HAL
open science

Evolution spatiotemporelle de la diversité et du fonctionnement d'une guilde de parasitoïdes

Thiago Andrade

To cite this version:

Thiago Andrade. Evolution spatiotemporelle de la diversité et du fonctionnement d'une guilde de parasitoïdes. Sciences agricoles. Université de Rennes; Université européenne de Bretagne (2007-2016), 2013. Français. NNT : 2013REN1S124 . tel-00971811

HAL Id: tel-00971811

https://theses.hal.science/tel-00971811

Submitted on 3 Apr 2014

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.

N° d'ordre : **ANNÉE 2013**

THÈSE / UNIVERSITÉ DE RENNES 1

sous le sceau de l'Université Européenne de Bretagne

pour le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE RENNES 1

Mention : Biologie

Ecole doctorale Vie Agro Santé (VAS)

présentée par

Thiago Andrade

préparée aux unités de recherche ECOBIO
« Ecosystèmes, Biodiversité, Evolution » (UMR CNRS 6553) et
IGEPP « Institut de Génétique, Environnement et Protection des Plantes » (UMR INRA 1349)
UFR OSUR – Observatoire des Sciences de l'Univers de Rennes

Evolution spatiotemporelle de la diversité et du fonctionnement d'une guilde de parasitoïdes

Thèse soutenue à Rennes le 4 novembre 2013
devant le jury composé de :

Joan van Baaren
PR, Université de Rennes 1 / *directeur de thèse*
Yannick Outreman
PR, Agrocampus-Ouest / *co-directeur de thèse*
Jacques Brodeur
PR, Université de Montréal / *rapporteur*
Sandrine Petit
DR, Université de Bourgogne / *rapporteur*
Philippe Vernon
DR, Université de Rennes 1 / *examinateur*
David Giron
CR, Université de Tours / *examinateur*

Co-encadré par :
Liliane Krespi
MC, Université de Rennes 1

SOMMAIRE

FINANCEMENT **6**

REMERCIEMENTS **7**

CHAPITRE 1: INTRODUCTION **11**

A. Les Guildes Ecologiques **11**

I. Définition 11

II. Propriétés d'une guilde 12

B. Diversité d'une guilde **13**

I. Théorie des niches et spécialisation 13

II. Influence de l'environnement sur la diversité taxonomique et fonctionnelle 16

a. Contexte paysager local 16

b. Influence du climat 19

C. Fonctionnement d'une guilde **22**

I. Evolution des traits d'histoire de vie 22

II. Interactions écologiques et diversité phénotypique 27

D. Contexte, objectifs et plan de la thèse **30**

CHAPITRE 2 : MODELES BIOLOGIQUES **32**

A. Hyménoptères Parasitoïdes **32**

B. Pucerons **41**

CHAPITRE 3 ..... **43**

Abstract **44**

Introduction **45**

Materials and methods **47**

Field Data 47

Data Analysis 48

Results **49**

Spatiotemporal structure of parasitoid communities 49
Host resource availability and host-parasitoid trophic interactions 53
Host species exploitation 56

Discussion **58**

Acknowledgments **61**

CHAPITRE 4 ..... **62**

Abstract **63**

Introduction **63**

Materials and methods **67**
Study sites 67
Parasitoid data 67
Landscape variables 69
Data analysis 69

Results **71**
Aphid-parasitoid community structure 71
Life history trait driving factors and trait correlations 72
Functional diversity 76

Discussion **76**
Parasitoid species traits and trait trade-offs 77
Environmental filtering: annual and regional contexts 78
Conclusion 80

Acknowledgments **81**

CHAPITRE 5 ..... **82**

Abstract **83**

Introduction **84**

Materials and Methods **85**
Estimation of host resource availability and exploitation 85
Effects of host quality and host fidelity on parasitoid fitness 86
Statistical analysis 87

Results **87**
Estimation of host resource availability and exploitation 87
Effects of host quality on parasitoid fitness 88

Discussion **90**

Acknowledgements **94**

CHAPITRE 6 ..... **95**

Abstract **96**

Introduction **97**

Materials and Methods **100**
Host-parasitoid data 100
Climate data 102
Data analysis 102

Results **103**

Discussion **108**
Host-parasitoid food webs and realized specialisation 109
Climate conditions and the presence of *A. avenae* 110

Acknowledgements **112**

CHAPITRE 7: DISCUSSION GENERALE **113**

Influence du Contexte Spatial sur les Parasitoïdes et leurs Hôtes **114**

Dynamiques Temporelles du Système Hôtes-Parasitoïdes **118**

Une guilde de parasitoïde, un service écosystèmique de régulation ? **123**

Perspectives **124**

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES **126**

Financement

Cette thèse a été financée par l'ANR LANDSCAPHID (Agence Nationale de la Recherche, ANR-09-STRA-05) et par la Région Bretagne.

Les études menées dans le cadre de cette thèse ont été réalisés au sein des laboratoires d'accueil UMR CNRS 6553 ECOBIO et UMR INRA 1349 IGEPP.

Tous les travaux de terrain et de laboratoire de cette thèse ont été réalisés en accord avec la législature française en vigueur.

Remerciements

Cette thèse a représenté pour moi un énorme défi, et une période de développement à la fois professionnel et personnel. Sans les personnes qui m'ont entouré et aidé pendant cette phase de ma vie, je ne sais pas si j'aurais réussi à conclure ce travail ; en tout cas, les résultats auraient été très différents. Je crois que tous les thésards ont besoin de beaucoup de soutien, et je suis très reconnaissant d'en avoir eu.

Tout d'abord je tiens à remercier mes directeurs de thèse, qui ont réalisé pendant cette thèse un travail d'équipe dont je suis très admiratif. Joan, merci pour tes conseils sur le plan scientifique et sur mon avenir professionnel, et bien sûr pour ton courage phénoménal, qui m'a toujours inspiré. Yannick, merci pour ta patience et de m'avoir montré comment aborder d'une manière sereine et réfléchie les nombreux défis de cette thèse. Liliane, merci de toujours avoir été à l'écoute, de ton regard optimiste et de ton attitude toujours positive. Vous avez tous les trois exercé des rôles différents, complémentaires et surtout fondamentaux, et je vous remercie pour ce travail d'équipe.

Les données cette thèse n'ont pas toujours été faciles à obtenir. L'échantillonnage de pucerons parasités est déjà une activité difficile en soi, demandant beaucoup de patience et de concentration. En période hivernale, les pucerons et leurs parasitoïdes deviennent rares et encore plus difficiles à repérer sous la pluie ou le vent. La réalisation d'études sur trois sites (en Bretagne, en Poitou-Charentes et en Midi-Pyrénées) a exigé des déplacements qui parfois ont été des vraies aventures. En laboratoire, les pucerons et les parasitoïdes n'ont pas toujours agit comme on l'aurait souhaité… très rarement, d'ailleurs. Enfin, bref… je tiens à remercier toutes les personnes qui ont partagé ces travaux avec moi. Merci, Delphine, pour ta lucidité et pour ta capacité d'organisation, dont je suis très admiratif. Merci, Magali pour ton énorme courage face aux difficultés et pour la force de ton caractère. Merci, Simon pour ta disponibilité et ta motivation, et merci Kévin pour ta capacité d'initiative et ton efficacité. Ces quatre personnes ont réalisé des stages de Master dans le cadre de cette thèse, et ce travail est aussi le leur.

Pendant ces trois années, mon bureau a acueilli des personnes de plusieurs nationalités, travaillant sur des thèmes variés. L'ambiance a toujours été très sympathique et cela m'a aidé à avancer et aussi à me détendre quand j'ai eu des difficultés. Je tiens à remercier Cécile, qui

m'a énormément aidé à trouver mon chemin dès le début de ma thèse, et qui m'a conseillé même de loin, aux Pays-Bas. Merci à Joffrey et à Véronique, vous m'avez également appris beaucoup de choses pendant la première année de ma thèse. Merci à Sandra, Mohannad, Adeline, Jérémy pour votre présence positive. Thank you Lucy and Hossein, for your support and your friendship in the waning months of my PhD.

Je tiens à remercier aussi les membres des deux comités de thèse, qui m'ont soutenu et orienté : Anne Le Ralec, David Giron, Denis Tagu, Manuel Plantegenest, Philippe Vernon, Yannis Michalakis, Aude Vialatte. Un grand merci aussi à Manuel Plantegenest et Aude Vialatte pour leur participation à l'un de mes articles rédigés, et pour leur aide sur plusieurs plans dans le cadre de l'ANR Landscaphid. Je remercie Philippe Vernon aussi pour notre discussion sur les lois du métabolisme, qui m'a été très utile et constructive.

Un grand merci à Denis Poinsot. Sans votre orientation et votre soutien depuis le début de mon Master M1 jusqu'à ma thèse, je n'aurais jamais pu réussir mon parcours universitaire en France.

Merci beaucoup à Alain Butet pour son énorme patience et pour son orientation dans le domaine de l'écologie du paysage.

Je remercie Stéphanie Llopis et Christoph Nicolai pour leur aide technique en laboratoire. Christoph a également participé à l'échantillonnage de terrain (notamment en hiver !) et à l'obtention de données en laboratoire, toujours avec beaucoup d'énergie, de curiosité et d'initiative. Christoph m'a même aidé avec mon pauvre vélo… danke schön, Christoph. Merci aussi à Philippe Louâpre pour ton excellent travail sur le terrain et en laboratoire et pour ton sens de l'humour.

Merci à Valérie pour ton incroyable éfficacité dans la chasse aux articles bibliographiques introuvables et pour ton aide avec la mise en forme de ma thèse !

Un grand merci aussi à mes formateurs dans la détermination des pucerons et des parasitoïdes : Evelyne Turpeau et Bernard Chaubet, respectivement. Merci aussi à Stéphane Derocles pour ses conseils et de m'avoir expliqué le barcoding.

Je remercie les membres de Landscaphid qui m'ont aidé sur de nombreux aspects pendant ma thèse : Cécile Gérardin et Ludmilla Martin pour l'organisation du travail de terrain, Bertrand Gauffre et Virginie Guyot pour l'accueil à Chizé et aux Coteaux de Gascogne, Stefaniya Kamenova, Jérôme Yvernault, Hélène Deraison, Hélène Mahé, Lucie Raymond, Nicolas Parisey, Sylvie Ladet. Un énorme merci aux équipes de Chizé et de Toulouse.

Merci beaucoup à Maxime Hervé et à Valérie Bonnardot pour leur collaboration essentielle dans la réalisation de deux des travaux de cette thèse.

Tous mes déplacements à l'échelle nationale et internationale (pour les colloques en Allemagne et en Corée du Sud) et d'autres démarches ont été réalisés avec l'aide inestimable de l'équipe administrative. Un grand merci à Sandra Rigaud, à Jocelyne Beven, à Tifenn Donguy, à Géraldine Olivier et à toute l'équipe.

