A. W. Schaafsma, and R. H. Hallett. 2012. “Intraguild Predation of the Aphid Parasitoid *Aphelinus Certus* by *Coccinella Septempunctata* and *Harmonia Axyridis*.” *BioControl*. <https://doi.org/10.1007/s10526-012-9439-1>.
- Yee, Wee L., Michael W. Klaus, Dong H. Cha, Charles E. Linn, Robert B. Goughnour, and Jeffrey L. Feder. 2012. “Abundance of Apple Maggot, *Rhagoletis Pomonella*, across Different Areas in Central Washington, with Special Reference to Black-Fruited Hawthorns.” *Journal of Insect Science*. <https://doi.org/10.1673/031.012.12401>.
- Zalucki, M. P., L. P. Brower, and A. Alonso-M. 2001. “Detrimental Effects of Latex and Cardiac Glycosides on Survival and Growth of First-Instar Monarch Butterfly Larvae *Danaus Plexippus* Feeding on the Sandhill Milkweed *Asclepias Humistrata*.” *Ecological Entomology*. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2001.00313.x>.
- Zhang, Kai, Siliang Lin, Yinqiu Ji, Chenxue Yang, Xiaoyang Wang, Chunyan Yang, Hesheng Wang, Haisheng Jiang, Rhett D. Harrison, and Douglas W. Yu. 2016. “Plant Diversity Accurately Predicts Insect Diversity in Two Tropical Landscapes.” *Molecular Ecology*. <https://doi.org/10.1111/mec.13770>.
- Zhang, Yanwen, Yong Wang, and Youhao Guo. 2007. “Effects of Nectar-Robbing on Plant Reproduction and Evolution.” *Frontiers of Biology in China*. <https://doi.org/10.1007/s11515-007-0068-5>.

Chapitre 1

Impact de l'élimination de ressource florale sur une communauté d'insecte floricole

Ce chapitre correspond au manuscrit en préparation inséré après un bref résumé :

Karim Tighiouart^{1,2}, Dirk Sanders⁴, Niry T Dianzinga^{1,2}, Marie Ludders Moutoussamy¹, Enric Frago^{1,3} (in prep.)

¹ CIRAD, UMR PVBMT, Saint-Pierre, La Réunion, France

² Université de la Réunion, UMR PVBMT, Saint-Pierre, La Réunion, France

³ CIRAD, UMR CBGP, Montferrier-sur-Lez, Montpellier, France

⁴ Centre for Ecology & Conservation, University of Exeter, Cornwall Campus, UK

Contexte

Les insectes disparaissent à un rythme alarmant. L'un des principaux facteurs de ce déclin est la perte ainsi que la dégradation de l'habitat naturel lequel est remplacé par des établissements urbains ou par des terres consacrées à l'agriculture, au bois ou à l'élevage. Ces causes se conjuguent pour aboutir à une véritable « apocalypse d'insectes ». Selon (Wagner et al. 2021), entre 1 et 2 % des insectes disparaissent ainsi chaque année de la Planète. Les fleurs représentent non seulement une importante ressource alimentaire pour les insectes mais également un refuge, voire un habitat (Schoonhoven, Jermy, and van Loon 1998). De nombreux insectes floricoles s'alimentent ainsi de nectar et de pollen fournis par ces fleurs et en contrepartie, jouent un rôle en tant que pollinisateur (Schoonhoven et al. 1998). Comprendre les conséquences de l'élimination des plantes à fleurs sur les communautés d'insectes est une priorité de la recherche écologique, car les herbivores et les pollinisateurs fournissent des services éco systémiques essentiels comme le recyclage des nutriments, la reproduction des plantes et le maintien de la diversité végétale (Schoonhoven et al., 2005). Toutefois, les plantes n'ont pas toutes la même importance dans les écosystèmes naturels. Les travaux de (Ellis and Ellis-Adam 2019) et (Goldstein and Zych 2016) ont permis de mettre en évidence l'existence d'espèces de plantes hébergeant une forte abondance et diversité spécifique d'insectes floricoles. Ces plantes qualifiées parfois de « généralistes » ou de « keystone » (= clef de voute) jouent un rôle capital dans le maintien de la coexistence et de la structure des communautés d'herbivores. Leur élimination peut avoir des conséquences graves pour toute la communauté d'insectes floricoles dans un écosystème.

Approches

L'objectif de ce chapitre est de déterminer les conséquences de l'élimination des ressources florales, provenant d'une espèce de plante généraliste, sur une communauté de thrips floricoles, à l'île de La Réunion.

Les travaux de recherche menés par (Dianzinga et al. 2020) ont permis d'identifier un total de 41 espèces de thrips associés aux fleurs de 106 espèces de plantes à l'île de La Réunion. Parmi ces plantes, trois espèces se caractérisent par la présence d'une diversité ainsi qu'une abondance élevée en thrips : *Solanum mauritianum*, *Lantana camara* et *Ipomoea indica*. *S. mauritianum* en particulier, abrite la plus forte abondance de thrips. Afin de tester l'effet de l'élimination d'une espèce potentiellement « keystone », *S. mauritianum*, nous avons effectué une élimination de ses fleurs. Par la suite, nous avons observé l'effet de cette élimination sur la communauté de thrips chez *L. camara* et *I. indica*. Deux modalités ont été ainsi mises en place : a) une modalité témoin avec les fleurs de *S. mauritianum* intactes, et b) une modalité traitement au les fleurs de *S. mauritianum* ont été éliminées. Nous avons testé l'hypothèse que l'élimination de *S. mauritianum* a eu pour effet de provoquer une réduction de la diversité des thrips ainsi que leur abondance totale chez *L. camara* et *I. indica*. Pour mieux comprendre les résultats de notre expérimentation portant sur l'élimination des fleurs de *S. mauritianum*, nous avons utilisé le réseau d'interaction thrips-fleur obtenu précédemment par Dianzinga et al. (2020) sur la même zone géographique. À partir de ce réseau nous avons calculé pour chaque espèce de thrips observée au sein de notre propre expérience leur niveau de spécialisation ainsi que la proportion d'individus partagées entre *S. mauritianum* et les deux autres espèces de plante. De plus, nous avons également simulé l'élimination de *S. mauritianum* sur ce réseau et estimé comment la perte de cette plante serait susceptible de donner lieu à une augmentation d'individus sur les deux autres espèces de plantes. Nous testons donc les hypothèses que l'élimination des fleurs de *S. mauritianum* aura i) un effet négatif sur les espèces de thrips les plus spécialistes, et ii) un effet négatif sur l'abondance des espèces de thrips les plus partagées entre *S. mauritianum* et les plantes *L. camara* et *I. indica* dans le réseau plantes-thrips floricoles.

Résultats et discussion

Avant la mise en place du traitement, nous avons identifié un total de neuf espèces de thrips floricole chez *S. mauritianum*, six espèces chez *L. camara* et enfin quatre espèces chez *I. indica*. Certaines espèces de thrips étaient plus partagées que d'autres en terme d'abondance tandis que d'autres semblaient être plus spécialisées à *S. mauritianum*.

L'élimination de la plante généraliste a provoqué une augmentation de l'abondance de *F. occidentalis* chez *I. indica*. En revanche, chez *L. camara*, nous avons observé une diminution d'abondance de cette même espèce de thrips. Le traitement a également donné lieu à une augmentation d'abondance de l'espèce *H. patersonii* chez *L. camara*. Malgré ces résultats, l'élimination des fleurs de *S. mauritianum* n'a pas montré d'effet significatif sur l'abondance total, la richesse spécifique ainsi que la composition de la communauté. Contrairement à nos hypothèses, l'élimination de la plante généraliste n'a pas montré de corrélation négative sur l'abondance des espèces de thrips les plus spécialisés, mais il a eu un effet positif sur les populations des espèces qui gagnent une proportion relative plus large quand on simule l'élimination de *S. mauritianum*.

Conclusion

Notre étude a montré que dans une communauté composée de plantes et d'insectes floricoles en zone tropicale, la perte d'une ressource clé (fleurs de *S. mauritianum*) a eu un effet sur les communautés des thrips des autres plantes. Malgré l'observation d'une robustesse de cette communauté face à la perte d'espèces végétales, nous avons constaté des changements d'abondance chez certaines espèces. Ces changements n'eurent aucun effet sur l'abondance ainsi que la diversité total chez *L. camara* et *I. indica*. Les thrips floricoles sont en étroite interactions avec les fleurs de nombreuses espèces de plantes. Ils peuvent provoquer des effets négatifs directs sur les plantes lorsqu'ils agissent comme voleurs de nectar (= nectar robbing). Néanmoins, un effet positif serait également susceptible d'être observé si ces espèces de thrips avaient un rôle dans la pollinisation. L'élimination d'une plantes généraliste serait capable de provoquer des effets indirects sur les autres plantes par l'intermédiaire des espèces de thrips floricoles partagés.

Experimental flower removal impacts a flower-visiting insect community

Journal:	<i>Functional Ecology</i>
Manuscript ID	Draft
Manuscript Type:	Research Article
Key-words:	community composition, experimental community ecology, habitat loss, indirect effects, flower removal, Mascarene islands, rewiring, pollinator network

SCHOLARONE™
Manuscripts

ARTICLE 1

Experimental flower removal impacts a flower-visiting insect community

Karim Tighiouart^{1,2}, Dirk Sanders⁴, Niry T Dianzinga^{1,2}, Marie Ludders Moutoussamy¹,
Enric Frago^{1,3} (in prep.)

¹ CIRAD, UMR PVBMT, Saint-Pierre, La Réunion, France

² Université de la Réunion, UMR PVBMT, Saint-Pierre, La Réunion, France

³ CIRAD, UMR CBGP, Montferrier-sur-Lez, Montpellier, France

⁴ Centre for Ecology & Conservation, University of Exeter, Cornwall Campus, UK

Abstract

1. Human activities are triggering unprecedented losses in insect diversity and abundance. The most important cause of this decline is the loss of plant resources, but changes in the composition of plant communities may play an even more important role.

2. To better understand the mechanisms underlying these losses, we need experimental demonstrations of how the loss of specific plant resources trigger changes in the dynamics of insect communities. We also need a better understanding of the traits that make species particularly vulnerable.

3. In this study we performed a flower-head removal experiment in Reunion island, a hot-spot of diversity in the Indian Ocean. We removed the flowers of *Solanum mauritianum*, which is the plant that hosts the largest abundance of thrips (Insecta: Thysanoptera) in this ecosystem. We hypothesise that this manipulation will reduce the abundance and diversity of thrips on two focal plants, *Ipomea indica* and *Lontana camara*. We also link the outcome of this experiment to species traits obtained from a well-characterised flower visiting network in this same area.

4. The flower-head removal experiment did not reduce insect diversity on focal plants, but had a variable effect on the abundance of several thrips species. The effect of the experimental

treatment was not significantly related with insect specialization or the proportion of individuals shared between *S. mauritianum* and the two focal plants. The effect, however, correlated positively with the predicted recruitment of new individuals based on the simulation of *S. mauritianum* removal in the flower visiting network.

5. Our study shows that loss of a single plant species can trigger frequency-based rewiring because even if species extinction were not observed, the frequency of species interactions changed. By linking experimental data and described networks we also provide evidence of the importance of considering the larger community context to understand how subtle habitat degradations may trigger changes in species interactions.

Keywords

community composition - experimental community ecology - habitat loss - indirect effects - flower removal - Mascarene islands - pollinator network - rewiring - community composition -

Introduction

It is now fully recognized that human activities are triggering unprecedented insect declines, and recent studies have provided quantitative data showing dramatic reductions in insect diversity and abundance across many ecosystems. Several recent reviews have identified the different drivers of such extinctions that mostly include habitat loss and degradation, pollution, invasive species and climate change (Habel et al., 2019; Hallmann et al., 2017; Montgomery et al., 2020; Wagner, 2020). One of the most important drivers of insect declines is habitat loss and degradation whereby natural habitats are replaced by urban settlements, or by lands devoted to agricultural, timber or livestock production. Evidence of the negative impacts of habitat degradation and loss on insect richness and abundance is nowadays irrefutable for both herbivores and pollinators (Cardoso et al., 2020; Kehoe et al., 2020; Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019; Seibold et al., 2019; Wagner, 2020; Wilson & Fox, 2020) These impacts trigger insect declines mostly by depauperating ecosystems from plants, but changes in the composition of plant communities may play an even more important role (Kehoe et al., 2020; Schleuning et al., 2016). These changes are currently widespread because in agricultural or timber-producing lands, plants that can not cope with increased nitrogen in the soil, novel herbivores or toxic chemicals may go locally extinct and become replaced by more resistant ones (Tilman & Lehman, 2001). Understanding the consequences of plant loss on insect communities is a priority in ecological research because both herbivores and pollinators provide essential ecosystem services like nutrient recycling, plant reproduction and maintenance of plant diversity (Schoonhoven et al., 2005). Plant flowers in particular are an important habitat for pollinators, but also for flower-inhabiting communities that do not provide pollinator services, but depend on this resource.

Insect herbivores form intricate interaction networks with their host plants, and even subtle changes at the plant level are likely to cause ripple effects through entire insect communities. There is a large body of theory exploring how loss of basal resources can alter ecological networks, and this can be particularly dramatic if the plants that disappear are network hubs, or keystone species. These are species that account for a disproportionate amount of the interactions in the community (Morin, 2011). If a keystone plant species goes extinct, this can cause cascading effects leading to the loss of many species and interactions, and trigger fundamental changes of community structure (Bascompte et al., 2006; Dunne et al., 2002; Memmott et al., 2004). The loss of plant species is likely to be a common result of human impact, but there are surprisingly few experimental studies exploiting this question in natural communities. Biella et al. (2019, 2020) worked with a community of insect pollinators

and measured how removal of specific host plants impacted abundance and diversity of pollinators on non-focal plants. The authors found that even if plant removal did not reduce total pollinator visitation, community rewiring occurred so that pollinator visits quickly shifted to selected flowers when important resources were missing (Biella et al., 2019). In a subsequent study, these authors also explored how different network metrics were affected by such manipulations (Biella et al., 2020). Studies that have experimentally removed invasive plants, have also revealed the importance of certain plant species for pollination visitation and plant fitness of the whole plant community (Ferrero et al., 2013; Lopezaraiza–Mikel et al., 2007). A pattern that some of these studies revealed is that when plants are experimentally removed, pollinator visits shift from lost plant species to available ones (Biella et al., 2019; Ferrero et al., 2013). Such shifts ultimately triggered an increase in the number of pollinators visiting certain plant species probably due to new pollinators being recruited from larval stages. Another pattern that emerged from these studies is that not all insect species were similarly affected by the loss of focal plant species. In the study by Lopezaraiza–Mikel et al. (2007), for example, the degree of ecological specialization (i.e. how many plants an insect species can potentially exploit) was the most important variable explaining host plant shifts after plant removal. Relative to habitat or plant generalists, specialists are thus at higher risk of extinction because when the particular plant species they rely on is lost, they can not switch to novel plants. This has also been inferred in a long-term study comparing butterfly declines along England, Wales and Scotland, which revealed that declines were stronger in habitat specialists, probably because they were less likely to switch to novel areas (Warren et al., 2001). Despite the increasing interest in understanding the ecological mechanisms behind insect declines (e.g. Kehoe et al., 2020), we still have limited data on the traits that may decrease insect's risk of demise, and on whether loss of plant resources may have a stronger impact on networks dominated by specialist species, with concomitant effects on biodiversity loss.

We study here how the loss of floral resources alters a community of flower-visiting thrips (Insecta: Thysanoptera). Thrips are a diverse group of insects with a total of 6.000 extant species described worldwide (Stork, 2018). Although thrips larvae feed on plants, fungi or on other insects as predators, many species migrate to flowers as adults to feed on pollen or to mate, with few species known as pollinators (Mound, 2005). Thrips have short development times, and they usually have several generations per year, which makes them an ideal group to study multi-generational community dynamics. This study was performed in Reunion island, a hotspot of diversity located in the Indian Ocean (Strasberg et al., 2005). A recent study on this

island revealed that flowers are an important habitat for adult thrips as 41 species were identified from a total of 106 flowers, some thrips species being highly specialized on certain plants (Dianzinga et al., 2020). Among these plants, *Solanum mauritianum*, *Lontana camara* and *Ipomea indica*, hosted particularly diverse and abundant thrips assemblages, yet the species they hosted differed remarkably. *S. mauritianum*, in particular, hosted the most abundant thrips assemblages. To test for the impact of the removal of a potential keystone plant species, *S. mauritianum* (considered here as the treatment species) on plant-thrips interactions of two plant species, *L. camara* and *I. indica* (considered here as the focal species), we established a flower-head removal experiment. We hypothesize that removal of the treatment plant species will reduce thrips diversity (species richness and evenness) and total abundance on the two focal plant species, and alter community composition. Adult thrips usually colonize plants but larvae develop on leaves of different plant species, or feed on detritus or fungi (Mound, 2005). Even if flower-heads were removed together with the thrips inhabiting them, we anticipate that the treatment can also lead to increased diversity or abundance if new adults migrate from larval breeding sites and colonize focal plants upon removal of the treatment one. In a previous study Dianzinga et al. (2020) described an assemblage of thrips on flowers on the same island and period the present experiment has been carried out. This assemblage was used here to build a bipartite network, and to link the outcome of the flower removal experiment to several traits extracted from the network. We used this network to estimate for each thrips species several traits likely to correlate with the strength of the effect observed in the experiment. We hypothesize that the flower removal treatment will have a stronger negative impact on thrips species that (i) are more specialized, and (ii) on those that share a larger proportion of individuals between the treatment and the focal plants because they will suffer a greater loss of available resources. We also simulate *S. mauritianum* removal in the full network to estimate the proportion of the overall population of any given insect species that a given focal plant will recruit after the loss of the removed plant. This estimate was used to test the alternative explanation that once an important resource for adults is lost, new adults that are recruited from the larval stage will colonize the most suitable alternative plants in the community. We therefore hypothesize that the flower removal treatment will have (iii) a stronger positive effect on those insect species on a given plant that are recruited in a larger proportion of their overall population when the treatment plant is removed from the network.

Materials and methods

Study area and site selection

The experiment was performed between August and September 2018 in Reunion, a tropical island considered a hot-spot of diversity located at 55°39' E, 21°00' S in the south-west of the Indian Ocean between Madagascar and Mauritius. We established a total of 36 sites located in the municipalities of Entre-Deux and Le Tampon, both located in the south-central part of the island. This area was originally a semi-dry forest of sclerophyllous tree species that once covered the leeward western side of the island from 200–750 m.a.s.l. (Strasberg et al., 2005). This area was transformed by the early colonization by Europeans and is currently strongly altered by urbanization and agricultural practices, with remnants of natural vegetation. Despite these alterations, the plant and insect communities currently present likely represent long-term associations established since the sugar cane industry settled at the beginning of the 19th century. *L. camara*, for instance, was introduced in 1840 as ornamental, and *S. mauritianum* likely via the Portuguese trade routes in the early 16th century (www.foretseche.re, www.cabi.org).

We established the sites by visually locating areas containing both *S. mauritianum* and either *L. camara* or *I. indica*, leading to a total of 20 and 16 sites, respectively. We established these sites following a spatial block design by pairing two similar nearby sites. By minimizing habitat differences and distance between pairs, we aimed at separating the effects of environmental heterogeneity (such as thrips communities, plant composition or landscape effects) from the impact of our experimental treatment. Within each pair of plots, we assigned control and treatment conditions at random. In our study, flowers are considered as the habitat for adult thrips. To emulate the loss of this resource, in treatment sites, we experimentally removed *S. mauritianum* flowers, whereas we retained flowers in control sites. The three plants selected are exotic so that the flower-head removal treatment implies no ethical issues.

Thrips collection and identification

We sampled insects before any habitat alteration to assess the initial insect assemblages along the different study sites. This was done at the beginning of the experiment before removing *S. mauritianum* flowers (i.e. treatment plant) and any insect inhabiting them (Figure 1B and 1C). Once we removed flowers in treatment sites, and every week during three consecutive weeks we sampled insects on flowers of the two focal plants *L. camara* and *I. indica*. At each sampling event, any regrown *S. mauritianum* flower was also removed from treatment sites together with the inhabiting thrips. The experiment thus lasted four weeks, which likely

encompassed several thrips generations because these insects are commonly short-lived (Mound, 2005), and even in non-tropical habitats most species undergo several generations per year. Flower-heads are an important habitat for adult thrips because even if larvae are herbivorous, fungivorous and even predatory, most adults migrate to flowers to feed on pollen or to mate (Mound, 2005). In a previous study, for instance, 21 thrips species were obtained from *S. mauritianum*, 22 from *L. camara* and 13 from *I. indica* (Dianzinga et al., 2020). Sampling and flower removal took place in a circular area of 40 m of diameter. We collected insects using the beating sheet technique and a mouth aspirator. Following the protocol in Dianzinga et al., (2020), we sampled each plant species during five minutes to standardize sampling effort. We considered the insects obtained from each site as an independent assemblage. Sampling was always carried out by the same two persons blocking for the focal plant species. Insect identification was carried out by the first author of the study.

Species traits from the full network

The species obtained in the field experiment may be differentially affected by the flower-head removal treatment because they differ in several traits including the degree of plant specialization, or their position within the flower-visiting network. In a previous study from the same area, a large assemblage of flower-visiting thrips was described (Dianzinga et al., 2020). This network included a total of 120 sampling sites covering the whole island and comprising 106 plant species, 41 thrips species and a total of 4279 insects identified. Here, we use these insect assemblages to build an insect-flower interaction network to perform a core-peripheriness analysis (González et al., 2020). Such network allows assessing whether the plant *S. mauritianum* is a keystone species in this network. We also use the network to estimate species traits and to test their relationship with the effect of the flower-head removal experiment. Since the flower-head removal experiment was performed in winter, and the study by Dianzinga et al. (2020) revealed important diversity differences between winter and summer, the traits were estimated by sub-setting the full dataset to winter samples. There are different metrics to estimate specialization of consumers on resources in bipartite networks. Following Poisot et al. (2011), and given that our network was quantitative, we estimated the degree of ecological specialization of thrips on plants using the Paired Difference Index using the function *specieslevel* in the Bipartite package (Dormann, 2011; Dormann et al., 2008). The proportion of individuals shared between the treatment and a given focal plant was estimated as the proportion of individuals on a given focal plant, relative to the sum of individuals on this same plant plus those on the treatment plant. For each insect species *i*, the proportional

population that is recruited on a given focal plant when the treatment plant is removed from the network, recruit_i , was estimated as (i) the proportion of individuals on a given focal plant, f_i , relative to the total population (i.e. on all sampled plants), t_i , but excluding the population on the treatment plant, k_i , minus (ii) the proportion of individuals on a given focal plant, f_i , relative to the whole population.

$$\text{recruit}_i = [f_i / (t_i - k_i)] - [f_i / t_i]$$

This value represents the proportional gain of individuals that any focal plant would recruit in the absence of the treatment plant. It assumes that insect larvae that develop into adults are recruited on flowers of focal plants, but such recruitment varies depending on the population of the species on the treatment plant. This value equals zero when the species is not present in the treatment plant (i.e. no effect of its removal), and close to one when most of the population is associated with the treatment so its simulated removal dramatically increases its relative proportion on the focal plant. This value can not equal one as at least one individual must be shared between both plants.

Statistical analyses.

The core-peripheriness analysis for the different species in the large network was estimated using the *cpness* function from the package *econetwork* (Dray et al., 2020). To visualize bipartite quantitative networks between plants and thrips we used the *Bipartite* package (Dormann et al., 2008). We estimated alpha diversity using abundance-based rarefaction methods to estimate Hill numbers (effective number of species) and to consider potentially undetected species (Chao et al., 2014, p. 14; Chao & Jost, 2012; Colwell et al., 2012; Jost, 2006). We estimated species richness and evenness (i.e. Shannon index) as Hill numbers of order $q = 0$ and $q = 2$, respectively, using the *iNEXT* function from the package *iNEXT* (Hsieh et al., 2016). We tested the effect of the elimination of *S. mauritianum* flowers independently on *L. camara* and *I. indica* plants since the three plant species were seldom found together. We tested these effects on overall thrips abundance, species richness and evenness, on the abundance of each individual thrips species, and on thrips community composition. To test differences on insect richness and evenness we built linear mixed-effects models with a Gaussian error distribution using the function *lmer* from the package *lme4* (Bates et al., 2015). In these models, response variables were the value relative to the initial conditions in each site, which we obtained by subtracting to each value the initial diversity in the same site. For insect abundance (for each independent species and for overall thrips abundance), we built a generalized linear mixed-effects models with a Binomial error distribution using the function

glmer from the package *nlme* (Pinheiro et al., 2020). In these models, the response variable was insect abundance during the three weeks after flower removal, relative to the initial densities in the same site. We created this variable using the R function *cbind*. In all these models we also included as fixed categorical predictor the treatment, and we accounted for the spatial block design and the non independence of the three repeated sampling events including sampling event as a categorical factor nested within pair identity as a random factor. To prevent over-dispersion in binomial models we also included an observational-level random factor. In Gaussian models, model fit was assessed by visual inspection of the residuals. In addition, the *lmerControl* and *glmeControl* functions with the optimizer *nloptwrap* from the package *nloptr* were used to improve model performance (Bates et al., 2015). The effect of flower removal on thrips community composition during the three weeks after the treatment effect was tested with the function *Adonis* from the package *vegan* (Oksanen et al., 2020). *Adonis* is a method to partition sums of squares of a multivariate data, and is similar to a multivariate analysis of variance (MANOVA) (Anderson, 2001). This function evaluates terms sequentially so a variable indicating the three sampling events (i.e. three weeks) was added as first term followed by the treatment term. The significance of these terms was assessed using a permutation analysis (9999 repetitions). To assess the statistical dependence between insect traits obtained from the network and the effect of the flower-head removal treatment, we used the non-parametric Spearman's rank correlation coefficient. For each species and focal plant the effect of the treatment was extracted as the estimate of the mixed-effects models. We performed all statistical analyses with R software version 3.6.3.

Results

The community studied in the field experiment

The core-peripheriness measure applied to the network built from the insect assemblages previously obtained in Dianzinga et al. (2020), but subsetted to winter samples, revealed that the plant whose flowers were removed in the flower-head removal experiment, *S. mauritanum*, was indeed the central species (or keystone) in this network, together with the thrips *T. bourbonensis* (Figure 1A and ESM-1). In the field experiment, before removing *S. mauritanum* flowers, a total of nine flower-visiting thrips species were obtained, nine on *S. mauritanum*, six on *L. camara*, and four on *I. indica* (Figure 1B and 1C and ESM-2). Before the flower-head removal treatment, most species were shared between plant pairs, but *Thrips quilici*, *Thrips palmi* and *Thrips tabaci* were exclusively found on *S. mauritanum*. *T. palmi* was only found at the beginning of the experiment but not in subsequent sampling

events, whereas *T. quilici* and *T. tabaci* were collected in small numbers after the first week of flower removal, the former species on *L. camara*, and the latter on both *L. camara* and *I. indica*. *Thrips parvispinus* was found at the beginning of the experiment on both *S. mauritianum* and *L. camara* but not in subsequent sampling events. Finally, *Megalurothrips sjostedti* was only found once on *I. indica* during the third sampling event. The rest of the species were much more abundant and persisted throughout the four weeks the experiment lasted. In the plant pair including *S. mauritianum* and *I. indica* common species were *F. occidentalis* and *F. schultzei* (Figure 1B), whereas in the pair including *L. camara* common species were *Frankliniella occidentalis*, *Haplothrips gowdeyi*, *Thrips bourbonensis* and *Hercinothrips patersonii* (Figure 1C). We only tested treatment effects on the abundance of these five species as we did not have enough data to test differences in the remaining ones.

Effect of flower-head removal on insect diversity, abundance and composition

After removal of *S. mauritianum* flowers, thrips abundance, diversity and community composition was assessed during the following three weeks, and compared to initial densities at the same site. Elimination of *S. mauritianum* flowers significantly affected the density of one of the two thrips species studied on *I. indica*, and of two of the four studied on *L. camara* (Figure 2). Contrary to our prediction, elimination of *S. mauritianum* flowers increased the abundance of *F. occidentalis* on *I. indica* ($\chi^2=9.24$, d.f.=1,43, $P=0.0023$), but decreased them on *L. camara* ($\chi^2_{1,55}=5.00$, d.f.=1,55, $P=0.0253$). The treatment also increased the abundance of *H. patersonii* on *L. camara* ($\chi^2=13.67$, d.f.=1,55, $P=0.0002$). The treatment did not significantly alter the densities of *F. schultzei* on *I. indica* ($\chi^2=0.07$, d.f.=1,43, $P=0.7858$), or of either *H. gowdeyi* ($\chi^2=0.01$, d.f.=1,55, $P=0.9254$) or *T. bourbonensis* ($\chi^2=0.09$, d.f.=1,55, $P=0.7519$) on *L. camara*. Despite these differences, and as shown in figure 3, on both *I. indica* and *L. camara*, the flower-head removal did not affect thrips total abundance (*I. indica*: $\chi^2=0.62$, d.f.=1,43, $P=0.4299$; *L. camara*: $\chi^2=0.14$, d.f.=1,55, $P=0.7082$), species evenness (*I. indica*: $\chi^2=0.67$, d.f.=1,43, $P=0.4123$; *L. camara*: $\chi^2=0.58$, d.f.=1,55, $P=0.4453$), species richness (*I. indica*: $\chi^2=2.22$, d.f.=1,43, $P=0.1361$; *L. camara*: $\chi^2=0.40$, d.f.=1,55, $P=0.5244$) or species community composition (*I. indica*: $F=0.39$, d.f.=1,44, $P=0.8981$; *L. camara*: $F=1.01$, d.f.=1,55, $P=0.4106$).

Relationship between insect traits and treatment effects

In disagreement with our hypothesis, the effect of the flower-head removal experiment did not correlate with either the degree of insect ecological specialization on plants as estimated with

the Paired Difference Index ($S=8.00$, $P=0.916$, $Rho=0.20$; Figure 4A), or the proportion of individuals shared between focal and treatment plants ($S=48.2$, $P=0.461$, $Rho=-0.37$; Figure 4B). In agreement with our hypothesis, however, the effect of the treatment paralleled the proportional population that is recruited on a given focal plant when the treatment plant is removed from the network (i.e. the simulated effect of removal of the treatment plant in the large network) ($S=2.53$, $P=0.008$, $Rho=0.93$; Figure 4C).

Discussion

In this study we tested the hypothesis that in a network of flower-visiting insects, removal of a keystone plant that harbours the largest diversity and abundance of insects would negatively affect these same variables in nearby plants. The study was performed in Reunion island, a hot-spot of diversity in the Indian Ocean, and we focussed on thrips, a group of insects that migrate to flowers as adults to feed on pollen or to mate (Mound, 2005). In disagreement with our hypothesis, experimental removal of flowers of *S. mauritianum* did not alter species richness, evenness, total abundance or community composition on either of the two focal plants studied, *I. indica* or *L. camara*. The abundance of some of the most abundant insect species, however, was affected by the flower-head removal treatment, although the direction of the effect varied among insect species and focal plants. This disparity of effects may explain the lack of effect in terms of overall abundance and diversity as these metrics do not take into account differences in species composition (Morin, 2011). Removal of *S. mauritianum* thus led to changes in insect abundance in focal plants even if overall community composition did not change probably because only few species were affected by our experimental treatment. These changes can be considered as frequency-based rewiring because even if our treatment did not lead to any extinction or the creation of new interactions (i.e. detection or disappearance of a species in a focal plant exclusively in treatment plots), the frequency of species interactions changed. These changes may seem subtle, but they are likely to change both intra, and interspecific insect interactions. At the intraspecific level, for instance, a decrease in the density of a given species may reduce encounters with conspecifics, and potentially impair mating opportunities. At the interspecific level, such changes may alter competitive interactions for the pollen resource. Many thrips species are pollinators (Kondo et al., 2016; Mound, 2005; Scott-Brown et al., 2019; Shigeta & Suetsugu, 2020), so their abundance may ultimately alter plant reproductive strategies. There is ample evidence on the effect that changes in plant communities have on insects, but most studies are based on diversity estimates along environmental gradients (Pellissier et al., 2018). Experimental

studies like the one reported here are less common even if they are important to get mechanistic insights into the consequences that the changes at the plant layer may have on plant-associated communities. The studies mentioned above from Biella et al. (2019, 2020) and those removing invasive plants (Ferrero et al., 2013; Lopezaraiza–Mikel et al., 2007) or pollinators (Brosi et al., 2017; Brosi & Briggs, 2013) are good examples of these types of experiments. Despite these examples, knowledge on how different closely-related species of herbivores respond to subtle changes in plant communities is still very limited. This lack of knowledge is particularly dramatic in diverse tropical ecosystems.

The bipartite network that we build using the insect assemblages from a previous study by Dianzinga et al. (2020) showed that most species are found on several plant species, but that some species are highly specialized. Specialist thrips include, for instance, the recently described *Thrips reunionensis* (Goldarazena et al., 2020), which is almost exclusively found on flowers of the endemic plants *Dombeya ficulnea* and *Nuxia verticillata*. Strict specialists, however, were not found in the three plants studied experimentally. The insects found in the experiment had varying degrees of specialization (and most species were shared among the three plants studied) without any of them being strictly limited to one plant species. This ecological plasticity led to changes in abundance on focal plants and to frequency-based rewiring. Combining these results with data extracted from the full network allowed us to link this ecological process with species traits in the larger community. Our results revealed that insect specialization, or the amount of individuals shared between treatment and focal plants in the full network did not explain the way the different insect species responded to *S. mauritianum* flower-head removal. The effect of the experimental treatment, however, related positively with the simulated extinction of the treatment plant in the full network. Insect species with a larger total population on *S. mauritianum* and on focal plants in the full network were more positively affected by the experimental removal of this plant. This effect likely represents a colonization of focal plants in the absence of *S. mauritianum* as new adult thrips were recruited from larval stages. For example, in the full network the thrips *F. occidentalis*, associated to three plant species, *I. indica*, *S. mauritianum* and *Ulex europaeus* (the last species not being included in our flower-head removal experiment) but not to *L. camara*. The flower head removal treatment had a negative effect on the abundance of this species on *L. camara*, but a positive effect on *I. indica*. These results correlate with the simulation of *S. mauritianum* removal in the full network because it had little impact on this species' population on *L. camara* (i.e. a small proportion of the population is expected to be recruited on *L. camara* when *S. mauritianum* is removed). The simulated removal of

S. mauritianum, however, estimated a substantial increase in the populations of this species on *I. indica*. The thrips *H. pattersoni* was also negatively affected by the flower-head removal treatment. In the experiment, this species was two times less abundant on the focal plant *L. camara* when *S. mauritianum* was removed. In the full network, this insect was mostly associated with *L. camara* and not with *S. mauritianum*, which led to a small effect of the simulated removal of *S. mauritianum*. Why a species that is seldom associated to *S. mauritianum* was negatively affected by its removal, is a question that remains to be fully resolved. It is possible that it suffered from interspecific competition with other species that showed subtle increases in density in response to our treatment, like the thrips *H. gowdeyi* or *T. bourbonensis*, or with species belonging to other groups not sampled here. In the experimental part of our study, only focal plants were sampled, but we were able to explore the influence of the larger community context by bringing together the experiment and a well-defined interaction network. Thrips larvae mostly feed on plants or fungi, and when they become adults most species migrate to flowers they are not often associated with as immatures (Mound, 2005). As shown by Biella et al. (2019, 2020), removal of particular flowers makes new flower recruits to shift to available plants, with consequences for the structure of the plant-insect interaction network. The study by Brosi & Briggs (2013) revealed that such shifts can even alter flower viability and plant reproductive output. Even if in our study we did not sample the full community of insects on flowers after *S. mauritianum* removal, the frequency-based rewiring observed was likely driven by changes in insect abundances that may involve several plant species sampled in the full network, but not in the experiment. Sampling full networks would be an exciting way to further explore the way insect densities change in response to removal of a single plant species, and how these changes are transmitted among plants. These changes may lead to knock-on effects whereby an initial perturbation triggers dramatic changes in species not directly linked. Theoretical advances in network ecology are increasing our ability to predict knock-on effects of extinctions in networks (Kehoe et al., 2020), even if experimental approaches are still needed. Several authors have studied the mechanisms of species or interaction loss observed in experiments by theoretically modelling experimental networks. In a recent example Bartomeus et al. (2021) manipulate a community composed of three plants and three pollinators, and parameterized a theoretical model with the field data. The model was able to demonstrate that impairing certain insect-plant interactions would ultimately trigger the extinction of some plant species in the network. This approach is very powerful to test hypotheses into the precise mechanisms operating after the loss of a species or an interaction. Relative to the approach taken in the present study, however, they do

not take into account the whole community scenario where the experimental community is embedded within.

The last decade has provided unequivocal evidence of the decline in diversity and abundance of insects (Hallmann et al., 2017; Montgomery et al., 2020; Seibold et al., 2019; Wagner, 2020). Habitat loss due to urbanization, intensive livestock production or mining usually deprive ecosystems from plants, whereas agriculture usually leads to habitats dominated by few species. In these different scenarios, declines of insect herbivores are usually a direct consequence of deep changes in natural plant communities (Kehoe et al., 2020; Schleuning et al., 2016). Insect extinctions, however, may be driven by more subtle effects, for example through the degradation or loss of critical resources needed for species to persist (Samways et al., 2010). Our experiment shows that these subtle effects may be the loss of a single plant species in an ecosystem, but arrival of a new invasive plant or loss of a single insect species may have similar consequences (e.g. Biella et al., 2019, 2020; Brosi et al., 2017; Ferrero et al., 2013; Lopezaraiza–Mikel et al., 2007). Well documented examples come from moths and ground beetles that are declining due to the loss of specific host plants that they need as food or as overwintering shelters (Brooks et al., 2012; Fox, 2013; Mattila et al., 2006). Invasive herbivores provide natural experiments on the consequences that loss of a single plant species may have in an ecosystem. The invasive emerald ash borer, *Agrilus planipennis*, was introduced in America and is responsible for massive mortality of *Fraxinus* trees. At least 45 species, mostly lepidopterans, that depend on trees belonging to this genus are now at risk of extinction (Gandhi & Herms, 2010).

In a previous study, it was found that adult thrips often engage in specific interactions with plant flowers (Dianzinga et al., 2020). Whether they pollinate the plants they were found on, or whether they act as antagonistic herbivores, is a question that remains to be answered. In purely pollinating species, evidence shows that loss of plant-insect interactions can affect plant reproduction and ultimately the composition of plant communities (Bartomeus et al., 2021; Brosi & Briggs, 2013). The loss of a particular plant species can therefore impact where adult thrips will disperse, and where their larvae will ultimately settle. Many thrips species are pests, and these dispersal behaviours may be important to understand the landscape conditions that allow particular species to damage crops. Our study shows how a very diverse tropical community responded to the loss of a keystone resource, while we found evidence for robustness to species loss, we found important changes in densities that can lead to significant knock on effects.

Conflict of interests

We declare no conflict of interests. The funders had no role in study design, data acquisition or analysis, and any further steps in the publication process.

Acknowledgements

We are grateful to Samuel Nibouche for insightful discussions along the development of this project and to the many members of K.T's PhD committee for insightful comments on earlier versions of the manuscript. This work 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). EF was funded by the Regional Council of Reunion, the Departmental Council of the Region Reunion, the European Union (EAFRD), CIRAD and the Agence Nationale de la Recherche (ANR) via the PRIMA S2 2018 project INTOMED.

References

- Anderson, M. J. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26(1), 32–46. <https://doi.org/10.1046/j.1442-9993.2001.01070.x>
- Bartomeus, I., Saavedra, S., Rohr, R. P., & Godoy, O. (2021). Experimental evidence of the importance of multitrophic structure for species persistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(12). <https://doi.org/10.1073/pnas.2023872118>
- Bascompte, J., Jordano, P., & Olesen, J. M. (2006). Asymmetric Coevolutionary Networks Facilitate Biodiversity Maintenance. *Science*, 312(5772), 431–433. <https://doi.org/10.1126/science.1123412>
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. M., & Walker, S. C. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Biella, P., Akter, A., Ollerton, J., Nielsen, A., & Klecka, J. (2020). An empirical attack tolerance test alters the structure and species richness of plant–pollinator networks. *Functional Ecology*, 34(11), 2246–2258. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13642>
- Biella, P., Akter, A., Ollerton, J., Tarrant, S., Janeček, Š., Jersáková, J., & Klecka, J. (2019). Experimental loss of generalist plants reveals alterations in plant-pollinator interactions and a constrained flexibility of foraging. *Scientific Reports*, 9(1), 1–13. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-43553-4>
- Brooks, D. R., Bajer, J. E., Clark, S. J., Monteith, D. T., Andrews, C., Corbett, S. J., Beaumont, D. A., & Chapman, J. W. (2012). Large carabid beetle declines in a United Kingdom monitoring network increases evidence for a widespread loss in insect biodiversity. *Journal of Applied Ecology*, 49(5), 1009–1019.
- Brosi, B. J., & Briggs, H. M. (2013). Single pollinator species losses reduce floral fidelity and plant reproductive function. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(32), 13044–13048. <https://doi.org/10.1073/pnas.1307438110>
- Brosi, B. J., Niezgoda, K., & Briggs, H. M. (2017). Experimental species removals impact the architecture of pollination networks. *Biology Letters*, 13(6). <https://doi.org/10.1098/rsbl.2017.0243>
- Cardoso, P., Barton, P. S., Birkhofer, K., Chichorro, F., Deacon, C., Fartmann, T., Fukushima, C. S., Gaigher, R., Habel, J. C., Hallmann, C. A., Hill, M. J., Hochkirch, A., Kwak, M. L., Mammola, S., Ari Noriega, J., Orfinger, A. B., Pedraza, F., Pryke, J. S., Roque, F. O., ... Samways, M. J. (2020). Scientists' warning to humanity on insect extinctions. *Biological Conservation*, 242, 108426. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108426>
- Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Ma, K. H., Colwell, R. K., & Ellison, A. M. (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: A framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84(1), 45–67. <https://doi.org/10.1890/13-0133.1>
- Chao, A., & Jost, L. (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93(12), 2533–2547. <https://doi.org/10.1890/11-1952.1>
- Colwell, R. K., Chao, A., Gotelli, N. J., Lin, S. Y., Mao, C. X., Chazdon, R. L., & Longino, J. T. (2012). Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. *Journal of Plant Ecology*, 5(1), 3–21. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtr044>
- Dianzinga, N. T., Moutoussamy, M., Sadeyen, J., Ravaomanarivo, L. H. R., & Frago, E. (2020). The interacting effect of habitat amount, habitat diversity and fragmentation on insect diversity along elevational gradients. *Journal of Biogeography*, 47(11), 2377–2391. <https://doi.org/10.1111/jbi.13959>

- Dormann, C. F. (2011). How to be a specialist? Quantifying specialisation in pollination networks. *Network Biology*, 1(1), 1–20.
- Dormann, C. F., Gruber, B., & Freund, J. (2008). Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks. *R News*, 8(2), 8–11.
- Dray, S., Matias, C., Miele, V., Ohlmann, M., & Thuiller, W. (2020). *econetwork: Analyzing Ecological Networks*. <https://CRAN.R-project.org/package=econetwork>
- Dunne, J. A., Williams, R. J., & Martinez, N. D. (2002). Network structure and biodiversity loss in food webs: Robustness increases with connectance. *Ecology Letters*, 5(4), 558–567. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00354.x>
- Ferrero, V., Castro, S., Costa, J., Acuña, P., Navarro, L., & Loureiro, J. (2013). Effect of invader removal: Pollinators stay but some native plants miss their new friend. *Biological Invasions*, 15(10), 2347–2358. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0457-4>
- Fox, R. (2013). The decline of moths in Great Britain: A review of possible causes. *Insect Conservation and Diversity*, 6(1), 5–19. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2012.00186.x>
- Gandhi, K. J. K., & Herms, D. A. (2010). North American arthropods at risk due to widespread *Fraxinus* mortality caused by the Alien Emerald ash borer. *Biological Invasions*, 12(6), 1839–1846. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9594-1>
- Goldarazena, A., Dianzinga, N. T., Frago, E., Michel, B., & Reynaud, P. (2020). A new species of the Genus Thrips (Thysanoptera, Thripidae) from the Afro-tropical Region. *Zootaxa*, *In press*.
- González, A. M. M., Vázquez, D. P., Ramos-Jiliberto, R., Lee, S. H., & Miele, V. (2020). Core-periphery structure in mutualistic networks: An epitaph for nestedness? *BioRxiv*, 2020.04.02.021691. <https://doi.org/10.1101/2020.04.02.021691>
- Habel, J. C., Samways, M. J., & Schmitt, T. (2019). Mitigating the precipitous decline of terrestrial European insects: Requirements for a new strategy. *Biodiversity and Conservation*, 28(6), 1343–1360. <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01741-8>
- Hallmann, C. A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., Stenmans, W., Müller, A., Sumser, H., Hörden, T., Goulson, D., & De Kroon, H. (2017). More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLoS ONE*. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185809>
- Hsieh, T. C., Ma, K. H., & Chao, A. (2016). INEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, 7(12), 1451–1456. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12613>
- Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, 113(2), 363–375. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x>
- Kehoe, R., Frago, E., & Sanders, D. (2020). Cascading extinctions as a hidden driver of insect decline. *Ecological Entomology*, een.12985. <https://doi.org/10.1111/een.12985>
- Kondo, T., Nishimura, S., Tani, N., Ng, K. K. S., Lee, S. L., Muhammad, N., Okuda, T., Tsumura, Y., & Isagi, Y. (2016). Complex pollination of a tropical Asian rainforest canopy tree by flower-feeding Thrips and Thrips-Feeding predators. *American Journal of Botany*, 103(11), 1912–1920. <https://doi.org/10.3732/ajb.1600316>
- Lopezaraiza-Mikel, M. E., Hayes, R. B., Whalley, M. R., & Memmott, J. (2007). The impact of an alien plant on a native plant–pollinator network: An experimental approach. *Ecology Letters*, 10(7), 539–550. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01055.x>
- Mattila, N., Kaitala, V., Komonen, A., Kotiaho, J. S., & Päävinen, J. (2006). Ecological determinants of distribution decline and risk of extinction in moths. *Conservation Biology: The Journal of the Society for Conservation Biology*, 20(4), 1161–1168. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00404.x>

- Memmott, J., Waser, N. M., & Price, M. V. (2004). Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(1557), 2605–2611. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2909>
- Montgomery, G. A., Dunn, R. R., Fox, R., Jongejans, E., Leather, S. R., Saunders, M. E., Shortall, C. R., Tingley, M. W., & Wagner, D. L. (2020). Is the insect apocalypse upon us? How to find out. *Biological Conservation*, 241, 108327. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.108327>
- Morin, P. J. (2011). *Community Ecology, 2nd Edition*. Wiley Online Library. <http://onlinelibrary.wiley.com/book/10.1002/9781444341966>
- Mound, L. A. (2005). Thysanoptera: Diversity and interactions. *Annual Review of Entomology*, 50(6), 247–269. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.49.061802.123318>
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlenn, D., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., & Wagner, H. (2020). *vegan: Community Ecology Package*. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Pellissier, L., Albouy, C., Bascompte, J., Farwig, N., Graham, C., Loreau, M., Maglianesi, M. A., Melián, C. J., Pitteloud, C., Roslin, T., Rohr, R., Saavedra, S., Thuiller, W., Woodward, G., Zimmermann, N. E., & Gravel, D. (2018). Comparing species interaction networks along environmental gradients. *Biological Reviews*, 93(2), 785–800. <https://doi.org/10.1111/brv.12366>
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., & R Core Team. (2020). *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>
- Poisot, T., Bever, J. D., Nemri, A., Thrall, P. H., & Hochberg, M. E. (2011). A conceptual framework for the evolution of ecological specialisation. *Ecology Letters*, 14(9), 841–851. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01645.x>
- Samways, M. J., McGeoch, M. A., & R., T. (2010). *Insect conservation: A handbook of approaches and methods* (Oxford Uni).
- Sánchez-Bayo, F., & Wyckhuys, K. A. G. (2019). Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biological Conservation*, 232, 8–27. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.01.020>
- Schleuning, M., Fründ, J., Schweiger, O., Welk, E., Albrecht, J., Albrecht, M., Beil, M., Benadi, G., Blüthgen, N., Bruelheide, H., Böhning-Gaese, K., Dehling, D. M., Dormann, C. F., Exeler, N., Farwig, N., Harpke, A., Hickler, T., Kratochwil, A., Kuhlmann, M., ... Hof, C. (2016). Ecological networks are more sensitive to plant than to animal extinction under climate change. *Nature Communications*, 7(1), 13965. <https://doi.org/10.1038/ncomms13965>
- Schoonhoven, L. M., van Loon, J. J. A., & Dicke, M. (2005). *Insect-Plant Biology: Vol. 2nd editio*. Oxford University Press.
- Scott-Brown, A. S., Arnold, S. E. J., Kite, G. C., Farrell, I. W., Farman, D. I., Collins, D. W., & Stevenson, P. C. (2019). Mechanisms in mutualisms: A chemically mediated thrips pollination strategy in common elder. *Planta*, 250(1), 367–379. <https://doi.org/10.1007/s00425-019-03176-5>
- Seibold, S., Gossner, M. M., Simons, N. K., Blüthgen, N., Müller, J., Ambarlı, D., Ammer, C., Bauhus, J., Fischer, M., Habel, J. C., Linsenmair, K. E., Naus, T., Penone, C., Prati, D., Schall, P., Schulze, E.-D., Vogt, J., Wöllauer, S., & Weisser, W. W. (2019). Arthropod decline in grasslands and forests is associated with landscape-level drivers. *Nature*, 574(7780), 671–674. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1684-3>
- Shigeta, K., & Suetsugu, K. (2020). Contribution of thrips to seed production in *Habenaria radiata*, an orchid morphologically adapted to hawkmoths. *Journal of Plant Research*. <https://doi.org/10.1007/s10265-020-01205-z>

- Stork, N. E. (2018). How Many Species of Insects and Other Terrestrial Arthropods Are There on Earth? *Annual Review of Entomology*, 63(1), 31–45.
<https://doi.org/10.1146/annurev-ento-020117-043348>
- Strasberg, D., Rouget, M., Richardson, D. M., Baret, S., Dupont, J., & Cowling, R. M. (2005). An Assessment of habitat diversity and transformation on La Réunion Island (Mascarene Islands, Indian Ocean) as a basis for identifying broad-scale conservation priorities. *Biodiversity and Conservation*, 14(12), 3015–3032.
<https://doi.org/10.1007/s10531-004-0258-2>
- Tilman, D., & Lehman, C. (2001). Human-caused environmental change: Impacts on plant diversity and evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(10), 5433–5440. <https://doi.org/10.1073/pnas.091093198>
- Wagner, D. L. (2020). Insect Declines in the Anthropocene. *Annual Review of Entomology*, 65(1), 457–480. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-011019-025151>
- Warren, M. S., Hill, J. K., Thomas, J. A., Asher, J., Fox, R., Huntley, B., Roy, D. B., Telfer, M. G., Jeffcoate, S., Harding, P., Jeffcoate, G., Willis, S. G., Greatorex-Davies, J. N., Moss, D., & Thomas, C. D. (2001). Rapid responses of British butterflies to opposing forces of climate and habitat change. *Nature*, 414(6859), 65–69.
<https://doi.org/10.1038/35102054>
- Wilson, R. J., & Fox, R. (2020). Insect responses to global change offer signposts for biodiversity and conservation. *Ecological Entomology*, n/a(n/a).
<https://doi.org/10.1111/een.12970>

Figure and table legends

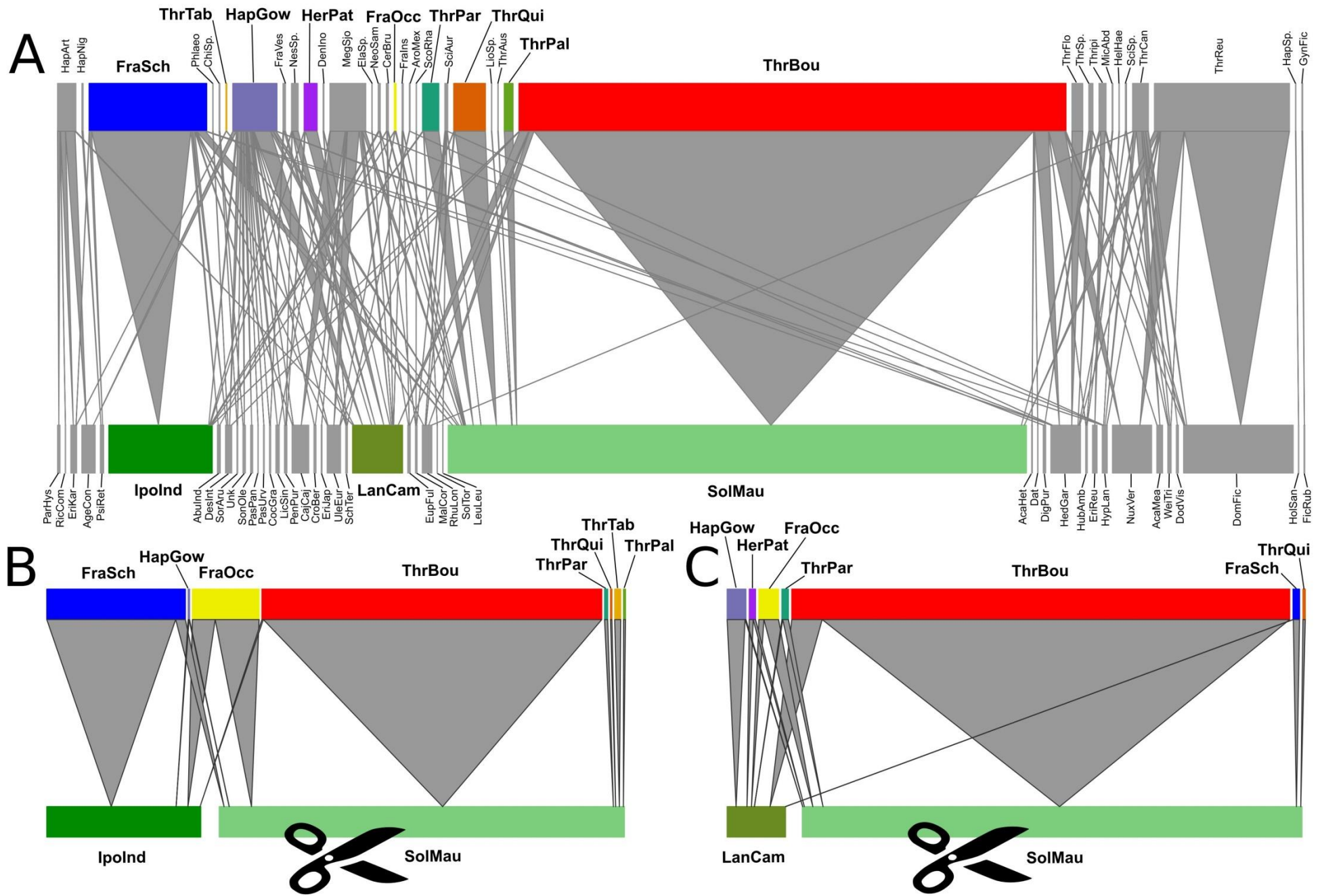
Figure 1. Quantitative bipartite flower-visiting networks between plants and thrips. The length of the bars (plants at the bottom and insects on top) and the polygons connecting them are relative to the abundances of insects on plants. A. Winter network from our previous study (Dianzinga et al, 2020). Plant species that we worked with in the experiment (B and C), and insect species that were found in it are those that are coloured and have horizontal labels. B. Network of insect species associated with *Solanum mauritianum* and *Ipomea indica* before removal of *S. mauritianum* flowers. C. Network of insect species associated with *S. mauritianum* and *Lontana camara* before the flower-head removal treatment. Colours of the different species are the same in all three networks. Species that we found in the experiment are abbreviated as follows (see the full list of abbreviations for Figure 1A in the ESM-3): *Solanum mauritianum* (SolMau), *Ipomea indica* (IpoInd), *Lantana camara* (LanCam), *Frankliniella occidentalis* (FraOcc), *F. schultzei* (FraSch), *Haplothrips gowdeyi* (HapGow), *Hercinothrips pattersoni* (HerPat), *Thrips bourbonensis* (ThrBou), *T. palmi* (ThrPal), *T. parvispinus* (ThrPar), *T. quilicii* (ThrQui) and *T. tabaci* (ThrTab).

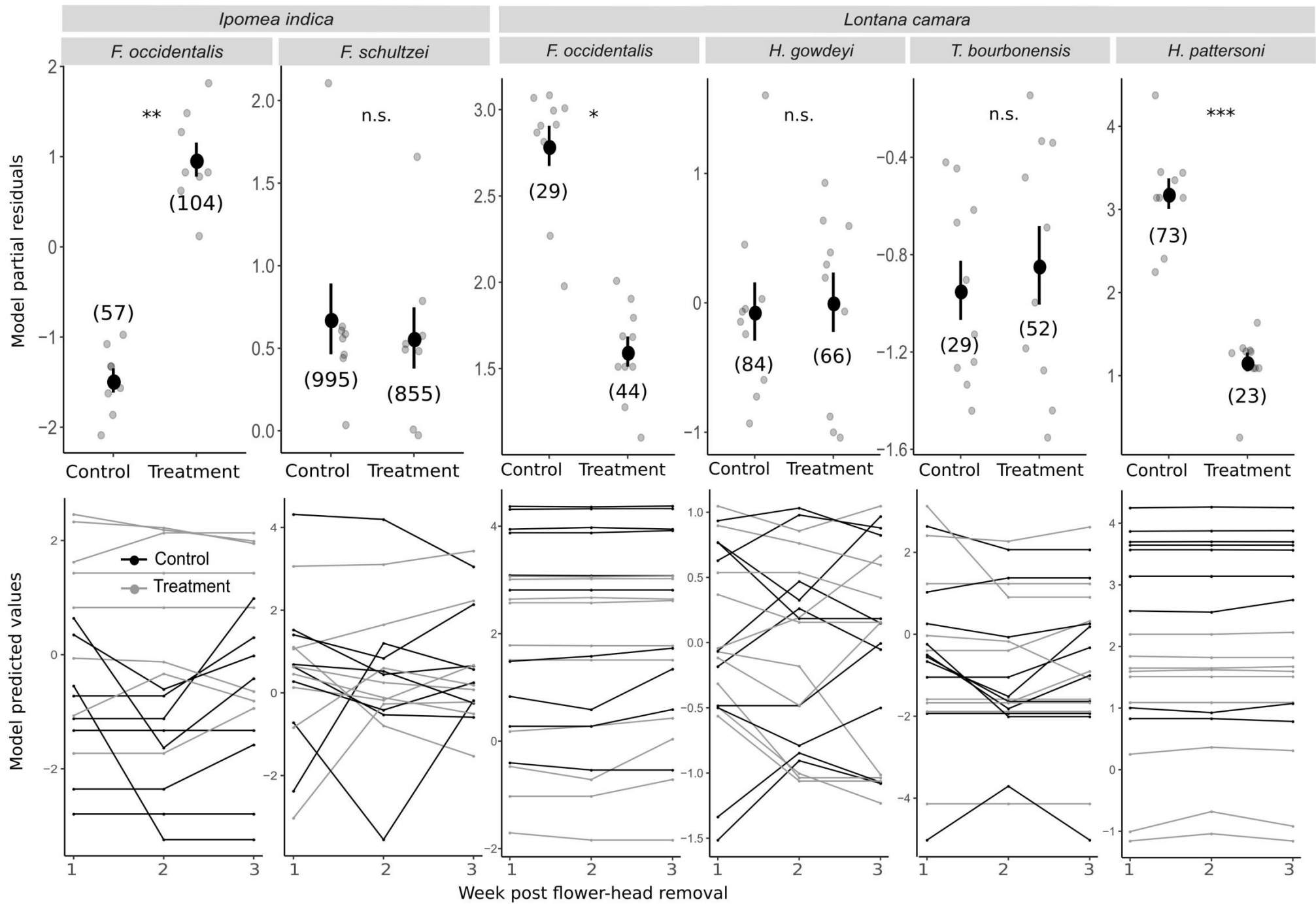
Figure 2. Effect of *Solanum mauritianum* removal on the abundance of the thrips species *Frankliniella occidentalis*, *F. schultzei*, *Haplothrips gowdeyi*, *Thrips bourbonensis* and *Hercinothrips patersonii* on *Ipomea indica* and *Lontana camara* plants. Top panels represent overall treatment effects. Light grey dots represent model partial residuals averaged per study site (i.e. a single point per site is shown instead of one per sampling event) jittered along abscissa. Mean (\pm SE) of these points are represented in black. Partial residuals were calculated with the *visreg* package in R and show unexplained variation in the data associated with the plant removal treatment after accounting for other sources of variation in the models including random effects. Significant effects associated with the generalized mixed-effects models used to test the hypothesis that *S. mauritianum* removal will lead to differences in abundance are also given. Bottom panels show the effect observed at each study site through time. Black lines represent model predicted values from control sites and grey ones from treatment sites. All differences are relative to the beginning of the experiment before the flower-head removal treatment. *** $p < 0.001$; ** $p < 0.01$; * $p < 0.05$; n.s.: non-significant.

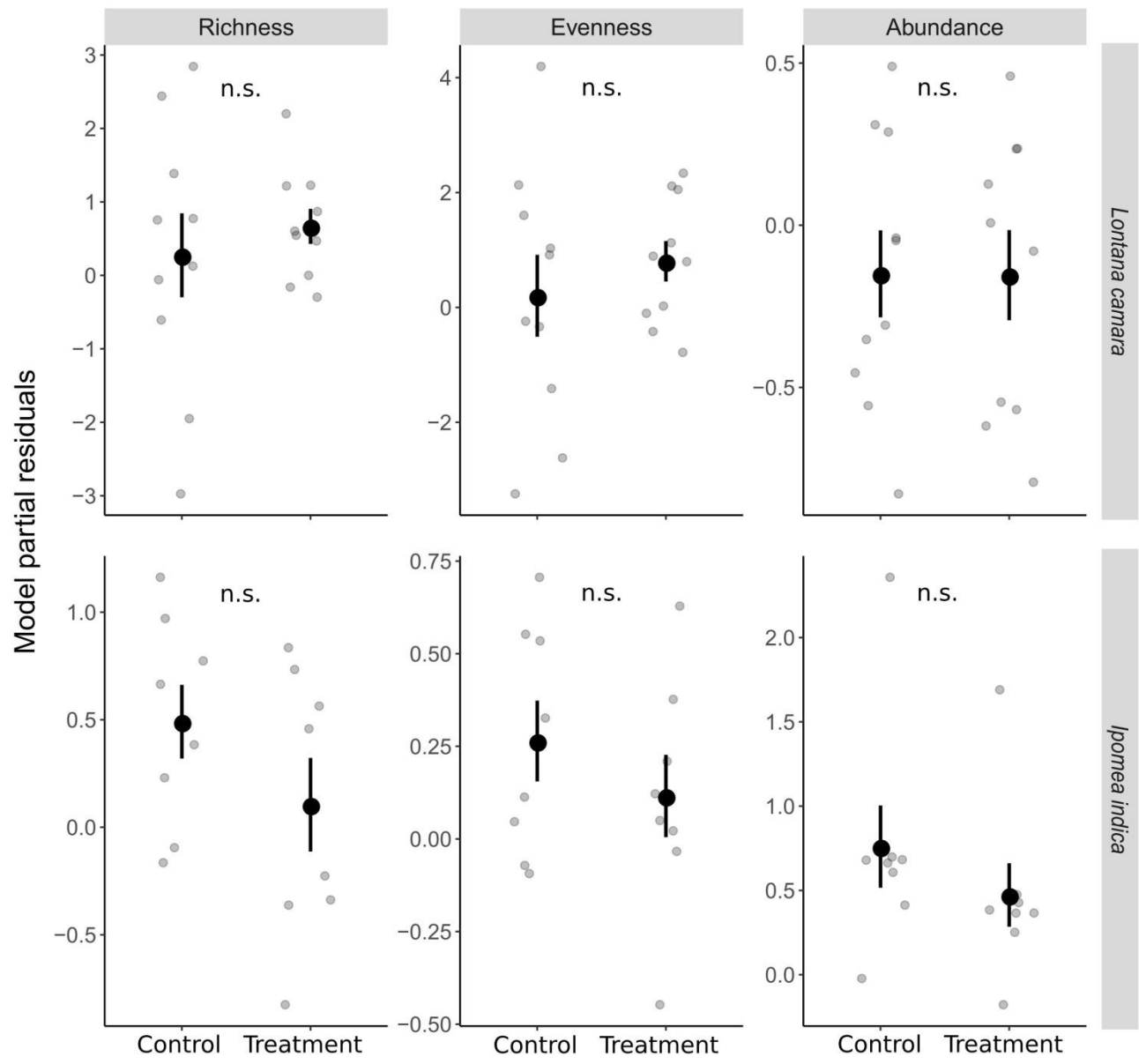
Figure 3. Effect of *Solanum mauritianum* removal on thrips species richness, evenness and total abundance on *Ipomea indica* and *Lontana camara* plants. Light grey dots represent

model partial residuals averaged per study site (i.e. a single point per site is shown instead of one per sampling event) jittered along abscissa. Mean (\pm SE) of these points are represented in black. Partial residuals were calculated with the *visreg* package in R and show unexplained variation in the data associated with the plant removal treatment after accounting for other sources of variation in the models including random effects. Significant effects associated with the generalized mixed-effects models used to test the hypothesis that *S. mauritianum* removal will lead to differences in richness, evenness and abundance are also given. Differences are relative to abundance and diversity at the beginning of the experiment before the flower-head removal treatment. n.s. non significant p-value.

Figure 4. Relationship between the effect of *Solanum mauritianum* flower-head removal on the different insect species (Figure 3) and species traits extracted from the full network (Figure 1A). A. Relationship with the degree of specialization on plants estimated as the Paired Difference Index. B. Relationship with the proportion of individuals shared between focal and treatment plants. C. Relationship with the simulated effect of removal of the treatment plant, which represents the proportional gain of individuals that any focal plant would recruit in the absence of the treatment plant. Significant relationships at $p < 0.05$ are represented with a smoothed line. Each dot is labelled with the insect species name preceded with the plant from where the value was obtained. Species abbreviations: *Ipomea indica* (IP), *Lontana camara* (LC), *Frankliniella occidentalis* (FraOcc), *F. schultzei* (FraSch), *Haplothrips gowdeyi* (HapGow), *Hercinothrips pattersoni* (HerPat) and *Thrips bourbonensis* (ThrBou).







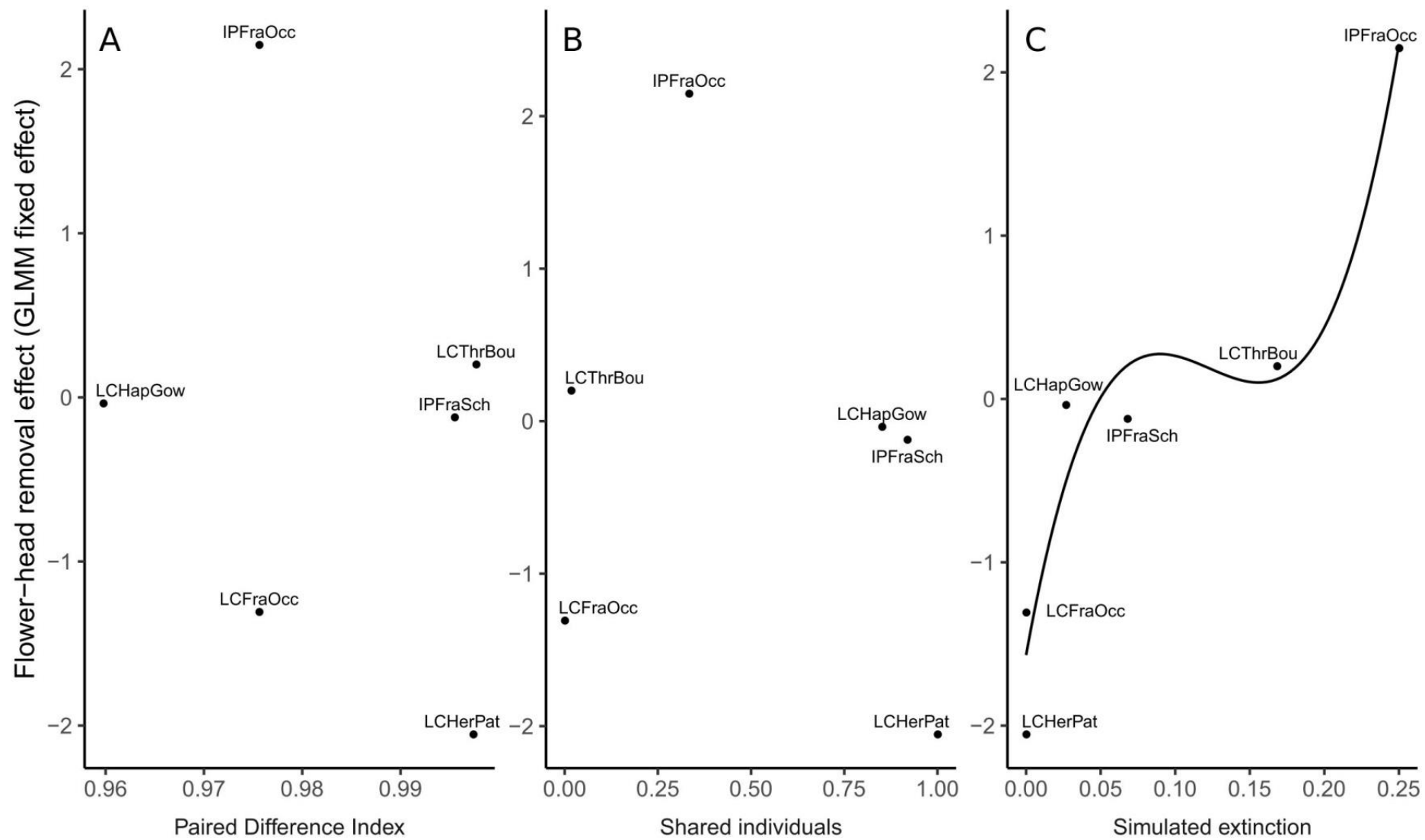


Figure and table legends

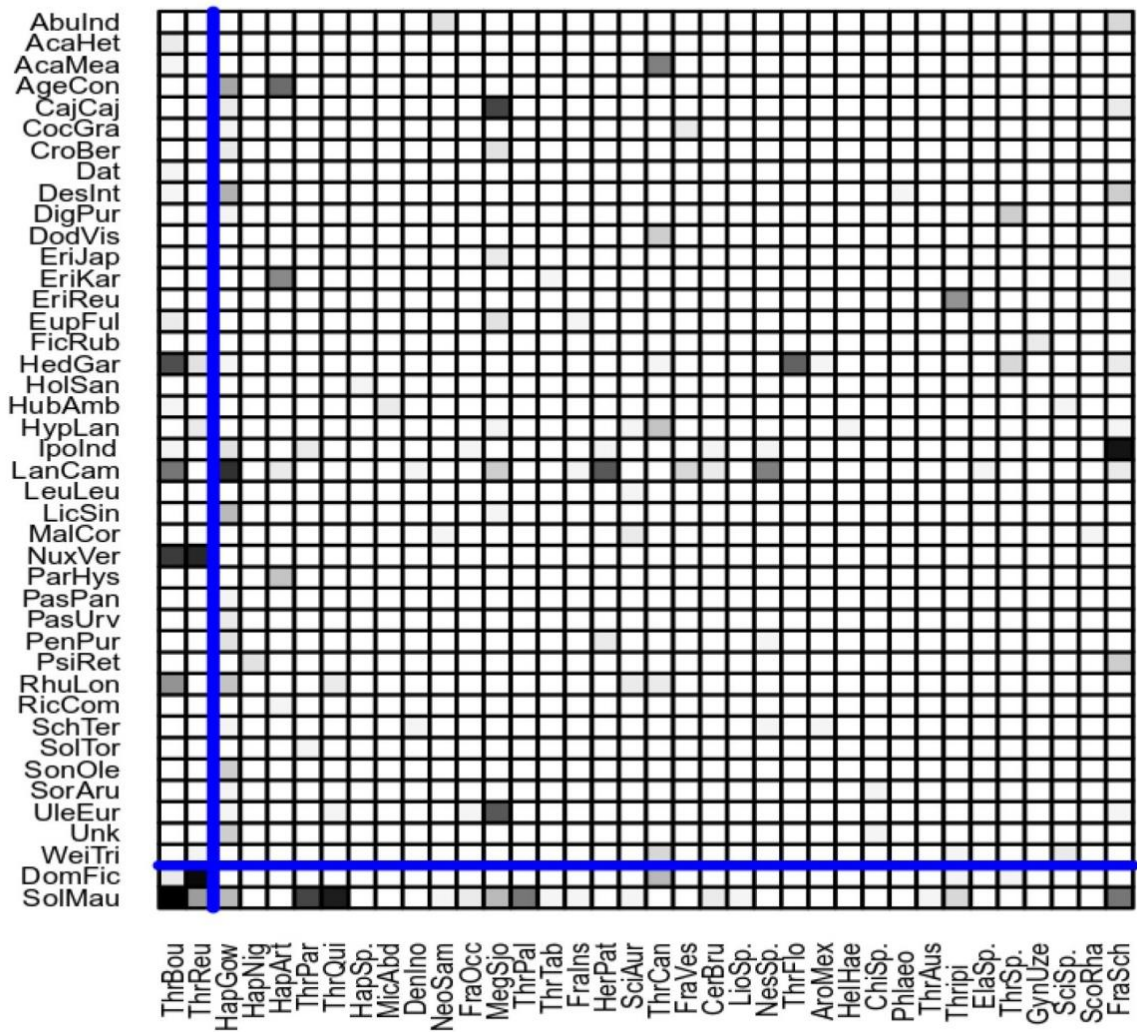
ESM 1. Visualisation of the core-peripheriness analysis for the different species in the network. Insect species are represented as rows and plants as columns. The intensity of the colour indicates how often plants and insects interact, and the blue lines delimit at the bottom left corner of the matrix the central species. Species abbreviations can be found in ESM 3 and ESM 4.

ESM 2. Table showing raw insect counts on the four sampling events. Species abbreviations can be found in ESM 3 and 4.

ESM 3. Abbreviations of the plant species found in Figure 1A and the family they belong to.

ESM 4. Abbreviations of the thrips species found in Figure 1A and the sub order they belong to.

ESM-1



ESM-2

Plant	Week	Treatment	HapGow	ThrPar	ThrQui	FraSch	FraOcc	MegSjo	ThrPal	ThrTab	ThrBou	HerPat
<i>Solanum mauritianum</i>	0 (before flower removal)	NA	5	30	13	55	203	0	7	21	2756	8
<i>Lontana camara</i>			60	3	0	1	17	0	0	0	102	13
<i>Ipomea indica</i>			3	0	0	452	80	0	0	0	5	0
<i>L. camara</i>	1	c	25	0	0	2	6	0	0	0	15	14
<i>I. indica</i>		c	16	0	0	426	31	0	0	0	2	1
<i>L. camara</i>		t	33	0	0	0	10	0	0	0	39	4
<i>I. indica</i>		t	4	0	0	302	34	0	0	1	4	0
<i>L. camara</i>	2	c	30	0	2	0	7	0	0	0	5	20
<i>I. indica</i>		c	2	0	0	326	6	0	0	0	0	0
<i>L. camara</i>		t	16	0	3	7	9	0	0	2	6	11
<i>I. indica</i>		t	4	0	0	276	43	1	0	0	0	0
<i>L. camara</i>	3	c	29	0	0	1	16	0	0	3	9	39
<i>I. indica</i>		c	5	0	0	243	20	0	0	0	0	0
<i>L. camara</i>		t	17	0	4	1	25	0	0	0	7	8
<i>I. indica</i>		t	1	0	0	277	27	0	0	0	0	0

Family	Genus	Species	Abbreviation
Malvaceae	<i>Abutilon</i>	<i>indicum</i>	AbuInd
Fabaceae	<i>Acacia</i>	<i>heterophylla</i>	AcaHet
Fabaceae	<i>Acacia</i>	<i>meanrsii</i>	AcaMea
Asteraceae	<i>Ageratum</i>	<i>conyzoides</i>	AgeCon
Fabaceae	<i>Cajanus</i>	<i>cajan</i>	CajCaj
Cucurbitaceae	<i>Coccinia</i>	<i>grandis</i>	CocGra
Fabaceae	<i>Crotalaria</i>	<i>berteroana</i>	CroBer
Solanaceae	<i>Datura</i>	sp.	Dat
Fabaceae	<i>Desmodium</i>	<i>intortum</i>	DesInt
Plantaginaceae	<i>Digitalis</i>	<i>purpurea</i>	DigPur
Sapindaceae	<i>Dodonaea</i>	<i>viscosa</i>	DodVis
Malvaceae	<i>Dombeya</i>	<i>ficulnea</i>	DomFic
Ericaceae	<i>Erica</i>	<i>reunionensis</i>	EriReu
Asteraceae	<i>Erigeron</i>	<i>karvinskianus</i>	EriKar
Rosaceae	<i>Eriobotrya</i>	<i>japonica</i>	EriJap
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia</i>	<i>fulgens</i>	EupFul
Moraceae	<i>Ficus</i>	<i>rubra</i>	FicRub
Zingiberaceae	<i>Hedychium</i>	<i>gardnerianum</i>	HedGar
Lamiaceae	<i>Holmskioldia</i>	<i>sanguinea</i>	HolSan
Asteraceae	<i>Hubertia</i>	<i>ambavilla</i>	HubAmb
Hypericaceae	<i>Hypericum</i>	<i>lanceolatum</i>	HypLan
Convolvulaceae	<i>Ipomoea</i>	<i>indica</i>	IpoInd
Verbenaceae	<i>Lantana</i>	<i>camara</i>	LanCam
Fabaceae	<i>Leucaena</i>	<i>leucocephala</i>	LeuLeu
Sapindaceae	<i>Licthi</i>	<i>sinensis</i>	LicSin
Malvaceae	<i>Malvastrum</i>	<i>coromandelianum</i>	MalCor
Stilbaceae	<i>Nuxia</i>	<i>verticillata</i>	NuxVer
Asteraceae	<i>Parthenium</i>	<i>hysterophorus</i>	ParHys
Poaceae	<i>Paspalum</i>	<i>urvillei</i>	PasUrv
Poaceae	<i>Paspalum</i>	<i>paniculum</i>	PasPan
Poaceae	<i>Pennisetum</i>	<i>purpureum</i>	PenPur
Asteraceae	<i>Psiadia</i>	<i>retusa</i>	PsiRet
Anacardiaceae	<i>Rhus</i>	<i>longipes</i>	RhuLon
Euphorbiaceae	<i>Ricinus</i>	<i>communis</i>	RicCom
Anacardiaceae	<i>Schinus</i>	<i>terebinthifolia</i>	SchTer
Solanaceae	<i>Solanum</i>	<i>mauritanum</i>	SolMau
Solanaceae	<i>Solanum</i>	<i>torvum</i>	SolTor
Asteraceae	<i>Sonchus</i>	<i>oleraceus</i>	SonOle
Poaceae	<i>Sorghum</i>	<i>arundinaceum</i>	SorAru
Fabaceae	<i>Ulex</i>	<i>europaeus</i>	UleEur
Cunoniaceae	<i>Weinmannia</i>	<i>trinctoria</i>	WeiTri

ESM-4

Sub-order	Genus	Species	Abbreviation
Terebrantia	<i>Arorathrips</i>	<i>mexicanus</i>	AroMex
Terebrantia	<i>Ceratothripoides</i>	<i>brunneus</i>	CerBru
Tubulifera	<i>Chirothrips</i>	sp.	ChiSp.
Terebrantia	<i>Dendrothripoides</i>	<i>innoxius</i>	DenInn
Tubulifera	<i>Elaphothrips</i>	sp.	ElaSp.
Terebrantia	<i>Frankliniella</i>	<i>insularis</i>	FraIns
Terebrantia	<i>Frankliniella</i>	<i>occidentalis</i>	FraOcc
Terebrantia	<i>Frankliniella</i>	<i>schultzei</i>	FraSch
Terebrantia	<i>Franklinothrips</i>	<i>vespiformis</i>	FraVes
Tubulifera	<i>Gynaikothrips</i>	<i>ficorum</i>	GynFic
Tubulifera	<i>Haplothrips</i>	<i>articulosus</i>	HapArt
Tubulifera	<i>Haplothrips</i>	<i>gowdeyi</i>	HapGow
Tubulifera	<i>Haplothrips</i>	<i>nigricornis</i>	HapNig
Tubulifera	<i>Haplothrips</i>	sp.	HapSp.
Terebrantia	<i>Heliothrips</i>	<i>haemorrhoidalis</i>	HelHae
Terebrantia	<i>Hercinothrips</i>	<i>pattersoni</i>	HerPat
Tubulifera	<i>Liothrips</i>	sp.	LioSp.
Terebrantia	<i>Megalurothrips</i>	<i>sjostedti</i>	MegSjo
Terebrantia	<i>Microcephalothrips</i>	<i>abdominalis</i>	MicAbd
Terebrantia	<i>Neohydatothrips</i>	<i>samayunkur</i>	NeoSam
Tubulifera	<i>Nesothrips</i>	sp.	NesSp.
Terebrantia	<i>Scirtothrips</i>	<i>aurantii</i>	SciAur
Terebrantia	<i>Scirtothrips</i>	sp.	SciSp.
Terebrantia	<i>Scolothrips</i>	<i>rhagebianus</i>	ScoRha
Terebrantia	<i>Thrips</i>	<i>australis</i>	ThrAus
Terebrantia	<i>Thrips</i>	<i>bourbonensis</i>	ThrBou
Terebrantia	<i>Thrips</i>	<i>candidus</i>	ThrCan
Terebrantia	<i>Thrips</i>	<i>florum</i>	ThrFlo
Terebrantia	<i>Thrips</i>	<i>palmi</i>	ThrPal
Terebrantia	<i>Thrips</i>	<i>parvispinus</i>	ThrPar
Terebrantia	<i>Thrips</i>	<i>quilicii</i>	ThrQui
Terebrantia	<i>Thrips</i>	<i>reunionensis</i>	ThrReu
Terebrantia	<i>Thrips</i>	sp.	ThrSp.
Terebrantia	<i>Thrips</i>	<i>tabaci</i>	ThrTab
Tubulifera	Phlaeothripinea	sp.	Phlaeo
Terebrantia	Thripinae	sp.	Thripi

Chapitre 2

Effets indirects d'un ennemi naturel sur le changement de plante hôte d'un herbivore et le changement de ses traits d'histoire de vie.

Contexte

Les ravageurs des cultures représentent l'une des principales causes de pertes de rendement agricole, et lorsqu'aucune stratégie de lutte n'est adoptée, les pertes de rendement peuvent varier de 10 à 100% (Omkar 2016). Face aux nombreux problèmes liés à l'utilisation intensive de pesticides de synthèse, comme la résistance aux insecticides ou la pollution de l'environnement, la lutte biologique est une solution alternative à la lutte chimique. Selon (Gurr, Wratten et Barbosa 2000), les données accumulées à ce jour montrent que l'introduction volontaire d'ennemis naturels dans le cadre d'un programme de lutte biologique (c'est-à-dire la lutte biologique classique ou par augmentation) s'est avérée efficace dans de nombreux cas. Cependant, ces résultats n'étaient pas toujours à la hauteur des attentes. L'une des principales causes de l'échec des programmes de lutte biologique est le manque de compréhension des interactions existant entre les plantes, les herbivores et les ennemis naturels.

Dans les agrosystèmes cultivés, de nombreuses espèces d'herbivores coexistent à différents degrés d'abondance. Dans ce cas, une compétition inter-spécifique est susceptible de survenir (Price et al. 2011). Lorsque deux espèces d'herbivores sont en compétition, une espèce (considérée comme compétiteur supérieur) prend le dessus sur une autre espèce (considérée comme compétiteur inférieur), ce qui aboutit à l'exclusion de cette dernière. Néanmoins, lorsqu'un ennemi naturel d'une espèce herbivore considéré comme compétiteur supérieur est présent, une réduction de la pression de compétition apparaît, permettant ainsi au compétiteur inférieur de survivre (R. F. Denno, McClure, and Ott 1995). Ce effet indirect positif d'un ennemi naturel sur un herbivore sans interagir directement avec lui est appelé « commensalisme indirect » (Morin 2011). Selon Denno, McClure, and Ott (1995), les ennemis naturels peuvent promouvoir la coexistence des espèces d'herbivore et maintenir ainsi leurs populations. Dans un contexte lié aux agrosystèmes, les travaux de recherche

réalisés par Messenger (1975) ont montré que dans un verger de noyer, lorsque les deux espèces de pucerons *Panaphis juglandis* et *Chromaphis juglandicola* sont présentes simultanément sur une parcelle, l'introduction du parasitoïde *Aphytis chrysomphalus*, ennemi naturel de l'espèce *Chromaphis juglandicola*, provoque l'augmentation de l'abondance *Panaphis juglandis*, allant jusqu'à atteindre ou dépasser le seuil de perte économique (« economic injury level: EIL »).

Approches

L'objectif du second chapitre de cette thèse porte principalement sur l'étude des effets indirects des ennemis naturels sur la coexistence entre espèces d'herbivores, leurs changements de plante hôte et leurs traits d'histoire de vie. Quatre communautés ont été mises en cage insect-proof et leur dynamique a été suivie sur plusieurs générations. Le modèle d'étude est constitué de trois espèces d'herbivores. Parmi ces espèces, deux sont des compétiteurs supérieurs (*T. urticae* et *M. persicae*) et une est un compétiteur inférieur (*E. americanus*). Nous avons intégré deux espèces d'ennemis naturels, *P. persimilis* et *A. colemani*, spécialistes des deux compétiteurs supérieurs, *T. urticae* et *M. persicae* respectivement. Dans le cadre de notre expérimentation, nous avons intégré deux espèces de plantes hôtes : le haricot (*Phaseolus* sp.) et le tabac (*Nicotiana tabacum*). Parmi les trois espèces d'herbivores sur lesquelles nous avons mené nos expérimentations, une préférence de plante hôte est à signaler chez *E. americanus* pour le haricot. Dans le cadre de cette expérience, quatre communautés ont été mises en place : i) une communauté sans ennemis naturels (témoin), ii) une communauté avec la présence des deux espèces d'ennemis naturels et enfin, iii) deux communautés où chacune des deux espèces d'ennemis naturels est présente de manière individuelle. Au cours de ce chapitre, nous testons l'hypothèse i) qu'en absence des deux ennemis naturels, le thrips *E. americanus* (compétiteur inférieur) entrera en extinction sur haricot et tabac suite à la pression de compétition exercée par les deux compétiteurs supérieurs *T. urticae* et *M. persicae*. ii) Nous testons l'hypothèse qu'en présence d'une seule espèce d'ennemi naturel, à savoir *P. persimilis* ou *A. colemani*, le thrips *E. americanus* va survivre et se développer sur la plante au sein de laquelle le compétiteur supérieur sera attaqué par son ennemi naturel. iii) Nous testons l'hypothèse qu'en présence des deux espèces d'ennemis naturels (*A. colemani* + *P. persimilis*) le thrips *E. americanus* se développera sur haricot, sa plante de préférence. iv) En se basant sur l'hypothèse ii), nous testons l'hypothèse qu'en présence de l'*A. colemani*, le thrips *E. americanus* se développera

principalement sur le tabac, une plante de qualité sub-optimale pour cette espèce, ce qui aura pour conséquence de provoquer des changements au niveau de ses traits d'histoire de vie (temps développement et survie).

Résultats et discussion

Les résultats ont montré que les deux espèces d'ennemis naturels, *A. colemani* et *P. persimilis* avaient un effet indirect positif sur la population du thrips *E. americanus*. Cet effet, qualifié de commensalisme indirect, concorde avec les résultats observé par (Messenger 1975).

En ce qui concerne l'impact du parasitoïde seul sur le comportement du thrips *E. americanus*, nos résultats ont montré un développement de ce dernier sur une plante de qualité sub-optimale (le tabac), en raison du maintien de la compétition de *T. urticae* (compétiteur supérieur) sur haricot alors que la compétition due à *M. persicae* n'existait plus sur tabac. De plus, ce changement de plante hôte a provoqué des changements de traits d'histoire de vie chez le thrips, avec une réduction du temps développement et de la survie.

Conclusion

Ce chapitre nous mène à la conclusion que les espèces d'ennemis naturels peuvent provoquer un effet positif sur une espèce d'herbivore non ciblé, ce qui aura pour conséquence de favoriser sa pullulation. De plus, notre étude confirme que lorsqu'un ennemi naturel d'un compétiteur supérieur est présent, la coexistence entre espèces d'herbivore devient donc possible et le risque d'extinction du compétiteur inférieur devient faible. Plus encore, notre étude permet de conclure que l'impact des effets indirects d'un ennemi naturel peut non seulement avoir un effet sur le développement sur une autre espèce de plante (de qualité moindre), ce qui peut provoquer en conséquence des changements au niveau de traits d'histoire de vie de l'insecte. Ce résultat est l'une des seules études, à notre connaissance, à avoir confirmé cette hypothèse.

ARTICLE 2

An indirect effect of a predator on herbivore host shift with associated changes in life history traits.

Karim Tighiouart^{1,2}, Enric Frago^{1,3} (in prep.)

¹ CIRAD, UMR PVBMT, Saint-Pierre, La Réunion, France

² Université de la Réunion, UMR PVBMT, Saint-Pierre, La Réunion, France

³ CIRAD, UMR CBGP, Montferrier-sur-Lez, Montpellier, France

Introduction

Pest outbreaks represent one of the major causes of agricultural yield losses, and when no pest control strategy is adopted, yield losses may vary from 10 to 100% (Omkar 2016). Following the numerous problems linked to the intensive use of synthetic pesticides, like insecticide resistance or environmental contamination, it becomes essential to propose alternative solutions to farmers. Biological control remains a good option as it has limited negative effects on the environment and on public health (Metzger and Hajek 2004). Biological control has been actively practiced on many agricultural systems for nearly 100 years. This method has had both successes and failures, and has been extensively studied by ecologists and biocontrol practitioners. According to (Gurr, Wratten, and Barbosa 2000), the data accumulated to date show that the voluntary introduction of natural enemies in an agricultural setting, as part of a biological control program (i.e. classic or augmentative biological control), has proven effective in many cases. However, in many others, biological control has shown some limitations. Probably one of the main causes challenging biological control is a lack of understanding of the often complex network of interactions occurring between herbivorous pests, their host plants and their natural enemies. For example, a natural enemy can be subject to the presence of several prey species upon which it shows different degrees of preference. In this situation, the least preferred herbivore can escape predation, even in the presence of a potential natural enemy. For example, the generalist predator *Macrolophus pygmaeus* showed a preferential predation for the nymphs of the herbivore *Bemisia tabaci* and

as a result, the species *Tuta absoluta*, which is also a potential prey of this predator, was able to proliferate and increase in abundance even when *M. pygmaeus* was present (Jaworski et al. 2013).

Predator preference over different prey species seems therefore an essential element in the success of a biological control program. In addition, if several herbivore species feed on the same plant, these species will engage in interspecific competition. In agricultural systems, for instance, it is not uncommon to see several species of herbivores attacking the same crop and competing with each other. In this situation, one species will emerge as the superior competitor and the other as the inferior one (Morin 2011). According to Tilman and Wedin (1991), superior competitors are organisms with a morphology and physiology that are best suited to acquire and use a limiting resource. As a result, the abundance of superior competitors will be high, and in the case of pests even above the Economic Injury Level, while the abundance of inferior competitors will be low. Following the logic of biological control (which consists of keeping the abundance of a species below this level), the implementation of a biological control program will mainly target the superior competitor, often neglecting the inferior one. This logic is not without risk, as the mere introduction of a natural enemy species targeting this superior competitor would risk causing a pest outbreak of the inferior competitor. This may occur because removal of the superior competitor through natural enemy suppression can reduce its competitive pressure over the inferior one. This effect can be considered as indirect (i.e. an interaction between two species mediated by a third one) because the natural enemy effect is transmitted to the inferior competitor through the superior one. Fan, Zhang, and Li (2010), worked with a community of two aphid species comprising a superior competitor, *Acyrtosiphon pisum*, an inferior competitor, *Megoura viciae*, and a specialist parasitoid (*Aphidius ervi*) that attacks only the superior competitor. These authors observed that when the parasitoid was introduced, the density of the superior competitor was reduced, which in turn reduced the competitive pressure of the superior competitor on the inferior one. As a result, the latter was able to survive and develop. This phenomenon, described as “predator mediated co-existence” by Morin (1981) and Ciro-Pérez et al. (2004), is capable of causing an outbreak of an inferior competitor, and if the insect feeds on a cultivated plant, to allow the appearance of a novel pest. The ecological mechanism behind this effect was called by (Wootton 1994) "Indirect Commensalism", which is an indirect positive effect of a natural enemy on a prey it does not directly interact with. In order to understand the mechanisms involved in this sudden appearance of pests, it is important to

determine the importance of the indirect effects caused by the presence of natural enemies (Woot(Wootton 1994). In a biocontrol context, the presence of a natural enemy species could thus cause an indirect positive effect on another herbivore species, thus favoring its emergence. Therefore, implementing a biological control program without taking into account competition and indirect effects between species entails important risks.

When competition between two species occurs, competitive displacement is also possible. According DeBach (1966), competitive displacement is “the elimination, in a given habitat, of one species by another where one possesses the identical ecological niche of the other”. Reitz and Trumble (2002) went further and stated that when two species compete, “a species will be unable to occupy the same spatio-temporal habitat as a superior competitor”. Moreover, “if a superior competitor invades the habitat of an inferior species, the inferior species will be displaced (i.e., competitive displacement occurs)”. For herbivores, a common competitive move to avoid exclusion implies development on a host plant of sub-optimal quality or even a host range expansion (i.e. colonization of a previously unexploited plant) by an inferior competitor. This change is not without consequences for the insects because many studies have highlighted the existence of changes in life history traits as a consequence of herbivore adaptation to a new plant (Savković et al. 2016; Tucić, Mikuljanac, and Stojković 1997; Dai et al. 2016; Agosta 2006). Many authors have studied it in the context of both invasive and endemic species (Sun et al. 2013; Shinen and Morgan 2009; Cheng et al. 2009; Bottollier-Curtet, Planty-Tabacchi, and Tabacchi 2013; Catford, Bode, and Tilman 2018; Luan et al. 2012). However, few studies have focused on how natural enemies may trigger changes in host plant use in herbivore species. Relevant questions are: what would happen if the change in host plant use by a herbivore is caused by a natural enemy as a result of indirect effects in the trophic network? For example because natural enemies release intraspecific competition in specific host plants. Can changes in host plant use trigger plastic changes in the life history traits of the herbivore?

Here, we conduct an experiment on population cages to determine whether the predation on dominant herbivores can trigger a host shift and concomitant changes in life-history traits in an inferior competitor. We set-up a community of five herbivores (two superior competitors and three inferior competitors), two natural enemies and two host plant species, and manipulate the natural enemy community to obtain four different communities where competition and predation will occur simultaneously. In these communities, the superior competitors are specialized on one of the two plants, where, in the absence of an

associated natural enemy, they are likely to capitalize the plant resource. The inferior competitors are able to survive on both plants, but show a preference for one of the two host plants. We hypothesize that (i) in the absence of the natural enemies of the superior competitors, strong competitive pressure will lead to the extinction of the inferior competitors; (ii) however, in the presence of a single species of natural enemy of one of the superior competitors, the inferior competitors will be able to survive and thrive on the plant species where the superior competitor has been eliminated by its associated natural enemy; (iii) we also test the hypothesis that in the presence of the two natural enemy species of each of the superior competitors, the inferior competitors will mainly develop on their preferred host plant. In this experiment, and in agreement with our hypotheses we observed a species of inferior competitor switching from its preferred host plant, to a non-preferred one due to the presence of a natural enemy (on which it can grow but with a lower fitness than on the preferred plant). To better understand this switch, (iv) we hypothesize that the change of host plant will lead to heritable (and probably adaptive) changes in insect life-history traits.

Model system

The community we worked with was composed of two thrips (*Frankliniella occidentalis* and *Echinothrips americanus*), one whitefly (*Trialeurodes vaporariorum*), one aphid (*Myzus persicae*) and one spidermite (*Tetranychus urticae*). Both the spidermite and the aphid had a specialist predator: a predatory mite (*Phytoseiulus persimilis*) and an aphid parasitic wasp (*Aphidius colemani*), respectively (Figure n°1). Both the thrips *F. occidentalis* and the spidermite *T. urticae* develop preferentially on beans. The thrips *E. americanus* develops on both plants, but much better on beans. The opposite occurs with the whitefly *T. vaporariorum* and the aphid *M. persicae*, which develop on both plants but better on tobacco (Bresch et al. 2014; Nikolakakis, Margaritopoulos, and Tsitsipis 2003). Based on our preliminary observations, there are two species that we considered as superior competitors as they have larger population growths: the spidermite (*T. urticae*) and the aphid (*M. persicae*), on beans and tobacco, respectively. On beans *F. occidentalis* is likely to be a superior competitor than *E. americanus* as it has a larger population growth.

Experimental set-up

Common bean plants (*Phaseolus vulgaris* var. Kerveguen) and tobacco (*Nicotiana tabacum*) were sown each week in plastic plots in a climatic chamber under controlled conditions (25 ± 5 °C, 16L: 8D photoperiod, RH 60 ± 5 %). Plants were watered twice a week and were used for the experiment after 14 days of growth. Plants were used after 14 days of growth in a climatic chamber and new plants were added to cages weekly for the bean plants and every two weeks for the tobacco.

In this experiment, we established a rearing of the species *E. americanus* on bean plants originally collected from roses in greenhouses of the technical research institute ARMEFHLOR (Reunion). *F. occidentalis* was collected from a sweet pepper greenhouse in Saint-Leu (Reunion) and reared on beans. *M. persicae*, *T. vaporariorum* and *A. colemani* were directly inoculated from individuals provided by La Coccinelle Society, whereas *P. persimilis* was provided by the FDGDON (*Fédération Départementale des Groupement de Défense contre les Organismes Nuisibles*).

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 early larval instars of mites can escape, even if they do not 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: i) no natural enemies; ii) Presence of two natural enemies *P. persimilis* and *A. colemani*; iii) individual presence of the *A. colemani* and iv) individual presence of the *P. persimilis* (Figure n°2). The herbivore layer was unaltered in all communities.

The establishment of different communities took four weeks. To allow alternate generations of both herbivores and natural enemies, herbivores were released during the first two weeks (20 adults of each species per cage and week), and natural enemies were released the following two weeks (20 aphid parasitoids and 4 *P. persimilis* adults). The population surveys for all species present in our communities were carried out weekly from week 5 and during 11 more weeks. The count was based only on adult populations present on the whole plant. The development time for each of the herbivore species at an average temperature of 30°C was : 10 to 12 days for *Myzus persicae* (van Emden et al. 1969), 5 days for *Tetranychus*

urticae (Naher et al. 1970), 15 days for *Echinothrips americanus* (G. P. Opit, B. Peterson, D. R. Gillespie 1997) and 15 days for *Frankliniella occidentalis* (Lublinkhof and Foster 2014). This procedure allowed the monitoring of the long-term dynamics of the communities over several arthropod generations.

From the 11th week onward, a complementary experiment was launched. The main aim of this experiment was to determine the impact of the presence of a natural enemy of the superior competitor on the life history trait changes of an inferior competitor (*E. americanus*). This experiment was chosen based on the results of the long-term experiment as the *E. americanus* was found to switch from its preferred host plant (*P. vulgaris*) to a less preferred one (*N. tabacum*) in the presence of the aphid parasitoid. This complementary experiment was carried out in Petri dishes in the laboratory. Based on the long-term dynamics experiment, we selected two communities: "Control" and "individual presence of *A. colemani*". The protocol consisted of taking 20 *E. americanus* adults from cages of the two community types. We then fed the offspring of these individuals (to avoid any maternal effects) on either tobacco and bean leaves. To do this the adults obtained from cages were allowed to lay eggs directly on the plant they were tested on for 48h. An independent Petri dish was used per cage of original collection so that the number of replicates are 10. The four modalities of this experiment are thus organized as follows: origin from cages without predators (where the thrips mostly colonizes beans) fed on either (i) bean or (ii) tobacco, origin from cages with *A. colemani* (where the thrips mostly colonizes tobacco) fed on (iii) bean or (iv) tobacco.

Statistical analyses

Statistical analyses were performed with R software version 1.3.1056 (R Development Core Team., 2009). Differences in population dynamics for each herbivore among communities were analysed by building independent models using generalized linear mixed models with the function `glmmTMB` (Brooks et al. 2017). These models were used with a negative binomial distribution when the response variable was individual counts. In this case all individuals counted on both plants (beans and tobacco) were pooled together. A gaussian model, however, was used to assess the effect of natural enemies on the proportion of individuals found on beans. This variable was estimated for each herbivore species and sampling date as the number of individuals on beans divided by the total number of

individuals in the cage (i.e. on beans plus on tobacco). In both model types, as fixed variables, we included the community type and time (i.e. week) and their interaction term. The cage variable was considered as random variable. An autocorrelation structure of order 1 (i.e. representing the correlation between two observations from the same cage each week) was also added using the `corAR1` argument in the model. When a global model was significant, post-hoc comparisons among communities were performed with the function `lsmeans` (Lenth 2016).

Concerning the complementary experience, we first calculated the development time of *E. americanus* from the first larval instar to the adult stage by computing the difference between the date of observation of an adult and the date of inoculation (t_0). This is almost 48 hours after the adults laid their eggs. Subsequently, we calculated the survival, which was the proportion between the number of individuals having reached the adult stage and the initial number of larvae emerged after 48h. Differences in survival and development time for *E. americanus* individuals from each of the two modalities ("Control" and "individual presence of *A. colemani* ") were analysed by building independent models using generalized linear mixed models with the function `glmmTMB`. As fixed variables, we included "plant on petri dish" (i.e. bean/tobacco) and community of origin (i.e. Control/ with *A. colemani*) and their interaction term. As a random variable we included the original cage number to account for the non-independence of individuals originating from the same cage. A Gaussian model was adopted as the distribution law.

Results

In this experiment, the abundance of *F. occidentalis* and *T. vaporariorum* was very low and both species become extinct in all cages after 6 weeks, which led us to focus mainly on the abundance of the other three herbivore species: *T. urticae*, *M. persicae* and *E. americanus* which are presented in Figure 3.

Overall, we found that *T. urticae* abundance varied significantly among communities (Chisq = 170.23; Df = 3; P-Value < 0.001). As revealed by Tukey's HSD analyses, relative to the control ('no natural enemies'), *T. urticae* abundance was lower in communities where its natural enemy, *P. persimilis*, was present alone or in combination with the aphid parasitoid *A. colemani* (Figure 3). Regarding the proportion of *T. urticae* on beans, we observed that the proportion was significantly different between communities (Chisq = 62.946; Df = 3; P-Value

< 0.001; Figure 4). The Tukey's HSD test showed that the proportion of *T. urticae* was lower on beans when its natural enemy *P. persimilis* was present individually or in combination with the parasitoid *A. colemani*.

Like with *T. urticae*, the abundance of *M. persicae* also varied significantly (Chisq = 39.0046; Df = 3; P-Value < 0.001) between communities. *M. persicae* aphid abundances were lower in the presence of the parasitoid *A. colemani* alone or in combination with *P. persimilis* (Figure 3). Regarding the proportion of this herbivore on the beans, we observed (Figure 4) that the proportion was different between communities (Chisq = 27.770; Df = 3; P-Value < 0.001). Indeed, the proportion of *M. persicae* is lower on beans in communities where *A. colemani* is absent. This shows that in the absence of this natural enemy, the aphid population tends to develop mainly on tobacco. However, in communities where *A. colemani* is present, a higher proportion of *M. persicae* is observed on beans.

Unlike *T. urticae* and *M. persicae*, thrips *E. americanus* did not have any natural enemy, but its populations varied significantly (Chisq = 22.331; Df = 3; P-Value < 0.001) between communities (Figure 3). The results of Tukey's post-hoc test showed that relative to the control, thrips abundance was larger in the presence of the *A. colemani* parasitoid as well as in the presence of *P. persimilis*, alone or in combination. The proportion of *E. americanus* on beans showed a significant difference (Chisq = 27.770; Df = 3; P-Value < 0.001) between communities (Figure 4). The proportion of *E. americanus* was usually larger on beans, but most of this species' populations were found on tobacco when *A. colemani* was present alone. This result shows that in the sole presence of *A. colemani*, the abundance of *E. americanus* shifted from its preferred host plant, to a plant of sub-optimal quality.

The results of the complementary experiment aimed at better understand the reproductive strategy of *E. americanus* in the presence of *A. colemani*. This experiment showed that the survival of this species was larger on beans than on tobacco (Std. Error = 0.05236; z value = -16.018; P-Value < 0.001 ; Figure 5). We did not observe any overall difference in survival between the cages belonging to the treatment modality (presence of *A. colemani*) and those belonging to the control modality (absence of *A. colemani*; Std. Error = 0.06109; z value = -0.868; P-Value = 0.3856). However, we observed a significant interaction between plant species and cage of origin, which reveals that *E. americanus* populations from *A. colemani* cages had a lower survival rate on tobacco (Std. Error = 0.08249; z value = 2.073; P-Value < 0.05) than those from "control" cages (Figure 5). Concerning the

development rate, the results of the statistical analysis showed that the development time of *E. americanus* was higher on beans than on tobacco (Std. Error = 0.0834423; z value = -2.21; P-Value < 0.05 ; Figure 5), but no significant difference in development time was observed between the treatment and “control cages” (Std. Error = 0.0531328; z value = -0.02; P-Value = 0.9860). As with survival, however, the interaction term between the plant species and the cage of origin was also significant for development time. On tobacco, *E. americanus* populations from *A. colemani* cages had a faster development time (Std. Error = 0.1067781; z value = 2.14; P-Value < 0.05) in comparison with those from control cages (Figure 5).

Discussion

Our study highlights the importance of the indirect effects of natural enemies on herbivore suppression and by extension, its relationship with biological control. Indirect effects occur when two species interact through a third one. In our case, we observed this effect on the thrips *E. americanus* because its densities on different plants depended on natural enemies associated to other herbivores. Many studies have shown the existence of different types of indirect effects. However, very few have paid attention to the impact of indirect commensalism on a biological control program. This indirect commensalism was observed because the thrips *E. americanus* benefited from the natural enemy of the aphid and from the natural enemy of the spider mite. This result is consistent with that observed by (Messenger 1975). In this study, and as explained above, the aphid *Panaphis juglandis* experienced dramatic density increases in commercial walnut orchards following the suppression of the competitive dominant *Chromaphis juglandicola* by the parasitoid *Aphytis chrysomphalus*.

Thus, our study is original because in addition to being interested in complex interactions between herbivores and natural enemies, it provides more knowledge about the risks of emergence of a new pest in a tri-trophic system, as well as the consequences of indirect commensalism on abundance, host plant change and variation in life history traits in a potential pest.

In order to answer our research questions, we created four communities, each distinguished by the presence of five herbivore species (three superior and two inferior

competitors). In order to determine the effects of competition on the coexistence between herbivores, we selected only natural enemies that prey on superior competitors (a predator and a parasitoid). However, it is important to note that, from the beginning of our experiment, an early extinction of the species *F. occidentalis* and *T. vaporariorum* was observed. The reasons for the disappearance of these two species are certainly linked to the presence of a strong competitive pressure exerted by the other species of herbivores, which resulted in their exclusion. It would be interesting to explore whether in a more complex scenario, with more plants or potential refuges these two species would have been able to survive.

One of the first results of the data analysis was the impact of the combined presence of the two natural enemies on the survival of an inferior competitor. Indeed, when the predator *P. persimilis* and the parasitoid *A. colemani* are present, a reduction in the abundance of the two superior competitors, namely *T. urticae* and *M. persicae*, was observed, which results in a reduction of the competitive pressure of these two species on the thrips *E. americanus*. As a result, the abundance of this thrips became larger. In an agricultural context, it is not uncommon for the presence of a natural enemy to result in unexpected and undesirable effects, such as the so-called "non-target effect" (Boland and Brimner 2004). In our case this non-target effect would be the aforementioned outbreak of *E. americanus*. When this effect is of the indirect type, an herbivore species is likely to emerge as a pest as a result of the introduction of one or more natural enemy species, even if that herbivore was below the economic injury level before the biocontrol agent was introduced. Understanding the mechanisms responsible for this non-target effect is the best way to avoid any undesirable effects when setting up a biological control program. Thus, in a community similar to ours, when several pest species are present in the same plot, it would be important not to underestimate the one whose abundance is below pest levels. In order to ensure biological control, it would be wise to potential pest species at the same time by establishing a generalist natural enemy capable of controlling the abundance of all different species at once. This is in fact what we observed in the third chapter of this thesis.

Still in the presence of both natural enemies (*P. persimilis* + *A. colemani*), when analysing the relative abundance of *E. americanus* species on bean plants, it was observed that its abundance was higher on bean than on tobacco. This result suggests a better development of this thrips on beans (a result that was confirmed in our complementary experiment). Although considered generalist, a study by Karadjova and Krumov (2003) found that *E. americanus* is quite capable of developing on tobacco. However, it seems that this host

plant is of lower quality for thrips, which may have a negative impact on the fitness of this species.

In communities with a single natural enemy we thus observed a high abundance and survival of *E. americanus*. However, this abundance was different between tobacco and beans. Indeed, we observed that when *P. persimilis*, a predator of *T. urticae*, was present alone, larger densities of *E. americanus* were observed on beans than on tobacco. We presume that this result can be explained by a predation of *P. persimilis* on *T. urticae*, thus causing an indirect commensalism of *E. americanus* on beans. The presence of the parasitoid *A. colemani* also showed the same positive indirect effect as *P. persimilis* on *E. americanus*, by reducing *M. persicae* aphid populations on tobacco. We hypothesize that *E. americanus* populations developed on tobacco plants, thus avoiding competition with *T. urticae* on beans (its assumed preferred plant). These inferences are only hypotheses, and it would be important to carry out more tests in order to be able to assert them. It would indeed be interesting to carry out choice and no-choice experiments in which *E. americanus* is subjected to tobacco and beans in order to see the food and oviposition preferences between these two plants.

This shift from a plant of optimal quality to one of lower quality under pressure from a superior competitor reminds us of the phenomenon of competitive displacement described by (DeBach 1966). Our result therefore suggests that a natural enemy would be just as likely to trigger a competitive displacement when attacking a superior competitor. Thus, mixing indirect commensalism and competitive displacement, two complex mechanisms are likely to combine and result in the appearance of large densities of an unexpected herbivore species on a new host plant. However, the question is how did the thrips manage to develop on tobacco (an inferior plant) and maintain its population there? Studies conducted on host plant changes by insects mention the occurrence of changes in life history traits. In order to further explore this we conducted a complementary experiment mainly aimed at determining how the parasitoid caused not only a change of host plant (competitive displacement) of the *E. americanus*, but also an impact on its life history traits.