Je remercie les doctorants avec qui j'ai partagé les joies et les difficultés de ma thèse, et à tous ceux qui ont participé au Journal Club que j'ai eu le plaisir de co-organiser pendant une année : Nicolas, Stéphane Fraisse, Stéphane Mahé, Marie, Anne-Kristel, Sarah, Benjamin, Flore, Lisa, Mathieu, Xavier, Maxime Dahirel, Kévin Hidalgo… enfin, merci à vous tous.

Merci à tous les membres le mes deux unités d'accueil, ECOBIO et IGEPP, pour cette expérience qui a une importance fondamentale pour moi.

Merci à la famille Loubard de m'avoir accueilli chez vous ; j'ai appris énormément de choses avec vous (notamment… beaucoup de français !) et si mon séjour en France a été super agréable et productif, c'est aussi grâce à vous. Merci à Loïs et Quentin pour votre amitié et pour nos discussions sur la philosophie des sciences, sur le naturalisme, et sur tout le reste. Merci à Yann, Natacha, Anne et Hélène, qui m'ont également aidé à dépasser toutes les difficultés de ma première année en France et à réussir mon Master.

Je remercie Julia et Solène de votre présence à distance ; nous avons pu échanger et partager beaucoup d'idées sur nos thèses… ça m'a toujours motivé.

Merci à Jean-Marie et Cathy pour votre accueil, pour votre soutien moral, et pour votre amitié. J'ai adoré l'occasion de pouvoir écrire une partie de ma thèse face au magnifique Golfe du Morbihan.

Merci à Sophie et à Henri, vous êtes toujours les bienvenus ! En France, au Brésil, ou ailleurs !

Merci à la France et à tous ceux qui ont contribué à rendre mon séjour dans ce pays tout simplement merveilleux… et je remercie aussi mes amis et ma famille au Brésil, qui ont toujours été derrière moi :

Obrigado, Saulo, pela viagem que fizemos em 2007 que me abriu a mente e que me fez perceber que era possível pensar grande e ir atrás do que eu queria. Valeu Lira, que mesmo à distância continua me provocando gargalhadas e também me lembrando que, seja o que aconteça, tem amizades que são feitas para durar. Obrigado Natherson e Renato... o que eu teria feito sem vocês ? Não dá nem para imaginar. Eu agradeço vocês por ter encarado o meu sucesso como uma vitória de equipe, e isso é a mais pura verdade. Kümmel, Benites, Naiara,

Gota, Midi, Iury… valeu por tudo. E sem esquecer o pessoal da biologia : Débora, Simone, Velba, Laís, Paulo, Miguel, Natália, Denise… obrigado.

Vivianne, obrigado por seu apoio e saiba que você sempre foi uma fonte de inspiração para mim. Te amo ! E mãe, eu te amo demais e você é a melhor mãe do mundo ! Todo mundo fica impressionado quando eu conto o que você faz por mim, todo o apoio… eu espero que esteja orgulhosa dessa tese e de tudo que eu tenho conquistado. Você é a melhor !

Séb… tu m'as supporté même à des moments où j'ai été imbuvable et tu m'as toujours poussé pour que j'arrive à atteindre mes objectifs. Merci d'avoir été et d'être toujours là pour moi.

Chapitre 1: Introduction

A. Les Guildes Ecologiques

I. Définition

En écologie, le terme « guilde » a été défini par Root (1967) comme un groupe d'espèces présentant des « patterns similaires d'exploitation de ressources ». Autrement dit, les espèces d'une guilde exploitent un même type de ressources, le plus souvent alimentaire, d'une manière relativement similaire ; elles ne sont pas nécessairement proches taxonomiquement (Simberloff & Dayan, 1991). En raison de l'exploitation commune d'une ressource, une relation de compétition se forme entre les espèces d'une guilde autour de la ressource exploitée et cette interaction a une importance fondamentale dans la structuration des communautés (MacArthur & Levins, 1967).

Une distinction entre les termes « guilde alpha (α) » et « guilde béta (β) » a été proposée par Wilson (1999). Selon cette définition, une guilde alpha correspond au concept de Root (1967), où les espèces ont tendance à une exclusion compétitive en raison de l'exploitation d'une ressource commune ; une guilde béta est un groupe d'espèces ayant une préférence pour les mêmes conditions environnementales. Ainsi, malgré la proximité terminologique, le concept original de guilde et celui des guildes béta sont clairement différents. En effet, les espèces qui composent une guilde béta ont tendance à occuper le même type d'environnement (avec les mêmes conditions abiotiques) et elles n'ont pas nécessairement une relation de compétition entre elles (Holdaway & Sparrow, 2006 ; Wilson, 1999). C'est le cas, par exemple, de l'ensemble d'espèces végétales associées à une augmentation de la pluviosité au sein d'une prairie (Figueroa & Davy, 1991). Les guildes béta résultent ainsi d'un processus de filtrage environnemental et indiquent une agrégation de traits, alors que les guildes alpha, ou guildes *stricto sensu*, indiquent une ségrégation de traits permettant aux différentes espèces de coexister tout en exploitant un même type de ressource (Holdaway & Sparrow, 2006). Les guildes alpha sont nécessairement des sous-ensembles des guildes béta, car les espèces d'une guilde alpha doivent à la fois occuper le même espace dans l'environnement et exploiter le

même type de ressource d'une manière suffisamment proche pour qu'il y ait une relation de compétition interspécifique (Holdaway & Sparrow, 2006).

Le terme « groupe fonctionnel » est également associé à un concept proche de celui d'une guilde. En effet, ce terme a été initialement basé sur le critère de la ressource exploitée, mais sans prendre en compte la manière dont cette ressource est utilisée (contrairement à la guilde) par les espèces composant le groupe fonctionnel (Cummins, 1979 ; Simberloff & Dayan, 1991). Cependant, dans la littérature, les concepts de « guilde » et de « groupe fonctionnel » se sont confondus à plusieurs reprises, étant utilisés de manière synonyme ou un peu différentes des définitions initiales (Hawkins & MacMahon, 1989 ; Blondel, 2003). Cardoso *et al*. (2011) définissent les groupes fonctionnels comme des groupes d'espèces qui ont la même fonction dans un écosystème et qui fournissent les mêmes services écosystémiques. Les guildes seraient ainsi centrées sur le partage d'une ressource commune et les groupes fonctionnels se focaliseraient sur les processus écosystémiques ; les groupes d'espèces formés par ces deux approches se recouvrent souvent (Cardoso *et al*., 2011). La distinction entre ces deux termes est subtile, mais les problématiques où chaque concept s'applique sont un peu différentes : le terme « guilde » est souvent appliqué dans un contexte évolutif, dans l'investigation de la coexistence des espèces, alors que les études des « groupes fonctionnels » permettent surtout d'évaluer les processus à l'échelle de l'écosystème (Blondel, 2003).

Dans cette thèse, j'étudierai un groupe d'espèces pouvant être défini comme une guilde classique (ou guilde alpha), dont les espèces exploitent une ressource commune d'une manière assez proche ; ce groupe se structure donc sur une relation de compétition interspécifique. Il s'agit également d'un groupe fonctionnel, car les membres de cette guilde possèdent un rôle fonctionnel similaire dans leur communauté.

II. Propriétés d'une guilde

Les guildes peuvent être considérées comme étant des unités fonctionnelles fondamentales structurant les communautés (Blondel, 2003). L'utilisation de ce concept au lieu de la simple analyse de données taxonomiques (par exemple, la composition spécifique d'une communauté) permet d'obtenir des informations généralisables sur le fonctionnement des communautés (Blaum *et al*., 2011). En effet, cette approche fonctionnelle est utilisée dans la recherche des relations entre les guildes et le fonctionnement de l'écosystème (Brodie *et*

al., 2009 ; Du Toit & Cumming, 1999), dans la classification des habitats (Degraaf & Chadwick, 1984), dans la prédiction des conséquences de changements environnementaux (Cardoso *et al*., 2011 ; Croonquist & Brooks, 1991 ; Wiegand *et al*., 1997) et dans la conservation de la biodiversité et la gestion paysagère (Barbaro & van Halder, 2009 ; Cardoso *et al*., 2011 ; Cousins & Lindborg, 2004), indépendamment de la composition taxonomique de ces guildes.

La compétition interspécifique au sein d'une guilde est supérieure à celle entre espèces n'appartenant pas à la même guilde (Pianka, 1980). Par conséquent, le nombre d'espèces au sein d'une guilde est le plus souvent limité par la compétition. L'invasion de nouvelles espèces est inhibée par les espèces déjà établies appartenant à la même guilde, et si une espèce invasive réussit à s'établir, elle tendra à exclure d'autres espèces de sa guilde (Holdaway & Sparrow, 2006). Les communautés sont donc composées d'un nombre de guildes dépendant des différents types de ressources exploitables, et chaque guilde possède une diversité taxonomique et génétique limitée en fonction des conditions environnementales et de la disponibilité des ressources exploitées.

La diversité spécifique d'une guilde peut être mesurée à partir de paramètres taxonomiques, mais une richesse spécifique supérieure n'implique pas une diversité fonctionnelle plus importante. Quand les espèces d'une guilde sont nombreuses, elles peuvent présenter des rôles redondants et / ou établir un partage de ressources plus fin (Cardoso *et al*., 2011). Par conséquent, des extinctions aléatoires d'espèces au sein d'une guilde peuvent provoquer également la perte de sa diversité fonctionnelle, mais la probabilité de cette perte diminue avec l'augmentation de la richesse spécifique (Fonseca & Ganade, 2001). Ainsi, la redondance fonctionnelle des espèces d'une guilde augmente sa stabilité face aux extinctions. Pour cette raison, il est important de s'intéresser aux dimensions taxonomique et fonctionnelle de la diversité d'une guilde.

B. Diversité d'une guilde

I. Théorie des niches et spécialisation

Selon Hutchinson (1957), la niche écologique consiste en un espace à *n* dimensions (un hypervolume), chacune représentant des ressources exploitées par une espèce ou des conditions environnementales sous lesquelles cette espèce peut exister et maintenir une

population stable. Quelques années avant l'introduction du concept de « guilde » par Root (1967), Hutchinson (1959) a suggéré que des groupes d'espèces partageant les mêmes ressources sont communs dans la nature, car une « organisation trophique complexe d'une communauté est plus stable qu'une organisation plus simple » (Blondel, 2003). En effet, les guildes écologiques correspondent précisément à ces groupes d'organismes possédant des niches écologiques fondamentales proches.

La niche écologique fondamentale contient toutes les conditions environnementales ou ressources permettant l'existence d'une espèce au sein d'un milieu donné. Elle se distingue de la niche réalisée, hypervolume plus réduit, contenant seulement les conditions réellement occupées et les ressources réellement exploitées par une espèce dans son milieu. Effectivement, les espèces occupent seulement l'espace correspondant à leur niche réalisée en raison de contraintes environnementales biotiques et abiotiques, notamment la compétition interspécifique (Hutchinson, 1959). Cette différence entre la niche fondamentale et la niche réalisée correspond au processus de spécialisation écologique (Devictor *et al*., 2010).

Une distinction entre les espèces généralistes et les espèces spécialistes peut être faite à partir de la largeur de leurs niches écologiques (Figure 1). En général, les espèces spécialistes présentent une niche écologique plus étroite, étant adaptées à une gamme moins large de conditions environnementales et / ou ressources exploitées (Futuyma, 2001). Cependant, la performance des espèces spécialistes est généralement supérieure à celle des espèces généralistes sous les conditions correspondant à leur niche écologique (Devictor *et al*., 2010). Ainsi, la spécialisation d'une espèce représente un compromis : sous des conditions environnementales idéales, une espèce spécialiste a un avantage compétitif par rapport à une espèce généraliste, mais les espèces généralistes peuvent survivre sous une gamme plus large de conditions environnementales possibles. Par conséquent, les stratégies généralistes sont avantageuses en cas de faible disponibilité de ressources ou en cas d'instabilité environnementale (MacArthur & Pianka, 1966 ; Pyke *et al*., 1977). En effet, un grand nombre d'études suggère que les changements environnementaux actuels doivent affecter plus négativement les espèces spécialistes que les espèces généralistes (Devictor *et al*., 2008).

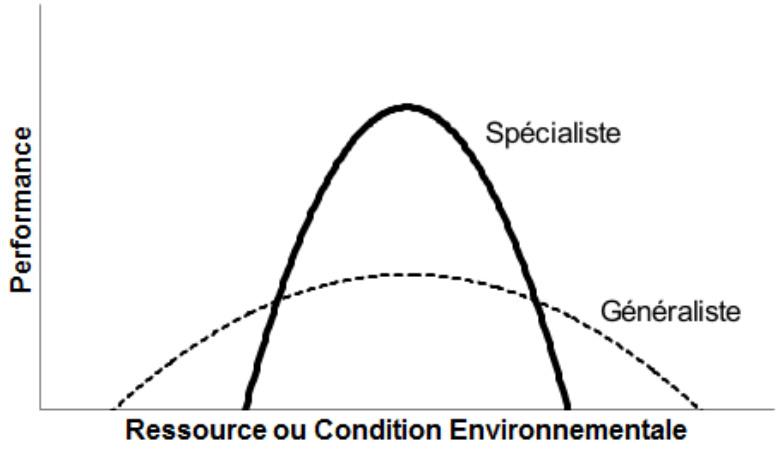

Figure 1. Largeur théorique des niches écologiques d'une espèce spécialiste (trait continu) et d'une espèce généraliste (trait pointillé) (Devictor *et al.*, 2010)

Les espèces d'une guilde ne peuvent coexister que s'il existe des différences au niveau de leurs niches écologiques ; il est nécessaire que ces espèces affectent ou soient affectées d'une manière distincte par leurs ressources et par leurs ennemis naturels (Leibold, 1995 ; MacArthur & Levins, 1967). Par conséquent, pour que ces espèces puissent coexister, il doit exister un partage de la ressource commune exploitée par la guilde ; autrement dit, les différentes espèces de la guilde doivent exploiter des formes différentes de cette ressource, ou l'exploiter différemment dans le temps et dans l'espace. Par exemple, l'étude de Pyke (1982) démontre un partage de ressources entre différentes espèces de bourdons (*Bombus sp.*) (Hymenoptera : Apidae) coexistant à une même altitude : ces espèces possèdent des appareils buccaux de différentes longueurs leur permettant d'exploiter des fleurs possédant des longueurs de corolle également distinctes, et les espèces ayant la même taille d'appareil buccal n'occupent pas les mêmes altitudes. Ce type de partage de ressources permet une compétition interspécifique réduite, permettant une complémentarité entre les niches occupées par les différentes espèces d'une guilde (Chesson, 2000).

La diversité taxonomique des guildes est donc influencée par deux forces opposées. D'un côté, la superposition des niches écologiques et la compétition interspécifique génèrent une pression de sélection vers le partage des ressources et la spécialisation des espèces. D'un autre côté, l'instabilité environnementale et les fluctuations au niveau de la disponibilité des ressources favorisent les stratégies généralistes. Ces mécanismes sont à l'origine de la diversité et de la structuration des guildes et ils permettent de comprendre, à une échelle plus large, la diversité spécifique et fonctionnelle des communautés.

II. Influence de l'environnement sur la diversité taxonomique et fonctionnelle

Les transformations environnementales résultant des actions humaines ont un impact considérable sur l'évolution et sur l'écologie des guildes. En effet, les effets écologiques des activités anthropiques peuvent être considérés comme étant une « force évolutive » majeure dont la magnitude dépasse parfois largement les processus évolutifs naturels (Palumbi, 2001 ; Reznick *et al.*, 1990). Les changements globaux entraînés par les activités humaines provoquent notamment un effet d'homogénéisation (Devictor *et al.*, 2008). L'homogénéisation est un processus d'augmentation de la similarité taxonomique et fonctionnelle entre deux biocénoses, provoqué par les invasions biologiques et par les extinctions locales (Olden, 2006). L'un des facteurs favorisant le processus d'homogénéisation est la fragmentation des paysages et les changements d'utilisation du sol (Abadie *et al.*, 2011 ; Devictor *et al.*, 2008). Les changements climatiques sont également à l'origine de ce phénomène, à travers la modification de la distribution géographique des espèces (Davey *et al.*, 2012). Les transformations des paysages et les changements climatiques sont donc parmi les modifications environnementales ayant d'importantes conséquences sur la diversité des guildes et des communautés.

a. Contexte paysager local

Les activités humaines ont modifié entre un tiers et la moitié des zones non gelées de la surface terrestre (Vitousek, 1994). Cette transformation drastique des paysages est la raison principale du déclin actuel de la biodiversité sur toute la planète. Ce phénomène est l'objet d'étude d'un domaine scientifique relativement nouveau : l'écologie du paysage. L'écologie du paysage a été définie par Troll (1939) comme étant « l'étude des relations causales principales entre les communautés vivantes et leur environnement » et elle a pour objectif « la compréhension des interactions des communautés biologiques et sociologiques au sein des paysages » (Wu & Hobbs, 2007). Un paysage peut être défini comme un pattern de distribution environnementale à l'échelle d'une région (la mosaïque paysagère) (Troll, 1971). L'influence du paysage sur la biodiversité est donc généralement étudiée par l'intermédiaire de relations causales entre les indicateurs de biodiversité génétique, taxonomique et fonctionnelle, et des variables paysagères. Les variables paysagères sont en général des

estimations de la présence et la fréquence des éléments paysagers (la « composition paysagère ») ou de l'organisation spatiale de ces éléments (la « structure paysagère »). Parmi ces variables, la surface totale et la surface des habitats favorables (« patches »), l'hétérogénéité des habitats au sein d'un paysage, la fragmentation des habitats, et la complexité du paysage sont parmi les plus utilisées dans la littérature pour expliquer les patterns de biodiversité.

Le nombre d'espèces au sein d'un paysage est généralement positivement corrélé à la surface totale de ce paysage (relation surface-espèces, « *species-area relationship* » (Arrhenius, 1921 ; Rybicki & Hanski, 2013). Cette relation est décrite par l'équation $S = cA^z$, où le nombre d'espèces S augmente avec la surface totale A, selon les paramètres c et z, liés à des variables environnementales (Rybicki & Hanski, 2013). Cette relation est en partie expliquée par l'augmentation du nombre d'habitats différents disponibles (l'hétérogénéité) quand la surface A est plus importante, et en partie car la probabilité de survie des populations inféodées augmente grâce à l'effet de la taille des patches d'habitat. Selon Allouche *et al.* (2012), la relation hétérogénéité-biodiversité suit une courbe unimodale (Figure 2A) : pour une surface A constante, l'hétérogénéité est positivement corrélée à la richesse spécifique jusqu'à un point où l'augmentation de l'hétérogénéité est liée à une diminution critique de la surface des patches d'habitat et par conséquent à une fréquence plus importante d'extinctions stochastiques.

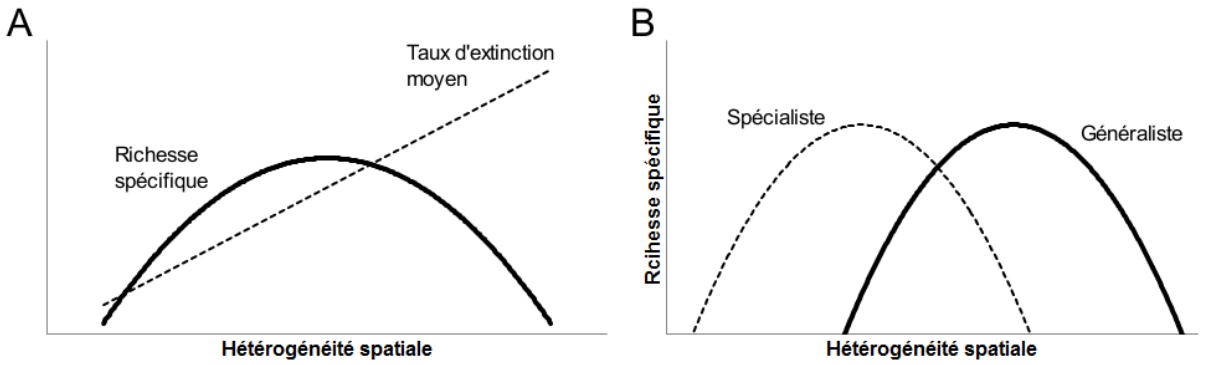

Figure 2. A : Hypothèse de la courbe unimodale de la biodiversité en fonction de l'hétérogénéité spatiale (Allouche *et al.*, 2012). La richesse spécifique (trait continu) augmente avec la hausse de l'hétérogénéité spatiale et du nombre de niches disponibles jusqu'à un point où le taux d'extinction moyen des espèces (trait pointillé) devient limitant dû à l'effet négatif des surfaces d'habitat réduites sur les populations. B : réponse contrastée de la richesse d'espèces généralistes (trait continu) et d'espèces spécialistes (trait pointillé) à l'hétérogénéité spatiale.