The results of this experiment were unexpected. We expected thrips originating from cages with large populations on tobacco to be better adapted to feed on this plant, but on the contrary we found that thrips from the *A. colemani* cages (with higher abundance on tobacco) showed a lower survival rate on this plant compared to those from the control cages (higher abundance on beans). This thrips, however, showed a faster larval development time on

tobacco. Although studies have shown that host plant adaptation can trigger many changes in life history traits (Savković et al. 2016), increased mortality is clearly bad for insect fitness. However, we must recognize the limitation of this experiment as more tests are needed, for instance, to measure not only survival and development time, but also fecundity. Despite these limitations, it is possible that adaptation to tobacco led to a change in reproductive strategy so that adults reached adulthood faster at the cost of increased mortality. More studies are also needed to explore whether under optimal conditions, when thrips develop on beans (preferred plant), the common reproductive strategy is to have a large development time to reach larger adults with larger reproductive capacities (Gillon 1976).

Our results suggest that trophic interactions between species are not just a matter of simple changes in abundance or extinction, but also potentially about changes in species behaviour, life history traits and reproductive strategies. Singh and Satyanarayana (2009) in their study on the causes of pest outbreaks, reports that these "are the result of particular life history strategies being more common among pest species" for example by reproducing fast or in an opportunistic way. Based on this study, we can hypothesize that the mere presence of the parasitoid not only allowed the survival of thrips *E. americanus* (via its change of reproductive strategy), but also increased its probability to become a pest.

We conclude that natural enemy species can indeed cause a strong positive indirect effect on non-target herbivores (which they do not attack), thereby promoting population persistence and the maintenance of species richness. In more detail, our study shows that when a natural enemy of a superior competitor is present, coexistence between species becomes possible and the risk for the inferior competitor to become extinct becomes low. In addition to providing further understanding of indirect effects, this study suggests that a natural enemy can also affect the biology, survival behaviour and development strategy of an insect herbivore, through changes in life history traits. Our experimental communities were very simple and in natural and more complex communities there are likely a number of other indirect pathways that might either reduce or strengthen the effect identified here. Further experiments should also be carried out in more realistic scenarios like natural environments or greenhouses to determine whether our results also occur in these less controlled environments. Laboratory experiments would also be an interesting approach to bring more precision to the impact of indirect effects on life history trait changes on *E. americanus*. These studies would provide novel insights to understand survival and coexistence between species.

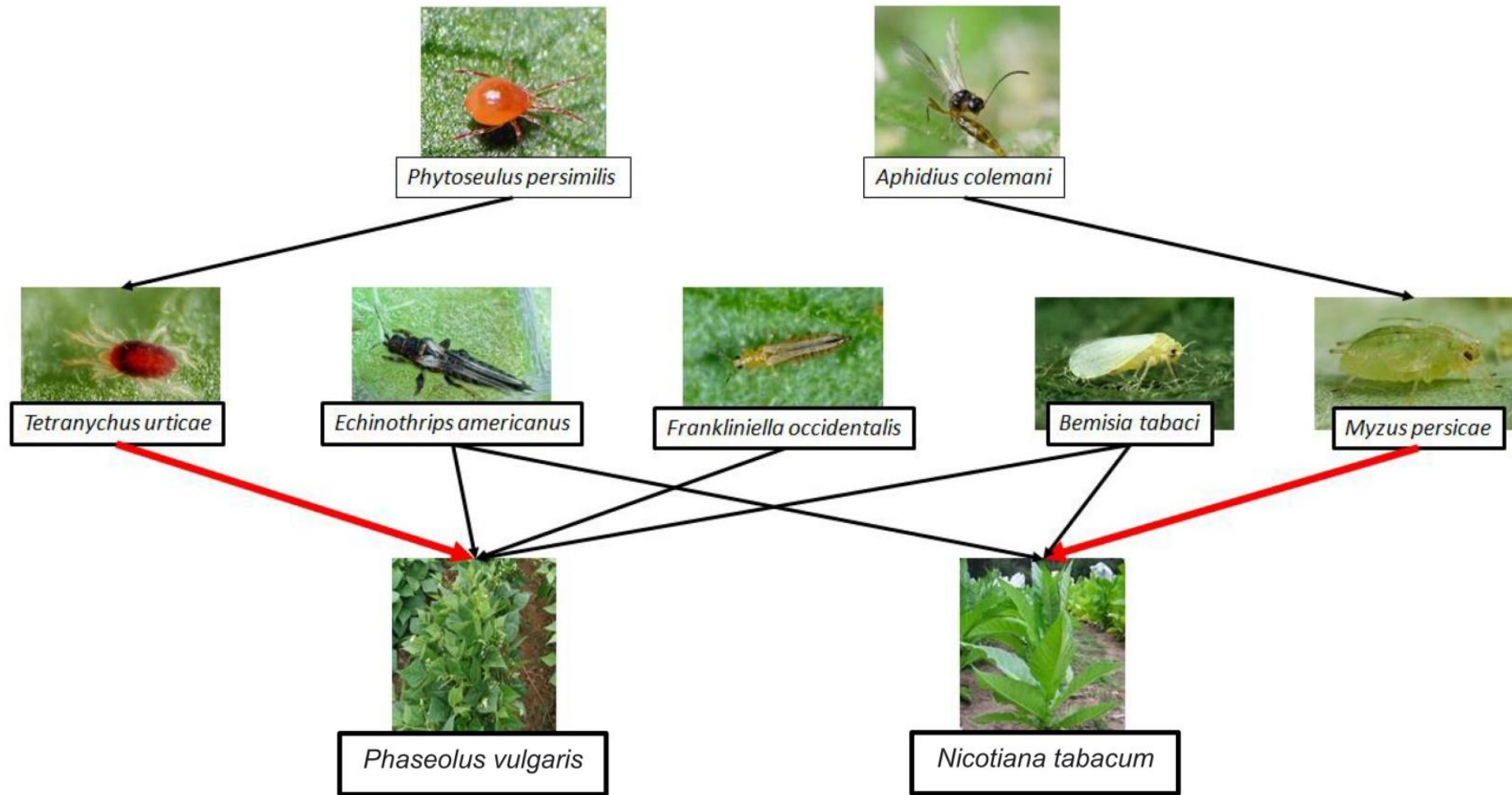


Figure 1. Representation of all species distributed over three trophic levels. The species belonging to the first two trophic levels (Plants and herbivorous insects) were invariable in the communities. Only the third trophic level (natural enemies) was variable depending on the presence/absence of species. The red arrows indicate the herbivore species considered as superior competitors on their respective plants.

Model system

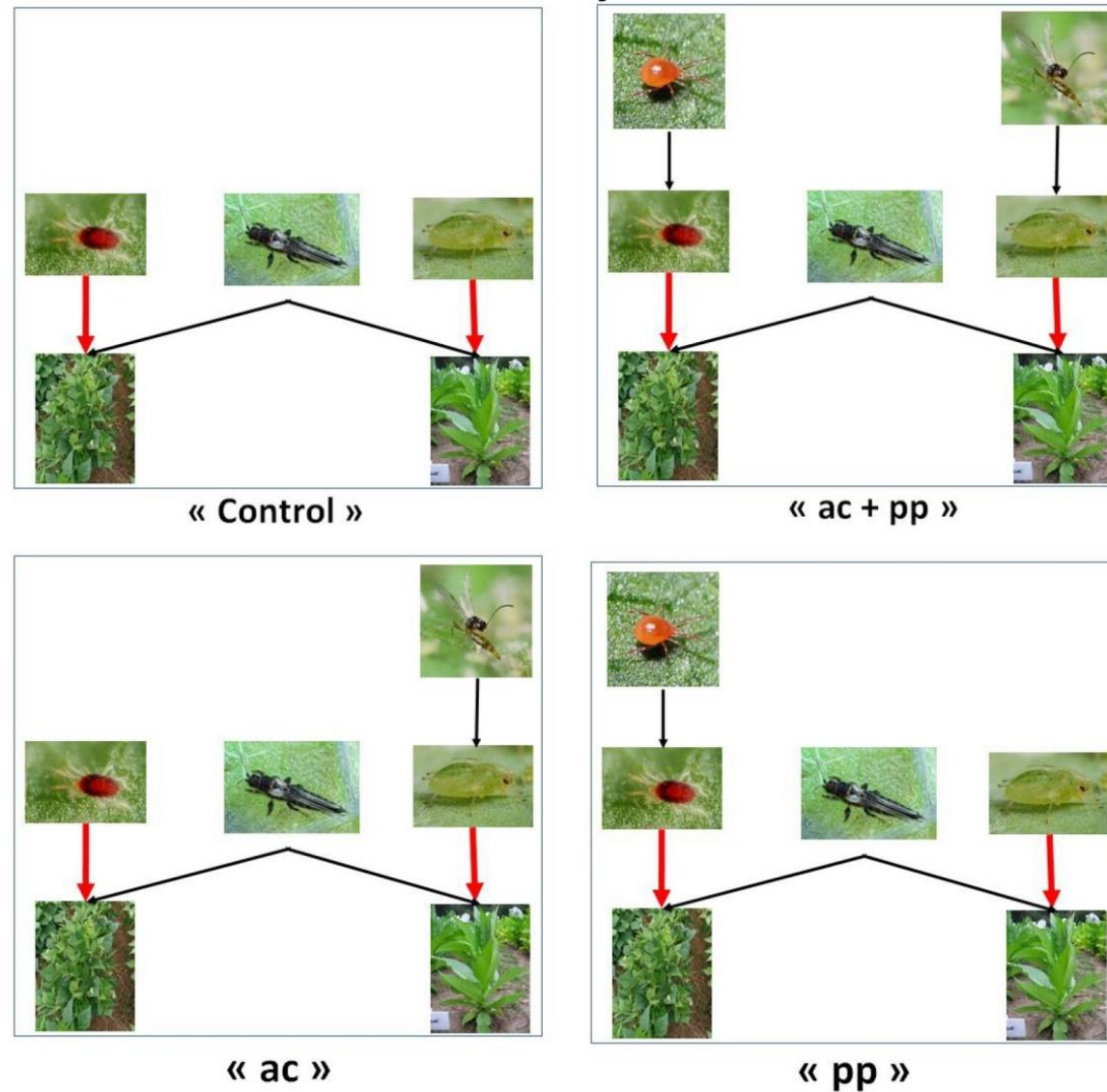


Figure 2. Representation of the different realizes communities during our experiment. « control » : community without natural enemies; « ac+pp » : presence of two natural enemies *P. persimilis* and *A. colemani*; « ac » individual presence of the *A. colemani* and « pp » individual presence of the *P. persimilis*.

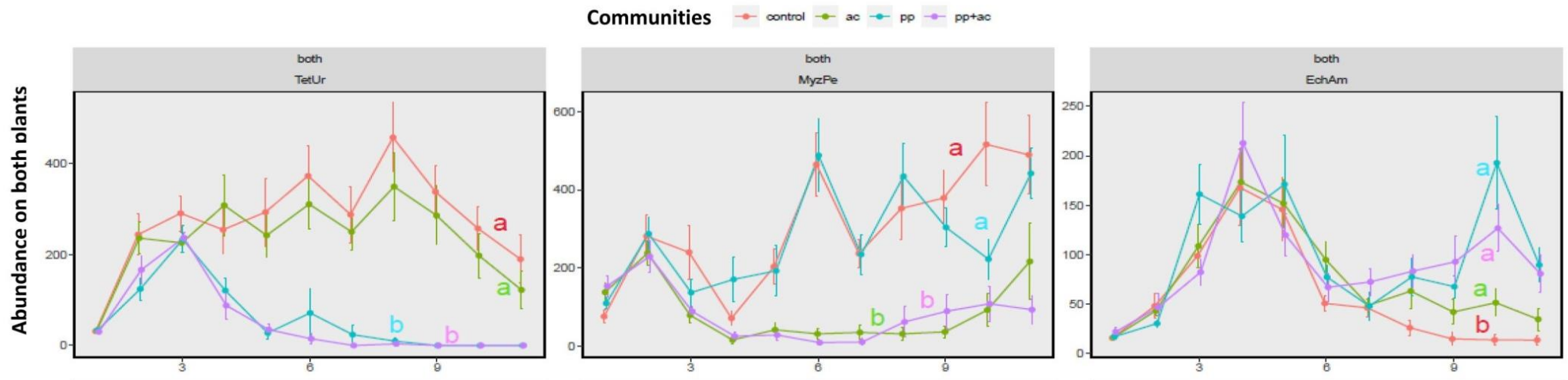


Figure 3. Populations dynamics in the experimental insects communities. « control » : community without natural enemies; « ac+pp » : presence of two natural enemies *P. persimilis* and *A. colemani*; « ac » individual presence of the *A. colemani* and « pp » individual presence of the *P. persimilis*. Presented are means for species abundance and SE on a log scale.

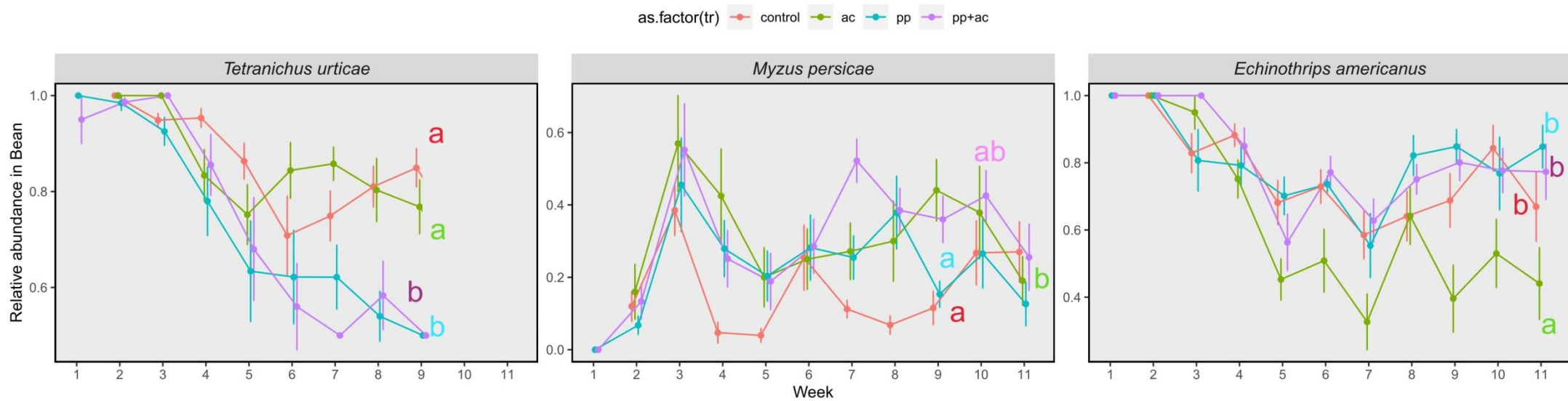


Figure 4. Proportion of the population of each herbivore species on beans as a function of time (weeks) and for each of the four modalities « ac+pp » : presence of two natural enemies *P. persimilis* and *A. colemani*; «ac» individual presence of the *A. colemani* and «pp» individual presence of the *P. persimilis*. Note that for *T. urticae*, the population of this species becomes extinct from the ninth week onwards, so the calculation of the proportion only included the weeks before this extinction.

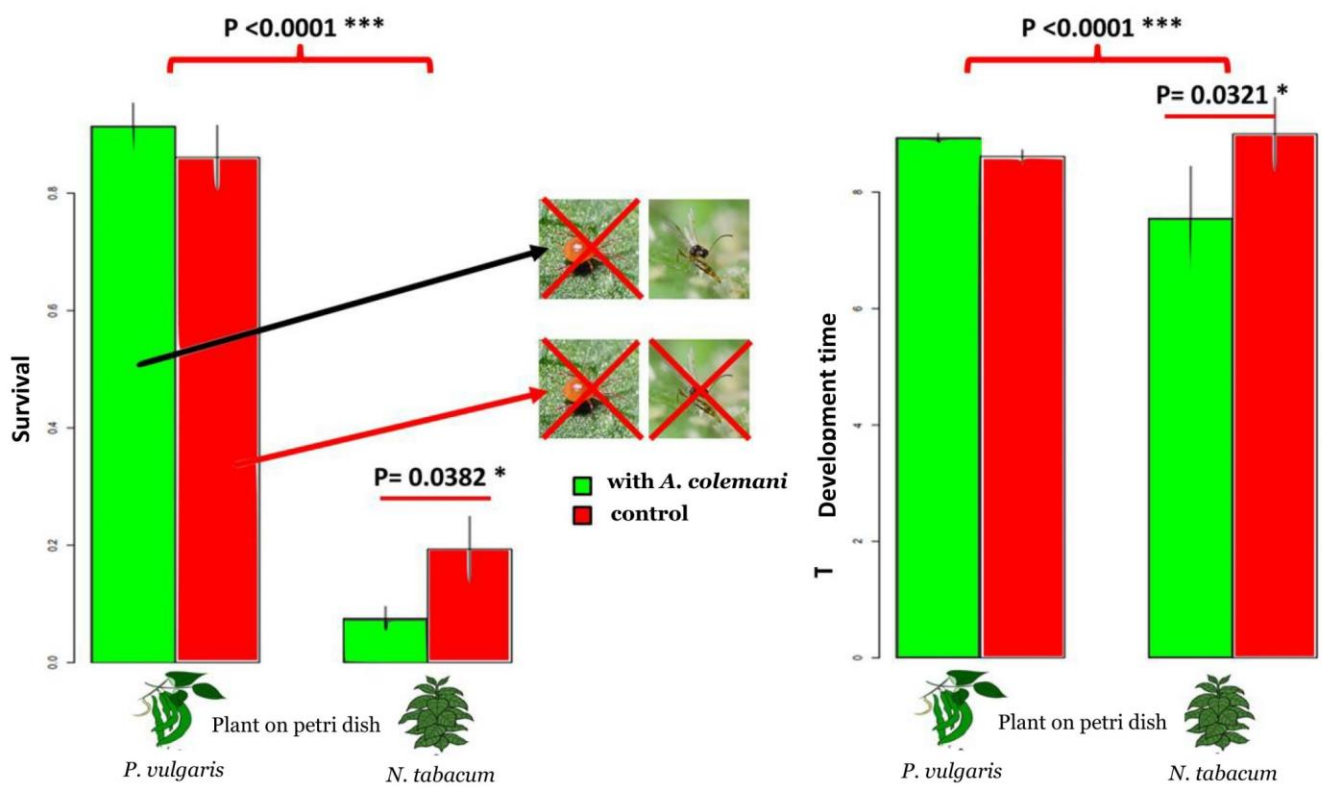


Figure 5. Survival and development time of individuals of *E. americanus* on “plant on petri dish” (i.e. bean/tobacco) according to the “AC” (presence of *A. colimani*) and “Control” (absence of natural enemy) conditions.

References

- Adler, Lynn S., Johanna Schmitt, and M. Deane Bowers. 1995. "Genetic Variation in Defensive Chemistry in *Plantago Lanceolata* (Plantaginaceae) and Its Effect on the Specialist Herbivore *Junonia Coenia* (Nymphalidae)." *Oecologia*. <https://doi.org/10.1007/BF00328903>.
- Agosta, Salvatore J. 2006. "On Ecological Fitting, Plant-Insect Associations, Herbivore Host Shifts, and Host Plant Selection." *Oikos*. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.15025.x>.
- Agrawal, Anurag A., and Nile S. Kurashige. 2003. "A Role for Isothiocyanates in Plant Resistance against the Specialist Herbivore *Pieris Rapae*." *Journal of Chemical Ecology*. <https://doi.org/10.1023/A:1024265420375>.
- Ali, Jared G., and Anurag A. Agrawal. 2012. "Specialist versus Generalist Insect Herbivores and Plant Defense." *Trends in Plant Science*. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.02.006>.
- Altieri, Miguel. 2004. *Biodiversity and Pest Management in Agroecosystems*. *Biodiversity and Pest Management in Agroecosystems*. <https://doi.org/10.1201/9781482277937>.
- Ananthkrishnan, T N. 1982. "Thrips and Pollination Biology." *Current Science*.
- Andow, D. A. 1991. "Vegetational Diversity and Arthropod Population Response." *Annual Review of Entomology*. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.36.010191.003021>.
- Andow, David. 1983. "The Extent of Monoculture and Its Effects on Insect Pest Populations with Particular Reference to Wheat and Cotton." *Agriculture, Ecosystems and Environment*. [https://doi.org/10.1016/0167-8809\(83\)90003-8](https://doi.org/10.1016/0167-8809(83)90003-8).
- Ariti, Cono. 2017. "Walter W Stroup, Generalized Linear Mixed Models, Modern Concepts, Methods and Applications . ." *Statistical Methods in Medical Research*. <https://doi.org/10.1177/0962280214563202>.
- Barton, Philip S., and Maldwyn J. Evans. 2017. "Insect Biodiversity Meets Ecosystem Function: Differential Effects of Habitat and Insects on Carrion Decomposition." *Ecological Entomology*. <https://doi.org/10.1111/een.12395>.
- Begon, Michael, Colin R Townsend, and John L Harper. 2006. *Ecology: From Individuals to Ecosystems, 4th Edition*. Blackwell Publishing.
- Benson, J., R. G. Van Driesche, A. Pasquale, and J. Elkinton. 2003. "Introduced Braconid Parasitoids and Range Reduction of a Native Butterfly in New England." *Biological Control*. [https://doi.org/10.1016/S1049-9644\(03\)00058-6](https://doi.org/10.1016/S1049-9644(03)00058-6).
- Berenbaum, M. R., A. R. Zangerl, and K. Lee. 1989. "Chemical Barriers to Adaptation by a Specialist Herbivore." *Oecologia*. <https://doi.org/10.1007/BF00380073>.
- Berenbaum, May R. 2002. "Postgenomic Chemical Ecology: From Genetic Code to Ecological Interactions." *Journal of Chemical Ecology*. <https://doi.org/10.1023/A:1015260931034>.
- Berlocher, Stewart H, and Jeffrey L Feder. 2002. "Sympatric Speciation in Phytophagous Insects: Moving beyond Controversy?" *Annual Review of Entomology* 47: 773–815. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.47.091201.145312>.
- Biella, Paolo, Asma Akter, Jeff Ollerton, Sam Tarrant, Štěpán Janeček, Jana Jersáková, and Jan Klecka. 2019. "Experimental Loss of Generalist Plants Reveals Alterations in Plant-Pollinator Interactions and a Constrained Flexibility of Foraging." *Scientific Reports*. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-43553-4>.
- Billick, Ian, Samantha Hammer, Jennifer S. Reithel, and Patrick Abbot. 2007. "Ant-Aphid Interactions: Are Ants Friends, Enemies, or Both?" *Annals of the Entomological Society of America*. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2007\)100\[887:AIAAFE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2007)100[887:AIAAFE]2.0.CO;2).
- Bind, Raj Bahadur. 2007. "Reproductive Behaviour of a Generalist Aphidophagous Ladybird Beetle *Cheilomenes Sexmaculata* (Coleoptera: Coccinellidae)." *International Journal of*

- Tropical Insect Science*. <https://doi.org/10.1017/S1742758407814688>.
- Bográn, Carlos E., Kevin M. Heinz, and Matthew A. Ciomperlik. 2002. "Interspecific Competition among Insect Parasitoids: Field Experiments with Whiteflies as Hosts in Cotton." *Ecology*. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[0653:ICAIPF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[0653:ICAIPF]2.0.CO;2).
- Boland, Greg J., and Theresa Brimmer. 2004. "Nontarget Effects of Biological Control Agents." *New Phytologist*. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01149.x>.
- Borrett, Stuart R., Stuart J. Whipple, and Bernard C. Patten. 2010. "Rapid Development of Indirect Effects in Ecological Networks." *Oikos*. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.18104.x>.
- Bottollier-Curtet, Marion, Anne Marie Planty-Tabacchi, and Eric Tabacchi. 2013. "Competition between Young Exotic Invasive and Native Dominant Plant Species: Implications for Invasions within Riparian Areas." *Journal of Vegetation Science*. <https://doi.org/10.1111/jvs.12034>.
- Bresch, Cécile, Lydia Ottenwalder, Christine Poncet, and Pia Parolin. 2014. "Tobacco as Banker Plant for *Macrolophus Pygmaeus* to Control *Trialeurodes Vaporariorum* in Tomato Crops." *Universal Journal of Agricultural Research*.
- Brooks, Mollie E., Kasper Kristensen, Koen J. van Benthem, Arni Magnusson, Casper W. Berg, Anders Nielsen, Hans J. Skaug, Martin Mächler, and Benjamin M. Bolker. 2017. "GlmTMB Balances Speed and Flexibility among Packages for Zero-Inflated Generalized Linear Mixed Modeling." *R Journal*. <https://doi.org/10.32614/rj-2017-066>.
- Brown, J. S. 1989. "Coexistence on a Seasonal Resource." *American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/284908>.
- Cardinale, Bradley J., J. Emmett Duffy, Andrew Gonzalez, David U. Hooper, Charles Perrings, Patrick Venail, Anita Narwani, et al. 2012. "Biodiversity Loss and Its Impact on Humanity." *Nature*. <https://doi.org/10.1038/nature11148>.
- Cardinale, Bradley J., Chad T. Harvey, Kevin Gross, and Anthony R. Ives. 2003. "Biodiversity and Biocontrol: Emergent Impacts of a Multi-Enemy Assemblage on Pest Suppression and Crop Yield in an Agroecosystem." *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00508.x>.
- Cardinale, Bradley J., Jerome J. Weis, Andy E. Forbes, Kelley J. Tilmon, and Anthony R. Ives. 2006. "Biodiversity as Both a Cause and Consequence of Resource Availability: A Study of Reciprocal Causality in a Predator-Prey System." *Journal of Animal Ecology*. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01070.x>.
- Caswell, Hal. 1978. "Predator-Mediated Coexistence: A Nonequilibrium Model." *The American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/283257>.
- . 1983. "Phenotypic Plasticity in Life-History Traits: Demographic Effects and Evolutionary Consequences." *Integrative and Comparative Biology*. <https://doi.org/10.1093/icb/23.1.35>.
- Catford, Jane A., Michael Bode, and David Tilman. 2018. "Introduced Species That Overcome Life History Tradeoffs Can Cause Native Extinctions." *Nature Communications*. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-04491-3>.
- Chakraborty, Subhendu. 2015. "The Influence of Generalist Predators in Spatially Extended Predator-Prey Systems." *Ecological Complexity*. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2015.06.003>.
- Chase, Jonathan M., Peter A. Abrams, James P. Grover, Sebastian Diehl, Peter Chesson, Robert D. Holt, Shane A. Richards, Roger M. Nisbet, and Ted J. Case. 2002. "The Interaction between Predation and Competition: A Review and Synthesis." *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00315.x>.
- Cheng, Xin Yue, Pei Zhen Xie, Fei Xue Cheng, Ru Mei Xu, and Bing Yan Xie. 2009. "Competitive Displacement of the Native Species *Bursaphelenchus Mucronatus* by an

- Alien Species *Bursaphelenchus Xylophilus* (Nematoda: Aphelenchida: Aphelenchoididae): A Case of Successful Invasion.” *Biological Invasions*. <https://doi.org/10.1007/s10530-008-9225-2>.
- Cherrett, J. M., R. van den Bosch, P. S. Messenger, and A. P. Gutierrez. 1983. “An Introduction to Biological Control.” *The Journal of Applied Ecology*. <https://doi.org/10.2307/2403155>.
- Chesson, P. 2000. “Mechanisms of Maintenance of Species Diversity.” *Annual Review of Ecology and Systematics*. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343>.
- Ciros-Pérez, Jorge, María José Carmona, Sara Lapesa, and Manuel Serra. 2004. “Predation as a Factor Mediating Resource Competition among Rotifer Sibling Species.” *Limnology and Oceanography*. <https://doi.org/10.4319/lo.2004.49.1.0040>.
- Costamagna, Alejandro C. 2009. “Trophic and Guild Interactions in Biological Control.” *Environmental Entomology*. <https://doi.org/10.1603/022.038.0446>.
- Dai, Peng, Xiaoqin Shi, Deguang Liu, Zhaohong Ge, Da Wang, Xinjia Dai, Zhihao Yi, and Xiuxiang Meng. 2016. “Life-History Trait Plasticity and Its Relationships with Plant Adaptation and Insect Fitness: A Case Study on the Aphid Sitobion *Avenae*.” *Scientific Reports*. <https://doi.org/10.1038/srep29974>.
- Dainese, Matteo, Emily A. Martin, Marcelo Aizen, Matthias Albrecht, Ignasi Bartomeus, Riccardo Bommarco, Luisa G. Carvalheiro, et al. 2019. “A Global Synthesis Reveals Biodiversity-Mediated Benefits for Crop Production.” *Science Advances*. <https://doi.org/10.1101/554170>.
- Davies, Nicholas B., John R. Krebs, and Stuart A. West. 2012. *An Introduction to Behavioural Ecology Fourth Edition. Statewide Agricultural Land Use Baseline 2015*.
- DeBach, Paul. 1966. “The Competitive Displacement and Coexistence Principles.” *Annual Review of Entomology*. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.11.010166.001151>.
- Deguine, Jean Philippe, Caroline Gloanec, Philippe Laurent, Alain Ratnadass, and Jean Noël Aubertot. 2017. *Agroecological Crop Protection. Agroecological Crop Protection*. <https://doi.org/10.1007/978-94-024-1185-0>.
- Denholm, Ian, and Greg Devine. 2013. “Insecticide Resistance.” In *Encyclopedia of Biodiversity: Second Edition*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384719-5.00104-0>.
- Denno, R. F., M. S. McClure, and J. R. Ott. 1995. “Interspecific Interactions in Phytophagous Insects: Competition Reexamined and Resurrected.” *Annual Review of Entomology. Vol. 40*. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.40.1.297>.
- Denno, Robert F., and Deborah L. Finke. 2006. “Multiple Predator Interactions and Food-Web Connectance: Implications for Biological Control.” In *Trophic and Guild in Biological Interactions Control*, edited by Jacques Brodeur and Guy Boivin, 45–70. Dordrecht: Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/1-4020-4767-3_3.
- Denoth, Madlen, Leonardo Frid, and Judith H. Myers. 2002. “Multiple Agents in Biological Control: Improving the Odds?” *Biological Control*. [https://doi.org/10.1016/S1049-9644\(02\)00002-6](https://doi.org/10.1016/S1049-9644(02)00002-6).
- Dermauw, Wannes, Nicky Wybouw, Stephane Rombauts, Björn Menten, John Vontas, Miodrag Grbić, Richard M. Clark, René Feyereisen, and Thomas Van Leeuwen. 2013. “A Link between Host Plant Adaptation and Pesticide Resistance in the Polyphagous Spider Mite *Tetranychus Urticae*.” *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. <https://doi.org/10.1073/pnas.1213214110>.
- Dermo, Robert F., and Merrill A. Peterson. 1995. “Density-Dependent Dispersal and Its Consequences for Population Dynamics.” In *Population Dynamics*. <https://doi.org/10.1016/b978-012159270-7/50007-5>.
- Descombes, Patrice, Alan Kergunteuil, Gaëtan Glauser, Sergio Rasmann, and Loïc Pellissier. 2020. “Plant Physical and Chemical Traits Associated with Herbivory in Situ and under

- a Warming Treatment.” *Journal of Ecology*. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13286>.
- Després, Laurence, Jean Philippe David, and Christiane Gallet. 2007. “The Evolutionary Ecology of Insect Resistance to Plant Chemicals.” *Trends in Ecology and Evolution*. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.02.010>.
- Di, Ning, Kai Zhang, Fan Zhang, Su Wang, and Tong Xian Liu. 2018. “Polyculture and Monoculture Affect the Fitness, Behavior and Detoxification Metabolism of Bemisia Tabaci (Hemiptera: Aleyrodidae).” *Frontiers in Physiology*. <https://doi.org/10.3389/fphys.2018.01392>.
- Dianzinga, Niry T, Marie-Ludders Moutoussamy, Joëlle Sadeyen, Lala H R Ravaomanarivo, and Enric Frago. 2020. “The Interacting Effect of Habitat Amount, Habitat Diversity and Fragmentation on Insect Diversity along Elevational Gradients.” *Journal of Biogeography* 47 (11): 2377–91. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/jbi.13959>.
- Duggins, David O. 1980. “Kelp Beds and Sea Otters: An Experimental Approach.” *Ecology*. <https://doi.org/10.2307/1937405>.
- Egan, Scott P., and Daniel J. Funk. 2006. “Individual Advantages to Ecological Specialization: Insights on Cognitive Constraints from Three Conspecific Taxa.” *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3382>.
- Ehrlich, Paul R., and Peter H. Raven. 1964. “Butterflies and Plants: A Study in Coevolution.” *Evolution*. <https://doi.org/10.2307/2406212>.
- Ekholm, Adam, Ayco J.M. Tack, Pertti Pulkkinen, and Tomas Roslin. 2020. “Host Plant Phenology, Insect Outbreaks and Herbivore Communities – The Importance of Timing.” *Journal of Animal Ecology*. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13151>.
- Eliyahu, Dorit, Andrew C McCall, Marina Lauck, Ana Trakhtenbrot, and Judit L Bronstein. 2015. “Minute Pollinators: The Role of Thrips (Thysanoptera) as Pollinators of Pointleaf Manzanita, *Arctostaphylos Pungens* (Ericaceae).” *Journal of Pollination Ecology*. [https://doi.org/10.26786/1920-7603\(2015\)10](https://doi.org/10.26786/1920-7603(2015)10).
- Ellis, Willem N., and Albertine C. Ellis-Adam. 2019. “To Make a Meadow It Takes a Clover and a Bee: The Entomophilous Flora of N.W. Europe and Its Insects.” *Bijdragen Tot de Dierkunde*. <https://doi.org/10.1163/26660644-06304001>.
- Elton, Charles S. 1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants. The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. <https://doi.org/10.1007/978-1-4899-7214-9>.
- Emden, H. F. van, V. F. Eastop, R. D. Hughes, and M. J. Way. 1969. “The Ecology of Myzus Persicae.” *Annual Review of Entomology*. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.14.010169.001213>.
- Erb, Matthias, and Christelle A.M. Robert. 2016. “Sequestration of Plant Secondary Metabolites by Insect Herbivores: Molecular Mechanisms and Ecological Consequences.” *Current Opinion in Insect Science*. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2015.11.005>.
- Fan, Meng, Bingbing Zhang, and Michael Yi Li. 2010. “Mechanisms for Stable Coexistence in an Insect Community.” *Mathematical Biosciences and Engineering*. <https://doi.org/10.3934/mbe.2010.7.603>.
- Farrell, Brian D. 1998. “‘Inordinate Fondness’ Explained: Why Are There so Many Beetles?” *Science*. <https://doi.org/10.1126/science.281.5376.555>.
- Fauth, J. E., and W. J. Resetarits. 1991. “Interactions between the Salamander Siren Intermedia and the Keystone Predator *Notophthalmus Viridescens*.” *Ecology*. <https://doi.org/10.2307/1940585>.
- Feder, Jeffrey L., and Kenneth E. Filchak. 1999. “It’s about Time: The Evidence for Host Plant-Mediated Selection in the Apple Maggot Fly, *Rhagoletis Pomonella*, and Its Implications for Fitness Trade-Offs in Phytophagous Insects.” In *Entomologia*

- Experimentalis et Applicata*. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.1999.00486.x>.
- Feeny, Paul. 1976. "Plant Apparency and Chemical Defense." In *Biochemical Interaction Between Plants and Insects*. https://doi.org/10.1007/978-1-4684-2646-5_1.
- Ferrenberg, Scott M., and Robert F. Denno. 2003. "Competition as a Factor Underlying the Abundance of an Uncommon Phytophagous Insect, the Salt-Marsh Planthopper *Delphacodes Penedetecta*." *Ecological Entomology*. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2003.00479.x>.
- Finke, Deborah L., and Robert F. Denno. 2005. "Predator Diversity and the Functioning of Ecosystems: The Role of Intraguild Predation in Dampening Trophic Cascades." *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00832.x>.
- . 2006. "Spatial Refuge from Intraguild Predation: Implications for Prey Suppression and Trophic Cascades." *Oecologia*. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0443-y>.
- Finke, Deborah, and William Snyder. 2010. "Conserving the Benefits of Predator Biodiversity." *Biological Conservation* 143 (October): 2260–69. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.03.022>.
- Frago, Enric. 2016. "Interactions between Parasitoids and Higher Order Natural Enemies: Intraguild Predation and Hyperparasitoids." *Current Opinion in Insect Science*. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2016.02.005>.
- Fry, James D. 1989. "Evolutionary Adaptation to Host Plants in a Laboratory Population of the Phytophagous Mite *Tetranychus Urticae* Koch." *Oecologia*. <https://doi.org/10.1007/BF00378969>.
- Futuyma, D. J., and G. Moreno. 1988. "The Evolution of Ecological Specialization." *Annual Review of Ecology and Systematics*. Vol. 19. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.19.110188.001231>.
- G. P. Opit, B. Peterson, D. R. Gillespie, R. A. Costello. 1997. "The Life Cycle and Management of *Echinothrips Americanus* (Thysanoptera: Thripidae)." *Journal of the Entomological Society of British Columbia*.
- Gandiwa, Edson. 2013. "Top-down and Bottom-up Control of Large Herbivore Populations: A Review of Natural and Human-Induced Influences." *Tropical Conservation Science*. <https://doi.org/10.1177/194008291300600404>.
- Gillon, Yves. 1976. "Stratégies Démographiques Chez Les Insectes, Leurs Processus Biologiques, Par." *Tome*.
- Gliessman, Stephen R. 2015. *Agroecology: The Ecology of Sustainable Food Systems*. *Agroecology: The Ecology of Sustainable Food Systems, Second Edition*.
- Goldstein, Jan, and Marcin Zych. 2016. "What If We Lose a Hub? Experimental Testing of Pollination Network Resilience to Removal of Keystone Floral Resources." *Arthropod-Plant Interactions*. <https://doi.org/10.1007/s11829-016-9431-2>.
- Greenop, Arran, Ben A. Woodcock, Andy Wilby, Samantha M. Cook, and Richard F. Pywell. 2018. "Functional Diversity Positively Affects Prey Suppression by Invertebrate Predators: A Meta-Analysis." *Ecology*. <https://doi.org/10.1002/ecy.2378>.
- Grether, Gregory F., Neil Losin, Christopher N. Anderson, and Kenichi Okamoto. 2009. "The Role of Interspecific Interference Competition in Character Displacement and the Evolution of Competitor Recognition." *Biological Reviews*. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2009.00089.x>.
- Gurr, G. M., S. D. Wratten, and P. Barbosa. 2000. "Success in Conservation Biological Control of Arthropods." In *Biological Control: Measures of Success*. https://doi.org/10.1007/978-94-011-4014-0_4.
- Gurr, Geoff M., Steve D. Wratten, William E. Snyder, and Donna M.Y. Read. 2012. *Biodiversity and Insect Pests: Key Issues for Sustainable Management*. *Biodiversity and Insect Pests: Key Issues for Sustainable Management*.

- <https://doi.org/10.1002/9781118231838>.
- Hairston, Nelson G., Frederick E. Smith, and Lawrence B. Slobodkin. 1960. "Community Structure, Population Control, and Competition." *The American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/282146>.
- Halaj, J., and D. H. Wise. 2001. "Terrestrial Trophic Cascades: How Much Do They Trickle?" *American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/319190>.
- Handel, S. N. 2014. "Dispersal Ecology and Evolution." *Ecological Restoration*. <https://doi.org/10.3368/er.32.4.464>.
- Hanley, Mick E., Byron B. Lamont, Meredith M. Fairbanks, and Christine M. Rafferty. 2007. "Plant Structural Traits and Their Role in Anti-Herbivore Defence." *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2007.01.001>.
- Hartley, S. E., and T. H. Jones. 2003. "Plant Diversity and Insect Herbivores: Effects of Environmental Change in Contrasting Model Systems." In *Oikos*. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12566.x>.
- Hartmann, T., C. Theuring, T. Beuerle, E. A. Bernays, and M. S. Singer. 2005. "Acquisition, Transformation and Maintenance of Plant Pyrrolizidine Alkaloids by the Polyphagous Arctiid *Grammia geneura*." *Insect Biochemistry and Molecular Biology*. <https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2005.05.011>.
- Hong, Feng, Hong Liang Han, Po Pu, Dong Wei, Jia Wang, and Yinghong Liu. 2019. "Effects of Five Host Plant Species on the Life History and Population Growth Parameters of *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae)." *Journal of Insect Science*. <https://doi.org/10.1093/jisesa/iez094>.
- Hooper, D. U., F. S. Chapin, J. J. Ewel, A. Hector, P. Inchausti, S. Lavorel, J. H. Lawton, et al. 2005. "Effects of Biodiversity on Ecosystem Functioning: A Consensus of Current Knowledge." *Ecological Monographs*. <https://doi.org/10.1890/04-0922>.
- Hunter, Mark D., George C. Varley, and George R. Gradwell. 1997. "Estimating the Relative Roles of Top-down and Bottom-up Forces on Insect Herbivore Populations: A Classic Study Revisited." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.17.9176>.
- Huston, Michael A. 1997. "Hidden Treatments in Ecological Experiments: Re-Evaluating the Ecosystem Function of Biodiversity." *Oecologia*. <https://doi.org/10.1007/s004420050180>.
- Hutchinson, G. E. 1959. "Homage to Santa Rosalia or Why Are There So Many Kinds of Animals?" *The American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/282070>.
- Inouye, Richard S., Gregory S. Byers, and James H. Brown. 1980. "Effects of Predation and Competition on Survivorship, Fecundity, and Community Structure of Desert Annuals." *Ecology*. <https://doi.org/10.2307/1939043>.
- Irwin, Rebecca E., Judith L. Bronstein, Jessamyn S. Manson, and Leif Richardson. 2010. "Nectar Robbing: Ecological and Evolutionary Perspectives." *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120330>.
- Ives, A. R., B. J. Cardinale, and W. E. Snyder. 2005. "Erratum: A Synthesis of Subdisciplines: Predator-Prey Interactions, and Biodiversity and Ecosystem Functioning (*Ecology Letters* (2005) 8 (102-116))." *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00789.x>.
- Ives, Anthony R., Bradley J. Cardinale, and William E. Snyder. 2005. "A Synthesis of Subdisciplines: Predator-Prey Interactions, and Biodiversity and Ecosystem Functioning." *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00698.x>.
- Ives, Anthony R., and Stephen R. Carpenter. 2007. "Stability and Diversity of Ecosystems." *Science*. <https://doi.org/10.1126/Science.1133258>.
- Janssen, Arne, Marta Montserrat, Reinier HilleRisLambers, André M. de Roos, Angelo

- Pallini, and Maurice W. Sabelis. 2007. "Intraguild Predation Usually Does Not Disrupt Biological Control." In *Trophic and Guild in Biological Interactions Control*. https://doi.org/10.1007/1-4020-4767-3_2.
- Janssen, Arne, Maurice W. Sabelis, Sara Magalhães, Marta Montserrat, and Tessa Van Der Hammen. 2007. "Habitat Structure Affects Intraguild Predation." *Ecology*. <https://doi.org/10.1890/06-1408.1>.
- Jaworski, Coline C., Anaïs Bompard, Laure Genies, Edwige Amiens-Desneux, and Nicolas Desneux. 2013. "Preference and Prey Switching in a Generalist Predator Attacking Local and Invasive Alien Pests." *PLoS ONE*. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0082231>.
- Jonsen, Ian D., and Lenore Fahrig. 1997. "Response of Generalist and Specialist Insect Herbivores to Landscape Spatial Structure." *Landscape Ecology*. <https://doi.org/10.1023/A:1007961006232>.
- Jonsson, Mattias, Riikka Kaartinen, and Cory S. Straub. 2017. "Relationships between Natural Enemy Diversity and Biological Control." *Current Opinion in Insect Science*. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2017.01.001>.
- Kaplan, Ian, and Robert F. Denno. 2007. "Interspecific Interactions in Phytophagous Insects Revisited: A Quantitative Assessment of Competition Theory." *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01093.x>.
- Karadjova, Olya, and Vladimir Krumov. 2003. *Echinothrips Americanus Morgan (Thysanoptera: Thripidae) a New Pest of the Bulgarian Greenhouses*.
- Karban, Richard, and Anurag A. Agrawal. 2002. "Herbivore Offense." *Annual Review of Ecology and Systematics*. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150443>.
- Keefover-Ring, Ken. 2013. "Making Scents of Defense: Do Fecal Shields and Herbivore-Caused Volatiles Match Host Plant Chemical Profiles?" *Chemoecology*. <https://doi.org/10.1007/s00049-012-0117-7>.
- Kirk, W. D.J. 1984. "Pollen-feeding in Thrips (Insecta: Thysanoptera)." *Journal of Zoology*. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1984.tb02364.x>.
- Klein, Alexandra Maria, Bernard E. Vaissière, James H. Cane, Ingolf Steffan-Dewenter, Saul A. Cunningham, Claire Kremen, and Teja Tscharntke. 2007. "Importance of Pollinators in Changing Landscapes for World Crops." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3721>.
- Koyama, Yoshitaka, Izumi Yao, and Shin Ichi Akimoto. 2004. "Aphid Galls Accumulate High Concentrations of Amino Acids: A Support for the Nutrition Hypothesis for Gall Formation." *Entomologia Experimentalis et Applicata*. <https://doi.org/10.1111/j.0013-8703.2004.00207.x>.
- Lang, Jennifer M. 2013. "Species Interactions and Competition." *Nature Education*.
- Lecoq, Lucie, Aude Ernoult, and Cendrine Mony. 2021. "Past Landscape Structure Drives the Functional Assemblages of Plants and Birds." *Scientific Reports*. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-82851-8>.
- Lehman, C. L., and D. Tilman. 2000. "Biodiversity, Stability, and Productivity in Competitive Communities." *American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/303402>.
- Lenth, Russell V. 2016. "Least-Squares Means: The R Package Lsmeans." *Journal of Statistical Software*. <https://doi.org/10.18637/jss.v069.i01>.
- Letourneau, D. K., and B. Goldstein. 2001. "Pest Damage and Arthropod Community Structure in Organic vs. Conventional Tomato Production in California." *Journal of Applied Ecology*. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2001.00611.x>.
- Letourneau, Deborah K., Julie A. Jedlicka, Sara G. Bothwell, and Carlo R. Moreno. 2009. "Effects of Natural Enemy Biodiversity on the Suppression of Arthropod Herbivores in Terrestrial Ecosystems." *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120320>.

- Levine, Jonathan M., Jordi Bascompte, Peter B. Adler, and Stefano Allesina. 2017. "Beyond Pairwise Mechanisms of Species Coexistence in Complex Communities." *Nature*. <https://doi.org/10.1038/nature22898>.
- Losey, John E., and Robert F. Denno. 1998. "Positive Predator-Predator Interactions: Enhanced Predation Rates and Synergistic Suppression of Aphid Populations." *Ecology*. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[2143:PPPIEP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[2143:PPPIEP]2.0.CO;2).
- Losey, John E., Anthony R. Ives, Jason Harmon, Ford Ballantyne, and Carrie Brown. 1997. "A Polymorphism Maintained by Opposite Patterns of Parasitism and Predation." *Nature*. <https://doi.org/10.1038/40849>.
- Luan, Jun Bo, Jing Xu, Ke Ke Lin, Myron P. Zalucki, and Shu Sheng Liu. 2012. "Species Exclusion Between an Invasive and an Indigenous Whitefly on Host Plants with Differential Levels of Suitability." *Journal of Integrative Agriculture*. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(12\)60006-9](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(12)60006-9).
- Lublinkhof, John, and David E Foster. 2014. "Development and Reproductive Capacity of *Frankliniella Occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae) Reared at Three Temperatures." *Journal of the Kansas Entomological Society*.
- Lydie Suty. 2010. *LA LUTTE BIOLOGIQUE : Vers de Nouveaux Équilibres Écologiques*. Edited by Éditions Quae. 1ère édit.
- MacArthur, Robert. 1955. "Fluctuations of Animal Populations and a Measure of Community Stability." *Ecology*. <https://doi.org/10.2307/1929601>.
- Martin, Konrad, and Joachim Sauerborn. 2012. *Agroecology*. *Agroecology*. https://doi.org/10.1007/978-94-007-5917-6_1.
- May, R. M. 1973. "Stability and Complexity in Model Ecosystems: Monographs in Population Biology." *Princeton University Press, Princeton, NJ*.
- Mayhew, Peter J. 1997. "Adaptive Patterns of Host-Plant Selection by Phytophagous Insects." *Oikos*. <https://doi.org/10.2307/3546884>.
- McNaughton, S. J. 1977. "Diversity and Stability of Ecological Communities: A Comment on the Role of Empiricism in Ecology." *The American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/283181>.
- Menge, B. A., E. L. Berlow, C. A. Blanchette, S. A. Navarrete, and S. B. Yamada. 1994. "The Keystone Species Concept: Variation in Interaction Strength in a Rocky Intertidal Habitat." *Ecological Monographs*. <https://doi.org/10.2307/2937163>.
- Messenger, P S. 1975. "PARASITES, PREDATORS, AND POPULATION DYNAMICS." In .
- Messing, Russell H., and Mark G. Wright. 2006. "Biological Control of Invasive Species: Solution or Pollution?" *Frontiers in Ecology and the Environment*. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2006\)004\[0132:BCOISS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2006)004[0132:BCOISS]2.0.CO;2).
- Metzger, Chase W., and Ann Hajek. 2004. "Natural Enemies. An Introduction to Biological Control." *Journal of Range Management*. <https://doi.org/10.2307/4003989>.
- Middleton, Beth, and Jim Grace. 2004. "Biodiversity and Ecosystem Functioning: Synthesis and Perspectives." *Restoration Ecology*. <https://doi.org/10.1111/j.1061-2971.2004.120401.x>.
- Mitchell, Carolyn, Rex M. Brennan, Julie Graham, and Alison J. Karley. 2016. "Plant Defense against Herbivorous Pests: Exploiting Resistance and Tolerance Traits for Sustainable Crop Protection." *Frontiers in Plant Science*. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01132>.
- Moghadas, Mona, and Hossein Allahyari. 2017. "Effect of Prey and Pollen on Interactions between *Typhlodromus Bagdasarjani* and *Phytoseiulus Persimilis* (Acari: Phytoseiidae) on Cucumber (Cucurbitaceae)." *Canadian Entomologist*. <https://doi.org/10.4039/tce.2017.28>.

- Montoya, José M., Miguel A. Rodríguez, and Bradford A. Hawkins. 2003. "Food Web Complexity and Higher-Level Ecosystem Services." *Ecology Letters*.
<https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00469.x>.
- Morin, Peter J. 1981. "Predatory Salamanders Reverse the Outcome of Competition among Three Species of Anuran Tadpoles." *Science*.
<https://doi.org/10.1126/science.212.4500.1284>.
- . 2011. *Community Ecology*. *Community Ecology*.
<https://doi.org/10.1002/9781444341966>.
- Morris, William F. 1996. "Mutualism Denied? Nectar-Robbing Bumble Bees Do Not Reduce Female or Male Success of Bluebells." *Ecology*. <https://doi.org/10.2307/2265542>.
- Murphy, Shannon M., John T. Lill, M. Deane Bowers, and Michael S. Singer. 2014. "Enemy-Free Space for Parasitoids." *Environmental Entomology*.
<https://doi.org/10.1603/EN13201>.
- Naher, Najmoon, Md Wahedul Islam, M Khalequzzaman, and Mohd Mainul Haque. 1970. "Study on the Developmental Stages of Spider Mite (*Tetranychus Urticae* Koch) Infesting Country Bean." *Journal of Bio-Science*. <https://doi.org/10.3329/jbs.v16i0.3751>.
- Natural Enemies of Insect Pests in Neotropical Agroecosystems*. 2019. *Natural Enemies of Insect Pests in Neotropical Agroecosystems*. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-24733-1>.
- Navarrkte, Sergio A., and Bruch A. Menge. 1996. "Keystone Predation and Interaction Strength: Interactive Effects of Predators on Their Main Prey." *Ecological Monographs*.
<https://doi.org/10.2307/2963488>.
- Newton, Erika, James M. Bullock, and Dave Hodgson. 2009. "Bottom-up Effects of Glucosinolate Variation on Aphid Colony Dynamics in Wild Cabbage Populations." *Ecological Entomology*. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2009.01111.x>.
- Nikolakakis, N.N., J.T. Margaritopoulos, and J.A. Tsitsipis. 2003. "Performance of Myzus Persicae (Hemiptera: Aphididae) Clones on Different Host-Plants and Their Host Preference." *Bulletin of Entomological Research*. <https://doi.org/10.1079/ber2003230>.
- Oerke, E. C. 2006. "Crop Losses to Pests." *Journal of Agricultural Science*.
<https://doi.org/10.1017/S0021859605005708>.
- Ollerton, Jeff, Rachael Winfree, and Sam Tarrant. 2011. "How Many Flowering Plants Are Pollinated by Animals?" *Oikos*. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x>.
- Omkar. 2016. *Ecofriendly Pest Management for Food Security*. *Ecofriendly Pest Management for Food Security*. <https://doi.org/10.1016/C2014-0-04228-1>.
- Paine, Robert T. 1966. "Food Web Complexity and Species Diversity." *The American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/282400>.
- Paini, Dean R., Joe E. Funderburk, and Stuart R. Reitz. 2008. "Competitive Exclusion of a Worldwide Invasive Pest by a Native. Quantifying Competition between Two Phytophagous Insects on Two Host Plant Species." *Journal of Animal Ecology*.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01324.x>.
- Pearson, Dean E., and Ragan M. Callaway. 2003. "Indirect Effects of Host-Specific Biological Control Agents." *Trends in Ecology and Evolution*.
[https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00188-5](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00188-5).
- . 2005. "Indirect Nontarget Effects of Host-Specific Biological Control Agents: Implications for Biological Control." In *Biological Control*.
<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2005.05.011>.
- Pekár, Stano. 2014. "Comparative Analysis of Passive Defences in Spiders (Araneae)." *Journal of Animal Ecology*. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12177>.
- Pelletier, F., D. Garant, and A. P. Hendry. 2009. "Eco-Evolutionary Dynamics." *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0027>.

- Pérez-Lachaud, Gabriela, Tim Batchelor, and Ian Hardy. 2004. "Wasp Eat Wasp: Facultative Hyperparasitism and Intra-Guild Predation by Bethyloid Wasps." *Biological Control* 30 (June): 149–55. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2004.03.003>.
- Philpott, Stacy M. 2013. "Biodiversity and Pest Control Services." In *Encyclopedia of Biodiversity: Second Edition*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384719-5.00344-0>.
- Pimentel, David. 1961. "Species Diversity and Insect Population Outbreaks." *Annals of the Entomological Society of America*. <https://doi.org/10.1093/aesa/54.1.76>.
- "Plant-Animal Interactions: An Evolutionary Approach." 2003. *Choice Reviews Online*. <https://doi.org/10.5860/choice.40-4600>.
- Polis, G. A., C. A. Myers, and R. D. Holt. 1989a. "The Ecology and Evolution of Intraguild Predation: Potential Competitors That Eat Each Other." *Annual Review of Ecology and Systematics*. Vol. 20. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.20.110189.001501>.
- Polis, G A, C A Myers, and R D Holt. 1989b. "The Ecology and Evolution of Intraguild Predation: Potential Competitors That Eat Each Other." *Annual Review of Ecology and Systematics* 20 (1): 297–330. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.20.110189.001501>.
- Price, Peter W. 1994. "Phylogenetic Constraints, Adaptive Syndromes, and Emergent Properties: From Individuals to Population Dynamics." *Researches on Population Ecology*. <https://doi.org/10.1007/BF02515079>.
- Price, Peter W., Robert F. Denno, Micky D. Eubanks, Deborah L. Finke, and Ian Kaplan. 2011. *Insect Ecology*. *Insect Ecology*. <https://doi.org/10.1017/cbo9780511975387>.
- Proffit, Magali, Mohammed A Khallaf, David Carrasco, Mattias C Larsson, and Peter Anderson. 2015. "'Do You Remember the First Time?' Host Plant Preference in a Moth Is Modulated by Experiences during Larval Feeding and Adult Mating." *Ecology Letters* 18 (4): 365–74. <https://doi.org/10.1111/ele.12419>.
- Ramirez, Ricardo A., and William E. Snyder. 2009. "Scared Sick? Predator-Pathogen Facilitation Enhances Exploitation of a Shared Resource." *Ecology*. <https://doi.org/10.1890/08-1941.1>.
- Reichstein, Birte, Arne Schröder, Lennart Persson, and André M. De Roos. 2013. "Habitat Complexity Does Not Promote Coexistence in a Size-Structured Intraguild Predation System." *Journal of Animal Ecology*. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2012.02032.x>.
- Reitz, Stuart R., and John T. Trumble. 2002. "Competitive Displacement among Insects and Arachnids." *Annual Review of Entomology*. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.47.091201.145227>.
- Richards, Lora A., Lee A. Dyer, Matthew L. Forister, Angela M. Smilanich, Craig D. Dodson, Michael D. Leonard, and Christopher S. Jeffrey. 2015. "Phytochemical Diversity Drives Plant-Insect Community Diversity." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. <https://doi.org/10.1073/pnas.1504977112>.
- Rios, Rodrigo S., Maritza Cárdenas, Kely González, Mónica F. Cisternas, Patricia C. Guerra, Andrea P. Loayza, and Ernesto Gianoli. 2013. "Effects of Host Plant and Maternal Feeding Experience on Population Vital Rates of a Specialized Leaf Beetle." *Arthropod-Plant Interactions*. <https://doi.org/10.1007/s11829-012-9225-0>.
- Risch, Stephen J., and C. Ronald Carroll. 1982. "Effect of a Keystone Predaceous Ant, *Solenopsis Geminata*, on Arthropods in a Tropical Agroecosystem." *Ecology*. <https://doi.org/10.2307/1940138>.
- Root, Richard B. 1973. "Organization of a Plant-Arthropod Association in Simple and Diverse Habitats: The Fauna of Collards (*Brassica Oleracea*)." *Ecological Monographs*. <https://doi.org/10.2307/1942161>.
- Roscher, Christiane, Alexandra Weigelt, Raphael Proulx, Elisabeth Marquard, Jens Schumacher, Wolfgang W. Weisser, and Bernhard Schmid. 2011. "Identifying Population- and Community-Level Mechanisms of Diversity-Stability Relationships in

- Experimental Grasslands.” *Journal of Ecology*. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01875.x>.
- Rosenheim, Jay A. 2007. “Intraguild Predation: New Theoretical and Empirical Perspectives.” *Ecology*. <https://doi.org/10.1890/07-0790.1>.
- Rosenheim, Jay A., Tobias E. Glik, Rachel E. Goeriz, and Birgitta Rämert. 2004. “Linking a Predator’s Foraging Behavior with Its Effects on Herbivore Population Suppression.” *Ecology*. <https://doi.org/10.1890/03-0825>.
- Rosenheim, Jay A., Harry K. Kaya, Lester E. Ehler, James J. Marois, and Bruce A. Jaffee. 1995. “Intraguild Predation among Biological-Control Agents: Theory and Evidence.” *Biological Control*. <https://doi.org/10.1006/bcon.1995.1038>.
- Rosenheim, Jay A., Lawrence R. Wilhoit, and Christine A. Armer. 1993. “Influence of Intraguild Predation among Generalist Insect Predators on the Suppression of an Herbivore Population.” *Oecologia*. <https://doi.org/10.1007/BF00317517>.
- Rosenheim, Jay, David Limburg, and Ramana Colfer. 1999. “Impact of Generalist Predators on a Biological Control Agent, *Chrysoperla Carnea*: Direct Observations.” *Ecological Applications - ECOL APPL* 9 (May): 409–17. <https://doi.org/10.2307/2641128>.
- Roskov, Y., L. Abucay, T. Orrell, D. Nicolson, C. Flann, N. Bailly, P. Kirk, et al. 2016. “Species 2000 & ITIS Catalogue of Life, 2016 Annual Checklist. Digital Resource at [www.Catalogueoflife.Org/Annual-Checklist/2016](http://www.catalogueoflife.org/annual-checklist/2016).” *Species 2000: Naturalis, Leiden, the Netherlands*.
- Rudolf, Volker H.W. 2012. “Seasonal Shifts in Predator Body Size Diversity and Trophic Interactions in Size-Structured Predator-Prey Systems.” *Journal of Animal Ecology*. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01935.x>.
- Rusch, Adrien, Muriel Valantin-Morison, Jean Pierre Sarthou, and Jean Roger-Estrade. 2010. *Biological Control of Insect Pests in Agroecosystems. Effects of Crop Management, Farming Systems, and Seminatural Habitats at the Landscape Scale: A Review. Advances in Agronomy*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-385040-9.00006-2>.
- Russell, Edmund P. 1989. “Enemies Hypothesis: A Review of the Effect of Vegetational Diversity on Predatory Insects and Parasitoids.” *Environmental Entomology*. <https://doi.org/10.1093/ee/18.4.590>.
- Ryszkowski, L, Jerzy Karg, G Margarit, M G Paoletti, and R Glotin. 2021. “Above-Ground Insect Biomass in Agricultural Landscape of Europe. In Bunce R.G.H., Ryszkowski L. & Paoletti M.G. (Eds): *Landscape Ecology and Agroecosystems*,” May.
- Sanders, Dirk, Louis Sutter, and F. J.Frank van Veen. 2013. “The Loss of Indirect Interactions Leads to Cascading Extinctions of Carnivores.” *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1111/ele.12096>.
- Savković, Uroš, Mirko Đorđević, Darka Šešlija Jovanović, Jelica Lazarević, Nikola Tucić, and Biljana Stojković. 2016. “Experimentally Induced Host-Shift Changes Life-History Strategy in a Seed Beetle.” *Journal of Evolutionary Biology*. <https://doi.org/10.1111/jeb.12831>.
- Schoonhoven, L. M., T. Jermy, and J. J. A. van Loon. 1998. *Insect-Plant Biology. Insect-Plant Biology*. <https://doi.org/10.1007/978-1-4899-3200-6>.
- Schoonhoven, L. M., T. Jermy, J. J. A. van Loon, L. M. Schoonhoven, T. Jermy, and J. J. A. van Loon. 1998. “Insects and Flowers: The Beauty of Mutualism.” In *Insect-Plant Biology*. https://doi.org/10.1007/978-1-4899-3200-6_11.
- Schowalter, Timothy. 2006. *Insect Ecology. Insect Ecology*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-088772-9.X5022-5>.
- Schowalter, Timothy D. 2013. *Insects and Sustainability of Ecosystem Services. Insects and Sustainability of Ecosystem Services*. <https://doi.org/10.1201/b14911>.
- Shinen, J. S., and S. G. Morgan. 2009. “Mechanisms of Invasion Resistance: Competition

- among Intertidal Mussels Promotes Establishment of Invasive Species and Displacement of Native Species.” *Marine Ecology Progress Series*.
<https://doi.org/10.3354/meps07982>.
- Singh, T. V.K., and J. Satyanarayana. 2009. “Insect Outbreaks and Their Management.” In *Integrated Pest Management*. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8992-3_13.
- Snow, D. W., and John N. Thompson. 1984. “Interaction and Coevolution.” *The Journal of Animal Ecology*. <https://doi.org/10.2307/4546>.
- Snyder, M. J., and J. I. Glendinning. 1996. “Causal Connection between Detoxification Enzyme Activity and Consumption of a Toxic Plant Compound.” *Journal of Comparative Physiology - A Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*.
<https://doi.org/10.1007/bf00222792>.
- Snyder, Gretchen B., Deborah L. Finke, and William E. Snyder. 2008. “Predator Biodiversity Strengthens Aphid Suppression across Single- and Multiple-Species Prey Communities.” *Biological Control*. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2007.09.006>.
- Snyder, W. E., and A. R. Ives. 2001. “Generalist Predators Disrupt Biological Control by a Specialist Parasitoid.” *Ecology*. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[0705:GPDBCB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[0705:GPDBCB]2.0.CO;2).
- Snyder, William E. 2019. “Give Predators a Complement: Conserving Natural Enemy Biodiversity to Improve Biocontrol.” *Biological Control*.
<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2019.04.017>.
- Snyder, William E., and Anthony R. Ives. 2003. “Interactions between Specialist and Generalist Natural Enemies: Parasitoids, Predators, and Pea Aphid Biocontrol.” *Ecology*.
[https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[0091:IBSAGN\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[0091:IBSAGN]2.0.CO;2).
- Snyder, William E., Gretchen B. Snyder, Deborah L. Finke, and Cory S. Straub. 2006a. “Predator Biodiversity Strengthens Herbivore Suppression.” *Ecology Letters*.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00922.x>.
- . 2006b. “Predator Biodiversity Strengthens Herbivore Suppression.” *Ecology Letters*.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00922.x>.
- Stiling, Peter. 2004. “Biological Control Not on Target.” *Biological Invasions*.
<https://doi.org/10.1023/B:BINV.0000022130.54793.b7>.
- Stojković, Biljana, Uroš Savković, Mirko Đorđević, and Nikola Tucić. 2014. “Host-Shift Effects on Mating Behavior and Incipient Pre-Mating Isolation in Seed Beetle.” *Behavioral Ecology* 25 (3): 553–64. <https://doi.org/10.1093/beheco/aru015>.
- Stone, J. R. 2000. “Phenotypic Evolution: A Reaction Norm Perspective . Carl D. Schlichting , Massimo Pigliucci .” *The Quarterly Review of Biology*. <https://doi.org/10.1086/393292>.
- Strasberg, Dominique, Mathieu Rouget, David Richardson, Stéphane Baret, and Joel Dupont. 2005. “An Assessment of Habitat Diversity and Transformation on La Reunion Island (Mascarene Islands, Indian Ocean) as a Basis for Identifying Broad-Scale Conservation Priorities.” *Biodiversity and Conservation* 14 (November): 3015–32.
<https://doi.org/10.1007/s10531-004-0258-2>.
- Straub, Cory S., and William E. Snyder. 2006. “Species Identity Dominates the Relationship between Predator Biodiversity and Herbivore Suppression.” *Ecology*.
<https://doi.org/10.1890/05-0599>.
- . 2008. “Increasing Enemy Biodiversity Strengthens Herbivore Suppression on Two Plant Species.” *Ecology*. <https://doi.org/10.1890/07-0657.1>.
- Sun, Di Bing, Yin Quan Liu, Li Qin, Jing Xu, Fang Fang Li, and Shu Sheng Liu. 2013. “Competitive Displacement between Two Invasive Whiteflies: Insecticide Application and Host Plant Effects.” *Bulletin of Entomological Research*.
<https://doi.org/10.1017/S0007485312000788>.
- Tang, Junfeng, and Shurong Zhou. 2011. “The Importance of Niche Differentiation for

- Coexistence on Large Scales.” *Journal of Theoretical Biology*.
<https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2010.12.025>.
- Tenow, Olle, and Helena Bylund. 2000. “Recovery of a *Betula Pubescens* Forest in Northern Sweden after Severe Defoliation by *Epirrita Autumnata* .” *Journal of Vegetation Science*.
<https://doi.org/10.2307/3236555>.
- Terry, J Christopher D, J Chen, and O T Lewis. 2021. “Natural Enemies Have Inconsistent Impacts on the Coexistence of Competing Species.” *BioRxiv*.
<https://doi.org/10.1101/2020.08.27.270389>.
- Thies, Carsten, Ingolf Steffan-Dewenter, and Teja Tschardt. 2003. “Effects of Landscape Context on Herbivory and Parasitism at Different Spatial Scales.” In *Oikos*.
<https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12567.x>.
- Tilman, D., and D. Wedin. 1991. “Plant Traits and Resource Reduction for Five Grasses Growing on a Nitrogen Gradient.” *Ecology*. <https://doi.org/10.2307/2937208>.
- Tilman, David. 1999. “The Ecological Consequences of Changes in Biodiversity: A Search for General Principles.” In *Ecology*. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[1455:tecoci\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[1455:tecoci]2.0.co;2).
- Tilmon, Kelley Jean. 2008. *Specialization, Speciation, and Radiation: The Evolutionary Biology of Herbivorous Insects*. *Specialization, Speciation, and Radiation: The Evolutionary Biology of Herbivorous Insects*. [https://doi.org/10.1653/0015-4040\(2008\)91\[351:ssarte\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1653/0015-4040(2008)91[351:ssarte]2.0.co;2).
- Tooker, John F., Matthew E. O’Neal, and Cesar Rodriguez-Saona. 2020. “Balancing Disturbance and Conservation in Agroecosystems to Improve Biological Control.” *Annual Review of Entomology*. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-011019-025143>.
- Tucić, N., S. Mikuljanac, and O. Stojković. 1997. “Genetic Variation and Covariation among Life History Traits in Populations of *Acanthoscelides Obtectus* Maintained on Different Hosts.” *Entomologia Experimentalis et Applicata*. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.1997.00255.x>.
- Vanblaricom, G. R., and J. A. Estes. 1988. “The Community Ecology of Sea Otters.” *The Community Ecology of Sea Otters*. [https://doi.org/10.1016/0304-3800\(91\)90110-m](https://doi.org/10.1016/0304-3800(91)90110-m).
- Vargas, R. I., W. A. Walsh, and T. Nishida. 1995. “Colonization of Newly Planted Coffee Fields: Dominance of Mediterranean Fruit Fly over Oriental Fruit Fly (Diptera: Tephritidae).” *Journal of Economic Entomology*. <https://doi.org/10.1093/jee/88.3.620>.
- Vidal, Mayra C., and Shannon M. Murphy. 2018. “Bottom-up vs. Top-down Effects on Terrestrial Insect Herbivores: A Meta-Analysis.” *Ecology Letters*.
<https://doi.org/10.1111/ele.12874>.
- Wagner, David L., Eliza M. Grames, Matthew L. Forister, May R. Berenbaum, and David Stopak. 2021. “Insect Decline in the Anthropocene: Death by a Thousand Cuts.” *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*.
<https://doi.org/10.1073/PNAS.2023989118>.
- Walker, K., and R. Frederick. 2019. “Entomological Risks of Genetically Engineered Crops.” In *Encyclopedia of Environmental Health*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.11677-X>.
- Weibull, Ann Christin, and Örjan Östman. 2003. “Species Composition in Agroecosystems: The Effect of Landscape, Habitat, and Farm Management.” *Basic and Applied Ecology*.
<https://doi.org/10.1078/1439-1791-00173>.
- Weisser, W.W. W, E Siemann, and E. Sieman. 2004. “The Various Effects of Insects on Ecosystem Functioning - Table of Contents.” In *Insects and Ecosystem Function*.
- Weninger, E. J., and R. S. Inouye. 2008. “Insect Community Response to Plant Diversity and Productivity in a Sagebrush-Steppe Ecosystem.” *Journal of Arid Environments*.
<https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2007.04.005>.

- Werner, Earl E., and Scott D. Peacor. 2003. "A Review of Trait-Mediated Indirect Interactions in Ecological Communities." *Ecology*. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[1083:AROTII\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[1083:AROTII]2.0.CO;2).
- Wilby, A., S. C. Villareal, L. P. Lan, K. L. Heong, and M. B. Thomas. 2005. "Functional Benefits of Predator Species Diversity Depend on Prey Identity." *Ecological Entomology*. <https://doi.org/10.1111/j.0307-6946.2005.00717.x>.
- Wilby, Andrew, and Matthew B. Thomas. 2002. "Natural Enemy Diversity and Pest Control: Patterns of Pest Emergence with Agricultural Intensification." *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00331.x>.
- Wootton, J. T. 1994. "The Nature and Consequences of Indirect Effects in Ecological Communities." *Annual Review of Ecology and Systematics*. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.25.110194.002303>.
- Xue, Y., C. A. Bahlai, A. Frewin, C. M. McCreary, L. E. Des Marceaux, A. W. Schaafsma, and R. H. Hallett. 2012. "Intraguild Predation of the Aphid Parasitoid *Aphelinus Certus* by *Coccinella Septempunctata* and *Harmonia Axyridis*." *BioControl*. <https://doi.org/10.1007/s10526-012-9439-1>.
- Yee, Wee L., Michael W. Klaus, Dong H. Cha, Charles E. Linn, Robert B. Goughnour, and Jeffrey L. Feder. 2012. "Abundance of Apple Maggot, *Rhagoletis Pomonella*, across Different Areas in Central Washington, with Special Reference to Black-Fruited Hawthorns." *Journal of Insect Science*. <https://doi.org/10.1673/031.012.12401>.
- Zalucki, M. P., L. P. Brower, and A. Alonso-M. 2001. "Detrimental Effects of Latex and Cardiac Glycosides on Survival and Growth of First-Instar Monarch Butterfly Larvae *Danaus Plexippus* Feeding on the Sandhill Milkweed *Asclepias Humistrata*." *Ecological Entomology*. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2001.00313.x>.
- Zhang, Kai, Siliang Lin, Yinqiu Ji, Chenxue Yang, Xiaoyang Wang, Chunyan Yang, Hesheng Wang, Haisheng Jiang, Rhett D. Harrison, and Douglas W. Yu. 2016. "Plant Diversity Accurately Predicts Insect Diversity in Two Tropical Landscapes." *Molecular Ecology*. <https://doi.org/10.1111/mec.13770>.
- Zhang, Yanwen, Yong Wang, and Youhao Guo. 2007. "Effects of Nectar-Robbing on Plant Reproduction and Evolution." *Frontiers of Biology in China*. <https://doi.org/10.1007/s11515-007-0068-5>.

Chapitre 3

Effet de la diversité des ennemis naturels sur la suppression des herbivores et la stabilité des communautés.

Contexte

Les écosystèmes naturels se caractérisent par une riche diversité des espèces réparties sur de plusieurs niveaux trophiques, favorisant ainsi la régulation naturelle des herbivores par les ennemis naturels (Gandiwa 2013). L'agriculture implique une simplification de la biodiversité atteignant parfois une forme extrême au sein des monocultures (Altieri 2004). Dans les agroécosystèmes, le complexe d'espèces est souvent simplifié et centré sur les plantes cultivées, leurs bioagresseurs et leurs ennemis naturels. Ceci a pour conséquence, de favoriser la pullulation des ravageurs des cultures, et par conséquent les pertes de rendement (D. Andow 1983). La lutte chimique a été intensivement pratiquée dans la lutte contre les bioagresseurs depuis le milieu du 20^e siècle. Toutefois, le succès de cette méthode de lutte s'est accompagné d'effets indésirables et, dans certains cas, d'échecs. En effet, le nombre d'espèces herbivores ayant développé des résistances aux insecticides a significativement augmenté au cours du temps (Denholm and Devine 2013). Ce constat a amené de nombreux agronomes et écologues à trouver des solutions alternatives à la lutte chimique et plus respectueuses de l'environnement (Metzger and Hajek 2004). La régulation des populations de ravageurs à l'aide des ennemis naturels serait une solution face à ce problème. En effet, de nombreux agro écologues ont constaté que les systèmes naturels, riche en biodiversité, présentent rarement des cas de pullulation d'espèce herbivores (Deguine et al. 2017). Ces observations ont amené ces chercheurs à proposer de modifier les systèmes de culture, en évoluant vers une agriculture favorisant la diversité des ennemis naturels (Andrew Wilby and Thomas 2002). Cependant, d'autres ont remis en cause cette approche en argumentant que l'augmentation de la diversité des ennemis naturels conduit à renforcer les interférences négatives entre ennemis naturels, à l'instar de la prédation intragilde, ce qui a pour conséquence de perturber la suppression des herbivores par les ennemis naturels (Cardinale et al. 2006; J. A. Rosenheim et al. 1995; Polis, Myers, and Holt 1989a). Selon (Deborah K. Letourneau et al. 2009), trois effets seraient susceptibles d'apparaître lorsqu'un herbivore est soumis à la présence de plusieurs espèces d'ennemis naturels : un effet synergique (positif),

un effet antagoniste (négatif) et enfin un effet neutre. De nombreuses études ont mis en évidence l'existence d'une relation positive entre la diversité des ennemis naturels et la suppression des herbivores (Dainese et al. 2019; Jonsson, Kaartinen, and Straub 2017; Straub and Snyder 2008; Philpott 2013; William E. Snyder et al. 2006a). Toutefois, d'autres auteurs (Philpott 2013; Anthony R. Ives, Cardinale, and Snyder 2005; Huston 1997) suggèrent que lorsque plusieurs espèces d'ennemis naturels sont combinées, une seule espèce d'entre-elles prend le dessus et la suppression des herbivores ne dépendra alors uniquement que de la présence ou de l'absence de cette dernière. C'est ce que Menge et al. (1994) qualifient de « keystone predator ». Toujours selon eux, cette espèce « clef de voûte » serait susceptible de jouer également un rôle dans la stabilité des populations d'herbivores sur le long terme.

Approches

L'objectif de ce troisième chapitre de thèse porte sur l'évaluation de l'effet de la diversité d'ennemis naturels sur la suppression des herbivores et la stabilité des communautés. Pour ce faire, nous avons combiné quatre espèces d'herbivores (*Tetranychus urticae*, *Myzus persicae*, *Echinothrips americanus* et *Frankliniella occidentalis*) et quatre espèces d'ennemis naturels (*Aphidius colemani*, *Cheilomenes sulphurea*, *Nesidiocoris volucer* et *Amblyseius swirskii*). Nous avons constitué huit communautés où les espèces d'herbivores étaient invariables tandis que les espèces d'ennemis naturels étaient variables. Ainsi nous avons obtenu un gradient de diversité d'ennemi naturels présentant également un gradient de liens trophiques totaux et de liens de prédatons intraguilde. À partir de ces communautés, nous avons testé l'hypothèse i) que le nombre de liens de prédation sera positivement corrélé avec la suppression des herbivores et avec la stabilité des communautés (mesuré par le coefficient de variation qui exprime la variation autour de la densité moyenne populationnelle), ii) toutefois, cet effet peut être réduit au fur et à mesure que le nombre de liens de prédation intraguilde augmente. iii) Nous avons également évalué l'effet de l'absence et présence de chacune des espèces d'ennemis naturels indépendamment pour tester l'hypothèse que la dynamique des herbivores dépend d'un seul prédateur « keystone ». Enfin, iv) nous testons l'hypothèse que la dynamique des herbivores est dominée par la vulnérabilité, estimée comme étant le nombre de prédateurs/parasitoïdes associés à chacune des proies.

Résultats et discussion

Les résultats ont montré que la suppression des espèces *E. americanus* et *M. persicae* dépendaient uniquement de la présence ou l'absence de *N. volucer*. En effet, chez les communautés où la punaise prédatrice est présente, les populations de thrips et pucerons étaient significativement inférieures aux communautés où *N. volucer* était absent. En plus de jouer un rôle sur l'abondance, la présence de cette punaise prédatrice a également montré un effet sur le coefficient de variation. En effet, en présence de *N. volucer*, nous avons observé une augmentation de ce dernier sur chacune des deux espèces de thrips et de pucerons.

En ce qui concerne l'espèce *T. urticae*, nous avons observé que sa variation d'abondance dépendait positivement de la richesse spécifique des ennemis naturels. Les résultats ont montré une corrélation positive entre cette richesse spécifique et la population de *T. urticae*. En effet, étant donné l'importante compétition de *T. urticae* avec *E. americanus* et *M. persicae*. Il serait possible qu'une ou plusieurs espèces d'ennemis naturels réduisent la pression de compétition exercée par le thrips et le puceron sur le tétranyque tisserand. Étant donné l'importance de *N. volucer* dans la suppression des *E. americanus* et *M. persicae*, nous assumons que les changements d'abondance de *T. urticae* soit étroitement liée à la présence de ce dernier. Il serait ainsi possible que *N. volucer* provoque un effet indirect positif sur *T. urticae*.

Conclusion

Notre étude a montré que l'augmentation de la diversité des ennemis naturels peut aboutir à augmenter les chances d'observer une espèce dotée d'un fort impact sur la suppression des herbivores (A. R. Ives, Cardinale, and Snyder 2005). Dans un contexte de la lutte biologique, Denoth, Frid, and Myers (2002) suggèrent que plus de 50% des introductions multiples d'espèces d'ennemis naturels réalisées dans le cadre d'un programme de lutte biologique ont permis d'observer qu'une seule espèce était responsable du succès de ce programme. Davantage de recherches seraient ainsi nécessaires afin d'identifier ces espèces de prédateurs et parasitoïdes dominants.

ARTICLE 3

The effect of natural enemy diversity on herbivore suppression and community stability, an experimental study.

Ce chapitre correspond au manuscrit en préparation inséré après un bref résumé :

Karim Tighiouart^{1,2}, Enric Frago^{1,3} (in prep.)

¹ CIRAD, UMR PVBMT, Saint-Pierre, La Réunion, France

² Université de La Réunion, UMR PVBMT, Saint-Pierre, La Réunion, France

³ CIRAD, UMR CBGP, Montferrier-sur-Lez, Montpellier, France

Introduction

Agriculture implies the simplification of nature's biodiversity reaching an extreme form in crop monocultures (Altieri 2004). Natural ecosystems are characterised by a high level of biodiversity of higher trophic levels, which favours the natural regulation of herbivores by their natural enemies (Gandiwa 2013). However, in agro-ecosystems the food web is often simplified and limited to crop plants and their pests, and few natural enemies (Tooker, O'Neal, and Rodriguez-Saona 2020). This leads to recurrent pest outbreaks in many cropping systems so that persistent interventions must be carried out in order to reduce pest populations below economic damage thresholds (D. Andow 1983). If no managing practice is taken, preharvest losses vary between 10% and 100% (Schoonhoven, Jermy, and van Loon 1998). These interventions usually take the form of chemical pesticides which, in some situations, have not only failed to reduce the overall damage caused by pests, but have even caused it to increase due to the emergence of resistant populations and the negative effect that pesticides have on natural enemies. For example, in the United States, damage caused by crop pests was estimated at around 7% in 1945, rising to 13% in 1989, in spite of the application of almost 10 times as many pesticides per hectare (Walker and Frederick 2019). Farmers are particularly exposed to pesticides when handling them in the fields. Moreover, pesticides are

also present in our food: more than 50% of fruit and vegetables produced by intensive agriculture contain them (DGCCRF, 2017). It is therefore becoming necessary to design alternative methods to these products.

Early agroecologists noted that highly diverse natural systems, that are characterised by a greater biodiversity, rarely experience devastating herbivore outbreaks (Pimentel 1961), because pest populations seem to be subject to constant natural regulation as a result of large natural enemy diversity (Letourneau and Goldstein 2001). This suggests that restoring the biodiversity of natural enemies in agroecosystems may restore the balance between insect herbivores and their enemies, thereby reducing the frequency of occurrence and the intensity of the damages produced (G. B. Snyder, Finke, and Snyder 2008). Thus, enhancement of the natural regulation functions in agroecosystems appears to be one of the main ways in which we could decrease the use of chemical pesticides for pest control and increase the sustainability of crop production by keeping pests below economically damaging levels (Rusch et al. 2010). Biological control of pests using natural enemies has been a common practice worldwide since the 1880s and is now the most important alternative to pesticides. However, for a period of at least 100 years, successful suppression of the target pest species remained at around 10 % only (G. M. Gurr, Wratten, and Barbosa 2000). Therefore, further research in the field of biological control is needed to improve this result. Given the known positive effect of natural enemy diversity on biocontrol (Dainese et al. 2019), the combination of several species of natural enemies seems to be an interesting way to achieve such an improvement. Indeed, while biological control usually focusses on the use of one or few species of natural enemies, a growing number of studies suggest that multiple predators are likely to be more effective than a single one in reducing herbivore populations (J. A. Rosenheim 2007; Losey and Denno 1998; William E. Snyder and Ives 2003; William E. Snyder et al. 2006b; D. L. Finke and Denno 2005; Cardinale et al. 2003; 2006). Although the conditions under which diverse communities of natural enemies may increase biocontrol over pest populations is so far little understood, the potential economic benefits are substantial.

Ample research based on diversity estimates and the study of biocontrol services has examined the relationship between predator diversity and pest control, which has consistently been reported as positive (Pimentel 1961; Root 1973; D. A. Andow 1991; Gliessman 2015; Dainese et al. 2019). Many other studies have focused on the mechanistic understanding of the often complex interactions that arise between predators and preys (Anthony R. Ives, Cardinale, and Snyder 2005). Studies that manipulate communities experimentally, however,

show that adding natural enemies to a system may result in a full spectrum of outcomes including neutral, antagonistic or positive effects (D. L. Finke and Denno 2005; Losey et al. 1997; Bográn, Heinz, and Ciomperlik 2002; J. A. Rosenheim et al. 2004; A. Wilby et al. 2005). Neutral effects are observed when predator species act independently from one another, and do not strongly interact (D. Finke and Snyder 2010). Positive effects can result from one of two mechanisms: complementarity and facilitation (Hooper et al. 2005; A. R. Ives, Cardinale, and Snyder 2005). Facilitation occurs when the presence of one natural enemy species improves the capture success of another enemy species while, complementarity occurs when natural enemies attack different species or different subsets (e.g. stages) of the same pest species (Geoff M. Gurr et al. 2012). On the other hand, antagonistic effects result from negative interactions among enemies, such as intraguild predation (“IGP”) (Polis, Myers, and Holt 1989b) or hyperparasitism. Hyperparasitism occurs when a parasitoid attacks another one, whereas intraguild predation (the focus of this study) occurs when two species that share a host or prey (and therefore may compete) also engage in a trophic interaction with each other (parasitism or predation) (J. A. Rosenheim et al., 1995). A common case of intraguild predation is that of parasitoids and predators, where larvae of the parasitoid can be eaten together with the host by the predator. In this situation, the parasitoid becomes the intraguild prey and the predator the intraguild predator. Intraguild predation has long been suspected to be an interaction that can challenge biocontrol over herbivores because instead of feeding on prey predators eat each other. Evidence from experiments and theory, however, suggest otherwise as this interaction can even increase biocontrol by allowing the long-term persistence of natural enemy populations (Frago 2016).

Another important aspect that may emerge in diverse natural enemy communities is that few, and highly influential species dominate the dynamics of herbivore populations. These predators are known as keystone species. According to Menge et al. (1994), a keystone predator can be defined as the only one of several predators in a community that alone determines major patterns of herbivore distribution, abundance and diversity. It has relatively greater abundance, prey capture ability, longevity, and reproductive capacity or competitive ability (Deborah K. Letourneau et al. 2009). For example, Paine (1966) observed on a Rocky shore community in California, that the removal of one species of sea star, *Pisaster ochraceus*, from a section of a shore, reduced the total species richness from 15 to 8 species. According to Navarrkte and Menge (1996), a keystone species in a predatory guild dominates effects on the prey, and the suppression of herbivores is thus determined by the presence or

absence of this species. Regarding biocontrol practices, it is therefore possible that if a single species of natural enemy is enough to suppress a pest, adding new species may not be worth the effort. All these examples show that in order to understand the mechanisms that come into play to favour or not the suppression of pests, it will certainly be necessary to examine not only the richness of natural enemies, but also to include the whole network of interactions that is formed within a community (Robert F Denno and Finke 2006). If antagonistic interactions among natural enemies dominate over positive ones the addition of natural enemy species may release herbivore populations from predation or parasitism pressure and possibly lead to outbreaks (Pérez-Lachaud, Batchelor, and Hardy 2004; J. Rosenheim, Limburg, and Colfer 1999). If a single species is the only one important for herbivore suppression, adding a new one would not be needed.

To better understand the role of natural enemy diversity on biocontrol, it is also important to know whether richer natural enemy assemblages ensure the long-term persistence or stability of the different species in the community. Given its deep implications for the maintenance of biodiversity, studies on the biodiversity-stability relationship are more than 50 years old (MacArthur 1955; Elton 1958). The current threat on biodiversity makes it even more urgent to understand the relationship between biological diversity and the different components of ecological stability (Cardinale et al. 2012). It has commonly been considered that highly complex communities, which are characterised by high species richness and trophic linkages tend to be more stable in the face of environmental perturbations (Hutchinson 1959). These assumptions, considered intuitive, have subsequently been questioned by many ecologists over the years, due to the lack of experimental data to support them (McNaughton 1977), and by mathematical models which have shown that the more complex the communities are, the more unstable their dynamics are (May 1973). In a 18 years long study Anthony R Ives and Carpenter (2007) have been able to demonstrate that associations between different facets of biodiversity and stability can give rise to a multitude of different relationships. Tilman went further, stating that the impact of species diversity on stability may vary depending on the role of each species in the community (David Tilman 1999).

Research on the diversity-biocontrol relationship often considers species richness without taking a closer look at the nature of interactions between natural enemies. In addition, there is a lack of experimental studies with complex communities, that represent real situations, and that follow species dynamics over the long-term. Long-term dynamics imply that species dynamics are studied over several generations and not only during one or few

generations of the species studied. Long-term dynamics are important because they can allow us to assess community dynamics at equilibrium conditions. These dynamics can also allow us to assess how stable communities are, for example by assessing how species vary around their mean densities. If a species varies a lot, its probability to reach the zero value (and thus become extinct) is greater. In addition, species that vary a lot are likely to outbreak even if mean densities are commonly low. This question has seldom been investigated and is of crucial importance, particularly from an applied perspective and to understand biocontrol and pest outbreaks. From a more fundamental perspective, it is important to understand species stability because (as mentioned above) this determines species persistence in ecosystems and ultimately the mechanisms that maintain diversity.

Here, we conduct an experiment on population cages to evaluate the effect of predator diversity on herbivore suppression or biocontrol. We set-up a community of four herbivores and four natural enemies and manipulate the natural enemy community to obtain replicated communities along a gradient of natural enemy diversity and intraguild predation interactions. With these complex communities we test several hypotheses. We hypothesize that (i) a larger number of predatory links will increase herbivore suppression and community stability. (ii) This effect, however, can be reduced when a large amount of intraguild predator (IGP) links are present. (iii) We also assess the influence of the presence or absence of each predator independently to test the hypothesis that the dynamics of our herbivores is dominated by keystone predation. (iv) Finally, we test whether herbivore dynamics is dominated by the vulnerability of each herbivore, estimated as the number of predators associated to each herbivore.

Natural History of the model system.

We included in our community four herbivores, including one phloem-feeder, the green peach aphid, *Myzus persicae* (Sulzer), and three cell content feeders: the two-spotted spider mite (*Tetranychus urticae* L.), and the thrips *Frankiniella occidentalis* (Karny) and *Echinothrips americanus* (Morgan). Even if these species are often found in agricultural settings, for practical reasons we used as host plants two species that are not often found together in the field: beans (*Phaseolus vulgaris* L.) and tobacco (*Nicotiana tabacum* L.).

Our experiment was conducted in Reunion island in a sub-tropical climate area, and included common predators and parasitoids in regional agricultural fields in our study area,

and that are often used in biocontrol programs: the predatory bug *Nesidiocoris volucer* (Kirkaldy), the ladybird beetle *Cheilomenes sulphurea* (Olivier), the parasitoid wasp *Aphidius colemani* (Viereck), and the predatory mite *Amblyseius swirskii* (Athias-henriot) (Figure 1). All these predators were provided by the biocontrol company “La Cocinelle” in Réunion.

We designed this community to ensure different natural enemy behaviours and life-history traits, since the experiment ran for 20 weeks we ensured that several generations of each species occurred. The parasitoid *A. colemani* completes one generation (adult-adult) in 10-12 days while the ladybird *Cheilomenes sulphurea* requires one month from adult to adult at temperatures ranging from 21 to 25°C (Bind 2007). With regards to *N. volucer* its development time is 3 weeks, and that of *A. swirskii* is 10 days at 30°C. Both *Nesidiocoris* and ladybird beetles are active hunters but the former is much more mobile and very generalist whereas the latter is an aphid specialist. The predator *A. swirskii* is also an active hunter but of much smaller size and shorter generation time, is mostly used as a biocontrol agent against thrips and whiteflies. The parasitoid is an aphid specialist that lays eggs inside its hosts and allows them to develop until the larva enters metamorphosis. This variation in predatory traits may lead to complementary resource use and thus a positive relationship between predator diversity and herbivore suppression (Anthony R. Ives, Cardinale, and Snyder 2005). However, intraguild predation also occurs among these predators. *N. volucer* may feed on the predatory mite *A. swirskii*, on parasitized aphids and wasp pupae. The ladybird too may act as a predator of parasitized aphids and wasp pupae (Frago 2016).

Methods.

Design of experimental communities

All our communities comprised the four herbivores, and we manipulated predator communities (Figure 1 and Table 1). Predator communities were assembled from our pool of predator species leading to eight communities that are subdivided into three groups: control (no elimination of predators, Community 1), single elimination (one predator species is eliminated) and elimination of two predators (we eliminate *Nesidiocoris* with one each other predator species deleted). The description of each of our communities is shown in Table 1. The single elimination lead to four communities composed by all species without *N. volucer* (Community 2), all species without *C. sulphurea* (Community 3), all species without *A. swirskii* (Community 4) and all without *A. colemani* (Community 5). The communities where

we eliminated two predators were three where *N. volucer* is always eliminated together with *C. sulphurea*, *A. swirskii* or *A. colemani*: all species without *N. volucer* and *C. sulphurea* (Community 6), all species without *N. volucer* and *A. swirskii* (Community 7) and all species without *N. volucer* and *A. colemani* (Community 8). This design was performed to create a gradient of communities with different numbers of total predatory links and intraguild predation links (Table 1), and aimed at reducing as much as possible the inevitable positive relationship between these two variables. This relationship was difficult to avoid because the elimination of any IGP link also eliminates a predatory link too.

Experimental set-up

We planted common bean plants (*Phaseolus vulgaris* L. (Fabaceae) var. Kerveguen) and tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) each week in 80 plastic pots in a climatic chamber (STRADER Society) under controlled conditions (25 ± 5 °C, 16L: 8D photoperiod, $60 \pm 5\%$ RH). Plants were watered twice a week. Thrips and spidermites were obtained from two commercial greenhouses in Saint-Leu and Saint-Pierre (La Réunion). The aphid, predatory mites, predatory bugs, ladybird beetles and parasitoid wasp were provided by La Coccinelle society. The greenhouse experiment was carried out at Pôle de Protection des Plantes (CIRAD, Saint-Pierre, Reunion), in two greenhouses (8.2×5.0 m) where 80-microcosm Bugdorm-44545 cages ($47.5 \times 47.5 \times 47.5$ cm) were established following a fully randomized block design with 10 replicates per community type. The greenhouses were not heated but an air cooler activated once temperatures were above 25 degrees. Since small early instars of mites can potentially escape from our cages, each cage was placed on top of four cups filled with water to avoid mite contamination between cages. The establishment of the communities took four weeks. We first did two inoculations of 20 herbivores of each species separated one week, and then in the subsequent two weeks the same was done with 20 individuals of the natural enemies. For all species, half the individuals were placed on tobacco plants and the other half on beans. *Aphidius colemani* were inoculated from mummified aphids, *Cheilomenes sulphurea* in the early larval stages, and *Amblyseius swirskii* and *Nesidiocoris volucer* in the adult stage. Herbivore and predator dynamics were assessed by visually counting all adult herbivore species every week during 20 weeks. The first counting was done the first week of August 2019. Plants were used after 10 days of growth in a climatic chamber and new plants were added to cages weekly for the bean plants and every two weeks for the tobacco. Only the two most recent sets of plants of each species were watered, so that the

third one (and oldest) was left to dry out. When adding a fourth set of plants, the pot of the oldest one was removed but leaves were left inside the cage.

Statistical Analyses.

We performed all statistical analyses with R software version 1.3.1056 (R Development Core Team 2005). For each herbivore we obtained two different types of response variables: total abundance (as the sum of the total number of individuals for each herbivore in each cage for the 20 weeks) and as an estimator of stability the coefficient of variation - CV (as the CV of the different counts for each herbivore in each cage for the 20 weeks). The Coefficient of variation is one of the main measures to assessing stability, and is defined as the ratio of the standard deviation to the mean response. (Lehman and Tilman 2000). When the CV value of a species is low (close to zero), this indicates that the species is stable (i.e. the variation around its mean population size is small). On the other hand, if this same value tends to increase (moves away from zero), this implies an instability in the abundance of a given species ((Roscher et al. 2011). Differences in total abundances of each herbivore species were analysed using Generalized Linear Mixed-Effects Models (GLMM) with a Poisson error distribution with the function `glmer` from the package `lme4` (Ari(Ariti 2017). The effect of predictor variables on the coefficient of variation (CV) was analysed using a Linear Mixed-Effects Models Using (`lmer`). An independent model was built for each of the two response variables (total abundance and the coefficient of variation) and for each herbivore species. In each model we included the following explanatory variables. (i) Predator richness as the number of natural enemies in each community, (ii) Total predatory links as the number of predatory links in the community (i.e. 11 in the full community in Figure 1), (iii) Intraguild predator links (i.e. 3 in the full community), (iv) Vulnerability as the number of predation links specific to each herbivore (i.e. three for the aphid, one for the spidermite in the full community), (v) Keystone predation as the absence or presence of each natural enemy species. As random variables, we included community type to account for the non independence of the ten values obtained in each community type. In Poisson models we also included the observational-level as random factor to correct for overdispersion. All model assumptions were assessed by visually inspecting the residuals.

Since we had several explanatory variables, building full models was not possible due to model overfitting. To avoid this, we selected minimal models based on a forward stepwise approach using the Akaike's information criterion (AIC) (low AIC values imply the most parsimonious fit). To this end, we carried out the forward stepwise selection based on AIC, by first selecting the explanatory variable leading to the best model (lowest AIC), then selecting the models including this variable and another one and so on until the AIC value did not decrease.

Results.

In this experiment, the abundance of *Frankliniella occidentalis* was very low and become extinct in all cages after 4 weeks, which led us to focus mainly on the abundance of the other three herbivore species: *E. americanus*, *M. persicae* and *T. urticae* (Figure 2). Even if natural enemy densities were also estimated, we will focus here on the dynamics of natural enemies. Using a forward stepwise selection based on the Akaike Information Criterion (AIC), and contrary to our expectations, for both of *E. americanus* and *M. persicae* the best models (AIC = 1330.771) did not retain neither the number of total links nor the number of intra-guild predation links. The best models included the presence of the two natural enemies *Nesidiocoris volucer* and *Amblyseius swirskii*. This result shows that the variations in abundance observed in these two herbivore species are mainly explained by the presence or absence of the predatory bug and the predatory mite. However, for *T. urticae*, the best model selected included as unique variable "Species richness" (AIC = 1598.464). This allows us to assume that unlike *E. americanus* and *M. persicae*, *T. urticae* abundance is influenced by the presence of all four natural enemy species in our model community. Based on the models presented in Table 2, the presence of *N. volucer* led to lower abundances of both *E. americanus* (Chisq = 28.7471; Df = 1; P-value < 0.001) and *M. persicae* (Chisq = 125.9227; Df = 1; P-value < 0.001; Figure 3). This result suggests that *N. volucer* has a dominant effect on the suppression of these two herbivore species. Regarding the presence of the *A. swirskii*, even if this variable was included in the final model because it led to a lower AIC value, no significant effect of this natural enemy was observed in the model on thrips abundance (Chisq = 3.0938 ; Df = 1; P-Value = 0.07859 NS ; Table 2). However, we observed a significant effect on aphid abundance (Chisq = 5.9665 ; Df = 1; P-Value < 0.05 ; Table 2). Contrary to the *N. volucer* effect, a positive effect of the presence of the predatory mite was observed on the abundance of *M. persicae* (Figure 3). Concerning the species *T. urticae*, the statistical

analysis of the generalized linear mixed-effects models selected showed a significant and positive effect of species richness on the abundance of this two-spotted spider mite (Chisq = 10.406 ; Df = 2; P-Value < 0.05 ; Table 2 ; Figure 3). Contrary to our prediction, this species had larger densities at larger natural enemy richness values (Figure 4).

A forward stepwise selection AIC was also performed on the coefficient of variation (CV) of the density through time for the three herbivore species. The results showed that the models with the variable "Presence or absence of *N. volucer*" had the lowest AIC for both *E. americanus* and *T. urticae*. Unlike these two, in the case of *M. persicae*, the forward stepwise selection AIC showed that the variable 'Presence or absence of the two natural enemies *N. volucer* and *A. colemani*' had the lowest AIC. These results suggest that *N. volucer* not only has an effect on the abundance of these three herbivores, but also on their density variation through time. This shows a dominant effect of the predatory bug compared to other natural enemy species (Figure 5). With regard to the direction of the effect on the coefficient of variation (CV), in the presence of *N. volucer*, an increase in CV was observed for both of *E. americanus* (Chisq = 14.286; Df = 1; P-value < 0.001 ; Figure 6) and *M. persicae* (Chisq = 85.254; Df = 1; P-value < 0.001 ; Figure 6). However, even if *N. volucer* was retained in the best model on the CV of *T. urticae*, no significant effect of this variable was observed (Chisq = 3.274 ; Df = 1; P-value = 0.07038 NS). These results show that when the predatory bug is present, the populations of both *E. americanus* and *M. persicae* were more variable (the CV moves away from zero), and thus they are less stable and more likely to become extinct. *A. colemani* also caused the same effect as the predatory bug on the aphid, so that when it was present, the CV of *M. persicae* also increased (Chisq = 5.134; Df = 1; P-Value < 0.01 ; Figure 6).

Discussion

Our study attempts to shed light on the mechanisms involved in the relationship between natural enemy biodiversity and herbivore suppression. To do this we performed an experiment that consisted of a species-rich community (two plant species, four species of herbivores, and four of natural enemies) in which we manipulated experimentally the natural enemy layer. By creating a gradient of predatory richness and of the number of intraguild predation interactions, we aimed at exploring how these two different variables can explain herbivore suppression. Out of the four herbivores studied, only three were able to develop successfully. The thrips *F. occidentalis* always went into early extinction probably as a

consequence of the strong competitive pressure exerted by the other herbivores (*E. americanus*, *M. persicae* and *T. urticae*). For this reason, the dynamics of this species is not discussed in detail here.

In contrast to most previous studies, which have focused mainly on the effect of natural enemy richness on biocontrol, we included four additional explanatory variables that play an essential role in herbivore dynamics. These variables are the number of predatory links, intraguild predator (IGP) links, presence or absence of the different predator (to test for keystone predation) and the number of predators associated to each herbivore (to test for herbivore vulnerability). To our knowledge, there is only one study to date that has integrated a similar number of parameters, even if the study was based on communities living in natural environments that were not experimentally manipulated (Montoya, Rodríguez, and Hawkins 2003).

Across all five explanatory variables, we observed that they did not all have the same importance in the suppression of herbivores. Contrary to our expectations, we observed that the number of predatory links, predator richness (of the whole community), or the number of intraguild predator (IGP) links had no effect on the abundance of the thrips *E. americanus*, or the aphid *M. persicae*. The abundance of these two species was only dependent on the presence or absence of *N. volucer*. Our results show that in the presence of this predator, the abundance of thrips and aphids decreased significantly. This result shows that in a community consisting of several natural enemy species, predator diversity has little effect on herbivore suppression. Instead, in our community scenario the main effect operating is keystone predation. Navarrkte and Menge (1996) introduced the word "keystone predator" to describe this kind of species. According to them, "*a keystone species occurs only when total predation is strong and most of the predation is due to a single species*". If we follow this definition, we can certainly consider the predatory bug *Nesidiocoris volucer* as a keystone predator in our study system. The mechanism by which a herbivore community is dominated by keystone predation is not simple to infer from our dataset. One of the most likely mechanisms, however, is that the rate of consumption of natural enemies varies considerably from one species to another, and this can have an impact on herbivore suppression when these different species are combined. According to Deborah K. Letourneau et al. (2009) when several species of natural enemies are present one predator species dominates the other predators and takes over the control of herbivores. An experiment conducted by Straub and Snyder (2006) also showed a similar result to ours. Their study revealed that comparing the effect of six species

of natural enemies individually or grouped together on the biological control of aphids, the increase in predator richness had no effect on the strength of aphid suppression. However, suppression was dependent on the identity of the different predator species. From an applied perspective, our results suggest that in a biological control program, it would be necessary to determine whether the establishment of several species of natural enemies would be necessary when only one species would be able to be sufficiently effective.

More than just an effect on abundance, the results of our study also showed that *Nesidiocoris volucer* affected the variation in population density (measured here as the coefficient of variation) of *E. americanus* and *M. persicae*. The same was observed for the parasitoid *Aphidius colemani* on the latter herbivore. In the presence of the predatory bug, the CV of *E. americanus* and *M. persicae* increased, as was observed for the presence of the parasitoid on the aphid. These predators may thus suppress the populations of these two species, but at the same time trigger important variations in their densities, probably as a result of a strong predator-prey dynamics. Again, from an applied point of view it would be interesting to assess in an agricultural setting if the increase in variation around the mean implies that outbreaks above the economic threshold occur more often when these predators are present (even if overall densities are lower when the species is present). Unlike *E. americanus* and *M. persicae*, the presence of *N. volucer* had no effect on the abundance of the spider mite *T. urticae*. This is surprising because a study by Delatte H *et al.*, (personal communication) showed that this predatory bug species was a potential predator of the two-spotted spider mite. One explanation for this result is that *N. volucer* has a feeding preference for thrips and aphids so that when these prey are available predation on the mite is low. On the contrary, we have observed that *T. urticae* abundance is influenced by the richness of predators in the community. Contrary to our expectation, however, as natural enemy species richness increased, the abundance of *T. urticae* also increased. This effect can be explained by the fact that among the natural enemy species, three out of four (the ladybird, the parasitoid and the predatory mite) are not predators of *T. urticae*. At large natural enemy richness, it is therefore possible that the aphid *M. persicae* and the thrips *E. americanus* are strongly suppressed by natural enemies, which can reduce competition for the plant resource and ultimately release *T. urticae* populations. This suggests that the effects of increasing the species richness of natural enemies on *T. urticae* abundance are potentially indirect and not direct because the predator effect on *T. urticae* may be mediated via suppression of its competitors. There is an increasing interests in the study of indirect effects (Pea(Pearson and

Callaway 2005), and our study shows that these effects can result in the spontaneous appearance of a new, unexpected pest species in biological control programs involving the use of several natural enemy species.

In conclusion, increasing the diversity of natural enemies would increase the chances of finding a species with strong or unique effects on herbivore suppression (Anthony R. Ives, Cardinale, and Snyder, 2005). Denoth et al. (2002) found that in more than 50% of the successful introductions of multiple enemy species a single species was actually responsible for the successful control. More research is therefore needed to identify these predominant species while finding a way to minimize the undesirable consequences of indirect effects. In addition to introducing several natural enemy species, applied practitioners could certainly adopt different cultural techniques, aiming at promoting the diversity of natural enemies, and by extension to ensure the persistence of a keystone predation in crops. However, there is still a long way to go in the fight against crop pests. Indeed, the results of our study show that having a dominant species is not the ideal solution to control all herbivore species. As found for *T. urticae*, many herbivore species could certainly "escape" predation. In our situation, it would be interesting to add to *N. volucer* another natural enemy species specialised on this species, for example the predatory mite *Phytoseiulus persimilis*. Thus, the best strategy would be to identify a dominant species within the diversity of natural enemies available, and then add another complementary species capable of associating with it. As a perspective for our study, it would be exciting to carry out more research aimed at identifying the dominant species within a set of interacting natural enemies, and then combining several dominant species with each other, to see the effect they would have on long-term herbivore suppression.

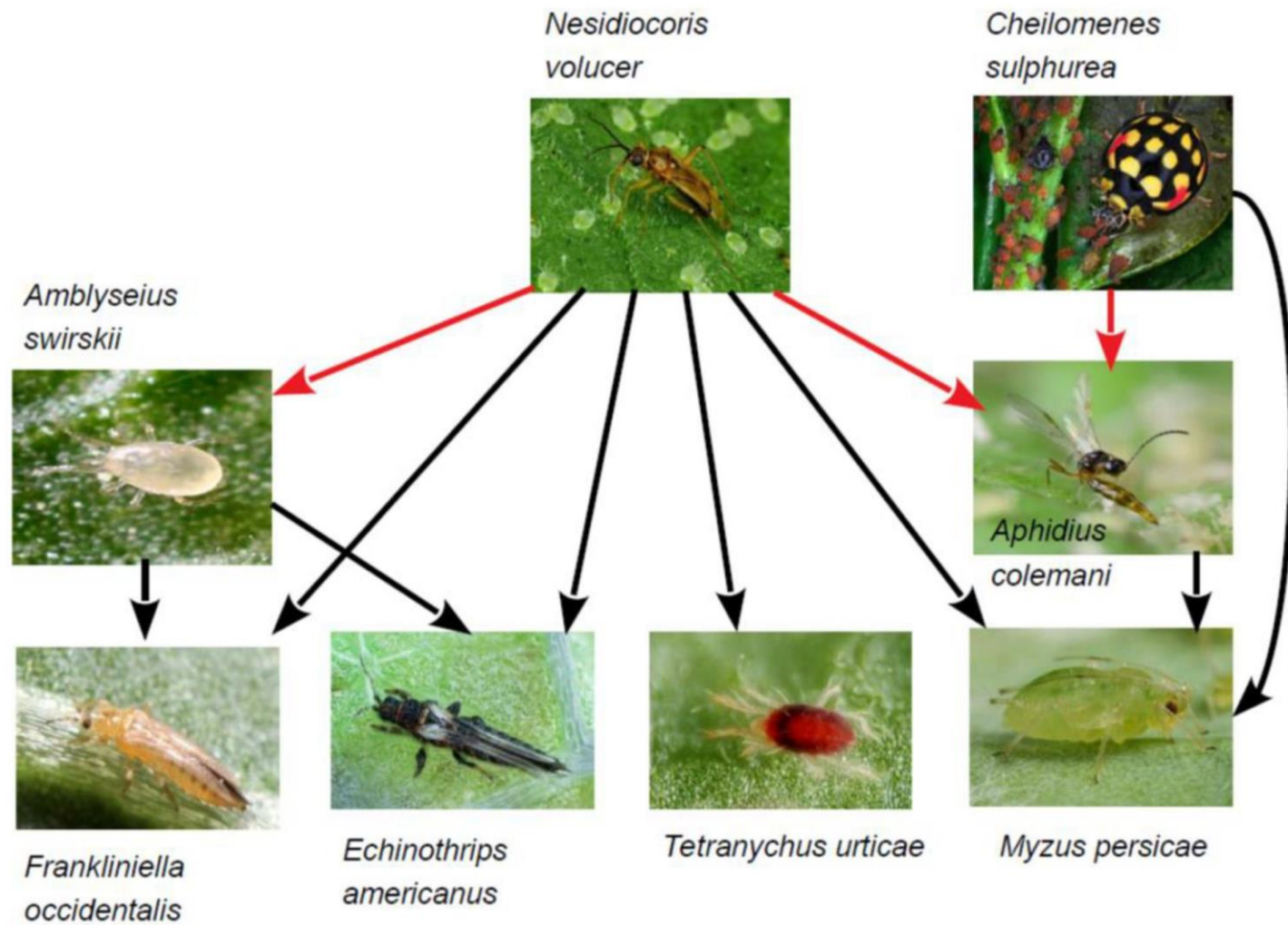


Figure 1 : Representation of the full community

Table 1. Representation of the experimental set-up: with the presence (+) or absence (-) variables for each natural enemy species according to the eight communities, followed by total species richness of natural enemies, total predatory links and IGP links.