Cette relation entre l'hétérogénéité spatiale et la diversité est également dépendante de la spécialisation des espèces. La diversité des espèces généralistes et spécialistes ne réagit pas de la même façon ni à l'hétérogénéité du paysage, ni à la surface des habitats (Allouche *et al*., 2012 ; Fahrig & Jonsen, 1998 ; Schmidt *et al*., 2005 ; Zabel & Tscharntke, 1998). En effet, les espèces spécialistes sont plus sensibles aux variations au niveau de la surface des habitats et de leur isolement spatial que les espèces généralistes, alors que les espèces généralistes répondent d'une manière plus forte aux variations de l'hétérogénéité spatiale. L'hypothèse des processus de « complémentation » et de « supplémentation » (Dunning *et al*., 1992) peut expliquer ces réponses fonctionnelles contrastées. Dans le cas de la complémentation, un organisme qui doit exploiter plusieurs ressources différentes (généraliste) bénéficie d'une plus grande hétérogénéité du paysage car celle-ci minimise les déplacements nécessaires afin de pouvoir exploiter toutes ces ressources. Dans le cas de la supplémentation, une espèce spécialisée sur l'exploitation d'une ressource présente dans un habitat donné répondra plus fortement à l'augmentation de la surface de cet habitat (et par conséquent à une disponibilité plus importante de la ressource nécessaire). Ainsi, la courbe unimodale représentant la relation entre l'hétérogénéité et la richesse spécifique se déplace en fonction de la largeur de la niche des espèces (Allouche *et al*., 2012 ; Figure 2B). La largeur plus importante de la niche écologique des espèces généralistes diminue leur sensibilité aux extinctions stochastiques locales ; en même temps, les espèces spécialistes tendent à disparaître plus rapidement face à l'augmentation de l'hétérogénéité et à la diminution des habitats (Allouche *et al*., 2012).

La fragmentation des habitats est un phénomène très étudié, généralement lié à la perte de biodiversité ; cependant, la définition de ce concept n'est pas unanime dans la littérature (Fahrig, 2003). En effet, la perte des habitats est considérée par certains auteurs comme étant une composante des mesures de fragmentation (Golden & Crist, 2000 ; Hovel & Lipcius, 2001), alors que d'autres auteurs ont étudié les effets de la fragmentation et de la taille des patches d'une façon séparée (Collingham & Huntley, 2000 ; Fahrig, 2003 ; Petit *et al*., 2004 ; Rybicki & Hanski, 2013). L'ambigüité du terme « fragmentation » dans la littérature s'observe aussi par rapport au paramètre « connectivité » : certains auteurs définissent la fragmentation tout simplement comme la perte de connectivité entre les habitats (With *et al*., 1997), alors que certaines études suggèrent que ces concepts peuvent être examinés indépendamment (Ims & Andreassen, 1999 ; Fahrig, 2003). Malgré les différences sémantiques, il est généralement accepté que la perte d'habitats a fréquemment des effets négatifs sur la biodiversité, et que les effets de la fragmentation *stricto sensu* (i.e. la

désagrégation des habitats) sur la biodiversité sont plus faibles que ceux de la perte d'habitats, et peuvent être négatifs (exemple : oiseaux de la famille Thraupidae, Rosenberg *et al*., 1999) ou positifs (exemple : 61 espèces de Lepidoptera, Tscharntke *et al*., 2002 ; Fahrig, 2003).

De nombreuses études ont été publiées récemment sur les effets de la complexité paysagère sur la biodiversité. La complexité paysagère est un paramètre mesurant la composition du paysage, faisant référence à la proportion d'éléments cultivés / non-cultivés (e.g. Thies & Tscharntke, 1999 ; Vollhardt *et al*., 2008) ou à la diversité ou l'hétérogénéité d'habitats au sein d'un paysage (e.g. Östman *et al*., 2001). Il s'agit d'une variable utilisée notamment pour estimer les effets de l'intensification des activités agricoles sur la biodiversité (Chaplin-Kramer *et al*., 2011 ; Conception *et al*., 2008). Selon Tscharntke *et al*. (2012), la complexité du paysage n'affecte pas toutes les espèces de la même façon et la réponse spécifique dépend des traits fonctionnels (i.e. les traits définissant les espèces quant à leurs rôles écologiques, ou leur interaction avec l'environnement et avec d'autres espèces (Diaz & Cabido, 2001); c'est pourquoi la composition du paysage peut agir comme un filtre pour les groupes fonctionnels (« *landscape-moderated functional trait selection hypothesis* », ou l'hypothèse de la sélection des traits fonctionnels par le paysage). Par exemple, les oiseaux des paysages agricoles sont adaptés à une gamme plus large d'habitats et de ressources alimentaires que les oiseaux des paysages forestiers (Tscharntke *et al*., 2008). Par ailleurs, les organismes répondent à la complexité paysagère à des échelles spatiales différentes (Petit & Usher, 1998) en fonction de leur capacité de dispersion et de la perméabilité de la matrice paysagère, i.e. l'environnement entourant les patches d'habitat (Schmidt *et al*., 2008). C'est pourquoi les effets du paysage à plusieurs échelles spatiales doivent être pris en compte dans le but de comprendre le fonctionnement d'organismes pouvant présenter une variabilité de traits fonctionnels.

b. Influence du climat

Selon les rapports du panel intergouvernemental sur les changements climatiques (IPCC, 2007), une hausse globale des températures et de la fréquence d'évènements climatiques extrêmes (canicules, sécheresses, vagues de froid) est attendue durant les prochaines années. Un nombre de plus en plus important d'études associent des changements de phénologie, de distribution géographique et d'abondance locale aux changements climatiques globaux (Parmesan & Yohe, 2003). L'occurrence d'évènements saisonniers comme la reproduction, la

nidification, la floraison, le débourrement de bourgeons végétatifs, ou la migration peut également se décaler dans le temps en fonction du climat (Parmesan & Yohe, 2003). Des espèces comme le tircis *Pararge aegeria* (Lepidoptera : Nymphalidae) ont eu une expansion géographique bien documentée depuis quelques décennies, alors que d'autres espèces comme la musaraigne des toundras *Sorex tundrensis* (Soricomorpha : Soricidae) ont une distribution géographique historiquement constante malgré les changements climatiques, contrairement à d'autres espèces boréales (Hill *et al.*, 1999 ; Hope *et al.*, 2011). La prédiction de l'impact des changements climatiques sur les écosystèmes peut être très complexe en raison de la gamme de réponses fonctionnelles possibles chez les différentes espèces et des interactions entre elles (Hance *et al.*, 2007 ; Régnière *et al.*, 2012 ; van Baaren *et al.*, 2010).

Les processus physiologiques des organismes poïkilothermes, comme les insectes, sont fortement influencés par la température (Nylin & Gotthard, 1998). Chez les insectes, plusieurs stratégies d'histoire de vie ont évolué en réponse aux contraintes saisonnières liées à la température notamment, leur permettant d'avoir une phénologie adaptée à leur environnement (Régnière *et al.*, 2012). Une des réponses possibles aux variations de température est la modification du voltinisme, autrement dit le nombre de générations réalisées en une année ; une hausse de température augmente souvent la vitesse de développement des insectes, qui peuvent produire davantage de générations par an (Tobin *et al.*, 2008). La dormance, qui consiste en une phase d'arrêt des fonctions de croissance, de développement et de reproduction, est également une adaptation possible face aux variations de température (Tauber *et al.*, 1983). Elle peut s'exprimer sous forme de quiescence, correspondant à une réponse immédiate et temporaire à des conditions environnementales défavorables (Hance *et al.*, 2007) ou de diapause, une adaptation fréquente face aux basses températures hivernales : il s'agit d'un état physiologique où l'intensité des activités métaboliques diminue et où l'organisme est en général moins vulnérable aux effets néfastes du froid extrême (Hance *et al.*, 2007). La migration est également une réponse possible face à des températures défavorables (Huey & Bennett, 1990).

L'expansion de la distribution d'une espèce peut avoir des conséquences éco-évolutives sur les espèces avec lesquelles elle interagit. C'est le cas des parasitoïdes de drosophiles *Asobara tabida* (Hymenoptera : Braconidae) et *Leptopilina heterotoma* (Hymenoptera : Figitidae), qui présentent un investissement plus important dans la reproduction lorsqu'une troisième espèce, *L. boulardi* est présente, suite à une expansion géographique liée aux changements climatiques ; cet investissement se fait aux dépens d'autres traits d'histoire de vie, comme la longévité par exemple, ou d'une réduction du taux de métabolisme (Vayssade

et al., 2012). Les compromis évolutifs entre les traits d'histoire de vie (cf. section C de l'introduction de cette thèse) peuvent également être modifiés lors d'une expansion géographique ; les organismes investissent plus dans la reproduction et la dispersion pendant l'expansion, alors que des traits maximisant la fitness en cas d'équilibre populationnel diminuent (Burton *et al*., 2010). Les changements climatiques ont donc une large gamme d'effets possibles sur la diversité spécifique et fonctionnelle ; cependant, il est difficile d'établir des relations causales entre les tendances biologiques et les changements du climat en raison des facteurs non-climatiques déterminant les changements biologiques locaux à court terme (Parmesan & Yohe, 2003).

Le développement et l'exploitation des ressources par une guilde sont influencés par des conditions environnementales comme la température, mais les réponses de différentes espèces peuvent être contrastées (Berg *et al.*, 2010 ; Hance *et al*., 2007). Par conséquent, les changements climatiques déplacent les niches écologiques des organismes d'une même chaîne trophique d'une manière hétérogène. Au sein d'une guilde, où la coexistence des espèces qui exploitent une ressource limitée n'est possible que grâce à une divergence de leurs niches écologiques et de leurs traits, les réponses inégales des différentes espèces peuvent modifier leurs interactions interspécifiques et par conséquent affecter cette capacité de coexistence. Les espèces d'une guilde et leur ressource commune peuvent également présenter des réponses contrastées face aux changements climatiques (Figure 3 ; van Baaren *et al*., 2010). En effet, les effets de ces changements sur une espèce ne dépendent pas que de sa réponse directe ; les interactions avec les autres espèces de son milieu ont également une importance fondamentale. Les niveaux trophiques supérieurs sont particulièrement sensibles aux effets indirects du climat via des effets de type « bottom-up » cumulatifs (Voigt *et al*., 2003). Au sein d'une guilde, la relation de compétition entre les espèces peut être significativement modifiée en fonction de ces changements environnementaux.