<i>Communautés</i>	<i>Nesidiocoris volucer</i>	<i>Cheilomenes sulphurea</i>	<i>Aphidius colemani</i>	<i>Amblyseius swirskii</i>	Species richness of natural enemies	Total predatory links	Intraguild predator (IGP) links
1	+	+	+	+	4	11	3
2	-	+	+	+	3	5	1
3	+	-	+	+	3	9	2
4	+	+	+	-	2	7	1
5	+	+	-	+	3	8	1
6	-	-	+	+	2	3	0
7	-	+	+	-	2	3	1
8	-	+	-	+	2	3	0

Table 2. Effects of independent variables on the abundance of each herbivore species

<i>Echinothrips americanus</i>			
	Chisq	Df	Pr(>Chisq)
NeBin	28.7471	1	8.247e-08 ***
ASBin	3.0938	1	0.07859 .
<i>Tetranychus urticae</i>			
	Chisq	Df	Pr(>Chisq)
predRich	10.406	2	0.0055 **
<i>Myzus persicae</i>			
NeBin	125.9227	1	< 2e-16 ***
ASBin	5.9665	1	0.01458 *
<i>Frankliniella occidentalis</i>			
	Chisq	Df	Pr(>Chisq)
ACBin	1.4617	1	0.2267

Table 3. Effects of independent variables on the coefficient of variation (CV) of each herbivore species

<i>Echinothrips americanus</i>			
	Chisq	Df	Pr(>Chisq)
NeBin	14.286	1	0.000157 ***
<i>Tetranychus urticae</i>			
	Chisq	Df	Pr(>Chisq)
NeBin	3.274	1	0.07038
<i>Myzus persicae</i>			
NeBin	85.254	1	< 2e-16 ***
ACBin	5.134	1	0.02346 *
<i>Frankliniella occidentalis</i>			
	Chisq	Df	Pr(>Chisq)
COBin	12.594	1	0.0003869 ***
predRich	4.198	2	0.1225782

NeBin: Presence/absence of *N. volucer*,

AsBin : Presence/absence of *A. swirskii*;

AcBin: Presence/absence of *A. colemani*;

COBin: Presence/absence of *C. sulphurea*;

predRich: Specific richness.

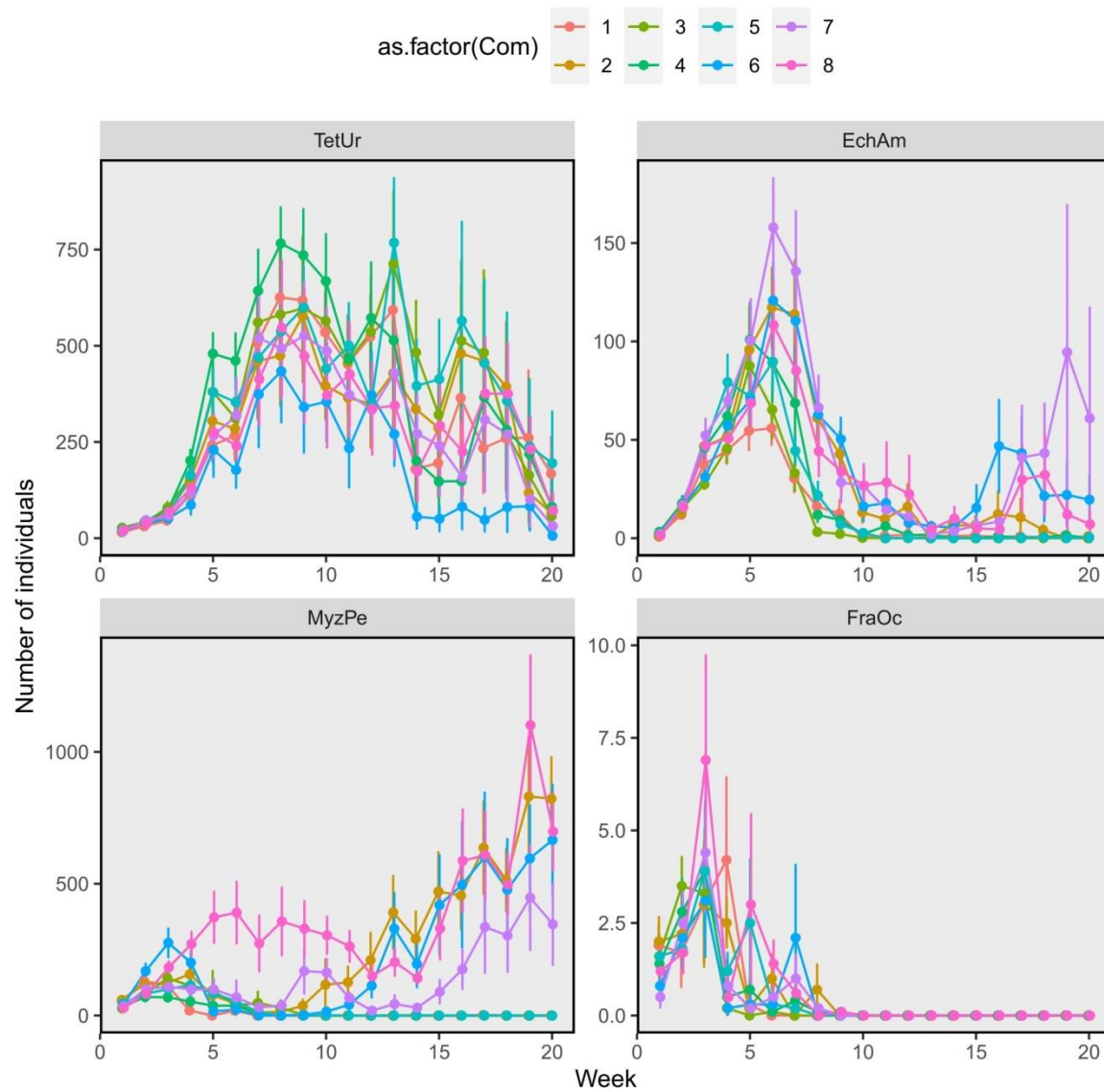


Figure 2. Total abundance of herbivore species versus time (weeks) for each community (Com). Abbreviation: *T. urticae* (TetUr) *E. americanus* (EchAm) – *M. persicae* (MyzPe) – *F. occidentalis* (FraOc)

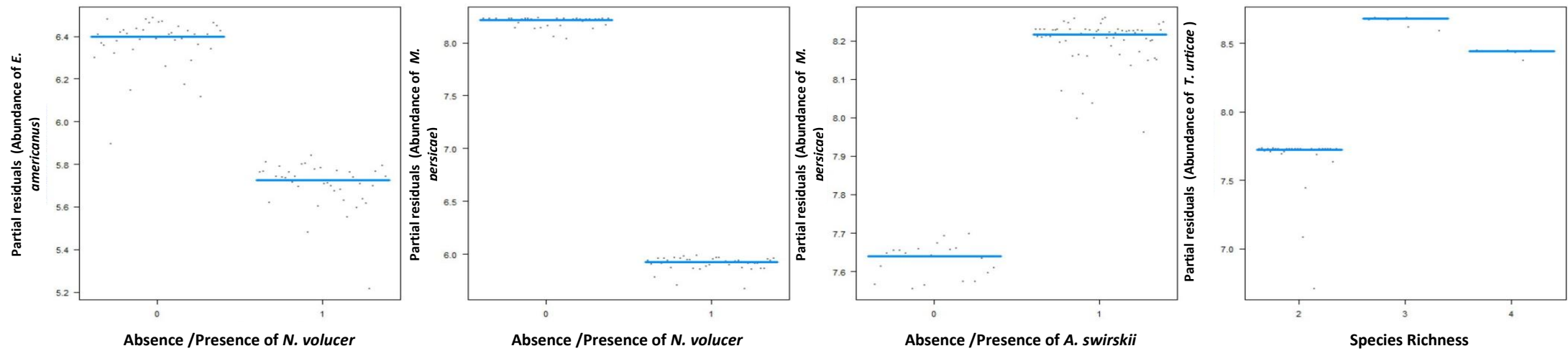


Figure 3. Representation of the partial residuals for the abundance of each herbivore species as a function of the selected variable (Lowest AIC). As obtained with the vireg package in R.

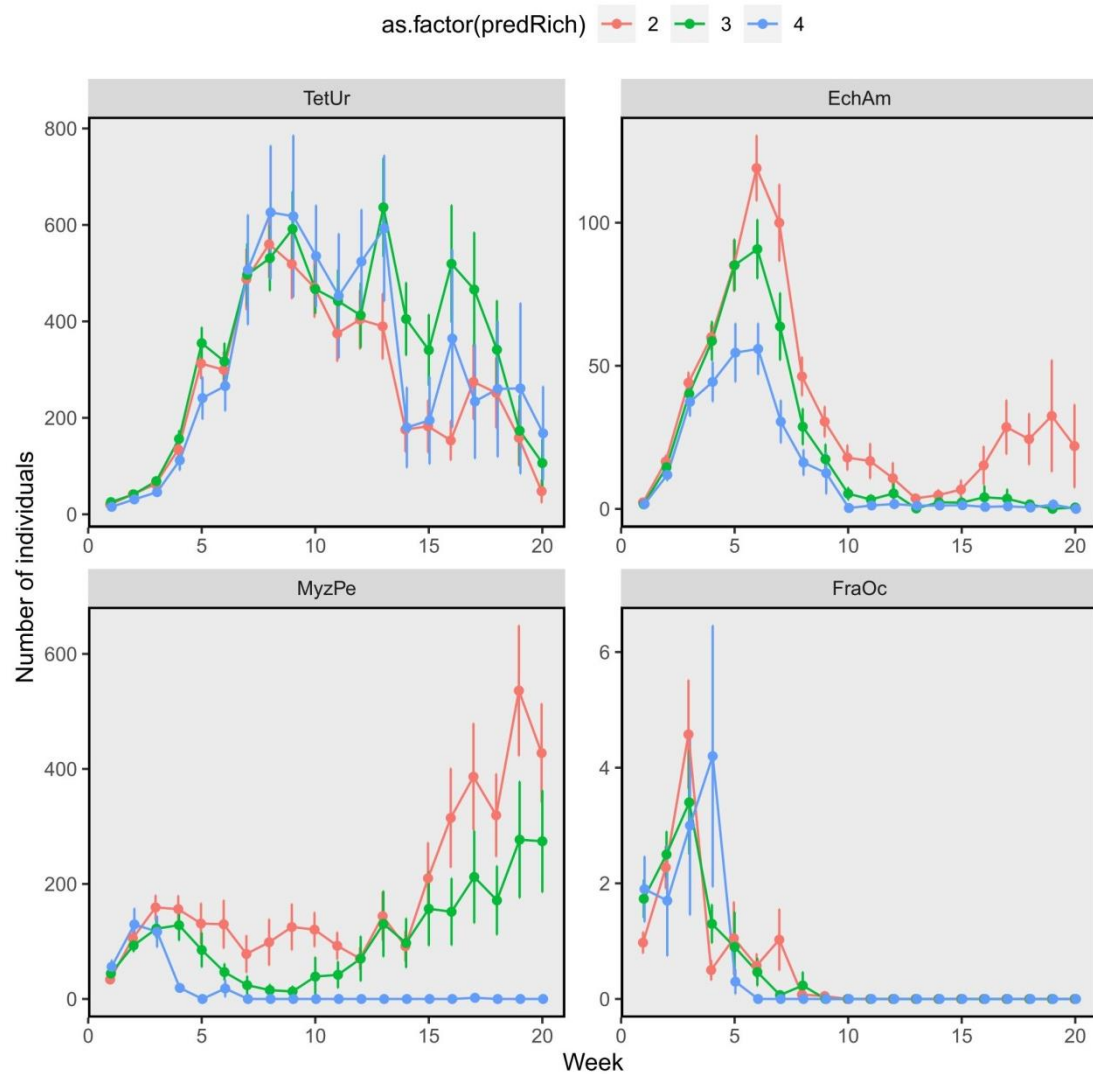


Figure 4. Total abundance of each herbivore species as a function of time (weeks) with natural enemy species richness as a modality. Red lines represent two species, green lines represent three species and blue lines represent four species. Abbreviation: *T. urticae* (TetUr) – *E. americanus* (EchAm) – *M. persicae* (MyzPe) – *F. occidentalis* (FraOc)

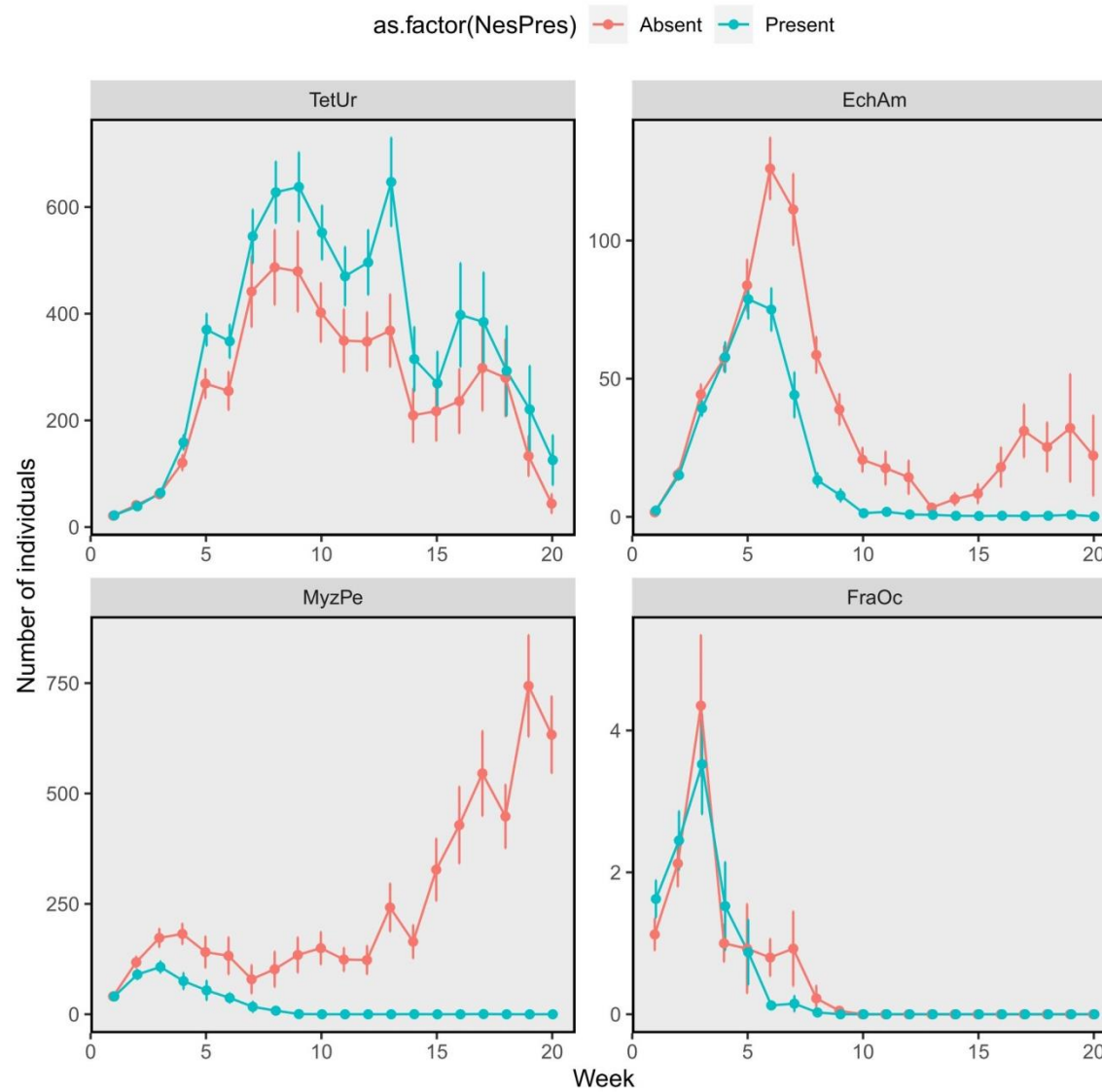


Figure 5. Total abundance of each herbivore species as a function of time (weeks) with the modality: absence/presence of *N. volucer*. The green lines represent the presence of the predatory bug while the red lines represent its absence. Abbreviation: *T. urticae* (TetUr) – *E. americanus* (EchAm) – *M. persicae* (MyzPe) – *F. occidentalis* (FraOc)

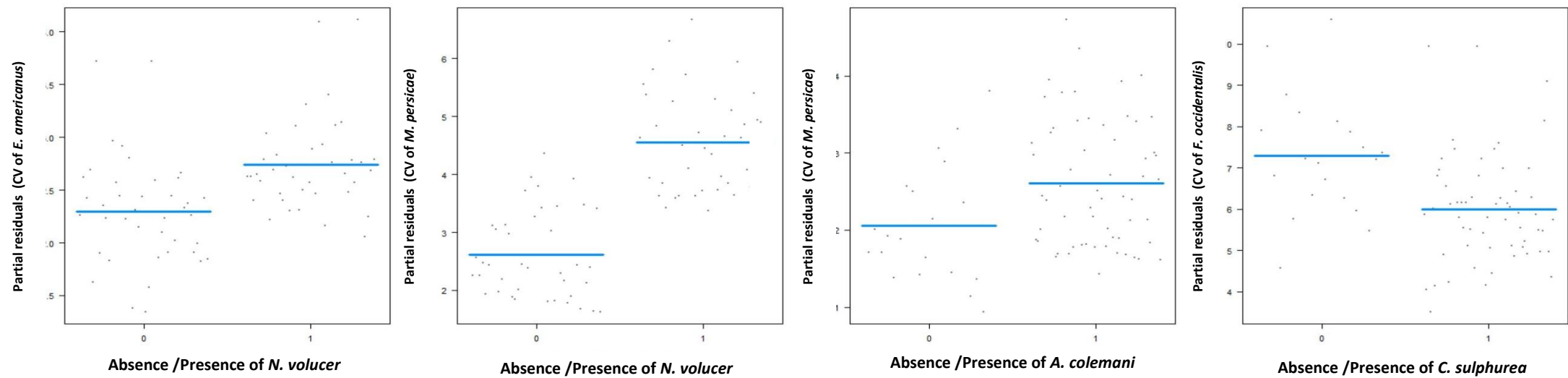


Figure 6. Representation of the partial residuals for the coefficient of variation (CV) of each herbivore species as a function of the selected variable (Lowest AIC). As obtained with the vireg package in R.

References

- Adler, Lynn S., Johanna Schmitt, and M. Deane Bowers. 1995. "Genetic Variation in Defensive Chemistry in *Plantago Lanceolata* (Plantaginaceae) and Its Effect on the Specialist Herbivore *Junonia Coenia* (Nymphalidae)." *Oecologia*. <https://doi.org/10.1007/BF00328903>.
- Agosta, Salvatoe J. 2006. "On Ecological Fitting, Plant-Insect Associations, Herbivore Host Shifts, and Host Plant Selection." *Oikos*. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.15025.x>.
- Agrawal, Anurag A., and Nile S. Kurashige. 2003. "A Role for Isothiocyanates in Plant Resistance against the Specialist Herbivore *Pieris Rapae*." *Journal of Chemical Ecology*. <https://doi.org/10.1023/A:1024265420375>.
- Ali, Jared G., and Anurag A. Agrawal. 2012. "Specialist versus Generalist Insect Herbivores and Plant Defense." *Trends in Plant Science*. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.02.006>.
- Altieri, Miguel. 2004. *Biodiversity and Pest Management in Agroecosystems*. *Biodiversity and Pest Management in Agroecosystems*. <https://doi.org/10.1201/9781482277937>.
- Ananthkrishnan, T N. 1982. "Thrips and Pollination Biology." *Current Science*.
- Andow, D. A. 1991. "Vegetational Diversity and Arthropod Population Response." *Annual Review of Entomology*. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.36.010191.003021>.
- Andow, David. 1983. "The Extent of Monoculture and Its Effects on Insect Pest Populations with Particular Reference to Wheat and Cotton." *Agriculture, Ecosystems and Environment*. [https://doi.org/10.1016/0167-8809\(83\)90003-8](https://doi.org/10.1016/0167-8809(83)90003-8).
- Ariti, Cono. 2017. "Walter W Stroup, Generalized Linear Mixed Models, Modern Concepts, Methods and Applications . ." *Statistical Methods in Medical Research*. <https://doi.org/10.1177/0962280214563202>.
- Barton, Philip S., and Maldwyn J. Evans. 2017. "Insect Biodiversity Meets Ecosystem Function: Differential Effects of Habitat and Insects on Carrion Decomposition." *Ecological Entomology*. <https://doi.org/10.1111/een.12395>.
- Begon, Michael, Colin R Townsend, and John L Harper. 2006. *Ecology: From Individuals to Ecosystems, 4th Edition*. Blackwell Publishing.
- Benson, J., R. G. Van Driesche, A. Pasquale, and J. Elkinton. 2003. "Introduced Braconid Parasitoids and Range Reduction of a Native Butterfly in New England." *Biological Control*. [https://doi.org/10.1016/S1049-9644\(03\)00058-6](https://doi.org/10.1016/S1049-9644(03)00058-6).
- Berenbaum, M. R., A. R. Zangerl, and K. Lee. 1989. "Chemical Barriers to Adaptation by a Specialist Herbivore." *Oecologia*. <https://doi.org/10.1007/BF00380073>.
- Berenbaum, May R. 2002. "Postgenomic Chemical Ecology: From Genetic Code to Ecological Interactions." *Journal of Chemical Ecology*. <https://doi.org/10.1023/A:1015260931034>.
- Berlocher, Stewart H, and Jeffrey L Feder. 2002. "Sympatric Speciation in Phytophagous Insects: Moving beyond Controversy?" *Annual Review of Entomology* 47: 773–815. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.47.091201.145312>.
- Biella, Paolo, Asma Akter, Jeff Ollerton, Sam Tarrant, Štěpán Janeček, Jana Jersáková, and Jan Klecka. 2019. "Experimental Loss of Generalist Plants Reveals Alterations in Plant-Pollinator Interactions and a Constrained Flexibility of Foraging." *Scientific Reports*. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-43553-4>.
- Billick, Ian, Samantha Hammer, Jennifer S. Reithel, and Patrick Abbot. 2007. "Ant-Aphid Interactions: Are Ants Friends, Enemies, or Both?" *Annals of the Entomological Society of America*. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2007\)100\[887:AIAAFE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2007)100[887:AIAAFE]2.0.CO;2).
- Bind, Raj Bahadur. 2007. "Reproductive Behaviour of a Generalist Aphidophagous Ladybird Beetle *Cheilomenes Sexmaculata* (Coleoptera: Coccinellidae)." *International Journal of*

- Tropical Insect Science*. <https://doi.org/10.1017/S1742758407814688>.
- Bográn, Carlos E., Kevin M. Heinz, and Matthew A. Ciomperlik. 2002. "Interspecific Competition among Insect Parasitoids: Field Experiments with Whiteflies as Hosts in Cotton." *Ecology*. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[0653:ICAIPF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[0653:ICAIPF]2.0.CO;2).
- Boland, Greg J., and Theresa Brimmer. 2004. "Nontarget Effects of Biological Control Agents." *New Phytologist*. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01149.x>.
- Borrett, Stuart R., Stuart J. Whipple, and Bernard C. Patten. 2010. "Rapid Development of Indirect Effects in Ecological Networks." *Oikos*. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.18104.x>.
- Bottollier-Curtet, Marion, Anne Marie Planty-Tabacchi, and Eric Tabacchi. 2013. "Competition between Young Exotic Invasive and Native Dominant Plant Species: Implications for Invasions within Riparian Areas." *Journal of Vegetation Science*. <https://doi.org/10.1111/jvs.12034>.
- Bresch, Cécile, Lydia Ottenwalder, Christine Poncet, and Pia Parolin. 2014. "Tobacco as Banker Plant for *Macrolophus Pygmaeus* to Control *Trialeurodes Vaporariorum* in Tomato Crops." *Universal Journal of Agricultural Research*.
- Brooks, Mollie E., Kasper Kristensen, Koen J. van Benthem, Arni Magnusson, Casper W. Berg, Anders Nielsen, Hans J. Skaug, Martin Mächler, and Benjamin M. Bolker. 2017. "GlmTMB Balances Speed and Flexibility among Packages for Zero-Inflated Generalized Linear Mixed Modeling." *R Journal*. <https://doi.org/10.32614/rj-2017-066>.
- Brown, J. S. 1989. "Coexistence on a Seasonal Resource." *American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/284908>.
- Cardinale, Bradley J., J. Emmett Duffy, Andrew Gonzalez, David U. Hooper, Charles Perrings, Patrick Venail, Anita Narwani, et al. 2012. "Biodiversity Loss and Its Impact on Humanity." *Nature*. <https://doi.org/10.1038/nature11148>.
- Cardinale, Bradley J., Chad T. Harvey, Kevin Gross, and Anthony R. Ives. 2003. "Biodiversity and Biocontrol: Emergent Impacts of a Multi-Enemy Assemblage on Pest Suppression and Crop Yield in an Agroecosystem." *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00508.x>.
- Cardinale, Bradley J., Jerome J. Weis, Andy E. Forbes, Kelley J. Tilmon, and Anthony R. Ives. 2006. "Biodiversity as Both a Cause and Consequence of Resource Availability: A Study of Reciprocal Causality in a Predator-Prey System." *Journal of Animal Ecology*. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01070.x>.
- Caswell, Hal. 1978. "Predator-Mediated Coexistence: A Nonequilibrium Model." *The American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/283257>.
- . 1983. "Phenotypic Plasticity in Life-History Traits: Demographic Effects and Evolutionary Consequences." *Integrative and Comparative Biology*. <https://doi.org/10.1093/icb/23.1.35>.
- Catford, Jane A., Michael Bode, and David Tilman. 2018. "Introduced Species That Overcome Life History Tradeoffs Can Cause Native Extinctions." *Nature Communications*. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-04491-3>.
- Chakraborty, Subhendu. 2015. "The Influence of Generalist Predators in Spatially Extended Predator-Prey Systems." *Ecological Complexity*. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2015.06.003>.
- Chase, Jonathan M., Peter A. Abrams, James P. Grover, Sebastian Diehl, Peter Chesson, Robert D. Holt, Shane A. Richards, Roger M. Nisbet, and Ted J. Case. 2002. "The Interaction between Predation and Competition: A Review and Synthesis." *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00315.x>.
- Cheng, Xin Yue, Pei Zhen Xie, Fei Xue Cheng, Ru Mei Xu, and Bing Yan Xie. 2009. "Competitive Displacement of the Native Species *Bursaphelenchus Mucronatus* by an

- Alien Species *Bursaphelenchus Xylophilus* (Nematoda: Aphelenchida: Aphelenchoididae): A Case of Successful Invasion.” *Biological Invasions*. <https://doi.org/10.1007/s10530-008-9225-2>.
- Cherrett, J. M., R. van den Bosch, P. S. Messenger, and A. P. Gutierrez. 1983. “An Introduction to Biological Control.” *The Journal of Applied Ecology*. <https://doi.org/10.2307/2403155>.
- Chesson, P. 2000. “Mechanisms of Maintenance of Species Diversity.” *Annual Review of Ecology and Systematics*. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343>.
- Ciros-Pérez, Jorge, María José Carmona, Sara Lapesa, and Manuel Serra. 2004. “Predation as a Factor Mediating Resource Competition among Rotifer Sibling Species.” *Limnology and Oceanography*. <https://doi.org/10.4319/lo.2004.49.1.0040>.
- Costamagna, Alejandro C. 2009. “Trophic and Guild Interactions in Biological Control.” *Environmental Entomology*. <https://doi.org/10.1603/022.038.0446>.
- Dai, Peng, Xiaoqin Shi, Deguang Liu, Zhaohong Ge, Da Wang, Xinjia Dai, Zhihao Yi, and Xiuxiang Meng. 2016. “Life-History Trait Plasticity and Its Relationships with Plant Adaptation and Insect Fitness: A Case Study on the Aphid Sitobion Avenae.” *Scientific Reports*. <https://doi.org/10.1038/srep29974>.
- Dainese, Matteo, Emily A. Martin, Marcelo Aizen, Matthias Albrecht, Ignasi Bartomeus, Riccardo Bommarco, Luisa G. Carvalheiro, et al. 2019. “A Global Synthesis Reveals Biodiversity-Mediated Benefits for Crop Production.” *Science Advances*. <https://doi.org/10.1101/554170>.
- Davies, Nicholas B., John R. Krebs, and Stuart A. West. 2012. *An Introduction to Behavioural Ecology Fourth Edition. Statewide Agricultural Land Use Baseline 2015*.
- DeBach, Paul. 1966. “The Competitive Displacement and Coexistence Principles.” *Annual Review of Entomology*. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.11.010166.001151>.
- Deguine, Jean Philippe, Caroline Gloanec, Philippe Laurent, Alain Ratnadass, and Jean Noël Aubertot. 2017. *Agroecological Crop Protection. Agroecological Crop Protection*. <https://doi.org/10.1007/978-94-024-1185-0>.
- Denholm, Ian, and Greg Devine. 2013. “Insecticide Resistance.” In *Encyclopedia of Biodiversity: Second Edition*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384719-5.00104-0>.
- Denno, R. F., M. S. McClure, and J. R. Ott. 1995. “Interspecific Interactions in Phytophagous Insects: Competition Reexamined and Resurrected.” *Annual Review of Entomology. Vol. 40*. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.40.1.297>.
- Denno, Robert F., and Deborah L. Finke. 2006. “Multiple Predator Interactions and Food-Web Connectance: Implications for Biological Control.” In *Trophic and Guild in Biological Interactions Control*, edited by Jacques Brodeur and Guy Boivin, 45–70. Dordrecht: Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/1-4020-4767-3_3.
- Denoth, Madlen, Leonardo Frid, and Judith H. Myers. 2002. “Multiple Agents in Biological Control: Improving the Odds?” *Biological Control*. [https://doi.org/10.1016/S1049-9644\(02\)00002-6](https://doi.org/10.1016/S1049-9644(02)00002-6).
- Dermauw, Wannes, Nicky Wybouw, Stephane Rombauts, Björn Menten, John Vontas, Miodrag Grbić, Richard M. Clark, René Feyereisen, and Thomas Van Leeuwen. 2013. “A Link between Host Plant Adaptation and Pesticide Resistance in the Polyphagous Spider Mite *Tetranychus Urticae*.” *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. <https://doi.org/10.1073/pnas.1213214110>.
- Dermo, Robert F., and Merrill A. Peterson. 1995. “Density-Dependent Dispersal and Its Consequences for Population Dynamics.” In *Population Dynamics*. <https://doi.org/10.1016/b978-012159270-7/50007-5>.
- Descombes, Patrice, Alan Kergunteuil, Gaëtan Glauser, Sergio Rasmann, and Loïc Pellissier. 2020. “Plant Physical and Chemical Traits Associated with Herbivory in Situ and under

- a Warming Treatment.” *Journal of Ecology*. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13286>.
- Després, Laurence, Jean Philippe David, and Christiane Gallet. 2007. “The Evolutionary Ecology of Insect Resistance to Plant Chemicals.” *Trends in Ecology and Evolution*. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.02.010>.
- Di, Ning, Kai Zhang, Fan Zhang, Su Wang, and Tong Xian Liu. 2018. “Polyculture and Monoculture Affect the Fitness, Behavior and Detoxification Metabolism of Bemisia Tabaci (Hemiptera: Aleyrodidae).” *Frontiers in Physiology*. <https://doi.org/10.3389/fphys.2018.01392>.
- Dianzinga, Niry T, Marie-Ludders Moutoussamy, Joëlle Sadeyen, Lala H R Ravaomanarivo, and Enric Frago. 2020. “The Interacting Effect of Habitat Amount, Habitat Diversity and Fragmentation on Insect Diversity along Elevational Gradients.” *Journal of Biogeography* 47 (11): 2377–91. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/jbi.13959>.
- Duggins, David O. 1980. “Kelp Beds and Sea Otters: An Experimental Approach.” *Ecology*. <https://doi.org/10.2307/1937405>.
- Egan, Scott P., and Daniel J. Funk. 2006. “Individual Advantages to Ecological Specialization: Insights on Cognitive Constraints from Three Conspecific Taxa.” *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3382>.
- Ehrlich, Paul R., and Peter H. Raven. 1964. “Butterflies and Plants: A Study in Coevolution.” *Evolution*. <https://doi.org/10.2307/2406212>.
- Ekholm, Adam, Ayco J.M. Tack, Pertti Pulkkinen, and Tomas Roslin. 2020. “Host Plant Phenology, Insect Outbreaks and Herbivore Communities – The Importance of Timing.” *Journal of Animal Ecology*. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13151>.
- Eliyahu, Dorit, Andrew C McCall, Marina Lauck, Ana Trakhtenbrot, and Judit L Bronstein. 2015. “Minute Pollinators: The Role of Thrips (Thysanoptera) as Pollinators of Pointleaf Manzanita, *Arctostaphylos Pungens* (Ericaceae).” *Journal of Pollination Ecology*. [https://doi.org/10.26786/1920-7603\(2015\)10](https://doi.org/10.26786/1920-7603(2015)10).
- Ellis, Willem N., and Albertine C. Ellis-Adam. 2019. “To Make a Meadow It Takes a Clover and a Bee: The Entomophilous Flora of N.W. Europe and Its Insects.” *Bijdragen Tot de Dierkunde*. <https://doi.org/10.1163/26660644-06304001>.
- Elton, Charles S. 1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants. The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. <https://doi.org/10.1007/978-1-4899-7214-9>.
- Emden, H. F. van, V. F. Eastop, R. D. Hughes, and M. J. Way. 1969. “The Ecology of Myzus Persicae.” *Annual Review of Entomology*. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.14.010169.001213>.
- Erb, Matthias, and Christelle A.M. Robert. 2016. “Sequestration of Plant Secondary Metabolites by Insect Herbivores: Molecular Mechanisms and Ecological Consequences.” *Current Opinion in Insect Science*. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2015.11.005>.
- Fan, Meng, Bingbing Zhang, and Michael Yi Li. 2010. “Mechanisms for Stable Coexistence in an Insect Community.” *Mathematical Biosciences and Engineering*. <https://doi.org/10.3934/mbe.2010.7.603>.
- Farrell, Brian D. 1998. “‘Inordinate Fondness’ Explained: Why Are There so Many Beetles?” *Science*. <https://doi.org/10.1126/science.281.5376.555>.
- Fauth, J. E., and W. J. Resetarits. 1991. “Interactions between the Salamander *Siren Intermedia* and the Keystone Predator *Notophthalmus Viridescens*.” *Ecology*. <https://doi.org/10.2307/1940585>.
- Feder, Jeffrey L., and Kenneth E. Filchak. 1999. “It’s about Time: The Evidence for Host Plant-Mediated Selection in the Apple Maggot Fly, *Rhagoletis Pomonella*, and Its Implications for Fitness Trade-Offs in Phytophagous Insects.” In *Entomologia*

- Experimentalis et Applicata*. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.1999.00486.x>.
- Feeny, Paul. 1976. "Plant Apparency and Chemical Defense." In *Biochemical Interaction Between Plants and Insects*. https://doi.org/10.1007/978-1-4684-2646-5_1.
- Ferrenberg, Scott M., and Robert F. Denno. 2003. "Competition as a Factor Underlying the Abundance of an Uncommon Phytophagous Insect, the Salt-Marsh Planthopper *Delphacodes Penedetecta*." *Ecological Entomology*. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2003.00479.x>.
- Finke, Deborah L., and Robert F. Denno. 2005. "Predator Diversity and the Functioning of Ecosystems: The Role of Intraguild Predation in Dampening Trophic Cascades." *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00832.x>.
- . 2006. "Spatial Refuge from Intraguild Predation: Implications for Prey Suppression and Trophic Cascades." *Oecologia*. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0443-y>.
- Finke, Deborah, and William Snyder. 2010. "Conserving the Benefits of Predator Biodiversity." *Biological Conservation* 143 (October): 2260–69. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.03.022>.
- Frago, Enric. 2016. "Interactions between Parasitoids and Higher Order Natural Enemies: Intraguild Predation and Hyperparasitoids." *Current Opinion in Insect Science*. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2016.02.005>.
- Fry, James D. 1989. "Evolutionary Adaptation to Host Plants in a Laboratory Population of the Phytophagous Mite *Tetranychus Urticae* Koch." *Oecologia*. <https://doi.org/10.1007/BF00378969>.
- Futuyma, D. J., and G. Moreno. 1988. "The Evolution of Ecological Specialization." *Annual Review of Ecology and Systematics*. Vol. 19. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.19.110188.001231>.
- G. P. Opit, B. Peterson, D. R. Gillespie, R. A. Costello. 1997. "The Life Cycle and Management of *Echinothrips Americanus* (Thysanoptera: Thripidae)." *Journal of the Entomological Society of British Columbia*.
- Gandiwa, Edson. 2013. "Top-down and Bottom-up Control of Large Herbivore Populations: A Review of Natural and Human-Induced Influences." *Tropical Conservation Science*. <https://doi.org/10.1177/194008291300600404>.
- Gillon, Yves. 1976. "Stratégies Démographiques Chez Les Insectes, Leurs Processus Biologiques, Par." *Tome*.
- Gliessman, Stephen R. 2015. *Agroecology: The Ecology of Sustainable Food Systems*. *Agroecology: The Ecology of Sustainable Food Systems, Second Edition*.
- Goldstein, Jan, and Marcin Zych. 2016. "What If We Lose a Hub? Experimental Testing of Pollination Network Resilience to Removal of Keystone Floral Resources." *Arthropod-Plant Interactions*. <https://doi.org/10.1007/s11829-016-9431-2>.
- Greenop, Arran, Ben A. Woodcock, Andy Wilby, Samantha M. Cook, and Richard F. Pywell. 2018. "Functional Diversity Positively Affects Prey Suppression by Invertebrate Predators: A Meta-Analysis." *Ecology*. <https://doi.org/10.1002/ecy.2378>.
- Grether, Gregory F., Neil Losin, Christopher N. Anderson, and Kenichi Okamoto. 2009. "The Role of Interspecific Interference Competition in Character Displacement and the Evolution of Competitor Recognition." *Biological Reviews*. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2009.00089.x>.
- Gurr, G. M., S. D. Wratten, and P. Barbosa. 2000. "Success in Conservation Biological Control of Arthropods." In *Biological Control: Measures of Success*. https://doi.org/10.1007/978-94-011-4014-0_4.
- Gurr, Geoff M., Steve D. Wratten, William E. Snyder, and Donna M.Y. Read. 2012. *Biodiversity and Insect Pests: Key Issues for Sustainable Management*. *Biodiversity and Insect Pests: Key Issues for Sustainable Management*.

- <https://doi.org/10.1002/9781118231838>.
- Hairston, Nelson G., Frederick E. Smith, and Lawrence B. Slobodkin. 1960. "Community Structure, Population Control, and Competition." *The American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/282146>.
- Halaj, J., and D. H. Wise. 2001. "Terrestrial Trophic Cascades: How Much Do They Trickle?" *American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/319190>.
- Handel, S. N. 2014. "Dispersal Ecology and Evolution." *Ecological Restoration*. <https://doi.org/10.3368/er.32.4.464>.
- Hanley, Mick E., Byron B. Lamont, Meredith M. Fairbanks, and Christine M. Rafferty. 2007. "Plant Structural Traits and Their Role in Anti-Herbivore Defence." *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2007.01.001>.
- Hartley, S. E., and T. H. Jones. 2003. "Plant Diversity and Insect Herbivores: Effects of Environmental Change in Contrasting Model Systems." In *Oikos*. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12566.x>.
- Hartmann, T., C. Theuring, T. Beuerle, E. A. Bernays, and M. S. Singer. 2005. "Acquisition, Transformation and Maintenance of Plant Pyrrolizidine Alkaloids by the Polyphagous Arctiid *Grammia geneura*." *Insect Biochemistry and Molecular Biology*. <https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2005.05.011>.
- Hong, Feng, Hong Liang Han, Po Pu, Dong Wei, Jia Wang, and Yinghong Liu. 2019. "Effects of Five Host Plant Species on the Life History and Population Growth Parameters of *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae)." *Journal of Insect Science*. <https://doi.org/10.1093/jisesa/iez094>.
- Hooper, D. U., F. S. Chapin, J. J. Ewel, A. Hector, P. Inchausti, S. Lavorel, J. H. Lawton, et al. 2005. "Effects of Biodiversity on Ecosystem Functioning: A Consensus of Current Knowledge." *Ecological Monographs*. <https://doi.org/10.1890/04-0922>.
- Hunter, Mark D., George C. Varley, and George R. Gradwell. 1997. "Estimating the Relative Roles of Top-down and Bottom-up Forces on Insect Herbivore Populations: A Classic Study Revisited." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.17.9176>.
- Huston, Michael A. 1997. "Hidden Treatments in Ecological Experiments: Re-Evaluating the Ecosystem Function of Biodiversity." *Oecologia*. <https://doi.org/10.1007/s004420050180>.
- Hutchinson, G. E. 1959. "Homage to Santa Rosalia or Why Are There So Many Kinds of Animals?" *The American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/282070>.
- Inouye, Richard S., Gregory S. Byers, and James H. Brown. 1980. "Effects of Predation and Competition on Survivorship, Fecundity, and Community Structure of Desert Annuals." *Ecology*. <https://doi.org/10.2307/1939043>.
- Irwin, Rebecca E., Judith L. Bronstein, Jessamyn S. Manson, and Leif Richardson. 2010. "Nectar Robbing: Ecological and Evolutionary Perspectives." *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120330>.
- Ives, A. R., B. J. Cardinale, and W. E. Snyder. 2005. "Erratum: A Synthesis of Subdisciplines: Predator-Prey Interactions, and Biodiversity and Ecosystem Functioning (*Ecology Letters* (2005) 8 (102-116))." *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00789.x>.
- Ives, Anthony R., Bradley J. Cardinale, and William E. Snyder. 2005. "A Synthesis of Subdisciplines: Predator-Prey Interactions, and Biodiversity and Ecosystem Functioning." *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00698.x>.
- Ives, Anthony R., and Stephen R. Carpenter. 2007. "Stability and Diversity of Ecosystems." *Science*. <https://doi.org/10.1126/Science.1133258>.
- Janssen, Arne, Marta Montserrat, Reinier HilleRisLambers, André M. de Roos, Angelo

- Pallini, and Maurice W. Sabelis. 2007. "Intraguild Predation Usually Does Not Disrupt Biological Control." In *Trophic and Guild in Biological Interactions Control*. https://doi.org/10.1007/1-4020-4767-3_2.
- Janssen, Arne, Maurice W. Sabelis, Sara Magalhães, Marta Montserrat, and Tessa Van Der Hammen. 2007. "Habitat Structure Affects Intraguild Predation." *Ecology*. <https://doi.org/10.1890/06-1408.1>.
- Jaworski, Coline C., Anaïs Bompard, Laure Genies, Edwige Amiens-Desneux, and Nicolas Desneux. 2013. "Preference and Prey Switching in a Generalist Predator Attacking Local and Invasive Alien Pests." *PLoS ONE*. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0082231>.
- Jonsen, Ian D., and Lenore Fahrig. 1997. "Response of Generalist and Specialist Insect Herbivores to Landscape Spatial Structure." *Landscape Ecology*. <https://doi.org/10.1023/A:1007961006232>.
- Jonsson, Mattias, Riikka Kaartinen, and Cory S. Straub. 2017. "Relationships between Natural Enemy Diversity and Biological Control." *Current Opinion in Insect Science*. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2017.01.001>.
- Kaplan, Ian, and Robert F. Denno. 2007. "Interspecific Interactions in Phytophagous Insects Revisited: A Quantitative Assessment of Competition Theory." *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01093.x>.
- Karadjova, Olya, and Vladimir Krumov. 2003. *Echinothrips Americanus Morgan (Thysanoptera: Thripidae) a New Pest of the Bulgarian Greenhouses*.
- Karban, Richard, and Anurag A. Agrawal. 2002. "Herbivore Offense." *Annual Review of Ecology and Systematics*. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150443>.
- Keefover-Ring, Ken. 2013. "Making Scents of Defense: Do Fecal Shields and Herbivore-Caused Volatiles Match Host Plant Chemical Profiles?" *Chemoecology*. <https://doi.org/10.1007/s00049-012-0117-7>.
- Kirk, W. D.J. 1984. "Pollen-feeding in Thrips (Insecta: Thysanoptera)." *Journal of Zoology*. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1984.tb02364.x>.
- Klein, Alexandra Maria, Bernard E. Vaissière, James H. Cane, Ingolf Steffan-Dewenter, Saul A. Cunningham, Claire Kremen, and Teja Tscharntke. 2007. "Importance of Pollinators in Changing Landscapes for World Crops." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3721>.
- Koyama, Yoshitaka, Izumi Yao, and Shin Ichi Akimoto. 2004. "Aphid Galls Accumulate High Concentrations of Amino Acids: A Support for the Nutrition Hypothesis for Gall Formation." *Entomologia Experimentalis et Applicata*. <https://doi.org/10.1111/j.0013-8703.2004.00207.x>.
- Lang, Jennifer M. 2013. "Species Interactions and Competition." *Nature Education*.
- Lecoq, Lucie, Aude Ernoult, and Cendrine Mony. 2021. "Past Landscape Structure Drives the Functional Assemblages of Plants and Birds." *Scientific Reports*. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-82851-8>.
- Lehman, C. L., and D. Tilman. 2000. "Biodiversity, Stability, and Productivity in Competitive Communities." *American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/303402>.
- Lenth, Russell V. 2016. "Least-Squares Means: The R Package Lsmeans." *Journal of Statistical Software*. <https://doi.org/10.18637/jss.v069.i01>.
- Letourneau, D. K., and B. Goldstein. 2001. "Pest Damage and Arthropod Community Structure in Organic vs. Conventional Tomato Production in California." *Journal of Applied Ecology*. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2001.00611.x>.
- Letourneau, Deborah K., Julie A. Jedlicka, Sara G. Bothwell, and Carlo R. Moreno. 2009. "Effects of Natural Enemy Biodiversity on the Suppression of Arthropod Herbivores in Terrestrial Ecosystems." *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120320>.

- Levine, Jonathan M., Jordi Bascompte, Peter B. Adler, and Stefano Allesina. 2017. "Beyond Pairwise Mechanisms of Species Coexistence in Complex Communities." *Nature*. <https://doi.org/10.1038/nature22898>.
- Losey, John E., and Robert F. Denno. 1998. "Positive Predator-Predator Interactions: Enhanced Predation Rates and Synergistic Suppression of Aphid Populations." *Ecology*. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[2143:PPPIEP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[2143:PPPIEP]2.0.CO;2).
- Losey, John E., Anthony R. Ives, Jason Harmon, Ford Ballantyne, and Carrie Brown. 1997. "A Polymorphism Maintained by Opposite Patterns of Parasitism and Predation." *Nature*. <https://doi.org/10.1038/40849>.
- Luan, Jun Bo, Jing Xu, Ke Ke Lin, Myron P. Zalucki, and Shu Sheng Liu. 2012. "Species Exclusion Between an Invasive and an Indigenous Whitefly on Host Plants with Differential Levels of Suitability." *Journal of Integrative Agriculture*. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(12\)60006-9](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(12)60006-9).
- Lublinkhof, John, and David E Foster. 2014. "Development and Reproductive Capacity of *Frankliniella Occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae) Reared at Three Temperatures." *Journal of the Kansas Entomological Society*.
- Lydie Suty. 2010. *LA LUTTE BIOLOGIQUE : Vers de Nouveaux Équilibres Écologiques*. Edited by Éditions Quae. 1ère édit.
- MacArthur, Robert. 1955. "Fluctuations of Animal Populations and a Measure of Community Stability." *Ecology*. <https://doi.org/10.2307/1929601>.
- Martin, Konrad, and Joachim Sauerborn. 2012. *Agroecology*. *Agroecology*. https://doi.org/10.1007/978-94-007-5917-6_1.
- May, R. M. 1973. "Stability and Complexity in Model Ecosystems: Monographs in Population Biology." *Princeton University Press, Princeton, NJ*.
- Mayhew, Peter J. 1997. "Adaptive Patterns of Host-Plant Selection by Phytophagous Insects." *Oikos*. <https://doi.org/10.2307/3546884>.
- McNaughton, S. J. 1977. "Diversity and Stability of Ecological Communities: A Comment on the Role of Empiricism in Ecology." *The American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/283181>.
- Menge, B. A., E. L. Berlow, C. A. Blanchette, S. A. Navarrete, and S. B. Yamada. 1994. "The Keystone Species Concept: Variation in Interaction Strength in a Rocky Intertidal Habitat." *Ecological Monographs*. <https://doi.org/10.2307/2937163>.
- Messenger, P S. 1975. "PARASITES, PREDATORS, AND POPULATION DYNAMICS." In .
- Messing, Russell H., and Mark G. Wright. 2006. "Biological Control of Invasive Species: Solution or Pollution?" *Frontiers in Ecology and the Environment*. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2006\)004\[0132:BCOISS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2006)004[0132:BCOISS]2.0.CO;2).
- Metzger, Chase W., and Ann Hajek. 2004. "Natural Enemies. An Introduction to Biological Control." *Journal of Range Management*. <https://doi.org/10.2307/4003989>.
- Middleton, Beth, and Jim Grace. 2004. "Biodiversity and Ecosystem Functioning: Synthesis and Perspectives." *Restoration Ecology*. <https://doi.org/10.1111/j.1061-2971.2004.120401.x>.
- Mitchell, Carolyn, Rex M. Brennan, Julie Graham, and Alison J. Karley. 2016. "Plant Defense against Herbivorous Pests: Exploiting Resistance and Tolerance Traits for Sustainable Crop Protection." *Frontiers in Plant Science*. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01132>.
- Moghadas, Mona, and Hossein Allahyari. 2017. "Effect of Prey and Pollen on Interactions between *Typhlodromus Bagdasarjani* and *Phytoseiulus Persimilis* (Acari: Phytoseiidae) on Cucumber (Cucurbitaceae)." *Canadian Entomologist*. <https://doi.org/10.4039/tce.2017.28>.

- Montoya, José M., Miguel A. Rodríguez, and Bradford A. Hawkins. 2003. "Food Web Complexity and Higher-Level Ecosystem Services." *Ecology Letters*.
<https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00469.x>.
- Morin, Peter J. 1981. "Predatory Salamanders Reverse the Outcome of Competition among Three Species of Anuran Tadpoles." *Science*.
<https://doi.org/10.1126/science.212.4500.1284>.
- . 2011. *Community Ecology*. *Community Ecology*.
<https://doi.org/10.1002/9781444341966>.
- Morris, William F. 1996. "Mutualism Denied? Nectar-Robbing Bumble Bees Do Not Reduce Female or Male Success of Bluebells." *Ecology*. <https://doi.org/10.2307/2265542>.
- Murphy, Shannon M., John T. Lill, M. Deane Bowers, and Michael S. Singer. 2014. "Enemy-Free Space for Parasitoids." *Environmental Entomology*.
<https://doi.org/10.1603/EN13201>.
- Naher, Najmoon, Md Wahedul Islam, M Khalequzzaman, and Mohd Mainul Haque. 1970. "Study on the Developmental Stages of Spider Mite (*Tetranychus Urticae* Koch) Infesting Country Bean." *Journal of Bio-Science*. <https://doi.org/10.3329/jbs.v16i0.3751>.
- Natural Enemies of Insect Pests in Neotropical Agroecosystems*. 2019. *Natural Enemies of Insect Pests in Neotropical Agroecosystems*. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-24733-1>.
- Navarrkte, Sergio A., and Bruch A. Menge. 1996. "Keystone Predation and Interaction Strength: Interactive Effects of Predators on Their Main Prey." *Ecological Monographs*.
<https://doi.org/10.2307/2963488>.
- Newton, Erika, James M. Bullock, and Dave Hodgson. 2009. "Bottom-up Effects of Glucosinolate Variation on Aphid Colony Dynamics in Wild Cabbage Populations." *Ecological Entomology*. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2009.01111.x>.
- Nikolakakis, N.N., J.T. Margaritopoulos, and J.A. Tsitsipis. 2003. "Performance of Myzus Persicae (Hemiptera: Aphididae) Clones on Different Host-Plants and Their Host Preference." *Bulletin of Entomological Research*. <https://doi.org/10.1079/ber2003230>.
- Oerke, E. C. 2006. "Crop Losses to Pests." *Journal of Agricultural Science*.
<https://doi.org/10.1017/S0021859605005708>.
- Ollerton, Jeff, Rachael Winfree, and Sam Tarrant. 2011. "How Many Flowering Plants Are Pollinated by Animals?" *Oikos*. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x>.
- Omkar. 2016. *Ecofriendly Pest Management for Food Security*. *Ecofriendly Pest Management for Food Security*. <https://doi.org/10.1016/C2014-0-04228-1>.
- Paine, Robert T. 1966. "Food Web Complexity and Species Diversity." *The American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/282400>.
- Paini, Dean R., Joe E. Funderburk, and Stuart R. Reitz. 2008. "Competitive Exclusion of a Worldwide Invasive Pest by a Native. Quantifying Competition between Two Phytophagous Insects on Two Host Plant Species." *Journal of Animal Ecology*.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01324.x>.
- Pearson, Dean E., and Ragan M. Callaway. 2003. "Indirect Effects of Host-Specific Biological Control Agents." *Trends in Ecology and Evolution*.
[https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00188-5](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00188-5).
- . 2005. "Indirect Nontarget Effects of Host-Specific Biological Control Agents: Implications for Biological Control." In *Biological Control*.
<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2005.05.011>.
- Pekár, Stano. 2014. "Comparative Analysis of Passive Defences in Spiders (Araneae)." *Journal of Animal Ecology*. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12177>.
- Pelletier, F., D. Garant, and A. P. Hendry. 2009. "Eco-Evolutionary Dynamics." *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0027>.

- Pérez-Lachaud, Gabriela, Tim Batchelor, and Ian Hardy. 2004. "Wasp Eat Wasp: Facultative Hyperparasitism and Intra-Guild Predation by Bethyloid Wasps." *Biological Control* 30 (June): 149–55. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2004.03.003>.
- Philpott, Stacy M. 2013. "Biodiversity and Pest Control Services." In *Encyclopedia of Biodiversity: Second Edition*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384719-5.00344-0>.
- Pimentel, David. 1961. "Species Diversity and Insect Population Outbreaks." *Annals of the Entomological Society of America*. <https://doi.org/10.1093/aesa/54.1.76>.
- "Plant-Animal Interactions: An Evolutionary Approach." 2003. *Choice Reviews Online*. <https://doi.org/10.5860/choice.40-4600>.
- Polis, G. A., C. A. Myers, and R. D. Holt. 1989a. "The Ecology and Evolution of Intraguild Predation: Potential Competitors That Eat Each Other." *Annual Review of Ecology and Systematics*. Vol. 20. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.20.110189.001501>.
- Polis, G A, C A Myers, and R D Holt. 1989b. "The Ecology and Evolution of Intraguild Predation: Potential Competitors That Eat Each Other." *Annual Review of Ecology and Systematics* 20 (1): 297–330. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.20.110189.001501>.
- Price, Peter W. 1994. "Phylogenetic Constraints, Adaptive Syndromes, and Emergent Properties: From Individuals to Population Dynamics." *Researches on Population Ecology*. <https://doi.org/10.1007/BF02515079>.
- Price, Peter W., Robert F. Denno, Micky D. Eubanks, Deborah L. Finke, and Ian Kaplan. 2011. *Insect Ecology*. *Insect Ecology*. <https://doi.org/10.1017/cbo9780511975387>.
- Proffit, Magali, Mohammed A Khallaf, David Carrasco, Mattias C Larsson, and Peter Anderson. 2015. "'Do You Remember the First Time?' Host Plant Preference in a Moth Is Modulated by Experiences during Larval Feeding and Adult Mating." *Ecology Letters* 18 (4): 365–74. <https://doi.org/10.1111/ele.12419>.
- Ramirez, Ricardo A., and William E. Snyder. 2009. "Scared Sick? Predator-Pathogen Facilitation Enhances Exploitation of a Shared Resource." *Ecology*. <https://doi.org/10.1890/08-1941.1>.
- Reichstein, Birte, Arne Schröder, Lennart Persson, and André M. De Roos. 2013. "Habitat Complexity Does Not Promote Coexistence in a Size-Structured Intraguild Predation System." *Journal of Animal Ecology*. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2012.02032.x>.
- Reitz, Stuart R., and John T. Trumble. 2002. "Competitive Displacement among Insects and Arachnids." *Annual Review of Entomology*. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.47.091201.145227>.
- Richards, Lora A., Lee A. Dyer, Matthew L. Forister, Angela M. Smilanich, Craig D. Dodson, Michael D. Leonard, and Christopher S. Jeffrey. 2015. "Phytochemical Diversity Drives Plant-Insect Community Diversity." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. <https://doi.org/10.1073/pnas.1504977112>.
- Rios, Rodrigo S., Maritza Cárdenas, Kely González, Mónica F. Cisternas, Patricia C. Guerra, Andrea P. Loayza, and Ernesto Gianoli. 2013. "Effects of Host Plant and Maternal Feeding Experience on Population Vital Rates of a Specialized Leaf Beetle." *Arthropod-Plant Interactions*. <https://doi.org/10.1007/s11829-012-9225-0>.
- Risch, Stephen J., and C. Ronald Carroll. 1982. "Effect of a Keystone Predaceous Ant, *Solenopsis Geminata*, on Arthropods in a Tropical Agroecosystem." *Ecology*. <https://doi.org/10.2307/1940138>.
- Root, Richard B. 1973. "Organization of a Plant-Arthropod Association in Simple and Diverse Habitats: The Fauna of Collards (*Brassica Oleracea*)." *Ecological Monographs*. <https://doi.org/10.2307/1942161>.
- Roscher, Christiane, Alexandra Weigelt, Raphael Proulx, Elisabeth Marquard, Jens Schumacher, Wolfgang W. Weisser, and Bernhard Schmid. 2011. "Identifying Population- and Community-Level Mechanisms of Diversity-Stability Relationships in

- Experimental Grasslands.” *Journal of Ecology*. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01875.x>.
- Rosenheim, Jay A. 2007. “Intraguild Predation: New Theoretical and Empirical Perspectives.” *Ecology*. <https://doi.org/10.1890/07-0790.1>.
- Rosenheim, Jay A., Tobias E. Glik, Rachel E. Goeriz, and Birgitta Rämert. 2004. “Linking a Predator’s Foraging Behavior with Its Effects on Herbivore Population Suppression.” *Ecology*. <https://doi.org/10.1890/03-0825>.
- Rosenheim, Jay A., Harry K. Kaya, Lester E. Ehler, James J. Marois, and Bruce A. Jaffee. 1995. “Intraguild Predation among Biological-Control Agents: Theory and Evidence.” *Biological Control*. <https://doi.org/10.1006/bcon.1995.1038>.
- Rosenheim, Jay A., Lawrence R. Wilhoit, and Christine A. Armer. 1993. “Influence of Intraguild Predation among Generalist Insect Predators on the Suppression of an Herbivore Population.” *Oecologia*. <https://doi.org/10.1007/BF00317517>.
- Rosenheim, Jay, David Limburg, and Ramana Colfer. 1999. “Impact of Generalist Predators on a Biological Control Agent, *Chrysoperla Carnea*: Direct Observations.” *Ecological Applications - ECOL APPL* 9 (May): 409–17. <https://doi.org/10.2307/2641128>.
- Roskov, Y., L. Abucay, T. Orrell, D. Nicolson, C. Flann, N. Bailly, P. Kirk, et al. 2016. “Species 2000 & ITIS Catalogue of Life, 2016 Annual Checklist. Digital Resource at [www.Catalogueoflife.Org/Annual-Checklist/2016](http://www.catalogueoflife.org/annual-checklist/2016).” *Species 2000: Naturalis, Leiden, the Netherlands*.
- Rudolf, Volker H.W. 2012. “Seasonal Shifts in Predator Body Size Diversity and Trophic Interactions in Size-Structured Predator-Prey Systems.” *Journal of Animal Ecology*. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01935.x>.
- Rusch, Adrien, Muriel Valantin-Morison, Jean Pierre Sarthou, and Jean Roger-Estrade. 2010. *Biological Control of Insect Pests in Agroecosystems. Effects of Crop Management, Farming Systems, and Seminatural Habitats at the Landscape Scale: A Review. Advances in Agronomy*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-385040-9.00006-2>.
- Russell, Edmund P. 1989. “Enemies Hypothesis: A Review of the Effect of Vegetational Diversity on Predatory Insects and Parasitoids.” *Environmental Entomology*. <https://doi.org/10.1093/ee/18.4.590>.
- Ryszkowski, L, Jerzy Karg, G Margarit, M G Paoletti, and R Glotin. 2021. “Above-Ground Insect Biomass in Agricultural Landscape of Europe. In Bunce R.G.H., Ryszkowski L. & Paoletti M.G. (Eds): *Landscape Ecology and Agroecosystems*,” May.
- Sanders, Dirk, Louis Sutter, and F. J.Frank van Veen. 2013. “The Loss of Indirect Interactions Leads to Cascading Extinctions of Carnivores.” *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1111/ele.12096>.
- Savković, Uroš, Mirko Đorđević, Darka Šešlija Jovanović, Jelica Lazarević, Nikola Tucić, and Biljana Stojković. 2016. “Experimentally Induced Host-Shift Changes Life-History Strategy in a Seed Beetle.” *Journal of Evolutionary Biology*. <https://doi.org/10.1111/jeb.12831>.
- Schoonhoven, L. M., T. Jermy, and J. J. A. van Loon. 1998. *Insect-Plant Biology. Insect-Plant Biology*. <https://doi.org/10.1007/978-1-4899-3200-6>.
- Schoonhoven, L. M., T. Jermy, J. J. A. van Loon, L. M. Schoonhoven, T. Jermy, and J. J. A. van Loon. 1998. “Insects and Flowers: The Beauty of Mutualism.” In *Insect-Plant Biology*. https://doi.org/10.1007/978-1-4899-3200-6_11.
- Schowalter, Timothy. 2006. *Insect Ecology. Insect Ecology*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-088772-9.X5022-5>.
- Schowalter, Timothy D. 2013. *Insects and Sustainability of Ecosystem Services. Insects and Sustainability of Ecosystem Services*. <https://doi.org/10.1201/b14911>.
- Shinen, J. S., and S. G. Morgan. 2009. “Mechanisms of Invasion Resistance: Competition

- among Intertidal Mussels Promotes Establishment of Invasive Species and Displacement of Native Species.” *Marine Ecology Progress Series*.
<https://doi.org/10.3354/meps07982>.
- Singh, T. V.K., and J. Satyanarayana. 2009. “Insect Outbreaks and Their Management.” In *Integrated Pest Management*. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8992-3_13.
- Snow, D. W., and John N. Thompson. 1984. “Interaction and Coevolution.” *The Journal of Animal Ecology*. <https://doi.org/10.2307/4546>.
- Snyder, M. J., and J. I. Glendinning. 1996. “Causal Connection between Detoxification Enzyme Activity and Consumption of a Toxic Plant Compound.” *Journal of Comparative Physiology - A Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*.
<https://doi.org/10.1007/bf00222792>.
- Snyder, Gretchen B., Deborah L. Finke, and William E. Snyder. 2008. “Predator Biodiversity Strengthens Aphid Suppression across Single- and Multiple-Species Prey Communities.” *Biological Control*. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2007.09.006>.
- Snyder, W. E., and A. R. Ives. 2001. “Generalist Predators Disrupt Biological Control by a Specialist Parasitoid.” *Ecology*. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[0705:GPDBCB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[0705:GPDBCB]2.0.CO;2).
- Snyder, William E. 2019. “Give Predators a Complement: Conserving Natural Enemy Biodiversity to Improve Biocontrol.” *Biological Control*.
<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2019.04.017>.
- Snyder, William E., and Anthony R. Ives. 2003. “Interactions between Specialist and Generalist Natural Enemies: Parasitoids, Predators, and Pea Aphid Biocontrol.” *Ecology*.
[https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[0091:IBSAGN\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[0091:IBSAGN]2.0.CO;2).
- Snyder, William E., Gretchen B. Snyder, Deborah L. Finke, and Cory S. Straub. 2006a. “Predator Biodiversity Strengthens Herbivore Suppression.” *Ecology Letters*.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00922.x>.
- . 2006b. “Predator Biodiversity Strengthens Herbivore Suppression.” *Ecology Letters*.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00922.x>.
- Stiling, Peter. 2004. “Biological Control Not on Target.” *Biological Invasions*.
<https://doi.org/10.1023/B:BINV.0000022130.54793.b7>.
- Stojković, Biljana, Uroš Savković, Mirko Đorđević, and Nikola Tucić. 2014. “Host-Shift Effects on Mating Behavior and Incipient Pre-Mating Isolation in Seed Beetle.” *Behavioral Ecology* 25 (3): 553–64. <https://doi.org/10.1093/beheco/aru015>.
- Stone, J. R. 2000. “Phenotypic Evolution: A Reaction Norm Perspective . Carl D. Schlichting , Massimo Pigliucci .” *The Quarterly Review of Biology*. <https://doi.org/10.1086/393292>.
- Strasberg, Dominique, Mathieu Rouget, David Richardson, Stéphane Baret, and Joel Dupont. 2005. “An Assessment of Habitat Diversity and Transformation on La Reunion Island (Mascarene Islands, Indian Ocean) as a Basis for Identifying Broad-Scale Conservation Priorities.” *Biodiversity and Conservation* 14 (November): 3015–32.
<https://doi.org/10.1007/s10531-004-0258-2>.
- Straub, Cory S., and William E. Snyder. 2006. “Species Identity Dominates the Relationship between Predator Biodiversity and Herbivore Suppression.” *Ecology*.
<https://doi.org/10.1890/05-0599>.
- . 2008. “Increasing Enemy Biodiversity Strengthens Herbivore Suppression on Two Plant Species.” *Ecology*. <https://doi.org/10.1890/07-0657.1>.
- Sun, Di Bing, Yin Quan Liu, Li Qin, Jing Xu, Fang Fang Li, and Shu Sheng Liu. 2013. “Competitive Displacement between Two Invasive Whiteflies: Insecticide Application and Host Plant Effects.” *Bulletin of Entomological Research*.
<https://doi.org/10.1017/S0007485312000788>.
- Tang, Junfeng, and Shurong Zhou. 2011. “The Importance of Niche Differentiation for

- Coexistence on Large Scales.” *Journal of Theoretical Biology*.
<https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2010.12.025>.
- Tenow, Olle, and Helena Bylund. 2000. “Recovery of a *Betula Pubescens* Forest in Northern Sweden after Severe Defoliation by *Epirrita Autumnata* .” *Journal of Vegetation Science*.
<https://doi.org/10.2307/3236555>.
- Terry, J Christopher D, J Chen, and O T Lewis. 2021. “Natural Enemies Have Inconsistent Impacts on the Coexistence of Competing Species.” *BioRxiv*.
<https://doi.org/10.1101/2020.08.27.270389>.
- Thies, Carsten, Ingolf Steffan-Dewenter, and Teja Tschardt. 2003. “Effects of Landscape Context on Herbivory and Parasitism at Different Spatial Scales.” In *Oikos*.
<https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12567.x>.
- Tilman, D., and D. Wedin. 1991. “Plant Traits and Resource Reduction for Five Grasses Growing on a Nitrogen Gradient.” *Ecology*. <https://doi.org/10.2307/2937208>.
- Tilman, David. 1999. “The Ecological Consequences of Changes in Biodiversity: A Search for General Principles.” In *Ecology*. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[1455:tecoci\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[1455:tecoci]2.0.co;2).
- Tilmon, Kelley Jean. 2008. *Specialization, Speciation, and Radiation: The Evolutionary Biology of Herbivorous Insects*. *Specialization, Speciation, and Radiation: The Evolutionary Biology of Herbivorous Insects*. [https://doi.org/10.1653/0015-4040\(2008\)91\[351:ssarte\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1653/0015-4040(2008)91[351:ssarte]2.0.co;2).
- Tooker, John F., Matthew E. O’Neal, and Cesar Rodriguez-Saona. 2020. “Balancing Disturbance and Conservation in Agroecosystems to Improve Biological Control.” *Annual Review of Entomology*. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-011019-025143>.
- Tucić, N., S. Mikuljanac, and O. Stojković. 1997. “Genetic Variation and Covariation among Life History Traits in Populations of *Acanthoscelides Obtectus* Maintained on Different Hosts.” *Entomologia Experimentalis et Applicata*. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.1997.00255.x>.
- Vanblaricom, G. R., and J. A. Estes. 1988. “The Community Ecology of Sea Otters.” *The Community Ecology of Sea Otters*. [https://doi.org/10.1016/0304-3800\(91\)90110-m](https://doi.org/10.1016/0304-3800(91)90110-m).
- Vargas, R. I., W. A. Walsh, and T. Nishida. 1995. “Colonization of Newly Planted Coffee Fields: Dominance of Mediterranean Fruit Fly over Oriental Fruit Fly (Diptera: Tephritidae).” *Journal of Economic Entomology*. <https://doi.org/10.1093/jee/88.3.620>.
- Vidal, Mayra C., and Shannon M. Murphy. 2018. “Bottom-up vs. Top-down Effects on Terrestrial Insect Herbivores: A Meta-Analysis.” *Ecology Letters*.
<https://doi.org/10.1111/ele.12874>.
- Wagner, David L., Eliza M. Grames, Matthew L. Forister, May R. Berenbaum, and David Stopak. 2021. “Insect Decline in the Anthropocene: Death by a Thousand Cuts.” *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*.
<https://doi.org/10.1073/PNAS.2023989118>.
- Walker, K., and R. Frederick. 2019. “Entomological Risks of Genetically Engineered Crops.” In *Encyclopedia of Environmental Health*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.11677-X>.
- Weibull, Ann Christin, and Örjan Östman. 2003. “Species Composition in Agroecosystems: The Effect of Landscape, Habitat, and Farm Management.” *Basic and Applied Ecology*.
<https://doi.org/10.1078/1439-1791-00173>.
- Weisser, W.W. W, E Siemann, and E. Sieman. 2004. “The Various Effects of Insects on Ecosystem Functioning - Table of Contents.” In *Insects and Ecosystem Function*.
- Weninger, E. J., and R. S. Inouye. 2008. “Insect Community Response to Plant Diversity and Productivity in a Sagebrush-Steppe Ecosystem.” *Journal of Arid Environments*.
<https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2007.04.005>.

- Werner, Earl E., and Scott D. Peacor. 2003. "A Review of Trait-Mediated Indirect Interactions in Ecological Communities." *Ecology*. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[1083:AROTII\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[1083:AROTII]2.0.CO;2).
- Wilby, A., S. C. Villareal, L. P. Lan, K. L. Heong, and M. B. Thomas. 2005. "Functional Benefits of Predator Species Diversity Depend on Prey Identity." *Ecological Entomology*. <https://doi.org/10.1111/j.0307-6946.2005.00717.x>.
- Wilby, Andrew, and Matthew B. Thomas. 2002. "Natural Enemy Diversity and Pest Control: Patterns of Pest Emergence with Agricultural Intensification." *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00331.x>.
- Wootton, J. T. 1994. "The Nature and Consequences of Indirect Effects in Ecological Communities." *Annual Review of Ecology and Systematics*. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.25.110194.002303>.
- Xue, Y., C. A. Bahlai, A. Frewin, C. M. McCreary, L. E. Des Marceaux, A. W. Schaafsma, and R. H. Hallett. 2012. "Intraguild Predation of the Aphid Parasitoid *Aphelinus Certus* by *Coccinella Septempunctata* and *Harmonia Axyridis*." *BioControl*. <https://doi.org/10.1007/s10526-012-9439-1>.
- Yee, Wee L., Michael W. Klaus, Dong H. Cha, Charles E. Linn, Robert B. Goughnour, and Jeffrey L. Feder. 2012. "Abundance of Apple Maggot, *Rhagoletis Pomonella*, across Different Areas in Central Washington, with Special Reference to Black-Fruited Hawthorns." *Journal of Insect Science*. <https://doi.org/10.1673/031.012.12401>.
- Zalucki, M. P., L. P. Brower, and A. Alonso-M. 2001. "Detrimental Effects of Latex and Cardiac Glycosides on Survival and Growth of First-Instar Monarch Butterfly Larvae *Danaus Plexippus* Feeding on the Sandhill Milkweed *Asclepias Humistrata*." *Ecological Entomology*. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2001.00313.x>.
- Zhang, Kai, Siliang Lin, Yinqiu Ji, Chenxue Yang, Xiaoyang Wang, Chunyan Yang, Hesheng Wang, Haisheng Jiang, Rhett D. Harrison, and Douglas W. Yu. 2016. "Plant Diversity Accurately Predicts Insect Diversity in Two Tropical Landscapes." *Molecular Ecology*. <https://doi.org/10.1111/mec.13770>.
- Zhang, Yanwen, Yong Wang, and Youhao Guo. 2007. "Effects of Nectar-Robbing on Plant Reproduction and Evolution." *Frontiers of Biology in China*. <https://doi.org/10.1007/s11515-007-0068-5>.

Discussion générale

Discussion générale.

I. L'importance des effets indirects

Dans les écosystèmes naturels, plusieurs espèces peuvent interagir simultanément soit de manière directe (comme la prédation et l'herbivorie) soit de manière indirecte (par l'intermédiaire d'une troisième espèce). Ces interactions, quelles soit directes ou indirectes, jouent un rôle important dans la structuration et le fonctionnement des communautés. De nombreuses études se sont focalisées sur les effets directs entre espèces. Toutefois, il y a un intérêt croissant pour tenter de comprendre le rôle et l'importance des effets indirects au sein des écosystèmes. Selon Borrett, Whipple, and Patten (2010), l'intensité des effets indirects peut avoir des conséquences importantes sur la diversité et les interactions entre espèces. Au cours de nos travaux de recherche, nous nous sommes plus particulièrement intéressés aux effets indirects, ceux provoqués par une plante généraliste (*Solanum mauritianum*) et par des ennemis naturels (*Aphidus colemani*, *Phytoseulus persimilis*, et *Nesidiocoris volucer*) sur des espèces d'arthropodes herbivores.

Dans le premier chapitre nous avons exploré l'effet de l'élimination d'une plante généraliste, *S. mauritianum*. Dans les écosystèmes naturels, certaines plantes jouent d'un rôle central comme hôte pour les insectes floricoles. Ces espèces de plantes, qualifiées de « généralistes » par Goldstein and Zych (2016) et d'espèces « cornucopian » par Ellis and Ellis-Adam (2019) se caractérisent par une ressource abondante de fleurs, leur permettant ainsi d'abriter une forte abondance et de nombreuses espèces d'insectes floricoles. Dans notre premier chapitre, nous avons identifié *S. mauritianum* comme une espèce pouvant être une plante potentiellement généraliste pour les thrips, dans la mesure où elle hébergeait une forte diversité d'espèces de thrips en quantité abondante. Afin de comprendre les mécanismes impliqués dans les effets indirects provoqués par la perte de cette plante, nous avons mené une expérimentation de terrain où les fleurs de *S. mauritianum* ont été éliminées manuellement.

Les interactions entre plantes et insectes floricoles ont de tout temps intéressé les écologues (Ollerton, Winfree, and Tarrant 2011). De nombreuses recherches empiriques ont montré que les insectes floricoles peuvent promouvoir la diversité floristique (Bastolla *et al.*,

2009; Benadi *et al.*, 2013; Pauw, 2013). De ce fait, l'élimination des fleurs d'une espèce de plante généraliste aboutirait à la réduction des ressources florales, ce qui aurait une conséquence directe sur la communauté d'insectes au sein de cette espèce et, par extension, un effet indirect sur les autres espèces de plantes ayant en commun les mêmes espèces que la plante généraliste. Notre étude, a ainsi permis de montrer que l'élimination de *S. mauritianum* provoque une augmentation de l'abondance de *F. occidentalis* chez *Ipomoea indica*. Ce résultat a également été observé dans l'étude de Biella et al. (2019) où l'élimination de la plante généraliste *Knautia arvensis* (Caprifoliaceae) a conduit à l'augmentation de l'abondance de « flower visitor » (d'insectes floricoles) chez sa plante voisine *Centaurea nigra* (Asteraceae). Toutefois, contrairement à *I. indica*, sur *Lantana camara* nous avons observé non pas une augmentation mais une diminution de l'abondance de *F. occidentalis* et *H. patersonii*.

De nombreuses espèces de thrips floricoles se nourrissent de nectar et de pollen chez de nombreuses espèces de plantes à fleurs (Kirk 1984). Cette activité a pour conséquence de détruire la structure florale des plantes, et par extension, des organes floraux tels que les nectaires et les ovules (Zhang, Wang, and Guo 2007), ce qui provoque une baisse de la valeur sélective de la plante (effet négatif). Toutefois, de nombreuses études ont mis en évidence l'existence de thrips pollinisateurs, dont l'effet sur les plantes serait au contraire bénéfique. Ainsi, des changements d'abondance chez les thrips, en conséquence de l'élimination de *S. mauritianum*, pourrait ainsi avoir un effet indirect sur *I. indica* et *L. camara*. Irwin et al. (2010) dans leur étude sur l'impact des insectes "nectar robbing" (voleurs de nectar) sur la population de plantes, ont montré qu'ils sont susceptibles d'influencer la densité des populations de ces derniers ; cette influence avait ainsi pour conséquence une réduction de la biomasse, de la croissance et de la production de semences des plantes du fait de l'activité des insectes voleurs de nectar. Toutefois, cet effet négatif des nectarivores/pollinivores n'est pas observé lorsque ces derniers sont également pollinisateurs, et bien au contraire, ils ont normalement un effet positif sur les plantes à fleurs (Morris 1996). Le rôle de la pollinisation est en effet capital pour certains végétaux (entomophiles), Klein et al. (2007) ont montré que les pollinisateurs sont essentiels pour le maintien et le développement de la diversité et de la production des plantes. De ce fait, il serait ainsi possible que la disparition de *S. mauritianum* puisse aussi bien aboutir à un effet indirect négatif que positif sur *L. camara* et *I. indica* en fonction de la nature des thrips impactés. D'après Eliyahu et al. (2015) et Ananthakrishnan (1982), l'espèce *F. occidentalis*, phytophage ravageur de nombreuses cultures, présente des

capacités à polliniser les plantes à fleurs, bien qu'il se nourrisse de nectar et de pollen. Cette espèce donc pourrait ainsi avoir un rôle positif sur les plantes *L. camara* et *I. indica*. D'après nos résultats, l'élimination de *S. mauritianum* peut provoquer donc un effet indirect positif sur *I. indica* (du fait de l'augmentation de l'abondance du thrips) mais un effet indirect négatif sur *L. camara* (dû à la diminution de *F. occidentalis*). Concernant l'espèce *H. patersonii*, nous avons observé que l'élimination de *S. mauritianum* aboutit à une diminution de l'abondance de cette dernière, toutefois, nous ignorons si cette espèce a un rôle dans la pollinisation afin de pouvoir déterminer avec précision les conséquences des effets indirects de *S. mauritianum*.

Les effets indirects provoqués par des ennemis naturels sont d'une importance capitale dans les écosystèmes naturels (Wootton 1994), et ils ont été étudiés dans les chapitres 2 et 3 de cette thèse. Déterminer comment un prédateur ou un parasitoïde sont susceptibles de provoquer un effet indirect demeure une entreprise pertinente afin d'apporter davantage de compréhension au domaine du biocontrôle. Ces effets indirects pourraient ainsi avoir un impact sur la coexistence des espèces au sein d'une communauté. Dans le cadre de notre travail, nous avons tenté de déterminer quels sont les mécanismes qui entrent en jeu dans la coexistence et la survie des espèces d'herbivores, et comment les effets indirects provoqués par un ennemi naturel jouent un rôle primordial sur ces espèces. Tout comme la prédation, la compétition interspécifique fut longtemps considérée comme un des processus majeurs ayant un impact sur la coexistence des espèces au sein des communautés (Chase et al. 2002). En effet, lorsque deux espèces d'herbivores sont en compétition, et qu'un compétiteur supérieur prend le dessus sur l'exploitation de la ressource commune, le compétiteur inférieur entre en extinction, ce phénomène est appelé exclusion compétitive. Toutefois, cette règle fut remise en cause par le Paradoxe dit d'Hutchinson, selon cette hypothèse, de nombreux mécanismes permettent la coexistence de plusieurs espèces au sein d'une communauté. Dans un réseau d'herbivorie, les plantes hôtes sont les principaux supports de différenciation de niches écologiques. Selon Tang and Zhou (2011), la différenciation des niches écologiques est le principal mécanisme permettant la coexistence entre espèces. On observe dans ce cas un déplacement de niche pour chacune. Ce principe s'oppose à l'idée d'exclusion compétitive où l'une des espèces conduit l'autre à l'extinction. Dans son étude, MacArthur (1958) a montré la coexistence de plusieurs espèces de Parulines (Passeriformes : Parulidae) sur un même espace. Les cinq espèces de Parulines fréquentent chacune le haut des conifères. Les cinq espèces occupent donc la même niche mais différemment car certaines se nourrissent aux extrémités des branches, d'autres dans les parties intérieures ou encore sur l'écorce et le lichen

des branches. Les zones d'alimentation diffèrent mais également l'utilisation pour la reproduction avec des périodes un peu différentes. Ces Parulines passent donc d'une niche identique à des niches différentes par la différenciation de celles-ci.

Beaucoup d'études se sont donc consacrées à la compréhension de la coexistence entre espèces appartenant aux mêmes niveaux trophiques, à l'instar des herbivores. Néanmoins, peu d'études ont tenté de comprendre quel scénario serait susceptible de se produire lorsqu'un niveau trophique supérieur s'ajoute à la communauté, en d'autres termes, lorsqu'un ensemble d'espèces herbivores sont en compétition, comment la présence de leurs ennemis naturels serait susceptible de moduler les interactions entre espèces? Et de jouer ainsi un rôle dans la coexistence entre espèces d'une même communauté?

Dans le cadre du second chapitre de thèse, nous avons tenté de comprendre comment la présence d'un ennemi naturel d'un compétiteur supérieur est susceptible de provoquer un effet indirect, empêchant le compétiteur inférieur d'entrer en extinction, et favorisant ainsi la coexistence entre les espèces au sein d'une communauté. Les résultats de notre expérimentation ont montré que le prédateur spécialiste *P. persimilis* provoquait un effet indirect positif sur la population de thrips *E. americanus* sur les plants d'haricot. De même, nous avons observé que le parasitoïde *A. colemani* présentait le même effet sur les plantes de tabac. Ces résultats d'un effet indirect positif d'un ennemi naturel sur un herbivore concordent avec ceux obtenus par plusieurs auteurs (Inouye, Byers, and Brown 1980; Paine 1966; Caswell 1978). Bien que notre étude soit réalisée dans des conditions contrôlées (microcosmes insect-proof) où la dispersion est limitée, elle donne un aperçu intéressant du rôle de la prédation sur la coexistence des herbivores qui s'attaquent à différentes plantes. Nos résultats concordent également avec les conclusions apportées par Chesson (2000), en effet, les prédateurs peuvent aider au maintien de la diversité s'ils deviennent des spécialistes d'une espèce de proie, ou s'ils ont un impact différent sur chaque espèce à laquelle ils s'attaquent. Dans ces cas-là, la densité de chaque espèce de proie est réduite, ce qui diminue la compétition pour les ressources. Pour ce qui est de la coexistence des espèces par un ennemi naturel dans un écosystème naturel, Brown (1989), soutient l'idée que la prédation est capable de maintenir la coexistence parmi un ensemble d'espèces proies en compétition. Cette interaction a été suggérée comme un facteur majeur déterminant la structure de certaines communautés. Le mécanisme proposé par Brown (1989) est le suivant : un prédateur peut augmenter la persistance d'une espèce A en s'attaquant à une espèce B plus compétitrice que

A, diminuant ainsi la compétition interspécifique entre ces deux proies. Sans prédateur, l'espèce A aurait été supplantée par l'espèce B, mais en présence du prédateur on peut observer une coexistence des 3 espèces.

La majorité des études se sont principalement focalisées sur les effets indirects des ennemis naturels sur l'abondance des effectifs, sans prendre en compte un mécanisme extrêmement important : les changements de traits d'histoire de vie. En effet, d'après Lang (2013), il existe un autre mécanisme permettant à une espèce d'éviter l'exclusion compétitive. Ce mécanisme repose essentiellement sur des changements de traits d'histoires de vie et des stratégies de dispersion. Ces mécanismes permettant non seulement de réduire les interactions compétitives mais également d'accroître les opportunités pour de nouvelles colonisations et d'acquisition de nutriments. Dans le cadre de notre étude, nous avons justement observé des changements de traits d'histoire de vie de l'espèce de thrips *E. americanus* suite à un effet indirect positif d'un ennemi naturel, permettant ainsi à ce dernier de se développer sur une plante de qualité suboptimale. Ce changement de traits d'histoire de vie chez le thrips semble permettre aux thrips de mieux se maintenir sur tabac. A ce jour, nous ne connaissons aucune étude ayant pu observer l'effet indirect d'un ennemi naturel sur les changements de traits d'histoire de vie d'une espèce herbivore, ce qui fait de notre étude un travail original.

Dans le troisième chapitre de cette thèse, et étant donné la complexité de la communauté étudiée, des effets indirects ont certainement eu lieu au cours des 20 semaines de relevés. Parmi ces effets indirects figure l'effet positif de la présence de *N. volucer* sur *T. urticae*. Cet effet est à nouveau très probablement un commensalisme indirect puisque le prédateur a eu un effet positif sur *T. urticae* suite à sa prédation sur ces compétiteurs *M. persicae* et *E. americanus*. D'autres études sont nécessaires, cependant, pour mieux clarifier ces effets, par exemple pour évaluer la préférence de ce prédateur quand il est exposé à deux proies, ou à une seule.

Globalement, et comme suggéré par Werner and Peacor (2003), même si notre étude n'a pas été conçue pour évaluer explicitement l'impact des effets indirects, nous avons observé que ces effets sont susceptibles d'être très importants dans les différents chapitres de cette thèse. L'émergence de ces effets est inhérente à la complexité des communautés avec lesquelles nous avons travaillé. Ces effets ne seraient pas observés dans des communautés

plus simples, et notre travail s'ajoute à l'ensemble des études qui s'intéressent aux communautés complexes qui représentent des situations proches de la nature.

II. La diversité des ennemis naturels et la suppression des herbivores

Depuis près d'un siècle, l'immense diversité des espèces présentes dans les communautés écologiques a motivé les écologues à s'intéresser aux mécanismes maintenant cette diversité ainsi qu'à ceux qui maintiennent la coexistence des espèces au sein des communautés (Levine et al. 2017). On sait que la diversité des espèces est un déterminant majeur, peut-être même le principal déterminant, de la dynamique et du fonctionnement des communautés et des écosystèmes terrestres. Dans les relations plantes-insectes, de nombreuses expériences, des explorations théoriques et des études observationnelles ont été conduites afin de comprendre le rôle de la diversité sur le fonctionnement et la structure des communautés de plantes, d'herbivores et de leurs ennemis naturels (Middleton and Grace 2004). Ces études visent aussi à comprendre le rôle de cette diversité sur les services écosystémiques tels que la production primaire, le cycle de transfert de matière entre les plantes et le sol, le biocontrôle, etc.

Le service écosystémique qui nous a intéressé le plus dans cette étude a été le biocontrôle, en effet, selon Dainese et al. (2019), il existerait une corrélation positive entre la diversité des ennemis naturels et la suppression des herbivores. La question que nous nous sommes posée et que nous avons testé expérimentalement était de savoir si la combinaison de plusieurs espèces d'ennemis naturels, parasitoïdes et prédateurs, aboutit à une meilleure suppression des herbivores. En effet, dans le cadre du troisième chapitre de thèse, nous avons tenté de comprendre quel scénario serait susceptible de se produire en termes d'abondance et de stabilité des herbivores lorsqu'il y a une augmentation de la richesse spécifique des ennemis naturels. Cette question a également été testée indirectement dans le cadre du second chapitre où expérience a été réalisée avec des ennemis naturels tous deux spécialistes, et de nombreuses études confirment un impact positif de ces derniers sur la coexistence entre herbivores (Terry, Chen, and Lewis 2021). Comme mentionné précédemment, cet effet est observé quand les ennemis naturels spécialistes sont associés à des herbivores plus compétitifs, et ils arrivent à réduire leurs pullulations en permettant la coexistence avec des herbivores moins compétitifs. La question qui devrait être ainsi posée serait de savoir si une

combinaison d'ennemis naturels aussi bien spécialistes que généralistes serait susceptible de favoriser également la coexistence et la stabilité des espèces au sein d'une communauté ? Cette question a été abordée dans le chapitre 3 de la thèse, en effet, nous avons observé que le prédateur généraliste *Nesidiocoris volucer* n'a pas joué un rôle important sur la stabilité de la communauté. Néanmoins, son rôle sur la suppression des herbivores était déterminant. En effet, les résultats de notre étude ont montré que en présence du *N. volucer*, une diminution significative a été observée pour le puceron *M. persicae* et le thrips *E. americanus*.

Il est important de pouvoir comprendre ces relations, non seulement pour le biocontrôle mais également pour comprendre la stabilité et la coexistence des espèces dans les communautés naturelles. En effet, un des résultats phare du troisième chapitre de thèse a montré que contrairement à nos attentes, et dans le cas de notre communauté de travail, la suppression des herbivores n'est due ni à la diversité (richesse spécifique) des espèces d'ennemis naturels, ni aux liens trophiques totaux, ni même aux liens de prédatons intraguiltes (prédation entre ennemis naturels). Cette suppression est due uniquement à la présence ou l'absence de l'espèce généraliste *N. volucer*. Ce résultat, comme nous l'avons dit, est proche des observations décrites par Paine (1966) concernant les espèces dites « keystone ». Dans ce chapitre nous avons également tenté de comprendre le rôle des ennemis naturels dans le maintien de la diversité des herbivores. L'analyse de la stabilité des espèces d'herbivores (par le calcul du coefficient de variation), a montré que la présence de cette même espèce keystone avait pour effet d'augmenter la variabilité en abondance (c'est à dire diminuer la stabilité) de deux herbivores sur trois. Nos résultats nous permettent ainsi de penser que dans les écosystèmes naturels, différents mécanismes jouent un rôle dans le maintien de la stabilité et de la coexistence entre espèces ; parmi ces mécanismes figure la présence des espèces « clé de voûte » dont l'effet est disproportionné regard de sa population. C'est ce que MacArthur (1972) qualifie de “strong interactor”, stipulant que lorsqu'une espèce appartenant à cette dernière catégorie est retirée d'une communauté, des changements de structure sont observés, et cela serait susceptible d'aboutir à des phénomènes d'extinction. De nombreuses études concordent ainsi avec nos résultats, en effet, plusieurs études expérimentales ou théoriques ont permis de montrer qu'en conséquence d'interactions directes et indirectes entre espèces, l'élimination d'une espèce clef provoquerait une baisse de stabilité pouvant perturber ainsi la coexistence entre espèces (Borrvall et al., 2000; Sole and Montoya, 2001; Dunne et al., 2002; Ebenman et al., 2004).

Dans les communautés très diverses, les ennemis naturels s'engagent souvent en des interactions antagoniques. De nombreuses études se sont focalisées sur l'impact de la prédation intra-guilde sur la suppression des herbivores, et par extension, sur la réussite d'un programme de lutte biologique. Bon nombre d'études expérimentales sont arrivées à la conclusion que la prédation intra-guilde pourrait en effet perturber le taux de prédation ou de parasitisme d'un ennemi naturel sur une proie (W. E. Snyder and Ives 2001). Dans le cadre de notre travail, nous avons accordé une grande importance à la prédation intraguilde au cours du troisième chapitre. En effet, nous avons tenté de déterminer s'il existe une relation entre le nombre de liens de prédation intra-guilde (liens prédateurs-prédateurs) et la suppression des herbivores. Nos résultats montrent que la prédation intra-guilde n'a eu aucun effet sur la dynamique des herbivores. Notre étude concorde ainsi avec celle de Janssen et al. (2007) qui avancent que deux facteurs peuvent induire l'absence d'effet de l'IGP sur la suppression des herbivores parce qu'ils réduisent les rencontres entre les ennemis naturels : i) la structure de l'environnement (présence de domaties, trichomes, refuges, etc), ii) et la complexité du réseau trophique. Afin de comprendre par quel mécanisme et dans quelles conditions l'effet de l'IGP devient nul, il est important de rappeler que, dans la définition proposée par Polis, Myers, and Holt (1989), la prédation intra-guilde survient lorsqu'une espèce d'ennemi naturel consomme une autre espèce d'ennemi naturel et ce malgré la présence d'un herbivore. Au vu de notre modèle d'étude, les ennemis naturels sur lesquels nous avons travaillé sont susceptibles de se prédater entre eux, par exemple, la punaise prédatrice *N. volucer* et la coccinelle *Cheilomenes sulphurea* sont en théorie tout à fait aptes à consommer des pucerons parasités, et donc à provoquer une prédation intra-guilde vis-à-vis du parasitoïde *A. colemani* (Xue et al. 2012). Néanmoins, si cette interaction complexe était suffisamment importante, l'impact des liens d'IGP aurait été assurément plus fort dans la suppression des herbivores. Nous pensons en effet que la prédation intra-guilde a certainement été présente dans nos communautés, mais que l'effet joué par *N. volucer* à lui seul était tel que l'effet de l'IGP est devenu négligeable.

Un résultat a toutefois particulièrement attiré notre attention ; lorsqu'on écarte les communautés où *N. volucer* était présent en nous focalisant uniquement sur les communautés contenant *C. sulphurea* et *A. colemani*. On observe ce qui semble être un phénomène de persistance des populations du parasitoïde grâce à la présence de la coccinelle (**Figure n° 11**). En effet, la présence du parasitoïde seul aboutit à une extinction des populations de pucerons et de parasitoïdes dès la dixième semaine. En revanche, en présence de la coccinelle, on observe un maintien des populations du parasitoïde et des pucerons pendant une durée de 20

semaines. Ce résultat est en accord avec l'idée de Frago (2016) que la présence de la prédation intra-guille pourrait favoriser la coexistence de deux espèces d'ennemis naturels sur le long terme. Davantage de tests et d'expérimentations avec plusieurs systèmes avec ou sans prédation intra-guille seraient ainsi une perspective pour comprendre ce type d'interaction.

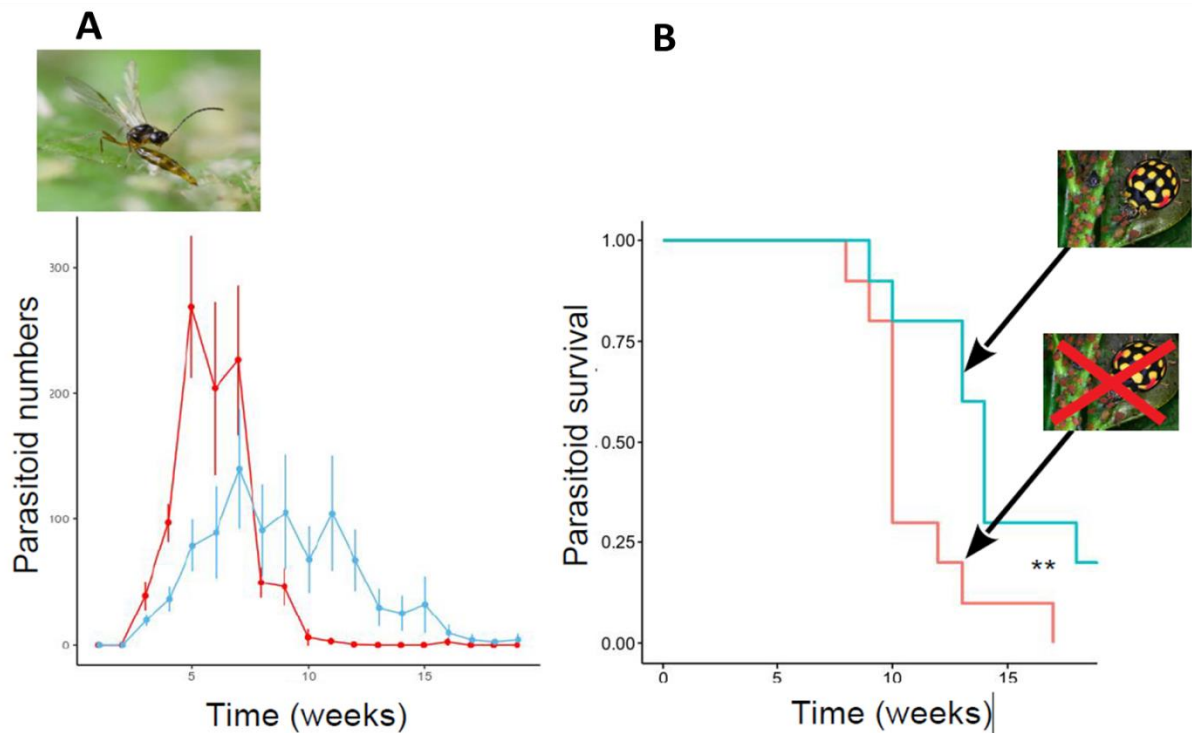


Figure n°11. (a) Abondance du parasitoïde *Aphidius colemani* au sein de la communauté 6 (en rouge) et de la communauté 7 (en bleu) en fonction du temps (semaines). (b) Courbe de survie du parasitoïde *A. colemani* au sein de la communauté 6 (en rouge) et 7 (en bleu) en fonction du temps (semaines). La communauté 6 se caractérise par une absence de coccinelle *Cheilomenes sulphurea* tandis que la communauté 7 se caractérise par sa présence.

Une partie des expérimentations réalisées au cours de cette thèse a été menée dans des cages de microcosme de 40x40x40 cm. La taille de ces dernières est réduite par rapport aux conditions réelles où évoluent et se développent les herbivores et ennemis naturels, à l'instar des milieux naturels, des serres ou des parcelles cultivées. Ainsi, notre dispositif expérimental a certainement limité les capacités de dispersion de chacun de nos protagonistes. Selon Handel (2014), de nombreuses espèces se dispersent lorsqu'elles sont soumises à des milieux qui se caractérisent par une mauvaise qualité des ressources alimentaires (par exemple : une

plante hôte de qualité sub-optimale) ou une forte pression de prédation (par exemple : présence d'un ennemi naturel sur une plante hôte de l'herbivore). Cette dispersion n'était pas possible au sein de nos cages, c'est donc une contrainte pour les arthropodes que nous avons étudiés. Une autre contrainte de nos cages est étroitement liée à leur petite taille, elles ne permettraient probablement pas à les arthropodes de trouver des refuges, ce qui est une autre stratégie importante pour échapper à la compétition ou à la prédation (Morin 2011). Afin d'apporter des solutions à toutes ces contraintes, il serait intéressant de réaliser des expériences dans de plus grands espaces, par exemple dans des mésocosmes de plus grand volume, ou dans des serres. Une autre solution intéressante serait de relier les cages insect-proof entre elles par des tubes et créer de cette manière des communautés connectées par la dispersion (ou meta-communautés). Ce serait là une autre façon d'étudier l'effet de la dispersion sur les dynamiques des communautés étudiées.

III. Perspective.

a. Les traits du paysage ou comment l'impact de l'élimination d'une plante généraliste dépend de l'environnement

De nombreuses études ont mis en évidence l'existence d'un lien entre la structure du paysage et la biodiversité (Ryszkowski et al. 2021; Jonsen and Fahrig 1997; Thies, Steffan-Dewenter, and Tschardtke 2003; Weibull and Östman 2003). En effet, les paysages se caractérisent par de nombreux traits à l'instar de la fragmentation, de la quantité d'habitat ainsi que de l'hétérogénéité (Lecoq, Ernoult, and Mony 2021). A l'île de La Réunion, les paysages se caractérisent par une variabilité d'habitats naturels (on y compte cinq types de végétation) ainsi qu'une hétérogénéité du paysage végétal (Strasberg et al. 2005).

Depuis les travaux de Dianzinga et al. (2020) sur les effets des traits de paysages sur la diversité des communautés de thrips à La Réunion, ces recherches ont permis d'observer que la quantité d'habitat non urbain a des effets positifs sur la richesse spécifique et la composition des communautés de thrips, mais que cet effet était particulièrement fort au sein des paysages hétérogènes. Néanmoins, ces communautés étaient insensibles à la fragmentation. Les résultats de ses travaux montrent ainsi l'impact significatif de certains traits du paysage sur les communautés de thrips à La Réunion. Dans le cadre d'une perspective à notre premier chapitre, il serait intéressant de réaliser des analyses de données

plus approfondies prenant en compte l'effet de ces composantes paysagères. L'objectif sera de déterminer si l'effet du traitement (élimination des fleurs de *S. mauritianum*) dépend des composantes paysagères, par exemple s'il y a certaines caractéristiques du paysage qui rendent l'effet du traitement d'élimination des fleurs plus ou moins fort.

b. Traits d'histoire de vie et lutte biologique : une relation méconnue mais réelle

Les insectes herbivores peuvent changer de plante hôte afin de coloniser une plante de qualité sub-optimale. Par exemple, dans le cas d'un « enemy free space-hypothesis », où un herbivore ne colonise pas une plante présentant un ennemi naturel, afin d'éviter la prédation. Lorsque un changement de plante hôte a lieu quatre processus sont mis en place : 1) accepter la nouvelle plante hôte pour l'oviposition et l'alimentation, 2) surmonter les différences chimiques et nutritionnelles entre l'ancienne et la nouvelle plante hôte 3) compléter avec succès un cycle de vie entier jusqu'à obtenir des adultes fertiles, enfin 4) à long terme, développer des adaptations comportementales et physiologiques au sein de la nouvelle plante hôte. Toutes ces étapes affectent de nombreux traits d'histoire de vie chez l'insecte ainsi que le comportement reproductif (Stojković et al. 2014; Proffit et al. 2015). Dans le cadre de notre second chapitre de thèse, nous avons tenté de déterminer les changements de traits d'histoire de vie chez l'*E. americanus*. Rappelons que, par rapport à la modalité témoin (absence d'ennemis naturels), nous avons observé une proportion d'*E. americanus* plus élevée sur tabac que sur haricot lorsque le parasitoïde *A. colemani* éliminait les populations du puceron *Myzus persicae* sur le tabac. Ce changement de proportion, certainement lié à un effet indirect positif de l'ennemi naturel sur le thrips, nous amène à proposer une expérimentation complémentaire (avec des résultats inattendus) visant uniquement la compréhension des changements de traits d'histoire de vie chez *E. americanus* lorsque ce dernier se développe sur une plante de qualité sub-optimale. Nous proposons, en perspective, de réaliser une expérience complémentaire constituée de deux modalités, une modalité « Haricot » et une autre « Tabac ». Dans chacune des modalités, il serait intéressant de « forcer » des individus d'*E. americanus* à se développer uniquement sur tabac et uniquement sur haricot. Après le passage de plusieurs semaines, des individus provenant du tabac et du haricot seront prélevés et nourris sur le haricot ou le tabac. Avec cette expérience on pourrait tester deux hypothèses: i) la première est que les thrips originaires du tabac ont un meilleur fitness sur tabac que les thrips originaires du haricot (si cette hypothèse est confirmée alors une adaptation du thrips sur tabac a été observé) et enfin ii) la seconde est que les thrips originaires du tabac ont un

fitness inférieur sur haricot que ceux originaires du haricot (si cette hypothèse est confirmée alors un compromis ou trade-off a été observé). En deuxième phase de cette expérience, il serait intéressant de mesurer différents traits d'histoire de vie (en particulier la capacité reproductive) afin de comparer les populations d'*E. americanus* développées sur tabac à celles développées sur haricot. Ces différences de traits d'histoire de vie seraient ainsi un outil nous permettant de comprendre ce qui s'est passé au sein de notre expérimentation du chapitre 2.

c. Ce n'est pas la quantité mais la qualité des ennemis naturels qui fait la réussite d'un programme de lutte biologique

Les résultats et les conclusions tirées de notre troisième chapitre de thèse nous ont permis d'observer que la suppression des herbivores ne dépend pas du nombre d'espèces d'ennemis naturels mais est étroitement liée à la composition de ces derniers (présence du *N. volucer*). Lorsqu'on s'attarde sur les compositions des ennemis naturels, et surtout sur les caractéristiques de chacun, on observe qu'ils diffèrent au niveau de leurs traits fonctionnels. À titre d'exemple, la taille corporelle de chacune des quatre espèces d'ennemis naturels sur lesquels nous avons mené nos expérimentations (*N. volucer*, *C. sulphurea*, *A. swirskii* et *A. colemani*) diffère radicalement. Assurément, ces traits peuvent avoir un rôle déterminant dans la prédation des herbivores, et donc, par extension, dans la lutte biologique (Jonsson, Kaartinen, and Straub 2017). Les travaux de Greenop et al. (2018) ont permis de mettre en évidence l'existence d'une corrélation positive entre la diversité de traits fonctionnels et la suppression des herbivores. Ainsi, l'amélioration de la lutte biologique via la diversité des ennemis naturels pourrait passer non pas par le nombre d'espèces, mais plutôt par la diversité de traits. Jonsson, Kaartinen, and Straub (2017) ont identifié sept principaux traits qui caractérisent les ennemis naturels : taille du corps, mode de recherche de nourriture, utilisation des micro-habitats, comportement alimentaire, phénologie et rythme nyctéméral d'activité. De nombreux travaux mettent en évidence la complémentarité de niche suite à la combinaison de différents traits fonctionnels d'ennemis naturels, aboutissant ainsi à un effet synergique dans la lutte biologique. Comme perspective à notre troisième chapitre de thèse, nous proposons des expérimentations visant à déterminer les relations entre la diversité des traits fonctionnels et la suppression des herbivores. Pour cela, il serait intéressant mener des expériences où l'on combine plusieurs espèces d'ennemis naturels dont les traits fonctionnels varient de manière significative, et de les soumettre à la présence d'une proie commune. Nous pouvons ainsi créer plusieurs communautés présentant un gradient de diversité de traits

fonctionnels et déterminer la relation entre l'augmentation de la diversité de traits fonctionnels et la suppression des herbivores.

IV. Conclusion générale

Cette thèse est une contribution à la recherche fondamentale en écologie des communautés et à la recherche appliquée en lutte biologique. Ces trois chapitres ont permis d'apporter davantage d'éclaircissement et de compréhension quant aux relations plantes-herbivores-ennemis naturels. D'un point de vue recherche fondamentale, notre premier axe de recherche a permis d'observer que l'élimination d'une plante généraliste n'a montré aucun effet sur l'abondance totale, la richesse spécifique et la structure de la communauté de thrips et ce malgré des changements mineurs en abondance chez deux espèces (*Frankliniella occidentalis* chez *Ipomea indica* et *Lantana camara* ; *Hercinothrips pattersoni* uniquement chez *Lantana camara*). Ce qui est contraire aux résultats de Biella et al. (2019) mais en concordance avec ceux de Goldstein and Zych (2016). Ce résultat nous laisse penser que dans un écosystème naturel, et dans un contexte basé sur la robustesse des réseaux plantes-insectes floricoles, l'exclusion d'une plante ayant une importante ressource florale serait sans effet sur la structure et la communauté d'insectes floricoles.

En parlant de survie et de changements de préférence de plante hôte, nous avons vu dans notre second axe de recherche que dans un milieu où la compétition existe (où un compétiteur inférieur est entouré de compétiteurs supérieurs, et où il existe un risque d'extinction dû à la compétition), la présence d'un ennemi naturel spécialiste des compétiteurs supérieurs peut permettre la coexistence entre les herbivores et aboutir à un effet indirect positif sur le compétiteur inférieur, résultat qui a été également observé par Messenger (1975). Ainsi, ce résultat permet d'apporter davantage d'importance aux rôles des ennemis naturels sur la stabilité et la coexistence des herbivores au sein des milieux naturels. En effet, les ennemis naturels n'ont pas uniquement un rôle de régulateurs des herbivores (dit effet top-down), ils peuvent également permettre d'avoir un rôle de « coexistant » des espèces d'herbivores empêchant ainsi leur extinction. Beaucoup d'études se sont consacrées aux effets des ennemis naturels sur la régulation, néanmoins, peu d'études ont tenté de s'intéresser aux rôles des ennemis naturels dans la coexistence à l'intérieur des niveaux trophiques inférieurs .

Nos résultats concordent avec ceux de Dermo and Peterson (1995) et Messenger (1975). Toutefois, lorsqu'on se penche davantage sur l'effet des ennemis naturels sur la coexistence, notre étude est la seule que nous connaissons ayant montré qu'un ennemi naturel peut, via des interactions indirectes, non seulement provoquer un développement sur une plante de moindre qualité chez un compétiteur inférieur, mais qu'en conséquence de ce développement, provoquer des changements au niveau des traits d'histoire de vie.

Des études réalisées par exemple par Savković et al. (2016), Tucić, Mikuljanac, and Stojković (1997) et Dai et al. (2016) ont effectivement montré, comme nos résultats, que les changements de plante hôte provoquaient des changements au niveau de deux traits d'histoire de vie tels que le temps de développement et le taux de survie, néanmoins, ces études se sont faites indépendamment de la présence d'un ennemi naturel. Ce qui fait l'originalité de notre étude. Enfin, cela permet de montrer que la coexistence est également permise par des changements de plante hôte avec un développement de nouvelles stratégies d'adaptation (traits d'histoire de vie). Dans un contexte de recherche appliquée, notre résultat montre enfin que l'utilisation d'un ennemi naturel face à un compétiteur supérieur, pourrait bien montrer des effets non intentionnels via l'émergence d'une autre espèce d'herbivore au sein d'une parcelle, alors que cette espèce restait précédemment en faible abondance du fait de la compétition. Cette étude montre donc qu'afin d'éviter l'émergence d'une nouvelle espèce de ravageur sur une parcelle, il serait impératif de réaliser une lutte non pas ciblée mais visant l'ensemble des espèces d'herbivores présents au sein d'une parcelle, incluant également les compétiteurs inférieurs susceptibles d'émerger.