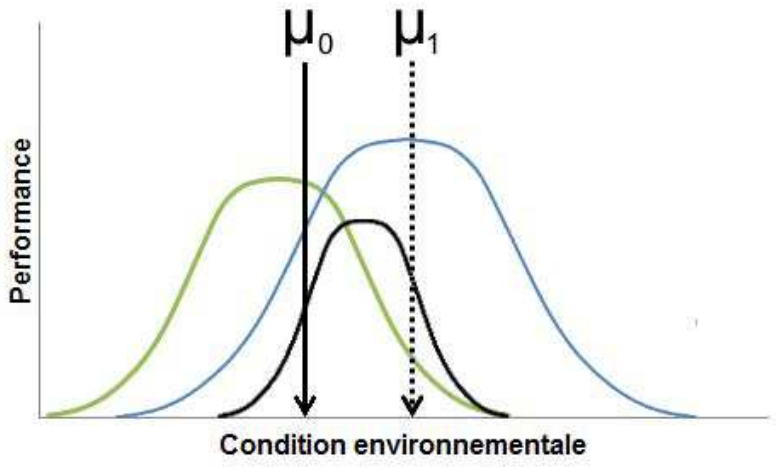

Figure 3. Performance de trois espèces en interaction trophique, par exemple une espèce de producteur (en vert), une espèce phytophage (en bleu) et un ennemi naturel de ce phytophage (en noir). Les trois niveaux trophiques présentent une performance différente sous une condition environnementale (par exemple, la température) dont la moyenne présente est égale à μ_0. Un déplacement de cette condition environnementale vers la moyenne future μ_1 affecte les performances des trois espèces d'une manière différente. Dans l'exemple, la moyenne μ_0 est plus favorable au producteur, alors que la moyenne future μ_1 bénéficie plus à l'espèce phytophage (van Baaren *et al.*, 2010).

C. Fonctionnement d'une guilde

Au sein d'une guilde, la coexistence des espèces face à une ressource limitée n'est possible que grâce à une différenciation (au moins partielle) des niches écologiques et à un évitement de l'exclusion compétitive (MacArthur & Levins, 1967). Pour que cette séparation se réalise, des traits phénotypiques de ces espèces doivent diverger ; par exemple, une espèce végétale en désavantage compétitif peut persister au sein d'une guilde grâce à une production plus importante de graines (Agren & Fagerström, 1984). Par conséquent, l'étude du fonctionnement d'une guilde passe par la compréhension des mécanismes évolutifs et écologiques qui influencent ces traits.

I. Evolution des traits d'histoire de vie

L'évolution des organismes est le résultat de l'action de différents mécanismes, les « forces évolutives », génératrices de la diversité des organismes vivants. Darwin (1859) a

proposé le mécanisme de sélection naturelle comme la force évolutive principale déterminant le cours de l'évolution au fil des générations. Par le principe de la sélection naturelle, seuls les individus possédant une meilleure valeur adaptative, ou fitness, transmettront leurs gènes aux générations suivantes. La fitness consiste donc en l'aptitude intrinsèque à la transmission de ses gènes aux générations suivantes et est fortement liée aux capacités de survie et de reproduction (Hamilton, 1964). La survie et la reproduction des organismes sont liées à des traits phénotypiques (Roff, 1992), ces traits étant définis par leur génotype ainsi que par l'interaction de leur environnement avec ce génotype.

La fitness peut avoir plusieurs définitions : à l'échelle du gène, de l'individu, de la population. A l'échelle du gène, des allèles différents peuvent avoir des valeurs adaptatives distinctes en fonction des traits phénotypiques résultants et des conditions environnementales à un moment donné. La valeur de la fitness d'une population correspond à son taux de croissance, qui peut être calculé pour chaque génotype au sein de cette population (Charlesworth, 1980). Les différences de fitness à l'échelle du gène peuvent être à l'origine d'une différentiation génétique entre populations à des endroits différents (Slatkin, 1987). La fitness peut également être étudiée à l'échelle de l'individu : au sein d'une population, à un instant t, les organismes peuvent présenter des traits phénotypiques et des valeurs adaptatives contrastés. Les traits phénotypiques considérés comme essentiels à la reproduction et à la survie de ces organismes ont une influence directe sur le nombre de descendants fertiles produits ; par conséquent, la fitness résulte de l'ensemble de ces traits (Roff, 1992). Les études de terrain utilisent souvent des mesures de ces traits afin d'estimer la fitness à l'échelle de l'individu (de Jong, 1994). Dans la littérature, des traits comportementaux, physiologiques ou morphologiques comme les traits de personnalité (Biro & Stamps, 2008) le taux de métabolisme (McCarthy, 2000), la longévité (Santolamazza-Carbone *et al*., 2009), la durée de développement (Sigsgaard, 2000), la capacité de dispersion (Stevens *et al.*, 2012), la morphométrie (Blanckenhorn *et al.*, 2007), les réserves énergétiques (Visser & Ellers, 2012) et la fécondité (Gibbs & Van Dyck, 2010), entre autres, sont classiquement étudiés afin d'estimer la fitness à l'échelle de l'individu. Ce sont les traits d'histoire de vie dont les caractéristiques sont étroitement liées à la reproduction et à la survie.

A l'échelle d'une population, la fitness est souvent considérée comme proportionnelle au succès reproducteur (R_0) des populations en équilibre ou au taux d'accroissement (r) des populations en croissance, ou la valeur reproductive à la naissance (v0) au sein d'une population en croissance (Charlesworth, 1980 ; Kozlowski, 1993). Ces mesures prennent en compte la probabilité de survie et la fécondité, deux paramètres dépendant de l'âge (de Jong,

1994). Ainsi, même si le nombre de méthodes conçues pour estimer la fitness est très important (Endler, 1986 ; de Jong, 1994), elles ont des propriétés communes et un objectif majeur : la compréhension et la prédiction des effets de la sélection naturelle à partir de l'estimation des capacités de survie et de reproduction des organismes. Le concept de fitness permet d'analyser les stratégies évolutives adoptées par les organismes face aux contraintes environnementales à travers le mécanisme de la sélection naturelle.

Selon de Jong (1994), les études théoriques se focalisent souvent sur la fitness des génotypes au sein des populations. Une approche plus directe de l'étude de la fitness est la mesure des traits d'histoire de vie (Stearns, 1977), qui peuvent être estimés pour des populations ou espèces ; par exemple, dans l'étude réalisée par Aparicio *et al*. (2012), les auteurs s'intéressent à la structure génétique des populations de quatre espèces de plantes possédant des traits d'histoire de vie contrastés : le système de reproduction (auto-compatible, auto incompatible, dioécique), la dispersion du pollen et des graines, le mode de reproduction végétatif et la longévité. Dans ce type d'étude, les valeurs moyennes des traits sont généralisées à l'échelle des populations ou des espèces, en partant du principe que la variabilité de ces traits entre populations (ou entre espèces) est supérieure à la variabilité au sein d'une population (ou la variabilité intraspécifique).

Cependant, la diversité intraspécifique des traits est un aspect crucial et souvent négligé de la diversité fonctionnelle au sein des communautés (de Bello *et al*., 2011). Les traits peuvent varier fortement parmi les individus d'une même population ; par exemple, chez une population du vairon *Phoxinus phoxinus* (Cypriniformes : Cyprinidae), les individus ont présenté un âge de maturation sexuelle variant entre 1 et 7 ans (Mills, 1988). C'est pourquoi il est important de s'intéresser aux variations des traits d'histoire de vie à l'échelle de l'individu afin de comprendre les différentes stratégies évolutives au sein de la population et de l'espèce. Ces stratégies incluent des adaptations comportementales, anatomiques et physiologiques influençant les traits d'histoire de vie et leur fitness (Ricklefs & Wikelski, 2002).

Tous les traits d'histoire de vie ne peuvent pas atteindre un niveau optimal d'une manière simultanée ; ils sont limités par des contraintes internes ou externes. Ces contraintes peuvent être d'ordre génétique, phylogénétique, physiologique, biochimique, biomécanique, ou relatif au mode de vie ou à l'écologie des organismes (Roff, 1992 ; Wajnberg *et al*., 2012). Les contraintes limitant les traits d'histoire de vie empêchent l'existence des « démons darwiniens » (Williams, 1966).

Les organismes ont une quantité de ressources limitée à partager entre les différents traits d'histoire de vie. Ceux-ci sont donc liés par des compromis évolutifs (« trade-offs »).

L'évolution des traits est donc marquée par l'existence des compromis évolutifs, ce qui constitue l'une des bases actuelles de la théorie de l'évolution (Roff & Fairbairn, 2006). Un compromis évolutif est caractérisé par une augmentation de la fitness due à un trait d'histoire de vie A, strictement liée à une diminution simultanée de cette fitness en raison de la modification d'un trait d'histoire de vie B (Roff & Fairbairn, 2006). Par exemple, une taille corporelle plus importante peut signifier une plus grande efficacité dans la consommation de ressources énergétiques, mais les petits individus sont favorisés en cas de faible disponibilité de ressources alimentaires car les comportements d'approvisionnement et d'accouplement demanderont moins d'énergie dans l'absolu (Blanckenhorn *et al.*, 1995 ; Blanckenhorn *et al.*, 2007). En effet, les compromis évolutifs sont des valeurs « en équilibre » de traits d'histoire de vie, qui permettent de maximiser la fitness de l'individu en fonction des contraintes évolutives qui les génèrent (Roff & Fairbairn, 2006).

Un compromis classiquement étudié est celui entre la capacité de reproduction et la survie (Roff, 1992 ; Roff & Fairbairn, 2006). Au sein d'un environnement donné, la capacité de reproduction d'un organisme est limitée par les coûts imposés par sa propre survie. Cette relation de compromis peut être observée dans des corrélations négatives souvent obtenues : entre le nombre de descendants et la survie de la génération parentale (Reznick, 1985 ; Roff, 1992) ou entre le nombre de descendants et leur taille corporelle (Gustafsson & Sunderland, 1988 ; Smith & Fretwell, 1974 ; Roff, 1992 ; Williams, 1966), ou entre les ressources utilisées pour la reproduction immédiate et celles utilisées pour les reproductions futures (Ackerman & Eadie, 2003 ; Ellers & Jervis, 2003 ; Godfray, 1987).

Les compromis évolutifs peuvent être générés par des corrélations génétiques négatives ; c'est le cas, par exemple, des traits contrôlés par l'expression d'un même gène. Les corrélations génétiques négatives entre deux traits peuvent être causées par un mécanisme de pléiotropie antagonique ou par un déséquilibre au niveau des liaisons génétiques (« genetic linkage ») (Roff & Fairbairn, 2006). Dans les deux cas, une relation causale est impliquée : l'expression augmentée d'un gène favorisant un trait d'histoire de vie donné limitera un autre trait d'histoire de vie (Roff & Fairbairn, 2006).