Ce qui nous amène donc à notre troisième axe de recherche, en nous demandant si pour remédier au problème rencontré au cours du second axe, la combinaison de plusieurs espèces ne serait pas le « talon d'Achille » des auxiliaires de cultures ? Les résultats obtenus à partir de la combinaison de quatre espèces d'ennemis naturels (dont trois généralistes et un spécialiste), ont permis d'observer que peu importe le nombre d'espèces d'ennemis naturels, les changements d'abondance dépendaient uniquement de la présence ou de l'absence d'une seule espèce, à savoir le prédateur *Nesidiocoris volucer*. En effet, sur quatre espèces d'herbivores, la présence de ce dernier a provoqué la diminution de deux espèces et l'augmentation d'une autre. . Dans un contexte de recherche fondamentale, notre résultat donne plus de précision quant à l'effet d'un « keystone predator » sur une communauté, où sa présence et absence risque aussi bien d'aboutir à un effet de suppression que d'augmentation

des herbivores. Dans un écosystème naturel, ce résultat a été observé dans la nature et les exemples ne sont pas rares : *Solenopsis geminata* s(Risch and Carroll 1982), *Notophthalmus viridescens* (Fauth and Resetarits 1991), *Strongylocentrotus* sp. (Duggins 1980), *Enhydra lutris* (Vanblaricom and Estes 1988), etc. Dans le cadre d'un programme de lutte biologique, ce résultat nous permet de comprendre et d'avoir un regard critique vis-à-vis de la lutte biologique via la combinaison de plusieurs espèces. En effet, le risque zéro n'existe pas, et comme les herbivores s'adaptent toujours aux contraintes de leur environnement, davantage d'expériences seraient à faire afin de mieux garantir l'efficacité de la lutte biologique. Dans le futur, il serait intéressant de faire davantage de tests visant à combiner non pas plusieurs espèces d'ennemis naturels, mais des ennemis avec plusieurs traits fonctionnels différents.

Références bibliographiques

- Adler, Lynn S., Johanna Schmitt, and M. Deane Bowers. 1995. "Genetic Variation in Defensive Chemistry in *Plantago Lanceolata* (Plantaginaceae) and Its Effect on the Specialist Herbivore *Junonia Coenia* (Nymphalidae)." *Oecologia*. <https://doi.org/10.1007/BF00328903>.
- Agosta, Salvatore J. 2006. "On Ecological Fitting, Plant-Insect Associations, Herbivore Host Shifts, and Host Plant Selection." *Oikos*. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.15025.x>.
- Agrawal, Anurag A., and Nile S. Kurashige. 2003. "A Role for Isothiocyanates in Plant Resistance against the Specialist Herbivore *Pieris Rapae*." *Journal of Chemical Ecology*. <https://doi.org/10.1023/A:1024265420375>.
- Ali, Jared G., and Anurag A. Agrawal. 2012. "Specialist versus Generalist Insect Herbivores and Plant Defense." *Trends in Plant Science*. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.02.006>.
- Altieri, Miguel. 2004. *Biodiversity and Pest Management in Agroecosystems*. *Biodiversity and Pest Management in Agroecosystems*. <https://doi.org/10.1201/9781482277937>.
- Ananthakrishnan, T N. 1982. "Thrips and Pollination Biology." *Current Science*.
- Andow, D. A. 1991. "Vegetational Diversity and Arthropod Population Response." *Annual Review of Entomology*. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.36.010191.003021>.
- Andow, David. 1983. "The Extent of Monoculture and Its Effects on Insect Pest Populations with Particular Reference to Wheat and Cotton." *Agriculture, Ecosystems and Environment*. [https://doi.org/10.1016/0167-8809\(83\)90003-8](https://doi.org/10.1016/0167-8809(83)90003-8).
- Ariti, Cono. 2017. "Walter W Stroup, Generalized Linear Mixed Models, Modern Concepts, Methods and Applications . ." *Statistical Methods in Medical Research*. <https://doi.org/10.1177/0962280214563202>.
- Barton, Philip S., and Maldwyn J. Evans. 2017. "Insect Biodiversity Meets Ecosystem Function: Differential Effects of Habitat and Insects on Carrion Decomposition." *Ecological Entomology*. <https://doi.org/10.1111/een.12395>.
- Begon, Michael, Colin R Townsend, and John L Harper. 2006. *Ecology: From Individuals to Ecosystems, 4th Edition*. Blackwell Publishing.
- Benson, J., R. G. Van Driesche, A. Pasquale, and J. Elkinton. 2003. "Introduced Braconid Parasitoids and Range Reduction of a Native Butterfly in New England." *Biological Control*. [https://doi.org/10.1016/S1049-9644\(03\)00058-6](https://doi.org/10.1016/S1049-9644(03)00058-6).
- Berenbaum, M. R., A. R. Zangerl, and K. Lee. 1989. "Chemical Barriers to Adaptation by a Specialist Herbivore." *Oecologia*. <https://doi.org/10.1007/BF00380073>.
- Berenbaum, May R. 2002. "Postgenomic Chemical Ecology: From Genetic Code to Ecological Interactions." *Journal of Chemical Ecology*. <https://doi.org/10.1023/A:1015260931034>.
- Berlacher, Stewart H, and Jeffrey L Feder. 2002. "Sympatric Speciation in Phytophagous Insects: Moving beyond Controversy?" *Annual Review of Entomology* 47: 773–815. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.47.091201.145312>.
- Biella, Paolo, Asma Akter, Jeff Ollerton, Sam Tarrant, Štěpán Janeček, Jana Jersáková, and Jan Klecka. 2019. "Experimental Loss of Generalist Plants Reveals Alterations in Plant-Pollinator Interactions and a Constrained Flexibility of Foraging." *Scientific Reports*. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-43553-4>.
- Billick, Ian, Samantha Hammer, Jennifer S. Reithel, and Patrick Abbot. 2007. "Ant-Aphid Interactions: Are Ants Friends, Enemies, or Both?" *Annals of the Entomological Society of America*. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2007\)100\[887:AIAAFE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2007)100[887:AIAAFE]2.0.CO;2).
- Bind, Raj Bahadur. 2007. "Reproductive Behaviour of a Generalist Aphidophagous Ladybird

- Beetle *Cheilomenes Sexmaculata* (Coleoptera: Coccinellidae).” *International Journal of Tropical Insect Science*. <https://doi.org/10.1017/S1742758407814688>.
- Bográn, Carlos E., Kevin M. Heinz, and Matthew A. Ciomperlik. 2002. “Interspecific Competition among Insect Parasitoids: Field Experiments with Whiteflies as Hosts in Cotton.” *Ecology*. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[0653:ICAIPF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[0653:ICAIPF]2.0.CO;2).
- Boland, Greg J., and Theresa Brimmer. 2004. “Nontarget Effects of Biological Control Agents.” *New Phytologist*. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01149.x>.
- Borrett, Stuart R., Stuart J. Whipple, and Bernard C. Patten. 2010. “Rapid Development of Indirect Effects in Ecological Networks.” *Oikos*. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.18104.x>.
- Bottollier-Curtet, Marion, Anne Marie Planty-Tabacchi, and Eric Tabacchi. 2013. “Competition between Young Exotic Invasive and Native Dominant Plant Species: Implications for Invasions within Riparian Areas.” *Journal of Vegetation Science*. <https://doi.org/10.1111/jvs.12034>.
- Bresch, Cécile, Lydia Ottenwalder, Christine Poncet, and Pia Parolin. 2014. “Tobacco as Banker Plant for *Macrolophus Pygmaeus* to Control *Trialeurodes Vaporariorum* in Tomato Crops.” *Universal Journal of Agricultural Research*.
- Brooks, Mollie E., Kasper Kristensen, Koen J. van Benthem, Arni Magnusson, Casper W. Berg, Anders Nielsen, Hans J. Skaug, Martin Mächler, and Benjamin M. Bolker. 2017. “GlmTMB Balances Speed and Flexibility among Packages for Zero-Inflated Generalized Linear Mixed Modeling.” *R Journal*. <https://doi.org/10.32614/rj-2017-066>.
- Brown, J. S. 1989. “Coexistence on a Seasonal Resource.” *American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/284908>.
- Cardinale, Bradley J., J. Emmett Duffy, Andrew Gonzalez, David U. Hooper, Charles Perrings, Patrick Venail, Anita Narwani, et al. 2012. “Biodiversity Loss and Its Impact on Humanity.” *Nature*. <https://doi.org/10.1038/nature11148>.
- Cardinale, Bradley J., Chad T. Harvey, Kevin Gross, and Anthony R. Ives. 2003. “Biodiversity and Biocontrol: Emergent Impacts of a Multi-Enemy Assemblage on Pest Suppression and Crop Yield in an Agroecosystem.” *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00508.x>.
- Cardinale, Bradley J., Jerome J. Weis, Andy E. Forbes, Kelley J. Tilmon, and Anthony R. Ives. 2006. “Biodiversity as Both a Cause and Consequence of Resource Availability: A Study of Reciprocal Causality in a Predator-Prey System.” *Journal of Animal Ecology*. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01070.x>.
- Caswell, Hal. 1978. “Predator-Mediated Coexistence: A Nonequilibrium Model.” *The American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/283257>.
- . 1983. “Phenotypic Plasticity in Life-History Traits: Demographic Effects and Evolutionary Consequences.” *Integrative and Comparative Biology*. <https://doi.org/10.1093/icb/23.1.35>.
- Catford, Jane A., Michael Bode, and David Tilman. 2018. “Introduced Species That Overcome Life History Tradeoffs Can Cause Native Extinctions.” *Nature Communications*. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-04491-3>.
- Chakraborty, Subhendu. 2015. “The Influence of Generalist Predators in Spatially Extended Predator-Prey Systems.” *Ecological Complexity*. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2015.06.003>.
- Chase, Jonathan M., Peter A. Abrams, James P. Grover, Sebastian Diehl, Peter Chesson, Robert D. Holt, Shane A. Richards, Roger M. Nisbet, and Ted J. Case. 2002. “The Interaction between Predation and Competition: A Review and Synthesis.” *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00315.x>.
- Cheng, Xin Yue, Pei Zhen Xie, Fei Xue Cheng, Ru Mei Xu, and Bing Yan Xie. 2009.

- “Competitive Displacement of the Native Species *Bursaphelenchus mucronatus* by an Alien Species *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematoda: Aphelenchida: Aphelenchoididae): A Case of Successful Invasion.” *Biological Invasions*. <https://doi.org/10.1007/s10530-008-9225-2>.
- Cherrett, J. M., R. van den Bosch, P. S. Messenger, and A. P. Gutierrez. 1983. “An Introduction to Biological Control.” *The Journal of Applied Ecology*. <https://doi.org/10.2307/2403155>.
- Chesson, P. 2000. “Mechanisms of Maintenance of Species Diversity.” *Annual Review of Ecology and Systematics*. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343>.
- Ciros-Pérez, Jorge, María José Carmona, Sara Lapesa, and Manuel Serra. 2004. “Predation as a Factor Mediating Resource Competition among Rotifer Sibling Species.” *Limnology and Oceanography*. <https://doi.org/10.4319/lo.2004.49.1.0040>.
- Costamagna, Alejandro C. 2009. “Trophic and Guild Interactions in Biological Control.” *Environmental Entomology*. <https://doi.org/10.1603/022.038.0446>.
- Dai, Peng, Xiaoqin Shi, Deguang Liu, Zhaohong Ge, Da Wang, Xinjia Dai, Zhihao Yi, and Xiuxiang Meng. 2016. “Life-History Trait Plasticity and Its Relationships with Plant Adaptation and Insect Fitness: A Case Study on the Aphid Sitobion Avenae.” *Scientific Reports*. <https://doi.org/10.1038/srep29974>.
- Dainese, Matteo, Emily A. Martin, Marcelo Aizen, Matthias Albrecht, Ignasi Bartomeus, Riccardo Bommarco, Luisa G. Carvalheiro, et al. 2019. “A Global Synthesis Reveals Biodiversity-Mediated Benefits for Crop Production.” *Science Advances*. <https://doi.org/10.1101/554170>.
- Davies, Nicholas B., John R. Krebs, and Stuart A. West. 2012. *An Introduction to Behavioural Ecology Fourth Edition. Statewide Agricultural Land Use Baseline 2015*.
- DeBach, Paul. 1966. “The Competitive Displacement and Coexistence Principles.” *Annual Review of Entomology*. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.11.010166.001151>.
- Deguine, Jean Philippe, Caroline Gloanec, Philippe Laurent, Alain Ratnadass, and Jean Noël Aubertot. 2017. *Agroecological Crop Protection. Agroecological Crop Protection*. <https://doi.org/10.1007/978-94-024-1185-0>.
- Denholm, Ian, and Greg Devine. 2013. “Insecticide Resistance.” In *Encyclopedia of Biodiversity: Second Edition*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384719-5.00104-0>.
- Denno, R. F., M. S. McClure, and J. R. Ott. 1995. “Interspecific Interactions in Phytophagous Insects: Competition Reexamined and Resurrected.” *Annual Review of Entomology*. Vol. 40. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.40.1.297>.
- Denno, Robert F., and Deborah L. Finke. 2006. “Multiple Predator Interactions and Food-Web Connectance: Implications for Biological Control.” In *Trophic and Guild in Biological Interactions Control*, edited by Jacques Brodeur and Guy Boivin, 45–70. Dordrecht: Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/1-4020-4767-3_3.
- Denoth, Madlen, Leonardo Frid, and Judith H. Myers. 2002. “Multiple Agents in Biological Control: Improving the Odds?” *Biological Control*. [https://doi.org/10.1016/S1049-9644\(02\)00002-6](https://doi.org/10.1016/S1049-9644(02)00002-6).
- Dermauw, Wannes, Nicky Wybouw, Stephane Rombauts, Björn Menten, John Vontas, Miodrag Grbić, Richard M. Clark, René Feyereisen, and Thomas Van Leeuwen. 2013. “A Link between Host Plant Adaptation and Pesticide Resistance in the Polyphagous Spider Mite *Tetranychus urticae*.” *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. <https://doi.org/10.1073/pnas.1213214110>.
- Dermo, Robert F., and Merrill A. Peterson. 1995. “Density-Dependent Dispersal and Its Consequences for Population Dynamics.” In *Population Dynamics*. <https://doi.org/10.1016/b978-012159270-7/50007-5>.
- Descombes, Patrice, Alan Kergunteuil, Gaëtan Glauser, Sergio Rasmann, and Loïc Pellissier.

2020. "Plant Physical and Chemical Traits Associated with Herbivory in Situ and under a Warming Treatment." *Journal of Ecology*. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13286>.
- Després, Laurence, Jean Philippe David, and Christiane Gallet. 2007. "The Evolutionary Ecology of Insect Resistance to Plant Chemicals." *Trends in Ecology and Evolution*. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.02.010>.
- Di, Ning, Kai Zhang, Fan Zhang, Su Wang, and Tong Xian Liu. 2018. "Polyculture and Monoculture Affect the Fitness, Behavior and Detoxification Metabolism of Bemisia Tabaci (Hemiptera: Aleyrodidae)." *Frontiers in Physiology*. <https://doi.org/10.3389/fphys.2018.01392>.
- Dianzinga, Niry T, Marie-Ludders Moutoussamy, Joëlle Sadeyen, Lala H R Ravaomanarivo, and Enric Frago. 2020. "The Interacting Effect of Habitat Amount, Habitat Diversity and Fragmentation on Insect Diversity along Elevational Gradients." *Journal of Biogeography* 47 (11): 2377–91. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/jbi.13959>.
- Duggins, David O. 1980. "Kelp Beds and Sea Otters: An Experimental Approach." *Ecology*. <https://doi.org/10.2307/1937405>.
- Egan, Scott P., and Daniel J. Funk. 2006. "Individual Advantages to Ecological Specialization: Insights on Cognitive Constraints from Three Conspecific Taxa." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3382>.
- Ehrlich, Paul R., and Peter H. Raven. 1964. "Butterflies and Plants: A Study in Coevolution." *Evolution*. <https://doi.org/10.2307/2406212>.
- Ekholm, Adam, Ayco J.M. Tack, Pertti Pulkkinen, and Tomas Roslin. 2020. "Host Plant Phenology, Insect Outbreaks and Herbivore Communities – The Importance of Timing." *Journal of Animal Ecology*. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13151>.
- Eliyahu, Dorit, Andrew C McCall, Marina Lauck, Ana Trakhtenbrot, and Judit L Bronstein. 2015. "Minute Pollinators: The Role of Thrips (Thysanoptera) as Pollinators of Pointleaf Manzanita, *Arctostaphylos Pungens* (Ericaceae)." *Journal of Pollination Ecology*. [https://doi.org/10.26786/1920-7603\(2015\)10](https://doi.org/10.26786/1920-7603(2015)10).
- Ellis, Willem N., and Albertine C. Ellis-Adam. 2019. "To Make a Meadow It Takes a Clover and a Bee: The Entomophilous Flora of N.W. Europe and Its Insects." *Bijdragen Tot de Dierkunde*. <https://doi.org/10.1163/26660644-06304001>.
- Elton, Charles S. 1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. <https://doi.org/10.1007/978-1-4899-7214-9>.
- Emden, H. F. van, V. F. Eastop, R. D. Hughes, and M. J. Way. 1969. "The Ecology of *Myzus Persicae* ." *Annual Review of Entomology*. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.14.010169.001213>.
- Erb, Matthias, and Christelle A.M. Robert. 2016. "Sequestration of Plant Secondary Metabolites by Insect Herbivores: Molecular Mechanisms and Ecological Consequences." *Current Opinion in Insect Science*. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2015.11.005>.
- Fan, Meng, Bingbing Zhang, and Michael Yi Li. 2010. "Mechanisms for Stable Coexistence in an Insect Community." *Mathematical Biosciences and Engineering*. <https://doi.org/10.3934/mbe.2010.7.603>.
- Farrell, Brian D. 1998. "'Inordinate Fondness' Explained: Why Are There so Many Beetles?" *Science*. <https://doi.org/10.1126/science.281.5376.555>.
- Fauth, J. E., and W. J. Resetarits. 1991. "Interactions between the Salamander Siren *Intermedia* and the Keystone Predator *Notophthalmus Viridescens*." *Ecology*. <https://doi.org/10.2307/1940585>.
- Feder, Jeffrey L., and Kenneth E. Filchak. 1999. "It's about Time: The Evidence for Host Plant-Mediated Selection in the Apple Maggot Fly, *Rhagoletis Pomonella*, and Its

- Implications for Fitness Trade-Offs in Phytophagous Insects.” In *Entomologia Experimentalis et Applicata*. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.1999.00486.x>.
- Feeny, Paul. 1976. “Plantapparency and Chemical Defense.” In *Biochemical Interaction Between Plants and Insects*. https://doi.org/10.1007/978-1-4684-2646-5_1.
- Ferrenberg, Scott M., and Robert F. Denno. 2003. “Competition as a Factor Underlying the Abundance of an Uncommon Phytophagous Insect, the Salt-Marsh Planthopper *Delphacodes penedectae*.” *Ecological Entomology*. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2003.00479.x>.
- Finke, Deborah L., and Robert F. Denno. 2005. “Predator Diversity and the Functioning of Ecosystems: The Role of Intraguild Predation in Dampening Trophic Cascades.” *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00832.x>.
- . 2006. “Spatial Refuge from Intraguild Predation: Implications for Prey Suppression and Trophic Cascades.” *Oecologia*. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0443-y>.
- Finke, Deborah, and William Snyder. 2010. “Conserving the Benefits of Predator Biodiversity.” *Biological Conservation* 143 (October): 2260–69. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.03.022>.
- Frago, Enric. 2016. “Interactions between Parasitoids and Higher Order Natural Enemies: Intraguild Predation and Hyperparasitoids.” *Current Opinion in Insect Science*. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2016.02.005>.
- Fry, James D. 1989. “Evolutionary Adaptation to Host Plants in a Laboratory Population of the Phytophagous Mite *Tetranychus urticae* Koch.” *Oecologia*. <https://doi.org/10.1007/BF00378969>.
- Futuyma, D. J., and G. Moreno. 1988. “The Evolution of Ecological Specialization.” *Annual Review of Ecology and Systematics*. Vol. 19. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.19.110188.001231>.
- G. P. Opit, B. Peterson, D. R. Gillespie, R. A. Costello. 1997. “The Life Cycle and Management of *Echinothrips americanus* (Thysanoptera: Thripidae).” *Journal of the Entomological Society of British Columbia*.
- Gandiwa, Edson. 2013. “Top-down and Bottom-up Control of Large Herbivore Populations: A Review of Natural and Human-Induced Influences.” *Tropical Conservation Science*. <https://doi.org/10.1177/194008291300600404>.
- Gillon, Yves. 1976. “Stratégies Démographiques Chez Les Insectes, Leurs Processus Biologiques, Par.” *Tome*.
- Gliessman, Stephen R. 2015. *Agroecology: The Ecology of Sustainable Food Systems*. *Agroecology: The Ecology of Sustainable Food Systems, Second Edition*.
- Goldstein, Jan, and Marcin Zych. 2016. “What If We Lose a Hub? Experimental Testing of Pollination Network Resilience to Removal of Keystone Floral Resources.” *Arthropod-Plant Interactions*. <https://doi.org/10.1007/s11829-016-9431-2>.
- Greenop, Arran, Ben A. Woodcock, Andy Wilby, Samantha M. Cook, and Richard F. Pywell. 2018. “Functional Diversity Positively Affects Prey Suppression by Invertebrate Predators: A Meta-Analysis.” *Ecology*. <https://doi.org/10.1002/ecy.2378>.
- Grether, Gregory F., Neil Losin, Christopher N. Anderson, and Kenichi Okamoto. 2009. “The Role of Interspecific Interference Competition in Character Displacement and the Evolution of Competitor Recognition.” *Biological Reviews*. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2009.00089.x>.
- Gurr, G. M., S. D. Wratten, and P. Barbosa. 2000. “Success in Conservation Biological Control of Arthropods.” In *Biological Control: Measures of Success*. https://doi.org/10.1007/978-94-011-4014-0_4.
- Gurr, Geoff M., Steve D. Wratten, William E. Snyder, and Donna M.Y. Read. 2012. *Biodiversity and Insect Pests: Key Issues for Sustainable Management*. *Biodiversity and*

- Insect Pests: Key Issues for Sustainable Management*.
<https://doi.org/10.1002/9781118231838>.
- Hairston, Nelson G., Frederick E. Smith, and Lawrence B. Slobodkin. 1960. "Community Structure, Population Control, and Competition." *The American Naturalist*.
<https://doi.org/10.1086/282146>.
- Halaj, J., and D. H. Wise. 2001. "Terrestrial Trophic Cascades: How Much Do They Trickle?" *American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/319190>.
- Handel, S. N. 2014. "Dispersal Ecology and Evolution." *Ecological Restoration*.
<https://doi.org/10.3368/er.32.4.464>.
- Hanley, Mick E., Byron B. Lamont, Meredith M. Fairbanks, and Christine M. Rafferty. 2007. "Plant Structural Traits and Their Role in Anti-Herbivore Defence." *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2007.01.001>.
- Hartley, S. E., and T. H. Jones. 2003. "Plant Diversity and Insect Herbivores: Effects of Environmental Change in Contrasting Model Systems." In *Oikos*.
<https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12566.x>.
- Hartmann, T., C. Theuring, T. Beuerle, E. A. Bernays, and M. S. Singer. 2005. "Acquisition, Transformation and Maintenance of Plant Pyrrolizidine Alkaloids by the Polyphagous Arctiid *Grammia geneura*." *Insect Biochemistry and Molecular Biology*.
<https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2005.05.011>.
- Hong, Feng, Hong Liang Han, Po Pu, Dong Wei, Jia Wang, and Yinghong Liu. 2019. "Effects of Five Host Plant Species on the Life History and Population Growth Parameters of *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae)." *Journal of Insect Science*.
<https://doi.org/10.1093/jisesa/iez094>.
- Hooper, D. U., F. S. Chapin, J. J. Ewel, A. Hector, P. Inchausti, S. Lavorel, J. H. Lawton, et al. 2005. "Effects of Biodiversity on Ecosystem Functioning: A Consensus of Current Knowledge." *Ecological Monographs*. <https://doi.org/10.1890/04-0922>.
- Hunter, Mark D., George C. Varley, and George R. Gradwell. 1997. "Estimating the Relative Roles of Top-down and Bottom-up Forces on Insect Herbivore Populations: A Classic Study Revisited." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.17.9176>.
- Huston, Michael A. 1997. "Hidden Treatments in Ecological Experiments: Re-Evaluating the Ecosystem Function of Biodiversity." *Oecologia*.
<https://doi.org/10.1007/s004420050180>.
- Hutchinson, G. E. 1959. "Homage to Santa Rosalia or Why Are There So Many Kinds of Animals?" *The American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/282070>.
- Inouye, Richard S., Gregory S. Byers, and James H. Brown. 1980. "Effects of Predation and Competition on Survivorship, Fecundity, and Community Structure of Desert Annuals." *Ecology*. <https://doi.org/10.2307/1939043>.
- Irwin, Rebecca E., Judith L. Bronstein, Jessamyn S. Manson, and Leif Richardson. 2010. "Nectar Robbing: Ecological and Evolutionary Perspectives." *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120330>.
- Ives, A. R., B. J. Cardinale, and W. E. Snyder. 2005. "Erratum: A Synthesis of Subdisciplines: Predator-Prey Interactions, and Biodiversity and Ecosystem Functioning (*Ecology Letters* (2005) 8 (102-116))." *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00789.x>.
- Ives, Anthony R., Bradley J. Cardinale, and William E. Snyder. 2005. "A Synthesis of Subdisciplines: Predator-Prey Interactions, and Biodiversity and Ecosystem Functioning." *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00698.x>.
- Ives, Anthony R., and Stephen R. Carpenter. 2007. "Stability and Diversity of Ecosystems." *Science*. <https://doi.org/10.1126/Science.1133258>.

- Janssen, Arne, Marta Montserrat, Reinier HilleRisLambers, André M. de Roos, Angelo Pallini, and Maurice W. Sabelis. 2007. "Intraguild Predation Usually Does Not Disrupt Biological Control." In *Trophic and Guild in Biological Interactions Control*. https://doi.org/10.1007/1-4020-4767-3_2.
- Janssen, Arne, Maurice W. Sabelis, Sara Magalhães, Marta Montserrat, and Tessa Van Der Hammen. 2007. "Habitat Structure Affects Intraguild Predation." *Ecology*. <https://doi.org/10.1890/06-1408.1>.
- Jaworski, Coline C., Anaïs Bompard, Laure Genies, Edwige Amiens-Desneux, and Nicolas Desneux. 2013. "Preference and Prey Switching in a Generalist Predator Attacking Local and Invasive Alien Pests." *PLoS ONE*. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0082231>.
- Jonsen, Ian D., and Lenore Fahrig. 1997. "Response of Generalist and Specialist Insect Herbivores to Landscape Spatial Structure." *Landscape Ecology*. <https://doi.org/10.1023/A:1007961006232>.
- Jonsson, Mattias, Riikka Kaartinen, and Cory S. Straub. 2017. "Relationships between Natural Enemy Diversity and Biological Control." *Current Opinion in Insect Science*. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2017.01.001>.
- Kaplan, Ian, and Robert F. Denno. 2007. "Interspecific Interactions in Phytophagous Insects Revisited: A Quantitative Assessment of Competition Theory." *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01093.x>.
- Karadjova, Olya, and Vladimir Krumov. 2003. *Echinothrips Americanus Morgan (Thysanoptera: Thripidae) a New Pest of the Bulgarian Greenhouses*.
- Karban, Richard, and Anurag A. Agrawal. 2002. "Herbivore Offense." *Annual Review of Ecology and Systematics*. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150443>.
- Keefover-Ring, Ken. 2013. "Making Scents of Defense: Do Fecal Shields and Herbivore-Caused Volatiles Match Host Plant Chemical Profiles?" *Chemoecology*. <https://doi.org/10.1007/s00049-012-0117-7>.
- Kirk, W. D.J. 1984. "Pollen-feeding in Thrips (Insecta: Thysanoptera)." *Journal of Zoology*. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1984.tb02364.x>.
- Klein, Alexandra Maria, Bernard E. Vaissière, James H. Cane, Ingolf Steffan-Dewenter, Saul A. Cunningham, Claire Kremen, and Teja Tscharntke. 2007. "Importance of Pollinators in Changing Landscapes for World Crops." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3721>.
- Koyama, Yoshitaka, Izumi Yao, and Shin Ichi Akimoto. 2004. "Aphid Galls Accumulate High Concentrations of Amino Acids: A Support for the Nutrition Hypothesis for Gall Formation." *Entomologia Experimentalis et Applicata*. <https://doi.org/10.1111/j.0013-8703.2004.00207.x>.
- Lang, Jennifer M. 2013. "Species Interactions and Competition." *Nature Education*.
- Lecoq, Lucie, Aude Ernoult, and Cendrine Mony. 2021. "Past Landscape Structure Drives the Functional Assemblages of Plants and Birds." *Scientific Reports*. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-82851-8>.
- Lehman, C. L., and D. Tilman. 2000. "Biodiversity, Stability, and Productivity in Competitive Communities." *American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/303402>.
- Lenth, Russell V. 2016. "Least-Squares Means: The R Package Lsmeans." *Journal of Statistical Software*. <https://doi.org/10.18637/jss.v069.i01>.
- Letourneau, D. K., and B. Goldstein. 2001. "Pest Damage and Arthropod Community Structure in Organic vs. Conventional Tomato Production in California." *Journal of Applied Ecology*. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2001.00611.x>.
- Letourneau, Deborah K., Julie A. Jedlicka, Sara G. Bothwell, and Carlo R. Moreno. 2009. "Effects of Natural Enemy Biodiversity on the Suppression of Arthropod Herbivores in Terrestrial Ecosystems." *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*.

- <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120320>.
- Levine, Jonathan M., Jordi Bascompte, Peter B. Adler, and Stefano Allesina. 2017. "Beyond Pairwise Mechanisms of Species Coexistence in Complex Communities." *Nature*. <https://doi.org/10.1038/nature22898>.
- Losey, John E., and Robert F. Denno. 1998. "Positive Predator-Predator Interactions: Enhanced Predation Rates and Synergistic Suppression of Aphid Populations." *Ecology*. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[2143:PPPIEP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[2143:PPPIEP]2.0.CO;2).
- Losey, John E., Anthony R. Ives, Jason Harmon, Ford Ballantyne, and Carrie Brown. 1997. "A Polymorphism Maintained by Opposite Patterns of Parasitism and Predation." *Nature*. <https://doi.org/10.1038/40849>.
- Luan, Jun Bo, Jing Xu, Ke Ke Lin, Myron P. Zalucki, and Shu Sheng Liu. 2012. "Species Exclusion Between an Invasive and an Indigenous Whitefly on Host Plants with Differential Levels of Suitability." *Journal of Integrative Agriculture*. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(12\)60006-9](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(12)60006-9).
- Lublinkhof, John, and David E Foster. 2014. "Development and Reproductive Capacity of *Frankliniella Occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae) Reared at Three Temperatures." *Journal of the Kansas Entomological Society*.
- Lydie Suty. 2010. *LA LUTTE BIOLOGIQUE : Vers de Nouveaux Équilibres Écologiques*. Edited by Éditions Quae. 1ère édit.
- MacArthur, Robert. 1955. "Fluctuations of Animal Populations and a Measure of Community Stability." *Ecology*. <https://doi.org/10.2307/1929601>.
- Martin, Konrad, and Joachim Sauerborn. 2012. *Agroecology*. *Agroecology*. https://doi.org/10.1007/978-94-007-5917-6_1.
- May, R. M. 1973. "Stability and Complexity in Model Ecosystems: Monographs in Population Biology." *Princeton University Press, Princeton, NJ*.
- Mayhew, Peter J. 1997. "Adaptive Patterns of Host-Plant Selection by Phytophagous Insects." *Oikos*. <https://doi.org/10.2307/3546884>.
- McNaughton, S. J. 1977. "Diversity and Stability of Ecological Communities: A Comment on the Role of Empiricism in Ecology." *The American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/283181>.
- Menge, B. A., E. L. Berlow, C. A. Blanchette, S. A. Navarrete, and S. B. Yamada. 1994. "The Keystone Species Concept: Variation in Interaction Strength in a Rocky Intertidal Habitat." *Ecological Monographs*. <https://doi.org/10.2307/2937163>.
- Messenger, P S. 1975. "PARASITES, PREDATORS, AND POPULATION DYNAMICS." In .
- Messing, Russell H., and Mark G. Wright. 2006. "Biological Control of Invasive Species: Solution or Pollution?" *Frontiers in Ecology and the Environment*. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2006\)004\[0132:BCOISS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2006)004[0132:BCOISS]2.0.CO;2).
- Metzger, Chase W., and Ann Hajek. 2004. "Natural Enemies. An Introduction to Biological Control." *Journal of Range Management*. <https://doi.org/10.2307/4003989>.
- Middleton, Beth, and Jim Grace. 2004. "Biodiversity and Ecosystem Functioning: Synthesis and Perspectives." *Restoration Ecology*. <https://doi.org/10.1111/j.1061-2971.2004.120401.x>.
- Mitchell, Carolyn, Rex M. Brennan, Julie Graham, and Alison J. Karley. 2016. "Plant Defense against Herbivorous Pests: Exploiting Resistance and Tolerance Traits for Sustainable Crop Protection." *Frontiers in Plant Science*. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01132>.
- Moghadas, Mona, and Hossein Allahyari. 2017. "Effect of Prey and Pollen on Interactions between *Typhlodromus Bagdasarjani* and *Phytoseiulus Persimilis* (Acari: Phytoseiidae) on Cucumber (Cucurbitaceae)." *Canadian Entomologist*.

- <https://doi.org/10.4039/tce.2017.28>.
- Montoya, José M., Miguel A. Rodríguez, and Bradford A. Hawkins. 2003. "Food Web Complexity and Higher-Level Ecosystem Services." *Ecology Letters*.
<https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00469.x>.
- Morin, Peter J. 1981. "Predatory Salamanders Reverse the Outcome of Competition among Three Species of Anuran Tadpoles." *Science*.
<https://doi.org/10.1126/science.212.4500.1284>.
- . 2011. *Community Ecology*. *Community Ecology*.
<https://doi.org/10.1002/9781444341966>.
- Morris, William F. 1996. "Mutualism Denied? Nectar-Robbing Bumble Bees Do Not Reduce Female or Male Success of Bluebells." *Ecology*. <https://doi.org/10.2307/2265542>.
- Murphy, Shannon M., John T. Lill, M. Deane Bowers, and Michael S. Singer. 2014. "Enemy-Free Space for Parasitoids." *Environmental Entomology*.
<https://doi.org/10.1603/EN13201>.
- Naher, Najmoon, Md Wahedul Islam, M Khalequzzaman, and Mohd Mainul Haque. 1970. "Study on the Developmental Stages of Spider Mite (*Tetranychus Urticae* Koch) Infesting Country Bean." *Journal of Bio-Science*. <https://doi.org/10.3329/jbs.v16i0.3751>.
- . 2019. *Natural Enemies of Insect Pests in Neotropical Agroecosystems*. 2019. *Natural Enemies of Insect Pests in Neotropical Agroecosystems*. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-24733-1>.
- Navarrkte, Sergio A., and Bruch A. Menge. 1996. "Keystone Predation and Interaction Strength: Interactive Effects of Predators on Their Main Prey." *Ecological Monographs*.
<https://doi.org/10.2307/2963488>.
- Newton, Erika, James M. Bullock, and Dave Hodgson. 2009. "Bottom-up Effects of Glucosinolate Variation on Aphid Colony Dynamics in Wild Cabbage Populations." *Ecological Entomology*. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2009.01111.x>.
- Nikolakakis, N.N., J.T. Margaritopoulos, and J.A. Tsitsipis. 2003. "Performance of Myzus Persicae (Hemiptera: Aphididae) Clones on Different Host-Plants and Their Host Preference ." *Bulletin of Entomological Research*. <https://doi.org/10.1079/ber2003230>.
- Oerke, E. C. 2006. "Crop Losses to Pests." *Journal of Agricultural Science*.
<https://doi.org/10.1017/S0021859605005708>.
- Ollerton, Jeff, Rachael Winfree, and Sam Tarrant. 2011. "How Many Flowering Plants Are Pollinated by Animals?" *Oikos*. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x>.
- Omkar. 2016. *Ecofriendly Pest Management for Food Security*. *Ecofriendly Pest Management for Food Security*. <https://doi.org/10.1016/C2014-0-04228-1>.
- Paine, Robert T. 1966. "Food Web Complexity and Species Diversity." *The American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/282400>.
- Paini, Dean R., Joe E. Funderburk, and Stuart R. Reitz. 2008. "Competitive Exclusion of a Worldwide Invasive Pest by a Native. Quantifying Competition between Two Phytophagous Insects on Two Host Plant Species." *Journal of Animal Ecology*.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01324.x>.
- Pearson, Dean E., and Ragan M. Callaway. 2003. "Indirect Effects of Host-Specific Biological Control Agents." *Trends in Ecology and Evolution*.
[https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00188-5](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00188-5).
- . 2005. "Indirect Nontarget Effects of Host-Specific Biological Control Agents: Implications for Biological Control." In *Biological Control*.
<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2005.05.011>.
- Pekár, Stano. 2014. "Comparative Analysis of Passive Defences in Spiders (Araneae)." *Journal of Animal Ecology*. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12177>.
- Pelletier, F., D. Garant, and A. P. Hendry. 2009. "Eco-Evolutionary Dynamics." *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*.

- <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0027>.
- Pérez-Lachaud, Gabriela, Tim Batchelor, and Ian Hardy. 2004. "Wasp Eat Wasp: Facultative Hyperparasitism and Intra-Guild Predation by Bethyloid Wasps." *Biological Control* 30 (June): 149–55. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2004.03.003>.
- Philpott, Stacy M. 2013. "Biodiversity and Pest Control Services." In *Encyclopedia of Biodiversity: Second Edition*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384719-5.00344-0>.
- Pimentel, David. 1961. "Species Diversity and Insect Population Outbreaks." *Annals of the Entomological Society of America*. <https://doi.org/10.1093/aesa/54.1.76>.
- "Plant-Animal Interactions: An Evolutionary Approach." 2003. *Choice Reviews Online*. <https://doi.org/10.5860/choice.40-4600>.
- Polis, G. A., C. A. Myers, and R. D. Holt. 1989a. "The Ecology and Evolution of Intraguild Predation: Potential Competitors That Eat Each Other." *Annual Review of Ecology and Systematics*. Vol. 20. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.20.110189.001501>.
- Polis, G A, C A Myers, and R D Holt. 1989b. "The Ecology and Evolution of Intraguild Predation: Potential Competitors That Eat Each Other." *Annual Review of Ecology and Systematics* 20 (1): 297–330. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.20.110189.001501>.
- Price, Peter W. 1994. "Phylogenetic Constraints, Adaptive Syndromes, and Emergent Properties: From Individuals to Population Dynamics." *Researches on Population Ecology*. <https://doi.org/10.1007/BF02515079>.
- Price, Peter W., Robert F. Denno, Micky D. Eubanks, Deborah L. Finke, and Ian Kaplan. 2011. *Insect Ecology*. *Insect Ecology*. <https://doi.org/10.1017/cbo9780511975387>.
- Proffit, Magali, Mohammed A Khallaf, David Carrasco, Mattias C Larsson, and Peter Anderson. 2015. "'Do You Remember the First Time?' Host Plant Preference in a Moth Is Modulated by Experiences during Larval Feeding and Adult Mating." *Ecology Letters* 18 (4): 365–74. <https://doi.org/10.1111/ele.12419>.
- Ramirez, Ricardo A., and William E. Snyder. 2009. "Scared Sick? Predator-Pathogen Facilitation Enhances Exploitation of a Shared Resource." *Ecology*. <https://doi.org/10.1890/08-1941.1>.
- Reichstein, Birte, Arne Schröder, Lennart Persson, and André M. De Roos. 2013. "Habitat Complexity Does Not Promote Coexistence in a Size-Structured Intraguild Predation System." *Journal of Animal Ecology*. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2012.02032.x>.
- Reitz, Stuart R., and John T. Trumble. 2002. "Competitive Displacement among Insects and Arachnids." *Annual Review of Entomology*. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.47.091201.145227>.
- Richards, Lora A., Lee A. Dyer, Matthew L. Forister, Angela M. Smilanich, Craig D. Dodson, Michael D. Leonard, and Christopher S. Jeffrey. 2015. "Phytochemical Diversity Drives Plant-Insect Community Diversity." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. <https://doi.org/10.1073/pnas.1504977112>.
- Rios, Rodrigo S., Maritza Cárdenas, Kely González, Mónica F. Cisternas, Patricia C. Guerra, Andrea P. Loayza, and Ernesto Gianoli. 2013. "Effects of Host Plant and Maternal Feeding Experience on Population Vital Rates of a Specialized Leaf Beetle." *Arthropod-Plant Interactions*. <https://doi.org/10.1007/s11829-012-9225-0>.
- Risch, Stephen J., and C. Ronald Carroll. 1982. "Effect of a Keystone Predaceous Ant, *Solenopsis Geminata*, on Arthropods in a Tropical Agroecosystem." *Ecology*. <https://doi.org/10.2307/1940138>.
- Root, Richard B. 1973. "Organization of a Plant-Arthropod Association in Simple and Diverse Habitats: The Fauna of Collards (*Brassica Oleracea*)." *Ecological Monographs*. <https://doi.org/10.2307/1942161>.
- Roscher, Christiane, Alexandra Weigelt, Raphael Proulx, Elisabeth Marquard, Jens Schumacher, Wolfgang W. Weisser, and Bernhard Schmid. 2011. "Identifying

- Population- and Community-Level Mechanisms of Diversity-Stability Relationships in Experimental Grasslands.” *Journal of Ecology*. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01875.x>.
- Rosenheim, Jay A. 2007. “Intraguild Predation: New Theoretical and Empirical Perspectives.” *Ecology*. <https://doi.org/10.1890/07-0790.1>.
- Rosenheim, Jay A., Tobias E. Glik, Rachel E. Goeriz, and Birgitta Rämert. 2004. “Linking a Predator’s Foraging Behavior with Its Effects on Herbivore Population Suppression.” *Ecology*. <https://doi.org/10.1890/03-0825>.
- Rosenheim, Jay A., Harry K. Kaya, Lester E. Ehler, James J. Marois, and Bruce A. Jaffee. 1995. “Intraguild Predation among Biological-Control Agents: Theory and Evidence.” *Biological Control*. <https://doi.org/10.1006/bcon.1995.1038>.
- Rosenheim, Jay A., Lawrence R. Wilhoit, and Christine A. Armer. 1993. “Influence of Intraguild Predation among Generalist Insect Predators on the Suppression of an Herbivore Population.” *Oecologia*. <https://doi.org/10.1007/BF00317517>.
- Rosenheim, Jay, David Limburg, and Ramana Colfer. 1999. “Impact of Generalist Predators on a Biological Control Agent, *Chrysoperla Carnea*: Direct Observations.” *Ecological Applications - ECOL APPL* 9 (May): 409–17. <https://doi.org/10.2307/2641128>.
- Roskov, Y., L. Abucay, T. Orrell, D. Nicolson, C. Flann, N. Bailly, P. Kirk, et al. 2016. “Species 2000 & ITIS Catalogue of Life, 2016 Annual Checklist. Digital Resource at [Www.Catalogueoflife.Org/Annual-Checklist/2016](http://www.catalogueoflife.org/annual-checklist/2016).” *Species 2000: Naturalis, Leiden, the Netherlands*.
- Rudolf, Volker H.W. 2012. “Seasonal Shifts in Predator Body Size Diversity and Trophic Interactions in Size-Structured Predator-Prey Systems.” *Journal of Animal Ecology*. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01935.x>.
- Rusch, Adrien, Muriel Valantin-Morison, Jean Pierre Sarthou, and Jean Roger-Estrade. 2010. *Biological Control of Insect Pests in Agroecosystems. Effects of Crop Management, Farming Systems, and Seminatural Habitats at the Landscape Scale: A Review. Advances in Agronomy*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-385040-9.00006-2>.
- Russell, Edmund P. 1989. “Enemies Hypothesis: A Review of the Effect of Vegetational Diversity on Predatory Insects and Parasitoids.” *Environmental Entomology*. <https://doi.org/10.1093/ee/18.4.590>.
- Ryszkowski, L, Jerzy Karg, G Margarit, M G Paoletti, and R Glotin. 2021. “Above-Ground Insect Biomass in Agricultural Landscape of Europe. In Bunce R.G.H., Ryszkowski L. & Paoletti M.G. (Eds): *Landscape Ecology and Agroecosystems*,” May.
- Sanders, Dirk, Louis Sutter, and F. J.Frank van Veen. 2013. “The Loss of Indirect Interactions Leads to Cascading Extinctions of Carnivores.” *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1111/ele.12096>.
- Savković, Uroš, Mirko Đorđević, Darka Šešlija Jovanović, Jelica Lazarević, Nikola Tucić, and Biljana Stojković. 2016. “Experimentally Induced Host-Shift Changes Life-History Strategy in a Seed Beetle.” *Journal of Evolutionary Biology*. <https://doi.org/10.1111/jeb.12831>.
- Schoonhoven, L. M., T. Jermy, and J. J. A. van Loon. 1998. *Insect-Plant Biology. Insect-Plant Biology*. <https://doi.org/10.1007/978-1-4899-3200-6>.
- Schoonhoven, L. M., T. Jermy, J. J. A. van Loon, L. M. Schoonhoven, T. Jermy, and J. J. A. van Loon. 1998. “Insects and Flowers: The Beauty of Mutualism.” In *Insect-Plant Biology*. https://doi.org/10.1007/978-1-4899-3200-6_11.
- Schowalter, Timothy. 2006. *Insect Ecology. Insect Ecology*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-088772-9.X5022-5>.
- Schowalter, Timothy D. 2013. *Insects and Sustainability of Ecosystem Services. Insects and Sustainability of Ecosystem Services*. <https://doi.org/10.1201/b14911>.

- Shinen, J. S., and S. G. Morgan. 2009. "Mechanisms of Invasion Resistance: Competition among Intertidal Mussels Promotes Establishment of Invasive Species and Displacement of Native Species." *Marine Ecology Progress Series*.
<https://doi.org/10.3354/meps07982>.
- Singh, T. V.K., and J. Satyanarayana. 2009. "Insect Outbreaks and Their Management." In *Integrated Pest Management*. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8992-3_13.
- Snow, D. W., and John N. Thompson. 1984. "Interaction and Coevolution." *The Journal of Animal Ecology*. <https://doi.org/10.2307/4546>.
- Snyder, M. J., and J. I. Glendinning. 1996. "Causal Connection between Detoxification Enzyme Activity and Consumption of a Toxic Plant Compound." *Journal of Comparative Physiology - A Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*.
<https://doi.org/10.1007/bf00222792>.
- Snyder, Gretchen B., Deborah L. Finke, and William E. Snyder. 2008. "Predator Biodiversity Strengthens Aphid Suppression across Single- and Multiple-Species Prey Communities." *Biological Control*. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2007.09.006>.
- Snyder, W. E., and A. R. Ives. 2001. "Generalist Predators Disrupt Biological Control by a Specialist Parasitoid." *Ecology*. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[0705:GPDBCB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[0705:GPDBCB]2.0.CO;2).
- Snyder, William E. 2019. "Give Predators a Complement: Conserving Natural Enemy Biodiversity to Improve Biocontrol." *Biological Control*.
<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2019.04.017>.
- Snyder, William E., and Anthony R. Ives. 2003. "Interactions between Specialist and Generalist Natural Enemies: Parasitoids, Predators, and Pea Aphid Biocontrol." *Ecology*.
[https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[0091:IBSAGN\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[0091:IBSAGN]2.0.CO;2).
- Snyder, William E., Gretchen B. Snyder, Deborah L. Finke, and Cory S. Straub. 2006a. "Predator Biodiversity Strengthens Herbivore Suppression." *Ecology Letters*.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00922.x>.
- . 2006b. "Predator Biodiversity Strengthens Herbivore Suppression." *Ecology Letters*.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00922.x>.
- Stiling, Peter. 2004. "Biological Control Not on Target." *Biological Invasions*.
<https://doi.org/10.1023/B:BINV.0000022130.54793.b7>.
- Stojković, Biljana, Uroš Savković, Mirko Đorđević, and Nikola Tucić. 2014. "Host-Shift Effects on Mating Behavior and Incipient Pre-Mating Isolation in Seed Beetle." *Behavioral Ecology* 25 (3): 553–64. <https://doi.org/10.1093/beheco/aru015>.
- Stone, J. R. 2000. "Phenotypic Evolution: A Reaction Norm Perspective . Carl D. Schlichting , Massimo Pigliucci ." *The Quarterly Review of Biology*. <https://doi.org/10.1086/393292>.
- Strasberg, Dominique, Mathieu Rouget, David Richardson, Stéphane Baret, and Joel Dupont. 2005. "An Assessment of Habitat Diversity and Transformation on La Reunion Island (Mascarene Islands, Indian Ocean) as a Basis for Identifying Broad-Scale Conservation Priorities." *Biodiversity and Conservation* 14 (November): 3015–32.
<https://doi.org/10.1007/s10531-004-0258-2>.
- Straub, Cory S., and William E. Snyder. 2006. "Species Identity Dominates the Relationship between Predator Biodiversity and Herbivore Suppression." *Ecology*.
<https://doi.org/10.1890/05-0599>.
- . 2008. "Increasing Enemy Biodiversity Strengthens Herbivore Suppression on Two Plant Species." *Ecology*. <https://doi.org/10.1890/07-0657.1>.
- Sun, Di Bing, Yin Quan Liu, Li Qin, Jing Xu, Fang Fang Li, and Shu Sheng Liu. 2013. "Competitive Displacement between Two Invasive Whiteflies: Insecticide Application and Host Plant Effects." *Bulletin of Entomological Research*.
<https://doi.org/10.1017/S0007485312000788>.

- Tang, Junfeng, and Shurong Zhou. 2011. "The Importance of Niche Differentiation for Coexistence on Large Scales." *Journal of Theoretical Biology*. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2010.12.025>.
- Tenow, Olle, and Helena Bylund. 2000. "Recovery of a *Betula Pubescens* Forest in Northern Sweden after Severe Defoliation by *Epirrita Autumnata* ." *Journal of Vegetation Science*. <https://doi.org/10.2307/3236555>.
- Terry, J Christopher D, J Chen, and O T Lewis. 2021. "Natural Enemies Have Inconsistent Impacts on the Coexistence of Competing Species." *BioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/2020.08.27.270389>.
- Thies, Carsten, Ingolf Steffan-Dewenter, and Teja Tschardt. 2003. "Effects of Landscape Context on Herbivory and Parasitism at Different Spatial Scales." In *Oikos*. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12567.x>.
- Tilman, D., and D. Wedin. 1991. "Plant Traits and Resource Reduction for Five Grasses Growing on a Nitrogen Gradient." *Ecology*. <https://doi.org/10.2307/2937208>.
- Tilman, David. 1999. "The Ecological Consequences of Changes in Biodiversity: A Search for General Principles." In *Ecology*. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[1455:tecoci\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[1455:tecoci]2.0.co;2).
- Tilmon, Kelley Jean. 2008. *Specialization, Speciation, and Radiation: The Evolutionary Biology of Herbivorous Insects*. *Specialization, Speciation, and Radiation: The Evolutionary Biology of Herbivorous Insects*. [https://doi.org/10.1653/0015-4040\(2008\)91\[351:ssarte\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1653/0015-4040(2008)91[351:ssarte]2.0.co;2).
- Tooker, John F., Matthew E. O'Neal, and Cesar Rodriguez-Saona. 2020. "Balancing Disturbance and Conservation in Agroecosystems to Improve Biological Control." *Annual Review of Entomology*. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-011019-025143>.
- Tucić, N., S. Mikuljanac, and O. Stojković. 1997. "Genetic Variation and Covariation among Life History Traits in Populations of *Acanthoscelides Obtectus* Maintained on Different Hosts." *Entomologia Experimentalis et Applicata*. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.1997.00255.x>.
- Vanblaricom, G. R., and J. A. Estes. 1988. "The Community Ecology of Sea Otters." *The Community Ecology of Sea Otters*. [https://doi.org/10.1016/0304-3800\(91\)90110-m](https://doi.org/10.1016/0304-3800(91)90110-m).
- Vargas, R. I., W. A. Walsh, and T. Nishida. 1995. "Colonization of Newly Planted Coffee Fields: Dominance of Mediterranean Fruit Fly over Oriental Fruit Fly (Diptera: Tephritidae)." *Journal of Economic Entomology*. <https://doi.org/10.1093/jee/88.3.620>.
- Vidal, Mayra C., and Shannon M. Murphy. 2018. "Bottom-up vs. Top-down Effects on Terrestrial Insect Herbivores: A Meta-Analysis." *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1111/ele.12874>.
- Wagner, David L., Eliza M. Grames, Matthew L. Forister, May R. Berenbaum, and David Stopak. 2021. "Insect Decline in the Anthropocene: Death by a Thousand Cuts." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. <https://doi.org/10.1073/PNAS.2023989118>.
- Walker, K., and R. Frederick. 2019. "Entomological Risks of Genetically Engineered Crops." In *Encyclopedia of Environmental Health*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.11677-X>.
- Weibull, Ann Christin, and Örjan Östman. 2003. "Species Composition in Agroecosystems: The Effect of Landscape, Habitat, and Farm Management." *Basic and Applied Ecology*. <https://doi.org/10.1078/1439-1791-00173>.
- Weisser, W.W. W, E Siemann, and E. Sieman. 2004. "The Various Effects of Insects on Ecosystem Functioning - Table of Contents." In *Insects and Ecosystem Function*.
- Weninger, E. J., and R. S. Inouye. 2008. "Insect Community Response to Plant Diversity and Productivity in a Sagebrush-Steppe Ecosystem." *Journal of Arid Environments*.