Les compromis évolutifs sont souvent décrits sous la forme du « modèle en Y » (de Jong & van Noordwijk, 1992). Selon ce modèle (Figure 4A), deux traits d'histoire de vie donnés sont déterminés à partir de l'allocation d'une « réserve » de ressources partagée entre les deux traits. Ainsi, la somme de ces traits d'histoire de vie ne peut pas être supérieure à la quantité initiale de ressources à allouer. Le modèle en Y peut s'appliquer à un compromis au niveau génétique ou au niveau phénotypique (physiologique, morphologique ou mécanique) (van

Noordwijk & de Jong, 1986 ; de Jong & van Noordwijk, 1992). Il s'agit d'un outil heuristique intéressant permettant d'illustrer et de quantifier les compromis évolutifs ; cependant, dans la nature, plusieurs traits d'histoire de vie sont liés par la même « réserve » de ressources à allouer. C'est pourquoi le modèle en Y hiérarchique (Figure 4B) est proposé (Roff & Fairbairn, 2006) : dans ce modèle, l'allocation de ressources suit une séquence de divisions binaires. Ainsi, la ressource est initialement partagée entre un trait d'histoire de vie et tous les autres traits, ensuite la ressource restante est partagée entre un deuxième trait et les traits restants, et ainsi successivement (Figure 4B). Les modèles en Y sont donc une prédiction d'une corrélation négative entre deux ou plusieurs traits ; cependant, quand il existe une variabilité dans les traits mesurés, il est possible d'obtenir une corrélation positive entre les traits, ce qui donne une fausse impression d'absence de compromis évolutif (Roff & Fairbairn, 2006).

Les compromis évolutifs peuvent également être biaisés par l'efficacité de la consommation des ressources allouées aux traits. Par exemple, un faible taux de métabolisme a été proposé comme étant une explication probable pour l'apparente absence de compromis entre la fécondité et la longévité chez le parasitoïde *Leptopilina heterotoma* (Vayssade *et al*., 2012). Les traits peuvent également être influencés par l'allocation de plusieurs ressources différentes, comme différents éléments chimiques (par exemple, C, N, P) (Yoshida, 2006). Pour ces raisons, l'histoire de vie des organismes résulte d'une relation complexe entre ressources, contraintes, et traits, et il est peu probable que la réduction des études de traits d'histoire de vie à une ressource unique et des compromis binaires entres traits soit une approche réaliste permettant d'expliquer les traits d'histoire de vie dans la nature d'une façon approfondie.

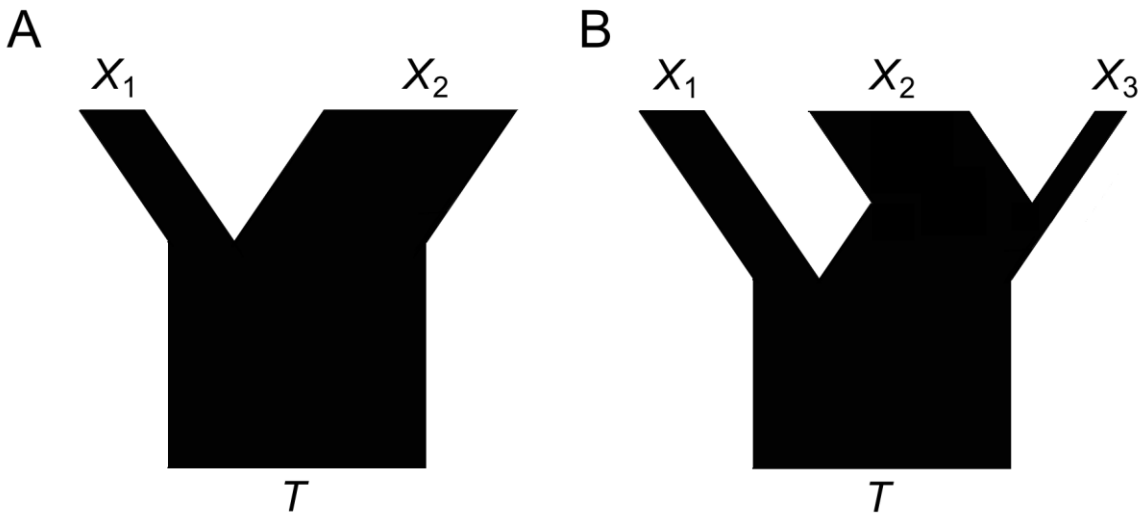

Figure 4. A : modèle en Y illustrant l'allocation de la réserve totale de ressources *T* aux deux traits d'histoire de vie X_1 et X_2 liés par un compromis évolutif. B : modèle en Y hiérarchique illustrant l'allocation de la ressource *T* aux trois traits d'histoire de vie X_1, X_2 et X_3.

II. Interactions écologiques et diversité phénotypique

L'influence réciproque entre l'évolution des traits d'histoire de vie et le fonctionnement des communautés est à l'interface de deux échelles temporelles distinctes : l'échelle des processus évolutifs, et celle des processus écologiques. La biologie évolutive s'intéresse à l'origine de la biodiversité ; l'écologie se concentre sur le fonctionnement, la conservation et les conséquences de cette biodiversité (Post & Palkovacs, 2009). Selon Slobodkin (1961), les processus écologiques se situeraient dans l'espace de temps d'autour de 10 générations, une durée suffisante pour que les populations atteignent un « niveau stable », alors que le temps évolutif serait de l'ordre de cinq cent mille ans. Cependant, depuis les années 60, un grand nombre d'études ont démontré l'existence d'un processus « d'évolution rapide » ayant des conséquences importantes sur la dynamique des communautés (Hairston *et al.*, 2005 ; Thompson, 1998). Ces « interactions éco-évolutives » sont un domaine d'étude en pleine croissance, notamment dans le contexte des changements environnementaux globaux actuels (Carroll *et al.*, 2007 ; Fussmann *et al.*, 2007 ; Gonzalez *et al.*, 2013 ; Hairston *et al.*, 2005 ; Kinnison & Hairston, 2007 ; Laland *et al.*, 1999 ; Odling-Smee *et al.*, 2003).

Les traits d'histoire de vie ont une forte influence sur la dynamique spatiotemporelle des métacommunautés, définies comme l'ensemble de communautés locales connectées par la dispersion de plusieurs espèces pouvant interagir entre elles (Gilpin & Hanski, 1991 ; Leibold *et al.*, 2004 ; Wilson, 1992). En effet, plusieurs auteurs ont étudié des processus d'écologie

des communautés en partant du principe que les différentes espèces sont « filtrées » par l'environnement selon leurs traits fonctionnels (Jung *et al*., 2010 ; Weiher & Keddy, 1995). Par exemple, les traits liés à la dispersion de plusieurs espèces de microorganismes et d'insectes influencent la composition des communautés présentes dans les fleurs de la sarracénie pourpre *Sarracenia purpurea* (Nepenthales : Sarraceniaceae) (Kneitel & Miller, 2003). La distribution et l'abondance des espèces peuvent également être structurées par d'autres traits liés à la fitness comme la dormance, la longévité, les réserves énergétiques, l'âge de maturation sexuelle, le mode de dispersion, les mécanismes de défense contre les prédateurs (Carmona *et al.*, 2011 ; Leibold *et al*., 2004 ; Hagen & Schnack-Schiel, 1996 ; Purschke *et al*., 2012). McGill *et al*. (2006) proposent une reconstruction de l'écologie des communautés basée sur les études de traits fonctionnels, au lieu d'une approche d'étude des communautés fondée sur la nomenclature des organismes, fréquente dans la littérature. Selon McGill *et al*. (2006), les études d'écologie des communautés basées sur les traits fonctionnels sont favorables à la généralisation des résultats.

Le processus de filtrage environnemental des espèces a été mis en évidence par plusieurs études utilisant des valeurs spécifiques moyennes de traits, sans prendre en compte la variabilité intraspécifique des traits (Jung *et al*., 2010 ; Lake & Ostling, 2009). Cependant, la variabilité intraspécifique d'un trait peut être supérieure à la variabilité interspécifique au sein d'une communauté. Par exemple, la méta-analyse de Blanck & Lamouroux (2007) indique une variabilité inter-populationnelle supérieure à la variabilité interspécifique pour des traits comme le taux de croissance, le taux de mortalité et la durée de la saison de reproduction chez 25 espèces de poissons d'eau douce, alors que la taille corporelle et la fécondité varient plus fortement entre espèces qu'entre populations. La quantification des traits d'histoire de vie à l'échelle de l'individu représente souvent une quantité de travail importante ; cependant, la variabilité intraspécifique des traits est un aspect essentiel et peu étudié du fonctionnement des communautés (Jung *et al*., 2010).

La plasticité phénotypique des traits et les adaptations locales sont à l'origine de la variabilité des traits aux échelles intra et interspécifique. La plasticité phénotypique est liée à la capacité d'un génotype de s'exprimer différemment en fonction des influences environnementales locales ; la plasticité n'a pas de conséquences sur la valeur adaptative de la modification qui se réalise en fonction de l'environnement (Bradshaw, 1965). Les adaptations locales, au contraire de la plasticité phénotypique, consistent en des modifications génotypiques (héritables) face aux contraintes environnementales dans un contexte local (Dobzhansky, 1970). Les « traits adaptatifs » sont les caractéristiques d'un organisme qui

augmentent sa fitness face aux conditions environnementales de son habitat (Dobzhansky, 1956). La plasticité phénotypique elle-même peut être sélectionnée comme un trait favorable si la variabilité environnementale est suffisamment forte et prévisible (de Jong, 2005). Les patterns d'adaptation locale se dessinent donc en fonction des contraintes environnementales, comme les variables climatiques, la structure du paysage, et les interactions biotiques. Par exemple, chez le camélia du Japon *Camellia japonica* (Theales : Theaceae), l'épaisseur du péricarpe (adaptation de défense) augmente avec la longueur du rostre du charançon *Curculio camelliae* (Coleoptera : Curculionidae), qui s'alimente de ses graines ; en même temps, l'épaisseur du péricarpe de cette plante diminue dans les zones à climat plus tempéré et à une altitude plus importante, ce qui suggère une influence du climat, d'une variable paysagère (l'altitude) et d'une interaction biotique sur ces adaptations locales (Toju, 2008). En effet, la théorie des mosaïques géographiques de la coévolution (« *geographic mosaic theory of coevolution* ») prédit que les variations spatiales au niveau de la sélection naturelle et du flux de gènes peuvent structurer la dynamique des coévolutions à l'échelle locale (Forde *et al*., 2004). Les conditions environnementales et les interactions biotiques structurent ainsi la diversité génétique (adaptations locales) et fonctionnelle (adaptations locales, plasticité phénotypique) des organismes.

Les traits d'histoire de vie d'une espèce sont à la fois influencés par des conditions environnementales locales et par leurs interactions avec d'autres espèces (coévolution). Dans une guilde, si l'interaction de compétition est forte, les traits d'histoire de vie des différentes espèces auront tendance à diverger (permettant la différentiation des niches écologiques) ; si les effets du contexte environnemental local sont plus déterminants, les traits d'histoire de vie de la guilde seront plus proches, ce qui peut affecter la capacité de coexistence de ces espèces. Les mesures de traits d'histoire de vie permettent ainsi d'identifier à quel degré l'environnement local et les interactions interspécifiques déterminent le fonctionnement des espèces dans leur milieu. Dans cette thèse, une investigation approfondie de la variabilité intraspécifique et interspécifique des traits d'histoire de vie au sein d'une guilde sera réalisée. Cette approche permettra de mieux comprendre l'évolution de ces traits et l'écologie des organismes étudiés, en analysant l'influence des interactions biotiques (de type hôte-parasitoïde et de compétition entre les parasitoïdes) et le poids des variations paysagères et climatiques.