- <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2007.04.005>.
- Werner, Earl E., and Scott D. Peacor. 2003. "A Review of Trait-Mediated Indirect Interactions in Ecological Communities." *Ecology*. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[1083:AROTII\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[1083:AROTII]2.0.CO;2).
- Wilby, A., S. C. Villareal, L. P. Lan, K. L. Heong, and M. B. Thomas. 2005. "Functional Benefits of Predator Species Diversity Depend on Prey Identity." *Ecological Entomology*. <https://doi.org/10.1111/j.0307-6946.2005.00717.x>.
- Wilby, Andrew, and Matthew B. Thomas. 2002. "Natural Enemy Diversity and Pest Control: Patterns of Pest Emergence with Agricultural Intensification." *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00331.x>.
- Wootton, J. T. 1994. "The Nature and Consequences of Indirect Effects in Ecological Communities." *Annual Review of Ecology and Systematics*. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.25.110194.002303>.
- Xue, Y., C. A. Bahlai, A. Frewin, C. M. McCreary, L. E. Des Marteaux, A. W. Schaafsma, and R. H. Hallett. 2012. "Intraguild Predation of the Aphid Parasitoid *Aphelinus Certus* by *Coccinella Septempunctata* and *Harmonia Axyridis*." *BioControl*. <https://doi.org/10.1007/s10526-012-9439-1>.
- Yee, Wee L., Michael W. Klaus, Dong H. Cha, Charles E. Linn, Robert B. Goughnour, and Jeffrey L. Feder. 2012. "Abundance of Apple Maggot, *Rhagoletis Pomonella*, across Different Areas in Central Washington, with Special Reference to Black-Fruited Hawthorns." *Journal of Insect Science*. <https://doi.org/10.1673/031.012.12401>.
- Zalucki, M. P., L. P. Brower, and A. Alonso-M. 2001. "Detrimental Effects of Latex and Cardiac Glycosides on Survival and Growth of First-Instar Monarch Butterfly Larvae *Danaus Plexippus* Feeding on the Sandhill Milkweed *Asclepias Humistrata*." *Ecological Entomology*. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2001.00313.x>.
- Zhang, Kai, Siliang Lin, Yinqiu Ji, Chenxue Yang, Xiaoyang Wang, Chunyan Yang, Hesheng Wang, Haisheng Jiang, Rhett D. Harrison, and Douglas W. Yu. 2016. "Plant Diversity Accurately Predicts Insect Diversity in Two Tropical Landscapes." *Molecular Ecology*. <https://doi.org/10.1111/mec.13770>.
- Zhang, Yanwen, Yong Wang, and Youhao Guo. 2007. "Effects of Nectar-Robbing on Plant Reproduction and Evolution." *Frontiers of Biology in China*. <https://doi.org/10.1007/s11515-007-0068-5>.
- Adler, Lynn S., Johanna Schmitt, and M. Deane Bowers. 1995. "Genetic Variation in Defensive Chemistry in *Plantago Lanceolata* (Plantaginaceae) and Its Effect on the Specialist Herbivore *Junonia Coenia* (Nymphalidae)." *Oecologia*. <https://doi.org/10.1007/BF00328903>.
- Agosta, Salvatoe J. 2006. "On Ecological Fitting, Plant-Insect Associations, Herbivore Host Shifts, and Host Plant Selection." *Oikos*. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.15025.x>.
- Agrawal, Anurag A., and Nile S. Kurashige. 2003. "A Role for Isothiocyanates in Plant Resistance against the Specialist Herbivore *Pieris Rapae*." *Journal of Chemical Ecology*. <https://doi.org/10.1023/A:1024265420375>.
- Ali, Jared G., and Anurag A. Agrawal. 2012. "Specialist versus Generalist Insect Herbivores and Plant Defense." *Trends in Plant Science*. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.02.006>.
- Altieri, Miguel. 2004. *Biodiversity and Pest Management in Agroecosystems*. *Biodiversity and Pest Management in Agroecosystems*. <https://doi.org/10.1201/9781482277937>.
- Ananthakrishnan, T N. 1982. "Thrips and Pollination Biology." *Current Science*.
- Andow, D. A. 1991. "Vegetational Diversity and Arthropod Population Response." *Annual Review of Entomology*. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.36.010191.003021>.

- Andow, David. 1983. "The Extent of Monoculture and Its Effects on Insect Pest Populations with Particular Reference to Wheat and Cotton." *Agriculture, Ecosystems and Environment*. [https://doi.org/10.1016/0167-8809\(83\)90003-8](https://doi.org/10.1016/0167-8809(83)90003-8).
- Ariti, Cono. 2017. "Walter W Stroup, Generalized Linear Mixed Models, Modern Concepts, Methods and Applications . ." *Statistical Methods in Medical Research*. <https://doi.org/10.1177/0962280214563202>.
- Barton, Philip S., and Maldwyn J. Evans. 2017. "Insect Biodiversity Meets Ecosystem Function: Differential Effects of Habitat and Insects on Carrion Decomposition." *Ecological Entomology*. <https://doi.org/10.1111/een.12395>.
- Begon, Michael, Colin R Townsend, and John L Harper. 2006. *Ecology: From Individuals to Ecosystems, 4th Edition*. Blackwell Publishing.
- Benson, J., R. G. Van Driesche, A. Pasquale, and J. Elkinton. 2003. "Introduced Braconid Parasitoids and Range Reduction of a Native Butterfly in New England." *Biological Control*. [https://doi.org/10.1016/S1049-9644\(03\)00058-6](https://doi.org/10.1016/S1049-9644(03)00058-6).
- Berenbaum, M. R., A. R. Zangerl, and K. Lee. 1989. "Chemical Barriers to Adaptation by a Specialist Herbivore." *Oecologia*. <https://doi.org/10.1007/BF00380073>.
- Berenbaum, May R. 2002. "Postgenomic Chemical Ecology: From Genetic Code to Ecological Interactions." *Journal of Chemical Ecology*. <https://doi.org/10.1023/A:1015260931034>.
- Berlocher, Stewart H, and Jeffrey L Feder. 2002. "Sympatric Speciation in Phytophagous Insects: Moving beyond Controversy?" *Annual Review of Entomology* 47: 773–815. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.47.091201.145312>.
- Biella, Paolo, Asma Akter, Jeff Ollerton, Sam Tarrant, Štěpán Janeček, Jana Jersáková, and Jan Klecka. 2019. "Experimental Loss of Generalist Plants Reveals Alterations in Plant-Pollinator Interactions and a Constrained Flexibility of Foraging." *Scientific Reports*. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-43553-4>.
- Billick, Ian, Samantha Hammer, Jennifer S. Reithel, and Patrick Abbot. 2007. "Ant-Aphid Interactions: Are Ants Friends, Enemies, or Both?" *Annals of the Entomological Society of America*. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2007\)100\[887:AIAAFE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2007)100[887:AIAAFE]2.0.CO;2).
- Bind, Raj Bahadur. 2007. "Reproductive Behaviour of a Generalist Aphidophagous Ladybird Beetle *Cheilomenes Sexmaculata* (Coleoptera: Coccinellidae)." *International Journal of Tropical Insect Science*. <https://doi.org/10.1017/S1742758407814688>.
- Bográn, Carlos E., Kevin M. Heinz, and Matthew A. Ciomperlik. 2002. "Interspecific Competition among Insect Parasitoids: Field Experiments with Whiteflies as Hosts in Cotton." *Ecology*. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[0653:ICAIPF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[0653:ICAIPF]2.0.CO;2).
- Boland, Greg J., and Theresa Brimmer. 2004. "Nontarget Effects of Biological Control Agents." *New Phytologist*. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01149.x>.
- Borrett, Stuart R., Stuart J. Whipple, and Bernard C. Patten. 2010. "Rapid Development of Indirect Effects in Ecological Networks." *Oikos*. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.18104.x>.
- Bottollier-Curtet, Marion, Anne Marie Planty-Tabacchi, and Eric Tabacchi. 2013. "Competition between Young Exotic Invasive and Native Dominant Plant Species: Implications for Invasions within Riparian Areas." *Journal of Vegetation Science*. <https://doi.org/10.1111/jvs.12034>.
- Bresch, Cécile, Lydia Ottenwalder, Christine Poncet, and Pia Parolin. 2014. "Tobacco as Banker Plant for *Macrolophus Pygmaeus* to Control *Trialeurodes Vaporariorum* in Tomato Crops." *Universal Journal of Agricultural Research*.
- Brooks, Mollie E., Kasper Kristensen, Koen J. van Benthem, Arni Magnusson, Casper W. Berg, Anders Nielsen, Hans J. Skaug, Martin Mächler, and Benjamin M. Bolker. 2017. "GlmTMB Balances Speed and Flexibility among Packages for Zero-Inflated

- Generalized Linear Mixed Modeling.” *R Journal*. <https://doi.org/10.32614/rj-2017-066>.
- Brown, J. S. 1989. “Coexistence on a Seasonal Resource.” *American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/284908>.
- Cardinale, Bradley J., J. Emmett Duffy, Andrew Gonzalez, David U. Hooper, Charles Perrings, Patrick Venail, Anita Narwani, et al. 2012. “Biodiversity Loss and Its Impact on Humanity.” *Nature*. <https://doi.org/10.1038/nature11148>.
- Cardinale, Bradley J., Chad T. Harvey, Kevin Gross, and Anthony R. Ives. 2003. “Biodiversity and Biocontrol: Emergent Impacts of a Multi-Enemy Assemblage on Pest Suppression and Crop Yield in an Agroecosystem.” *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00508.x>.
- Cardinale, Bradley J., Jerome J. Weis, Andy E. Forbes, Kelley J. Tilmon, and Anthony R. Ives. 2006. “Biodiversity as Both a Cause and Consequence of Resource Availability: A Study of Reciprocal Causality in a Predator-Prey System.” *Journal of Animal Ecology*. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01070.x>.
- Caswell, Hal. 1978. “Predator-Mediated Coexistence: A Nonequilibrium Model.” *The American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/283257>.
- . 1983. “Phenotypic Plasticity in Life-History Traits: Demographic Effects and Evolutionary Consequences.” *Integrative and Comparative Biology*. <https://doi.org/10.1093/icb/23.1.35>.
- Catford, Jane A., Michael Bode, and David Tilman. 2018. “Introduced Species That Overcome Life History Tradeoffs Can Cause Native Extinctions.” *Nature Communications*. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-04491-3>.
- Chakraborty, Subhendu. 2015. “The Influence of Generalist Predators in Spatially Extended Predator-Prey Systems.” *Ecological Complexity*. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2015.06.003>.
- Chase, Jonathan M., Peter A. Abrams, James P. Grover, Sebastian Diehl, Peter Chesson, Robert D. Holt, Shane A. Richards, Roger M. Nisbet, and Ted J. Case. 2002. “The Interaction between Predation and Competition: A Review and Synthesis.” *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00315.x>.
- Cheng, Xin Yue, Pei Zhen Xie, Fei Xue Cheng, Ru Mei Xu, and Bing Yan Xie. 2009. “Competitive Displacement of the Native Species *Bursaphelenchus mucronatus* by an Alien Species *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematoda: Aphelenchida: Aphelenchoididae): A Case of Successful Invasion.” *Biological Invasions*. <https://doi.org/10.1007/s10530-008-9225-2>.
- Cherrett, J. M., R. van den Bosch, P. S. Messenger, and A. P. Gutierrez. 1983. “An Introduction to Biological Control.” *The Journal of Applied Ecology*. <https://doi.org/10.2307/2403155>.
- Chesson, P. 2000. “Mechanisms of Maintenance of Species Diversity.” *Annual Review of Ecology and Systematics*. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343>.
- Ciros-Pérez, Jorge, María José Carmona, Sara Lapesa, and Manuel Serra. 2004. “Predation as a Factor Mediating Resource Competition among Rotifer Sibling Species.” *Limnology and Oceanography*. <https://doi.org/10.4319/lo.2004.49.1.0040>.
- Costamagna, Alejandro C. 2009. “Trophic and Guild Interactions in Biological Control.” *Environmental Entomology*. <https://doi.org/10.1603/022.038.0446>.
- Dai, Peng, Xiaoqin Shi, Deguang Liu, Zhaohong Ge, Da Wang, Xinjia Dai, Zhihao Yi, and Xiuxiang Meng. 2016. “Life-History Trait Plasticity and Its Relationships with Plant Adaptation and Insect Fitness: A Case Study on the Aphid *Sitobion avenae*.” *Scientific Reports*. <https://doi.org/10.1038/srep29974>.
- Dainese, Matteo, Emily A. Martin, Marcelo Aizen, Matthias Albrecht, Ignasi Bartomeus, Riccardo Bommarco, Luisa G. Carvalheiro, et al. 2019. “A Global Synthesis Reveals

- Biodiversity-Mediated Benefits for Crop Production.” *Science Advances*.
<https://doi.org/10.1101/554170>.
- Davies, Nicholas B., John R. Krebs, and Stuart A. West. 2012. *An Introduction to Behavioural Ecology Fourth Edition. Statewide Agricultural Land Use Baseline 2015*.
- DeBach, Paul. 1966. “The Competitive Displacement and Coexistence Principles.” *Annual Review of Entomology*. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.11.010166.001151>.
- Deguine, Jean Philippe, Caroline Gloanec, Philippe Laurent, Alain Ratnadass, and Jean Noël Aubertot. 2017. *Agroecological Crop Protection. Agroecological Crop Protection*.
<https://doi.org/10.1007/978-94-024-1185-0>.
- Denholm, Ian, and Greg Devine. 2013. “Insecticide Resistance.” In *Encyclopedia of Biodiversity: Second Edition*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384719-5.00104-0>.
- Denno, R. F., M. S. McClure, and J. R. Ott. 1995. “Interspecific Interactions in Phytophagous Insects: Competition Reexamined and Resurrected.” *Annual Review of Entomology*. Vol. 40. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.40.1.297>.
- Denno, Robert F, and Deborah L Finke. 2006. “Multiple Predator Interactions and Food-Web Connectance: Implications for Biological Control.” In *Trophic and Guild in Biological Interactions Control*, edited by Jacques Brodeur and Guy Boivin, 45–70. Dordrecht: Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/1-4020-4767-3_3.
- Denoth, Madlen, Leonardo Frid, and Judith H. Myers. 2002. “Multiple Agents in Biological Control: Improving the Odds?” *Biological Control*. [https://doi.org/10.1016/S1049-9644\(02\)00002-6](https://doi.org/10.1016/S1049-9644(02)00002-6).
- Dermauw, Wannes, Nicky Wybouw, Stephane Rombauts, Björn Menten, John Vontas, Miodrag Grbić, Richard M. Clark, René Feyereisen, and Thomas Van Leeuwen. 2013. “A Link between Host Plant Adaptation and Pesticide Resistance in the Polyphagous Spider Mite *Tetranychus Urticae*.” *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. <https://doi.org/10.1073/pnas.1213214110>.
- Dermo, Robert F., and Merrill A. Peterson. 1995. “Density-Dependent Dispersal and Its Consequences for Population Dynamics.” In *Population Dynamics*.
<https://doi.org/10.1016/b978-012159270-7/50007-5>.
- Descombes, Patrice, Alan Kergunteuil, Gaëtan Glauser, Sergio Rasmann, and Loïc Pellissier. 2020. “Plant Physical and Chemical Traits Associated with Herbivory in Situ and under a Warming Treatment.” *Journal of Ecology*. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13286>.
- Després, Laurence, Jean Philippe David, and Christiane Gallet. 2007. “The Evolutionary Ecology of Insect Resistance to Plant Chemicals.” *Trends in Ecology and Evolution*.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.02.010>.
- Di, Ning, Kai Zhang, Fan Zhang, Su Wang, and Tong Xian Liu. 2018. “Polyculture and Monoculture Affect the Fitness, Behavior and Detoxification Metabolism of *Bemisia Tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae).” *Frontiers in Physiology*.
<https://doi.org/10.3389/fphys.2018.01392>.
- Dianzinga, Niry T, Marie-Ludders Moutoussamy, Joëlle Sadeyen, Lala H R Ravaomanarivo, and Enric Frago. 2020. “The Interacting Effect of Habitat Amount, Habitat Diversity and Fragmentation on Insect Diversity along Elevational Gradients.” *Journal of Biogeography* 47 (11): 2377–91. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/jbi.13959>.
- Duggins, David O. 1980. “Kelp Beds and Sea Otters: An Experimental Approach.” *Ecology*.
<https://doi.org/10.2307/1937405>.
- Egan, Scott P., and Daniel J. Funk. 2006. “Individual Advantages to Ecological Specialization: Insights on Cognitive Constraints from Three Conspecific Taxa.” *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3382>.
- Ehrlich, Paul R., and Peter H. Raven. 1964. “Butterflies and Plants: A Study in Coevolution.”

- Evolution*. <https://doi.org/10.2307/2406212>.
- Ekholm, Adam, Ayco J.M. Tack, Pertti Pulkkinen, and Tomas Roslin. 2020. “Host Plant Phenology, Insect Outbreaks and Herbivore Communities – The Importance of Timing.” *Journal of Animal Ecology*. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13151>.
- Eliyahu, Dorit, Andrew C McCall, Marina Lauck, Ana Trakhtenbrot, and Judit L Bronstein. 2015. “Minute Pollinators: The Role of Thrips (Thysanoptera) as Pollinators of Pointleaf Manzanita, *Arctostaphylos Pungens* (Ericaceae).” *Journal of Pollination Ecology*. [https://doi.org/10.26786/1920-7603\(2015\)10](https://doi.org/10.26786/1920-7603(2015)10).
- Ellis, Willem N., and Albertine C. Ellis-Adam. 2019. “To Make a Meadow It Takes a Clover and a Bee: The Entomophilous Flora of N.W. Europe and Its Insects.” *Bijdragen Tot de Dierkunde*. <https://doi.org/10.1163/26660644-06304001>.
- Elton, Charles S. 1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. <https://doi.org/10.1007/978-1-4899-7214-9>.
- Emden, H. F. van, V. F. Eastop, R. D. Hughes, and M. J. Way. 1969. “The Ecology of Myzus Persicae.” *Annual Review of Entomology*. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.14.010169.001213>.
- Erb, Matthias, and Christelle A.M. Robert. 2016. “Sequestration of Plant Secondary Metabolites by Insect Herbivores: Molecular Mechanisms and Ecological Consequences.” *Current Opinion in Insect Science*. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2015.11.005>.
- Fan, Meng, Bingbing Zhang, and Michael Yi Li. 2010. “Mechanisms for Stable Coexistence in an Insect Community.” *Mathematical Biosciences and Engineering*. <https://doi.org/10.3934/mbe.2010.7.603>.
- Farrell, Brian D. 1998. “‘Inordinate Fondness’ Explained: Why Are There so Many Beetles?” *Science*. <https://doi.org/10.1126/science.281.5376.555>.
- Fauth, J. E., and W. J. Resetarits. 1991. “Interactions between the Salamander Siren *Intermedia* and the Keystone Predator *Notophthalmus Viridescens*.” *Ecology*. <https://doi.org/10.2307/1940585>.
- Feder, Jeffrey L., and Kenneth E. Filchak. 1999. “It’s about Time: The Evidence for Host Plant-Mediated Selection in the Apple Maggot Fly, *Rhagoletis Pomonella*, and Its Implications for Fitness Trade-Offs in Phytophagous Insects.” In *Entomologia Experimentalis et Applicata*. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.1999.00486.x>.
- Feeny, Paul. 1976. “Plant Apparency and Chemical Defense.” In *Biochemical Interaction Between Plants and Insects*. https://doi.org/10.1007/978-1-4684-2646-5_1.
- Ferrenberg, Scott M., and Robert F. Denno. 2003. “Competition as a Factor Underlying the Abundance of an Uncommon Phytophagous Insect, the Salt-Marsh Planthopper *Delphacodes Penedetcta*.” *Ecological Entomology*. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2003.00479.x>.
- Finke, Deborah L., and Robert F. Denno. 2005. “Predator Diversity and the Functioning of Ecosystems: The Role of Intraguild Predation in Dampening Trophic Cascades.” *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00832.x>.
- . 2006. “Spatial Refuge from Intraguild Predation: Implications for Prey Suppression and Trophic Cascades.” *Oecologia*. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0443-y>.
- Finke, Deborah, and William Snyder. 2010. “Conserving the Benefits of Predator Biodiversity.” *Biological Conservation* 143 (October): 2260–69. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.03.022>.
- Frago, Enric. 2016. “Interactions between Parasitoids and Higher Order Natural Enemies: Intraguild Predation and Hyperparasitoids.” *Current Opinion in Insect Science*. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2016.02.005>.
- Fry, James D. 1989. “Evolutionary Adaptation to Host Plants in a Laboratory Population of

- the Phytophagous Mite *Tetranychus Urticae* Koch.” *Oecologia*.
<https://doi.org/10.1007/BF00378969>.
- Futuyma, D. J., and G. Moreno. 1988. “The Evolution of Ecological Specialization.” *Annual Review of Ecology and Systematics*. Vol. 19.
<https://doi.org/10.1146/annurev.es.19.110188.001231>.
- G. P. Opit, B. Peterson, D. R. Gillespie, R. A. Costello. 1997. “The Life Cycle and Management of Echinothrips Americanus (Thysanoptera: Thripidae).” *Journal of the Entomological Society of British Columbia*.
- Gandiwa, Edson. 2013. “Top-down and Bottom-up Control of Large Herbivore Populations: A Review of Natural and Human-Induced Influences.” *Tropical Conservation Science*.
<https://doi.org/10.1177/194008291300600404>.
- Gillon, Yves. 1976. “Stratégies Démographiques Chez Les Insectes, Leurs Processus Biologiques, Par.” *Tome*.
- Gliessman, Stephen R. 2015. *Agroecology: The Ecology of Sustainable Food Systems*.
Agroecology: The Ecology of Sustainable Food Systems, Second Edition.
- Goldstein, Jan, and Marcin Zych. 2016. “What If We Lose a Hub? Experimental Testing of Pollination Network Resilience to Removal of Keystone Floral Resources.” *Arthropod-Plant Interactions*. <https://doi.org/10.1007/s11829-016-9431-2>.
- Greenop, Arran, Ben A. Woodcock, Andy Wilby, Samantha M. Cook, and Richard F. Pywell. 2018. “Functional Diversity Positively Affects Prey Suppression by Invertebrate Predators: A Meta-Analysis.” *Ecology*. <https://doi.org/10.1002/ecy.2378>.
- Grether, Gregory F., Neil Losin, Christopher N. Anderson, and Kenichi Okamoto. 2009. “The Role of Interspecific Interference Competition in Character Displacement and the Evolution of Competitor Recognition.” *Biological Reviews*.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2009.00089.x>.
- Gurr, G. M., S. D. Wratten, and P. Barbosa. 2000. “Success in Conservation Biological Control of Arthropods.” In *Biological Control: Measures of Success*.
https://doi.org/10.1007/978-94-011-4014-0_4.
- Gurr, Geoff M., Steve D. Wratten, William E. Snyder, and Donna M.Y. Read. 2012. *Biodiversity and Insect Pests: Key Issues for Sustainable Management*. *Biodiversity and Insect Pests: Key Issues for Sustainable Management*.
<https://doi.org/10.1002/9781118231838>.
- Hairston, Nelson G., Frederick E. Smith, and Lawrence B. Slobodkin. 1960. “Community Structure, Population Control, and Competition.” *The American Naturalist*.
<https://doi.org/10.1086/282146>.
- Halaj, J., and D. H. Wise. 2001. “Terrestrial Trophic Cascades: How Much Do They Trickle?” *American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/319190>.
- Handel, S. N. 2014. “Dispersal Ecology and Evolution.” *Ecological Restoration*.
<https://doi.org/10.3368/er.32.4.464>.
- Hanley, Mick E., Byron B. Lamont, Meredith M. Fairbanks, and Christine M. Rafferty. 2007. “Plant Structural Traits and Their Role in Anti-Herbivore Defence.” *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2007.01.001>.
- Hartley, S. E., and T. H. Jones. 2003. “Plant Diversity and Insect Herbivores: Effects of Environmental Change in Contrasting Model Systems.” In *Oikos*.
<https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12566.x>.
- Hartmann, T., C. Theuring, T. Beuerle, E. A. Bernays, and M. S. Singer. 2005. “Acquisition, Transformation and Maintenance of Plant Pyrrolizidine Alkaloids by the Polyphagous Arctiid *Grammia geneura*.” *Insect Biochemistry and Molecular Biology*.
<https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2005.05.011>.
- Hong, Feng, Hong Liang Han, Po Pu, Dong Wei, Jia Wang, and Yinghong Liu. 2019. “Effects

- of Five Host Plant Species on the Life History and Population Growth Parameters of *Myzus Persicae* (Hemiptera: Aphididae)." *Journal of Insect Science*.
<https://doi.org/10.1093/jisesa/iez094>.
- Hooper, D. U., F. S. Chapin, J. J. Ewel, A. Hector, P. Inchausti, S. Lavorel, J. H. Lawton, et al. 2005. "Effects of Biodiversity on Ecosystem Functioning: A Consensus of Current Knowledge." *Ecological Monographs*. <https://doi.org/10.1890/04-0922>.
- Hunter, Mark D., George C. Varley, and George R. Gradwell. 1997. "Estimating the Relative Roles of Top-down and Bottom-up Forces on Insect Herbivore Populations: A Classic Study Revisited." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.17.9176>.
- Huston, Michael A. 1997. "Hidden Treatments in Ecological Experiments: Re-Evaluating the Ecosystem Function of Biodiversity." *Oecologia*.
<https://doi.org/10.1007/s004420050180>.
- Hutchinson, G. E. 1959. "Homage to Santa Rosalia or Why Are There So Many Kinds of Animals?" *The American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/282070>.
- Inouye, Richard S., Gregory S. Byers, and James H. Brown. 1980. "Effects of Predation and Competition on Survivorship, Fecundity, and Community Structure of Desert Annuals." *Ecology*. <https://doi.org/10.2307/1939043>.
- Irwin, Rebecca E., Judith L. Bronstein, Jessamyn S. Manson, and Leif Richardson. 2010. "Nectar Robbing: Ecological and Evolutionary Perspectives." *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120330>.
- Ives, A. R., B. J. Cardinale, and W. E. Snyder. 2005. "Erratum: A Synthesis of Subdisciplines: Predator-Prey Interactions, and Biodiversity and Ecosystem Functioning (*Ecology Letters* (2005) 8 (102-116))." *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00789.x>.
- Ives, Anthony R., Bradley J. Cardinale, and William E. Snyder. 2005. "A Synthesis of Subdisciplines: Predator-Prey Interactions, and Biodiversity and Ecosystem Functioning." *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00698.x>.
- Ives, Anthony R., and Stephen R. Carpenter. 2007. "Stability and Diversity of Ecosystems." *Science*. <https://doi.org/10.1126/Science.1133258>.
- Janssen, Arne, Marta Montserrat, Reinier HilleRisLambers, André M. de Roos, Angelo Pallini, and Maurice W. Sabelis. 2007. "Intraguild Predation Usually Does Not Disrupt Biological Control." In *Trophic and Guild in Biological Interactions Control*.
https://doi.org/10.1007/1-4020-4767-3_2.
- Janssen, Arne, Maurice W. Sabelis, Sara Magalhães, Marta Montserrat, and Tessa Van Der Hammen. 2007. "Habitat Structure Affects Intraguild Predation." *Ecology*.
<https://doi.org/10.1890/06-1408.1>.
- Jaworski, Coline C., Anaïs Bompard, Laure Genies, Edwige Amiens-Desneux, and Nicolas Desneux. 2013. "Preference and Prey Switching in a Generalist Predator Attacking Local and Invasive Alien Pests." *PLoS ONE*. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0082231>.
- Jonsen, Ian D., and Lenore Fahrig. 1997. "Response of Generalist and Specialist Insect Herbivores to Landscape Spatial Structure." *Landscape Ecology*.
<https://doi.org/10.1023/A:1007961006232>.
- Jonsson, Mattias, Riikka Kaartinen, and Cory S. Straub. 2017. "Relationships between Natural Enemy Diversity and Biological Control." *Current Opinion in Insect Science*.
<https://doi.org/10.1016/j.cois.2017.01.001>.
- Kaplan, Ian, and Robert F. Denno. 2007. "Interspecific Interactions in Phytophagous Insects Revisited: A Quantitative Assessment of Competition Theory." *Ecology Letters*.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01093.x>.
- Karadjova, Olya, and Vladimir Krumov. 2003. *Echinothrips Americanus Morgan*

- (*Thysanoptera: Thripidae*) a New Pest of the Bulgarian Greenhouses.
- Karban, Richard, and Anurag A. Agrawal. 2002. "Herbivore Offense." *Annual Review of Ecology and Systematics*. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150443>.
- Keefover-Ring, Ken. 2013. "Making Scents of Defense: Do Fecal Shields and Herbivore-Caused Volatiles Match Host Plant Chemical Profiles?" *Chemoecology*. <https://doi.org/10.1007/s00049-012-0117-7>.
- Kirk, W. D.J. 1984. "Pollen-feeding in Thrips (Insecta: Thysanoptera)." *Journal of Zoology*. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1984.tb02364.x>.
- Klein, Alexandra Maria, Bernard E. Vaissière, James H. Cane, Ingolf Steffan-Dewenter, Saul A. Cunningham, Claire Kremen, and Teja Tscharntke. 2007. "Importance of Pollinators in Changing Landscapes for World Crops." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3721>.
- Koyama, Yoshitaka, Izumi Yao, and Shin Ichi Akimoto. 2004. "Aphid Galls Accumulate High Concentrations of Amino Acids: A Support for the Nutrition Hypothesis for Gall Formation." *Entomologia Experimentalis et Applicata*. <https://doi.org/10.1111/j.0013-8703.2004.00207.x>.
- Lang, Jennifer M. 2013. "Species Interactions and Competition." *Nature Education*.
- Lecoq, Lucie, Aude Ernoult, and Cendrine Mony. 2021. "Past Landscape Structure Drives the Functional Assemblages of Plants and Birds." *Scientific Reports*. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-82851-8>.
- Lehman, C. L., and D. Tilman. 2000. "Biodiversity, Stability, and Productivity in Competitive Communities." *American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/303402>.
- Lenth, Russell V. 2016. "Least-Squares Means: The R Package Lsmeans." *Journal of Statistical Software*. <https://doi.org/10.18637/jss.v069.i01>.
- Letourneau, D. K., and B. Goldstein. 2001. "Pest Damage and Arthropod Community Structure in Organic vs. Conventional Tomato Production in California." *Journal of Applied Ecology*. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2001.00611.x>.
- Letourneau, Deborah K., Julie A. Jedlicka, Sara G. Bothwell, and Carlo R. Moreno. 2009. "Effects of Natural Enemy Biodiversity on the Suppression of Arthropod Herbivores in Terrestrial Ecosystems." *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120320>.
- Levine, Jonathan M., Jordi Bascompte, Peter B. Adler, and Stefano Allesina. 2017. "Beyond Pairwise Mechanisms of Species Coexistence in Complex Communities." *Nature*. <https://doi.org/10.1038/nature22898>.
- Losey, John E., and Robert F. Denno. 1998. "Positive Predator-Predator Interactions: Enhanced Predation Rates and Synergistic Suppression of Aphid Populations." *Ecology*. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[2143:PPPIEP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[2143:PPPIEP]2.0.CO;2).
- Losey, John E., Anthony R. Ives, Jason Harmon, Ford Ballantyne, and Carrie Brown. 1997. "A Polymorphism Maintained by Opposite Patterns of Parasitism and Predation." *Nature*. <https://doi.org/10.1038/40849>.
- Luan, Jun Bo, Jing Xu, Ke Ke Lin, Myron P. Zalucki, and Shu Sheng Liu. 2012. "Species Exclusion Between an Invasive and an Indigenous Whitefly on Host Plants with Differential Levels of Suitability." *Journal of Integrative Agriculture*. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(12\)60006-9](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(12)60006-9).
- Lublinkhof, John, and David E Foster. 2014. "Development and Reproductive Capacity of *Frankliniella Occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae) Reared at Three Temperatures." *Journal of the Kansas Entomological Society*.
- Lydie Suty. 2010. *LA LUTTE BIOLOGIQUE : Vers de Nouveaux Équilibres Écologiques*. Edited by Éditions Quae. 1ère édit.
- MacArthur, Robert. 1955. "Fluctuations of Animal Populations and a Measure of Community

- Stability.” *Ecology*. <https://doi.org/10.2307/1929601>.
- Martin, Konrad, and Joachim Sauerborn. 2012. *Agroecology*. *Agroecology*. https://doi.org/10.1007/978-94-007-5917-6_1.
- May, R. M. 1973. “Stability and Complexity in Model Ecosystems: Monographs in Population Biology.” *Princeton University Press, Princeton, NJ*.
- Mayhew, Peter J. 1997. “Adaptive Patterns of Host-Plant Selection by Phytophagous Insects.” *Oikos*. <https://doi.org/10.2307/3546884>.
- McNaughton, S. J. 1977. “Diversity and Stability of Ecological Communities: A Comment on the Role of Empiricism in Ecology.” *The American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/283181>.
- Menge, B. A., E. L. Berlow, C. A. Blanchette, S. A. Navarrete, and S. B. Yamada. 1994. “The Keystone Species Concept: Variation in Interaction Strength in a Rocky Intertidal Habitat.” *Ecological Monographs*. <https://doi.org/10.2307/2937163>.
- Messenger, P S. 1975. “PARASITES, PREDATORS, AND POPULATION DYNAMICS.” In .
- Messing, Russell H., and Mark G. Wright. 2006. “Biological Control of Invasive Species: Solution or Pollution?” *Frontiers in Ecology and the Environment*. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2006\)004\[0132:BCOISS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2006)004[0132:BCOISS]2.0.CO;2).
- Metzger, Chase W., and Ann Hajek. 2004. “Natural Enemies. An Introduction to Biological Control.” *Journal of Range Management*. <https://doi.org/10.2307/4003989>.
- Middleton, Beth, and Jim Grace. 2004. “Biodiversity and Ecosystem Functioning: Synthesis and Perspectives.” *Restoration Ecology*. <https://doi.org/10.1111/j.1061-2971.2004.120401.x>.
- Mitchell, Carolyn, Rex M. Brennan, Julie Graham, and Alison J. Karley. 2016. “Plant Defense against Herbivorous Pests: Exploiting Resistance and Tolerance Traits for Sustainable Crop Protection.” *Frontiers in Plant Science*. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01132>.
- Moghadasi, Mona, and Hossein Allahyari. 2017. “Effect of Prey and Pollen on Interactions between Typhlodromus Bagdasarjani and Phytoseiulus Persimilis (Acari: Phytoseiidae) on Cucumber (Cucurbitaceae).” *Canadian Entomologist*. <https://doi.org/10.4039/tce.2017.28>.
- Montoya, José M., Miguel A. Rodríguez, and Bradford A. Hawkins. 2003. “Food Web Complexity and Higher-Level Ecosystem Services.” *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00469.x>.
- Morin, Peter J. 1981. “Predatory Salamanders Reverse the Outcome of Competition among Three Species of Anuran Tadpoles.” *Science*. <https://doi.org/10.1126/science.212.4500.1284>.
- . 2011. *Community Ecology*. *Community Ecology*. <https://doi.org/10.1002/9781444341966>.
- Morris, William F. 1996. “Mutualism Denied? Nectar-Robbing Bumble Bees Do Not Reduce Female or Male Success of Bluebells.” *Ecology*. <https://doi.org/10.2307/2265542>.
- Murphy, Shannon M., John T. Lill, M. Deane Bowers, and Michael S. Singer. 2014. “Enemy-Free Space for Parasitoids.” *Environmental Entomology*. <https://doi.org/10.1603/EN13201>.
- Naher, Najmoon, Md Wahedul Islam, M Khalequzzaman, and Mohd Mainul Haque. 1970. “Study on the Developmental Stages of Spider Mite (*Tetranychus Urticae* Koch) Infesting Country Bean.” *Journal of Bio-Science*. <https://doi.org/10.3329/jbs.v16i0.3751>.
- Natural Enemies of Insect Pests in Neotropical Agroecosystems*. 2019. *Natural Enemies of Insect Pests in Neotropical Agroecosystems*. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-24733-1>.
- Navarrkte, Sergio A., and Bruch A. Menge. 1996. “Keystone Predation and Interaction

- Strength: Interactive Effects of Predators on Their Main Prey.” *Ecological Monographs*. <https://doi.org/10.2307/2963488>.
- Newton, Erika, James M. Bullock, and Dave Hodgson. 2009. “Bottom-up Effects of Glucosinolate Variation on Aphid Colony Dynamics in Wild Cabbage Populations.” *Ecological Entomology*. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2009.01111.x>.
- Nikolakakis, N.N., J.T. Margaritopoulos, and J.A. Tsitsipis. 2003. “Performance of Myzus Persicae (Hemiptera: Aphididae) Clones on Different Host-Plants and Their Host Preference.” *Bulletin of Entomological Research*. <https://doi.org/10.1079/ber2003230>.
- Oerke, E. C. 2006. “Crop Losses to Pests.” *Journal of Agricultural Science*. <https://doi.org/10.1017/S0021859605005708>.
- Ollerton, Jeff, Rachael Winfree, and Sam Tarrant. 2011. “How Many Flowering Plants Are Pollinated by Animals?” *Oikos*. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x>.
- Omkar. 2016. *Ecofriendly Pest Management for Food Security*. *Ecofriendly Pest Management for Food Security*. <https://doi.org/10.1016/C2014-0-04228-1>.
- Paine, Robert T. 1966. “Food Web Complexity and Species Diversity.” *The American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/282400>.
- Paini, Dean R., Joe E. Funderburk, and Stuart R. Reitz. 2008. “Competitive Exclusion of a Worldwide Invasive Pest by a Native. Quantifying Competition between Two Phytophagous Insects on Two Host Plant Species.” *Journal of Animal Ecology*. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01324.x>.
- Pearson, Dean E., and Ragan M. Callaway. 2003. “Indirect Effects of Host-Specific Biological Control Agents.” *Trends in Ecology and Evolution*. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00188-5](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00188-5).
- . 2005. “Indirect Nontarget Effects of Host-Specific Biological Control Agents: Implications for Biological Control.” In *Biological Control*. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2005.05.011>.
- Pekár, Stano. 2014. “Comparative Analysis of Passive Defences in Spiders (Araneae).” *Journal of Animal Ecology*. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12177>.
- Pelletier, F., D. Garant, and A. P. Hendry. 2009. “Eco-Evolutionary Dynamics.” *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0027>.
- Pérez-Lachaud, Gabriela, Tim Batchelor, and Ian Hardy. 2004. “Wasp Eat Wasp: Facultative Hyperparasitism and Intra-Guild Predation by Bethyloid Wasps.” *Biological Control* 30 (June): 149–55. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2004.03.003>.
- Philpott, Stacy M. 2013. “Biodiversity and Pest Control Services.” In *Encyclopedia of Biodiversity: Second Edition*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384719-5.00344-0>.
- Pimentel, David. 1961. “Species Diversity and Insect Population Outbreaks.” *Annals of the Entomological Society of America*. <https://doi.org/10.1093/aesa/54.1.76>.
- “Plant-Animal Interactions: An Evolutionary Approach.” 2003. *Choice Reviews Online*. <https://doi.org/10.5860/choice.40-4600>.
- Polis, G. A., C. A. Myers, and R. D. Holt. 1989a. “The Ecology and Evolution of Intraguild Predation: Potential Competitors That Eat Each Other.” *Annual Review of Ecology and Systematics*. Vol. 20. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.20.110189.001501>.
- Polis, G A, C A Myers, and R D Holt. 1989b. “The Ecology and Evolution of Intraguild Predation: Potential Competitors That Eat Each Other.” *Annual Review of Ecology and Systematics* 20 (1): 297–330. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.20.110189.001501>.
- Price, Peter W. 1994. “Phylogenetic Constraints, Adaptive Syndromes, and Emergent Properties: From Individuals to Population Dynamics.” *Researches on Population Ecology*. <https://doi.org/10.1007/BF02515079>.
- Price, Peter W., Robert F. Denno, Micky D. Eubanks, Deborah L. Finke, and Ian Kaplan.

2011. *Insect Ecology*. *Insect Ecology*. <https://doi.org/10.1017/cbo9780511975387>.
- Proffit, Magali, Mohammed A Khallaf, David Carrasco, Mattias C Larsson, and Peter Anderson. 2015. “‘Do You Remember the First Time?’ Host Plant Preference in a Moth Is Modulated by Experiences during Larval Feeding and Adult Mating.” *Ecology Letters* 18 (4): 365–74. <https://doi.org/10.1111/ele.12419>.
- Ramirez, Ricardo A., and William E. Snyder. 2009. “Scared Sick? Predator-Pathogen Facilitation Enhances Exploitation of a Shared Resource.” *Ecology*. <https://doi.org/10.1890/08-1941.1>.
- Reichstein, Birte, Arne Schröder, Lennart Persson, and André M. De Roos. 2013. “Habitat Complexity Does Not Promote Coexistence in a Size-Structured Intraguild Predation System.” *Journal of Animal Ecology*. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2012.02032.x>.
- Reitz, Stuart R., and John T. Trumble. 2002. “Competitive Displacement among Insects and Arachnids.” *Annual Review of Entomology*. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.47.091201.145227>.
- Richards, Lora A., Lee A. Dyer, Matthew L. Forister, Angela M. Smilanich, Craig D. Dodson, Michael D. Leonard, and Christopher S. Jeffrey. 2015. “Phytochemical Diversity Drives Plant-Insect Community Diversity.” *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. <https://doi.org/10.1073/pnas.1504977112>.
- Rios, Rodrigo S., Maritza Cárdenas, Kely González, Mónica F. Cisternas, Patricia C. Guerra, Andrea P. Loayza, and Ernesto Gianoli. 2013. “Effects of Host Plant and Maternal Feeding Experience on Population Vital Rates of a Specialized Leaf Beetle.” *Arthropod-Plant Interactions*. <https://doi.org/10.1007/s11829-012-9225-0>.
- Risch, Stephen J., and C. Ronald Carroll. 1982. “Effect of a Keystone Predaceous Ant, *Solenopsis Geminata*, on Arthropods in a Tropical Agroecosystem.” *Ecology*. <https://doi.org/10.2307/1940138>.
- Root, Richard B. 1973. “Organization of a Plant-Arthropod Association in Simple and Diverse Habitats: The Fauna of Collards (*Brassica Oleracea*).” *Ecological Monographs*. <https://doi.org/10.2307/1942161>.
- Roscher, Christiane, Alexandra Weigelt, Raphael Proulx, Elisabeth Marquard, Jens Schumacher, Wolfgang W. Weisser, and Bernhard Schmid. 2011. “Identifying Population- and Community-Level Mechanisms of Diversity-Stability Relationships in Experimental Grasslands.” *Journal of Ecology*. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01875.x>.
- Rosenheim, Jay A. 2007. “Intraguild Predation: New Theoretical and Empirical Perspectives.” *Ecology*. <https://doi.org/10.1890/07-0790.1>.
- Rosenheim, Jay A., Tobias E. Glik, Rachel E. Goeriz, and Birgitta Rämert. 2004. “Linking a Predator’s Foraging Behavior with Its Effects on Herbivore Population Suppression.” *Ecology*. <https://doi.org/10.1890/03-0825>.
- Rosenheim, Jay A., Harry K. Kaya, Lester E. Ehler, James J. Marois, and Bruce A. Jaffee. 1995. “Intraguild Predation among Biological-Control Agents: Theory and Evidence.” *Biological Control*. <https://doi.org/10.1006/bcon.1995.1038>.
- Rosenheim, Jay A., Lawrence R. Wilhoit, and Christine A. Armer. 1993. “Influence of Intraguild Predation among Generalist Insect Predators on the Suppression of an Herbivore Population.” *Oecologia*. <https://doi.org/10.1007/BF00317517>.
- Rosenheim, Jay, David Limburg, and Ramana Colfer. 1999. “Impact of Generalist Predators on a Biological Control Agent, *Chrysoperla Carnea*: Direct Observations.” *Ecological Applications - ECOL APPL* 9 (May): 409–17. <https://doi.org/10.2307/2641128>.
- Roskov, Y., L. Abucay, T. Orrell, D. Nicolson, C. Flann, N. Bailly, P. Kirk, et al. 2016. “Species 2000 & ITIS Catalogue of Life, 2016 Annual Checklist. Digital Resource at [Www.Catalogueoflife.Org/Annual-Checklist/2016](http://www.catalogueoflife.org/Annual-Checklist/2016).” *Species 2000: Naturalis, Leiden, the*

Netherlands.

- Rudolf, Volker H.W. 2012. "Seasonal Shifts in Predator Body Size Diversity and Trophic Interactions in Size-Structured Predator-Prey Systems." *Journal of Animal Ecology*. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01935.x>.
- Rusch, Adrien, Muriel Valantin-Morison, Jean Pierre Sarthou, and Jean Roger-Estrade. 2010. *Biological Control of Insect Pests in Agroecosystems. Effects of Crop Management, Farming Systems, and Seminatural Habitats at the Landscape Scale: A Review. Advances in Agronomy*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-385040-9.00006-2>.
- Russell, Edmund P. 1989. "Enemies Hypothesis: A Review of the Effect of Vegetational Diversity on Predatory Insects and Parasitoids." *Environmental Entomology*. <https://doi.org/10.1093/ee/18.4.590>.
- Ryszkowski, L, Jerzy Karg, G Margarit, M G Paoletti, and R Glotin. 2021. "Above-Ground Insect Biomass in Agricultural Landscape of Europe. In Bunce R.G.H., Ryszkowski L. & Paoletti M.G. (Eds): Landscape Ecology and Agroecosystems," May.
- Sanders, Dirk, Louis Sutter, and F. J.Frank van Veen. 2013. "The Loss of Indirect Interactions Leads to Cascading Extinctions of Carnivores." *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1111/ele.12096>.
- Savković, Uroš, Mirko Đorđević, Darka Šešlija Jovanović, Jelica Lazarević, Nikola Tucić, and Biljana Stojković. 2016. "Experimentally Induced Host-Shift Changes Life-History Strategy in a Seed Beetle." *Journal of Evolutionary Biology*. <https://doi.org/10.1111/jeb.12831>.
- Schoonhoven, L. M., T. Jermy, and J. J. A. van Loon. 1998. *Insect-Plant Biology. Insect-Plant Biology*. <https://doi.org/10.1007/978-1-4899-3200-6>.
- Schoonhoven, L. M., T. Jermy, J. J. A. van Loon, L. M. Schoonhoven, T. Jermy, and J. J. A. van Loon. 1998. "Insects and Flowers: The Beauty of Mutualism." In *Insect-Plant Biology*. https://doi.org/10.1007/978-1-4899-3200-6_11.
- Schowalter, Timothy. 2006. *Insect Ecology. Insect Ecology*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-088772-9.X5022-5>.
- Schowalter, Timothy D. 2013. *Insects and Sustainability of Ecosystem Services. Insects and Sustainability of Ecosystem Services*. <https://doi.org/10.1201/b14911>.
- Shinen, J. S., and S. G. Morgan. 2009. "Mechanisms of Invasion Resistance: Competition among Intertidal Mussels Promotes Establishment of Invasive Species and Displacement of Native Species." *Marine Ecology Progress Series*. <https://doi.org/10.3354/meps07982>.
- Singh, T. V.K., and J. Satyanarayana. 2009. "Insect Outbreaks and Their Management." In *Integrated Pest Management*. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8992-3_13.
- Snow, D. W., and John N. Thompson. 1984. "Interaction and Coevolution." *The Journal of Animal Ecology*. <https://doi.org/10.2307/4546>.
- Snyder, M. J., and J. I. Glendinning. 1996. "Causal Connection between Detoxification Enzyme Activity and Consumption of a Toxic Plant Compound." *Journal of Comparative Physiology - A Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*. <https://doi.org/10.1007/bf00222792>.
- Snyder, Gretchen B., Deborah L. Finke, and William E. Snyder. 2008. "Predator Biodiversity Strengthens Aphid Suppression across Single- and Multiple-Species Prey Communities." *Biological Control*. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2007.09.006>.
- Snyder, W. E., and A. R. Ives. 2001. "Generalist Predators Disrupt Biological Control by a Specialist Parasitoid." *Ecology*. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[0705:GPDBC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[0705:GPDBC]2.0.CO;2).
- Snyder, William E. 2019. "Give Predators a Complement: Conserving Natural Enemy Biodiversity to Improve Biocontrol." *Biological Control*.

- <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2019.04.017>.
- Snyder, William E., and Anthony R. Ives. 2003. "Interactions between Specialist and Generalist Natural Enemies: Parasitoids, Predators, and Pea Aphid Biocontrol." *Ecology*. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[0091:IBSAGN\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[0091:IBSAGN]2.0.CO;2).
- Snyder, William E., Gretchen B. Snyder, Deborah L. Finke, and Cory S. Straub. 2006a. "Predator Biodiversity Strengthens Herbivore Suppression." *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00922.x>.
- . 2006b. "Predator Biodiversity Strengthens Herbivore Suppression." *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00922.x>.
- Stiling, Peter. 2004. "Biological Control Not on Target." *Biological Invasions*. <https://doi.org/10.1023/B:BINV.0000022130.54793.b7>.
- Stojković, Biljana, Uroš Savković, Mirko Đorđević, and Nikola Tucić. 2014. "Host-Shift Effects on Mating Behavior and Incipient Pre-Mating Isolation in Seed Beetle." *Behavioral Ecology* 25 (3): 553–64. <https://doi.org/10.1093/beheco/aru015>.
- Stone, J. R. 2000. "Phenotypic Evolution: A Reaction Norm Perspective . Carl D. Schlichting , Massimo Pigliucci ." *The Quarterly Review of Biology*. <https://doi.org/10.1086/393292>.
- Strasberg, Dominique, Mathieu Rouget, David Richardson, Stéphane Baret, and Joel Dupont. 2005. "An Assessment of Habitat Diversity and Transformation on La Reunion Island (Mascarene Islands, Indian Ocean) as a Basis for Identifying Broad-Scale Conservation Priorities." *Biodiversity and Conservation* 14 (November): 3015–32. <https://doi.org/10.1007/s10531-004-0258-2>.
- Straub, Cory S., and William E. Snyder. 2006. "Species Identity Dominates the Relationship between Predator Biodiversity and Herbivore Suppression." *Ecology*. <https://doi.org/10.1890/05-0599>.
- . 2008. "Increasing Enemy Biodiversity Strengthens Herbivore Suppression on Two Plant Species." *Ecology*. <https://doi.org/10.1890/07-0657.1>.
- Sun, Di Bing, Yin Quan Liu, Li Qin, Jing Xu, Fang Fang Li, and Shu Sheng Liu. 2013. "Competitive Displacement between Two Invasive Whiteflies: Insecticide Application and Host Plant Effects." *Bulletin of Entomological Research*. <https://doi.org/10.1017/S0007485312000788>.
- Tang, Junfeng, and Shurong Zhou. 2011. "The Importance of Niche Differentiation for Coexistence on Large Scales." *Journal of Theoretical Biology*. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2010.12.025>.
- Tenow, Olle, and Helena Bylund. 2000. "Recovery of a *Betula Pubescens* Forest in Northern Sweden after Severe Defoliation by *Epirrita Autumnata* ." *Journal of Vegetation Science*. <https://doi.org/10.2307/3236555>.
- Terry, J Christopher D, J Chen, and O T Lewis. 2021. "Natural Enemies Have Inconsistent Impacts on the Coexistence of Competing Species." *BioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/2020.08.27.270389>.
- Thies, Carsten, Ingolf Steffan-Dewenter, and Teja Tschardt. 2003. "Effects of Landscape Context on Herbivory and Parasitism at Different Spatial Scales." In *Oikos*. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12567.x>.
- Tilman, D., and D. Wedin. 1991. "Plant Traits and Resource Reduction for Five Grasses Growing on a Nitrogen Gradient." *Ecology*. <https://doi.org/10.2307/2937208>.
- Tilman, David. 1999. "The Ecological Consequences of Changes in Biodiversity: A Search for General Principles." In *Ecology*. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[1455:tecoci\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[1455:tecoci]2.0.co;2).
- Tilmon, Kelley Jean. 2008. *Specialization, Speciation, and Radiation: The Evolutionary Biology of Herbivorous Insects*. *Specialization, Speciation, and Radiation: The Evolutionary Biology of Herbivorous Insects*. <https://doi.org/10.1653/0015->

- 4040(2008)91[351:ssarte]2.0.co;2.
- Tooker, John F., Matthew E. O'Neal, and Cesar Rodriguez-Saona. 2020. "Balancing Disturbance and Conservation in Agroecosystems to Improve Biological Control." *Annual Review of Entomology*. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-011019-025143>.
- Tucić, N., S. Mikuljanac, and O. Stojković. 1997. "Genetic Variation and Covariation among Life History Traits in Populations of *Acanthoscelides Obtectus* Maintained on Different Hosts." *Entomologia Experimentalis et Applicata*. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.1997.00255.x>.
- Vanblaricom, G. R., and J. A. Estes. 1988. "The Community Ecology of Sea Otters." *The Community Ecology of Sea Otters*. [https://doi.org/10.1016/0304-3800\(91\)90110-m](https://doi.org/10.1016/0304-3800(91)90110-m).
- Vargas, R. I., W. A. Walsh, and T. Nishida. 1995. "Colonization of Newly Planted Coffee Fields: Dominance of Mediterranean Fruit Fly over Oriental Fruit Fly (Diptera: Tephritidae)." *Journal of Economic Entomology*. <https://doi.org/10.1093/jee/88.3.620>.
- Vidal, Mayra C., and Shannon M. Murphy. 2018. "Bottom-up vs. Top-down Effects on Terrestrial Insect Herbivores: A Meta-Analysis." *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1111/ele.12874>.
- Wagner, David L., Eliza M. Grames, Matthew L. Forister, May R. Berenbaum, and David Stopak. 2021. "Insect Decline in the Anthropocene: Death by a Thousand Cuts." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. <https://doi.org/10.1073/PNAS.2023989118>.
- Walker, K., and R. Frederick. 2019. "Entomological Risks of Genetically Engineered Crops." In *Encyclopedia of Environmental Health*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.11677-X>.
- Weibull, Ann Christin, and Örjan Östman. 2003. "Species Composition in Agroecosystems: The Effect of Landscape, Habitat, and Farm Management." *Basic and Applied Ecology*. <https://doi.org/10.1078/1439-1791-00173>.
- Weisser, W.W. W, E Siemann, and E. Sieman. 2004. "The Various Effects of Insects on Ecosystem Functioning - Table of Contents." In *Insects and Ecosystem Function*.
- Wenninger, E. J., and R. S. Inouye. 2008. "Insect Community Response to Plant Diversity and Productivity in a Sagebrush-Steppe Ecosystem." *Journal of Arid Environments*. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2007.04.005>.
- Werner, Earl E., and Scott D. Peacor. 2003. "A Review of Trait-Mediated Indirect Interactions in Ecological Communities." *Ecology*. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[1083:AROTII\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[1083:AROTII]2.0.CO;2).
- Wilby, A., S. C. Villareal, L. P. Lan, K. L. Heong, and M. B. Thomas. 2005. "Functional Benefits of Predator Species Diversity Depend on Prey Identity." *Ecological Entomology*. <https://doi.org/10.1111/j.0307-6946.2005.00717.x>.
- Wilby, Andrew, and Matthew B. Thomas. 2002. "Natural Enemy Diversity and Pest Control: Patterns of Pest Emergence with Agricultural Intensification." *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00331.x>.
- Wootton, J. T. 1994. "The Nature and Consequences of Indirect Effects in Ecological Communities." *Annual Review of Ecology and Systematics*. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.25.110194.002303>.
- Xue, Y., C. A. Bahlai, A. Frewin, C. M. McCreary, L. E. Des Marteaux, A. W. Schaafsma, and R. H. Hallett. 2012. "Intraguild Predation of the Aphid Parasitoid *Aphelinus Certus* by *Coccinella Septempunctata* and *Harmonia Axyridis*." *BioControl*. <https://doi.org/10.1007/s10526-012-9439-1>.
- Yee, Wee L., Michael W. Klaus, Dong H. Cha, Charles E. Linn, Robert B. Goughnour, and Jeffrey L. Feder. 2012. "Abundance of Apple Maggot, *Rhagoletis Pomonella*, across Different Areas in Central Washington, with Special Reference to Black-Fruited

- Hawthorns.” *Journal of Insect Science*. <https://doi.org/10.1673/031.012.12401>.
- Zalucki, M. P., L. P. Brower, and A. Alonso-M. 2001. “Detrimental Effects of Latex and Cardiac Glycosides on Survival and Growth of First-Instar Monarch Butterfly Larvae *Danaus Plexippus* Feeding on the Sandhill Milkweed *Asclepias Humistrata*.” *Ecological Entomology*. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2001.00313.x>.
- Zhang, Kai, Siliang Lin, Yinqiu Ji, Chenxue Yang, Xiaoyang Wang, Chunyan Yang, Hesheng Wang, Haisheng Jiang, Rhett D. Harrison, and Douglas W. Yu. 2016. “Plant Diversity Accurately Predicts Insect Diversity in Two Tropical Landscapes.” *Molecular Ecology*. <https://doi.org/10.1111/mec.13770>.
- Zhang, Yanwen, Yong Wang, and Youhao Guo. 2007. “Effects of Nectar-Robbing on Plant Reproduction and Evolution.” *Frontiers of Biology in China*. <https://doi.org/10.1007/s11515-007-0068-5>.