D. Contexte, objectifs et plan de la thèse

Dans cette thèse, j'ai pour objectif principal l'étude des facteurs biotiques et abiotiques déterminant le fonctionnement d'une guilde de parasitoïdes de pucerons (Hymenoptera : Braconidae : Aphidiinae).

Ces parasitoïdes ont une grande importance dans la lutte biologique contre les pucerons (Homoptera : Aphididae) des cultures, les principaux ravageurs agricoles des régions tempérées sur la planète (Schmidt *et al*., 2003). En effet, favoriser le potentiel de lutte biologique est une stratégie de gestion d'insectes phytophages alternative à l'utilisation de pesticides, nuisibles à l'environnement et à la santé humaine ; il s'agit d'une démarche clé dans le développement durable de la productivité agricole. Pour cette raison, il est important de comprendre les interactions entre les bioagresseurs et leurs ennemis naturels.

Les effets du paysage et des conditions climatiques sur l'écologie des insectes parasitoïdes sont souvent considérés de manière indépendante dans la littérature (par exemple : Hance *et al*., 2007 ; Thies *et al*., 2005). Or, ces deux facteurs influencent mutuellement la biodiversité, l'abondance et la répartition des hôtes des parasitoïdes, et par conséquent le fonctionnement de cette guilde d'ennemis naturels. Pour ces raisons, l'approche de cette thèse dans l'objectif de mieux comprendre l'écologie des parasitoïdes intègre les influences de la composition du paysage, des contextes climatiques régionaux et saisonniers, et les interactions entre les différentes espèces dans un système de type hôte-parasitoïde.

Cette thèse s'inscrit dans le projet ANR Landscaphid, qui s'intéresse à l'influence du paysage sur la diversité et le fonctionnement des communautés de pucerons et de leurs ennemis naturels. Dans ce projet à l'échelle nationale, les communautés de trois régions françaises (Bretagne, Poitou-Charentes, Midi-Pyrénées) sont étudiées. Dans chaque région se situe une Zone Atelier ou un site LTER (« *Long-term ecological research* ») : en Bretagne, la Zone Atelier Armorique ; en Poitou-Charentes, la Zone Atelier Plaine et Val de Sèvre ; et en Midi-Pyrénées, le site LTER Vallées et Coteaux de Gascogne. Au sein de ces trois sites, il y a une disponibilité importante de données paysagères produites chaque année ; ainsi, la réalisation de cette thèse permet l'identification des ravageurs et de leurs parasitoïdes dans trois contextes régionaux, en prenant en compte les effets du contexte paysager local et des variations inter-annuelles. Cette thèse se centre sur le système hôte-parasitoïdes des parcelles de céréales, qui sont abondantes sur les trois régions étudiées. Le printemps (période fixe de l'année) a été choisi pour réaliser ces comparaisons inter-régionales ; il s'agit d'une période

de l'année où les pucerons et leurs parasitoïdes sont abondants sur les parcelles de céréales cultivées, et les parasitoïdes secondaires (hyperparasitoïdes) qui s'attaquent aux parasitoïdes de pucerons ne sont pas très abondants (Krespi, 1990).

Dans cette thèse, j'aborderai également la diversité et le fonctionnement des parasitoïdes en fonction des variations climatiques saisonnières. Au sein de la Zone Atelier Armorique, je m'intéresserai aux populations de parasitoïdes d'hiver et de printemps ainsi qu'à leurs hôtes. En effet, les conditions de température hivernales représentent une contrainte environnementale importante notamment pour les organismes ectothermes comme les insectes parasitoïdes et leurs pucerons, et les organismes au sommet des chaînes trophiques doivent répondre à une baisse de la densité de ressources alimentaires (Danks, 2007). Par ailleurs, les systèmes pucerons-parasitoïdes en hiver ont été très peu étudiés, en raison des difficultés d'échantillonnage et de la faible densité de pucerons et de parasitoïdes, malgré l'importance de cette saison pour la permanence de ces organismes dans l'environnement et pour la colonisation des habitats en période printanière (Krespi, 1990 ; Krespi *et al*., 1997).

Après une présentation du matériel biologique, je structurerai les études de cette thèse en quatre parties (chapitres 3 à 6). Tout d'abord, il est nécessaire de comprendre la variabilité des communautés de parasitoïdes et de leurs hôtes au cours du temps et dans l'espace. De nombreuses études ont été réalisées sur la richesse spécifique, l'abondance et la diversité des guildes de parasitoïdes, notamment en réponse à la composition des paysages et au climat (Bennett & Gratton, 2012; Coll & Hopper, 2001; Costamagna *et al.*, 2004; Kruess, 2003 ; Stireman *et al*., 2005), mais il y a peu de données sur les variations spatiotemporelles des abondances relatives et sur la stabilité de ces guildes à une large échelle spatiale et sur plusieurs années (Folcher *et al*., 2011). Le **Chapitre 3** portera sur le sujet « **Spatiotemporal variations in aphid-parasitoid relative abundance patterns and food webs in agricultural ecosystems** ».

Ensuite, le **Chapitre 4 – « Factors driving life-history traits in a community of aphid parasitoids: environmental filtering and niche partitioning»** portera sur la variabilité de la diversité fonctionnelle et des facteurs déterminant les traits fonctionnels de cette guilde de parasitoïdes. La diversité des traits fonctionnels des parasitoïdes reste un sujet très peu exploré sur le terrain, aux échelles intra et interspécifiques, malgré le nombre important d'études de laboratoire liant les traits d'histoire de vie à des facteurs environnementaux comme l'espèce de l'hôte, la température, la cultivar de la plante-hôte, entre autres (e.g. Chau & Mackauer, 2001 ; Colinet *et al*., 2005 ; Fuentes-Contreras *et al*., 1996 ; Hance *et al*., 2007 ; Henry *et al*., 2006). Cette étude approfondie sur deux ans permettra d'examiner le poids des

facteurs locaux, régionaux et annuels, ainsi que l'importance des interactions intra-guilde sur les traits d'histoire de vie.

Dans le **Chapitre 5 – « Winter host exploitation influences fitness traits in a parasitoid »**, je m'intéresserai à l'influence d'un facteur biotique, la qualité de l'hôte exploité, sur les traits d'histoire de vie du parasitoïde généraliste *Aphidius rhopalosiphi*. En hiver, les parasitoïdes sont contraints par la faible disponibilité de ressources hôte, dont la qualité est variable (différentes espèces de pucerons, différents stades de développement). Dans cette étude, j'analyserai comment une espèce peut maintenir ses activités de reproduction pendant l'hiver en réponse à ces contraintes environnementales. Cette investigation permettra de mieux comprendre l'influence indirecte des variables climatiques saisonnières sur les traits fonctionnels des parasitoïdes, par l'intermédiaire de la ressource hôte.

Dans le **Chapitre 6 – « Impact of climate conditions on the diversity and function of a guild of aphid parasitoids »**, je m'intéresserai à l'influence directe d'une variable climatique sur la diversité taxonomique des parasitoïdes : la température. Cette étude testera l'influence intra-saisonnière en hiver (à court terme) de la température sur les abondances relatives des parasitoïdes et de leurs hôtes, sur le degré de spécialisation écologique face à la faible densité d'hôtes en hiver, ainsi que les différences intersaisonnières dans la structure de ce réseau trophique. L'objectif de cette étude est de vérifier l'occurrence d'une relation directe entre les températures et la fréquence des différentes espèces de parasitoïdes et d'analyser les réseaux trophiques de type hôte-parasitoïde dans le contexte des changements climatiques. J'utiliserai comme modèle deux espèces de parasitoïdes, *Aphidius avenae* et *A. rhopalosiphi*, qui n'ont pas la même capacité de résistance aux températures froides (Le Lann *et al*., 2011a).

Avant d'aborder ces études, je présenterai d'une manière générale les modèles biologiques de cette thèse.

Chapitre 2 : Modèles Biologiques

A. Hyménoptères Parasitoïdes

Les parasitoïdes sont des insectes dont les femelles adultes pondent des œufs sur ou dans un autre organisme (l'hôte) à un stade de développement pré-imaginal, ou plus rarement

adulte ; les larves de parasitoïdes se développent en se nourrissant des tissus de l'hôte, un processus qui culmine avec la mort de l'hôte et l'émergence du parasitoïde (Eggleton & Gaston, 1990 ; Godfray, 1994). En raison de ce mode de vie, le développement d'un parasitoïde dépend des ressources alimentaires d'un seul hôte, auquel il est associé dès l'éclosion de l'œuf jusqu'à la vie adulte. Par conséquent, une relation intime entre les hôtes et les parasitoïdes s'est développée au cours de l'évolution (Godfray, 1994). La plupart des parasitoïdes sont des Hyménoptères (environ 65000 espèces), mais quelques espèces de Diptères (15000), Coléoptères (3500), Neuroptères (50), Lépidoptères (11), Trichoptères et Strepsiptères suivent également ce mode de vie (Godfray, 1994 ; Quicke, 1997). Les hôtes attaqués par ces différents parasitoïdes sont également très variés taxonomiquement. Les parasitoïdes sont idiobiontes quand l'hôte est tué ou paralysé avant la ponte, ou koïnobiontes si l'hôte n'est pas tué immédiatement après le parasitisme (l'hôte peut continuer à se développer après la ponte). Les parasitoïdes sont appelés endoparasitoïdes ou ectoparasitoïdes en fonction de l'endroit de la ponte et du développement de la larve (dans ou sur l'hôte, respectivement). Les parasitoïdes peuvent également s'attaquer à des différents stades de développement de l'hôte : l'œuf, la larve, la nymphe, ou l'adulte (Godfray, 1994 ; Quicke, 1997). Les parasitoïdes peuvent être spécialistes par rapport à l'espèce de l'hôte exploitée, ou avoir une stratégie généraliste d'exploitation d'hôtes de différentes espèces (le « spectre d'hôtes » du parasitoïde). Enfin, en fonction du nombre de descendants se développant au sein d'un hôte, les parasitoïdes peuvent être considérés comme étant solitaires ou grégaires.

Les traits d'histoire de vie des parasitoïdes sont également très variables et un nombre considérable d'études a été réalisé sur l'évolution des traits chez les parasitoïdes (e. g. Bonsall *et al*., 2002 ; Brodeur & Boivin, 2004 ; Chau & Mackauer, 2001 ; Colinet *et al*., 2005 ; Fleury *et al*., 2009 ; Fuentes-Contreras *et al*., 1996 ; Hackett-Jones *et al*., 2011 ; Henry *et al*., 2006). Ces variations importantes de traits d'histoire de vie sont observables aux échelles interspécifique et intraspécifique. En raison du mode de vie d'un parasitoïde, l'allocation des ressources aux différents traits est dépendante de la qualité de l'hôte exploité. Cette qualité peut dépendre de facteurs comme l'espèce de l'hôte, son stade de développement, sa taille corporelle, ses capacités de défense avant (comportementales) et après (physiologiques) le parasitisme, son état nutritionnel, son statut de parasitisme (Brodeur & Boivin, 2004). Chez les parasitoïdes exploitant plusieurs espèces d'hôtes, des populations peuvent diverger et mieux s'adapter aux hôtes disponibles à leurs régions (Vaughn & Antolin, 1996). L'état de développement de l'hôte exploité est également un facteur important pour la fitness des parasitoïdes en raison de la quantité de ressources alimentaires disponibles et des capacités de

défense de chaque stade (Colinet *et al*., 2005 ; Henry *et al*., 2006). En effet, les stades de développement plus âgés peuvent représenter une quantité plus importante de ressources alimentaires, les défenses immunologiques et des contraintes physiologiques liés à la maturation sexuelle de l'hôte peuvent limiter le développement parasitaire (Colinet *et al*., 2005). Des situations de superparasitisme conspécifique (plusieurs pontes réalisées sur un hôte par des parasitoïdes d'une seule espèce) ou de multiparasitisme (plusieurs pontes réalisées sur un hôte par des parasitoïdes d'espèces différentes) peuvent également réduire la fitness des parasitoïdes. Chez les espèces solitaires, en cas de superparasitisme ou de multiparasitisme, un seul parasitoïde pourra arriver à la fin de son développement larvaire, les autres individus présents étant éliminés (Godfray, 1994 ; Salt, 1961). Les interactions du type hôte-parasitoïde représentent donc un cas unique de dépendance entre la fitness d'un organisme et l'exploitation d'une ressource alimentaire.

Les Aphidiinés (Hymenoptera : Braconidae : Aphidiinae) sont des endoparasitoïdes solitaires koïnobiontes de pucerons (Homoptera : Aphididae) dont l'abondance est considérablement variable entre les différents contextes paysagers (Thies *et al*., 2005 ; Vollhardt *et al*., 2008). Les pucerons de céréales sont également parasités par quelques espèces d'endoparasitoïdes Aphelinidés (Hymenoptera : Aphelinidae : Aphelininae) (Tableau 1). Les parasitoïdes présentent un degré de spécialisation variable, avec des espèces « oligophages » (exploitant un nombre limité d'espèces hôtes) et « polyphages » (parasitoïdes plus généralistes ayant un spectre d'hôtes plus large) (Kavallieratos *et al*., 2004). Quelques espèces de parasitoïdes comme *Aphidius ervi* Haliday, *Praon volucre* Haliday et *Ephedrus plagiator* Nees sont capables d'exploiter des pucerons présents au sein des parcelles de céréales et également des espèces de pucerons non ravageurs présentes sur des zones non cultivées du paysage (Tableau 1 ; Derocles, 2012). Ainsi, la présence d'hôtes alternatifs sur les éléments naturels et semi-naturels du paysage pourrait avoir un effet positif sur la lutte biologique contre les pucerons des éléments cultivés. Cependant, les réseaux hôte-parasitoïde des zones cultivées et non cultivées sont relativement peu connectés (Derocles, 2012).

Tableau 1. Espèces principales de parasitoïdes des pucerons des céréales et hôtes associés (sur les céréales, ou hôtes alternatifs sur d'autres plantes hôtes) selon la littérature. La saison d'échantillonnage de chaque puceron des céréales est indiquée selon la référence bibliographique originale (P = printemps, E = été, A = automne, H = hiver, ND = non disponible).

Parasitoïde	Espèces hôtes sur céréales	Saison	Hôtes alternatifs	Références
Aphelinus abdominalis Dalman	*Metopolophium dirhodum* Walker	ND	*Acyrthosiphon pisum* Harris	Honek *et al.* (1998)
	Rhopalosiphum padi Linné	ND	*Macrosiphum euphorbiae* Thomas	
	Schizaphis graminum Rondani	ND	*Myzus persicae* Sulzer	
	Sitobion avenae Fabricius	ND		
	Sitobion fragariae Walker	ND		
Aphidius avenae Haliday	*Diuraphis noxia* Kurdjumov	ND	*Acyrthosiphon pisum* Harris	Holler (1990)
	Metopolophium dirhodum Walker	P	*Acyrthosiphon malvae* Mosley	Kavallieratos *et al.* (2004)
	Rhopalosiphum padi Linné	P	*Myzus persicae* Sulzer	Krespi (1990)
	Sitobion avenae Fabricius	P, A		Starý (1973)
	Sitobion fragariae Walker	E		
Aphidius colemani Viereck	*Rhopalosiphum padi* Linné	P	*Aphis craccivora* Koch	Kavallieratos *et al.* (2004)
			Aphis fabae Scopoli	Starý (1973)
			Aphis fabae solanella Theobald	
			Aphis gossypii Glover	
			Aphis nerii Boyer de Fonscolombe	
			Aphis parietariae Theobald	
			Aphis punicae Shinji	
			Aphis ruborum Börner	
			Aphis spiraecola Patch	
			Aphis umbrella Börner	
			Aphis viticis Ferrari	
			Brachycaudus cardui Linné	
			Brachycaudus helichrysi Kaltenbach	
			Dysaphis apiifolia Theobald	
			Myzus cerasi Fabricius	
			Myzus persicae Sulzer	
			Myzus varians Davidson	
			Toxoptera aurantii Boyer de Fonscolombe	
Aphidius ervi Haliday	*Diuraphis noxia* Kurdjumov	P	*Acyrthosiphon pisum* Harris	Holler (1990)
	Metopolophium dirhodum Walker	P	*Aulacorthum solani* Kaltenbach	Kavallieratos *et al.* (2004)
	Rhopalosiphum padi Linné	P	*Hyperomyzus lactucae* Linné	Krespi (1990)
	Schizaphis graminum Rondani	P	*Macrosiphum cholodkovskyi* Mordvilko	Starý (1973)
	Sitobion avenae Fabricius	P, E, A	*Macrosiphum euphorbiae* Thomas	
	Sitobion fragariae Walker	E		

			Microlophium carnosum Buckton *Myzus persicae* Sulzer	
Aphidius matricariae	*Diuraphis noxia* Kurdjumov *Rhopalosiphum padi* Linné *Sitobion avenae* Fabricius *Sitobion fragariae* Walker	P H, P P P	*Aphis craccivora* Koch *Aphis fabae* Scopoli *Aphis fabae cirsiiacanthoidis* Scopoli *Aphis fabae solanella* Theobald *Aphis gossypii* Glover *Aphis intybi* Koch *Aphis parietariae* Theobald *Aphis ruborum* Börner *Aphis spiraecola* Patch *Aphis umbrella* Börner *Aphis urticata* Gmelin *Aulacorthum solani* Kaltenbach *Brachycaudus amygdalinus* Schouteden *Brachycaudus cardui* Linné *Brachycaudus helichrysi* Kaltenbach *Capitophorus carduinus* Walker *Capitophorus elaeagni* Del Guercio *Capitophorus hippophaes* Walker *Capitophorus inulae* Passerini *Dysaphis plantaginea* Passerini *Lipaphis erysimi* Kaltenbach *Myzus cerasi* Fabricius *Myzus cymbalariae* Stroyan *Myzus langei* Börner *Myzus lythri* Schrank *Myzus persicae* Sulzer *Myzus varians* Davidson *Ovatus crataegarius* Walker *Ovatus insitus* Walker *Ovatus mentharius* Van der Goot *Phorodon humuli* Schrank *Rhopalosiphum maidis* Fitch *Rhopalosiphum nymphaeae* Linné *Toxoptera aurantii* Boyer de Fonscolombe	Brewer *et al.* (2001) Kavallieratos *et al.* (2004) Krespi (1990) Krespi *et al.* (1997) Starý (1973)

Aphidius rhopalosiphi De Stefani-Perez	*Diuraphis noxia* Kurdjumov *Metopolophium dirhodum* Walker *Rhopalosiphum padi* Linné *Sitobion avenae* Fabricius *Sitobion fragariae* Walker	P P P, H P, E, A P		Brewer *et al.* (2001) Holler (1990) Kavallieratos *et al.* (2004) Krespi (1990) Krespi *et al*. (1997) Starý (1973)
Aphidius uzbekistanicus	*Diuraphis Noxia* *Metopolophium dirhodum* Walker *Rhopalosiphum padi* Linné *Schizaphis graminum* Rondani *Sitobion avenae* Fabricius *Sitobion fragariae* Walker	ND P ND P P P		Derocles (2012) Krespi (1990) Rakhshani *et al*. (2008) Starý (1973)
Diaeretiella rapae	*Diuraphis noxia* Kurdjumov *Rhopalosiphum padi* Linné	E P	*Aphis cadiva* Walker *Aphis craccivora* Koch *Aphis gossypii* Glover *Aphis nerii* Boyer de Fonscolombe *Aphis spiraecola* Patch *Aphis umbrella* Börner *Aulacorthum solani* Kaltenbach *Brachycaudus amygdalinus* Schouteden *Brachycaudus cardui* Linné *Brachycaudus helichrysi* Kaltenbach *Brachycaudus helichrysi* var. *warei* Theobald *Brevicoryne brassicae* Linné *Hayhurstia atriplicis* Linné *Hyadaphis foeniculi* Passerini *Lipaphis lepidii* Nevsky *Lipaphis erysimi* Kaltenbach *Myzus persicae* Sulzer *Pseudobrevicoryne leclanti* Petrovic & Remaudière *Rhopalosiphum maidis* Fitch *Toxoptera aurantii* Boyer de Fonscolombe *Uroleucon sp.*	Brewer *et al.* (2001) Kavallieratos *et al.* (2004)
Ephedrus plagiator Nees	*Diuraphis noxia* Kurdjumov *Metopolophium dirhodum* Walker	ND P	*Acyrthosiphon pisum* Harris *Aphis fabae* Scopoli	Brewer *et al.* (2001)

	Rhopalosiphum padi Linné *Schizaphis graminum* Rondani *Sitobion avenae* Fabricius *Sitobion fragariae* Walker	H P P, E, A P	*Aphis idaei* Van der Goot *Aphis salicariae* Koch *Aphis spiraephaga* Müller *Brachycaudus helichrysi* Kaltenbach *Capitophorus sp.* *Corylobium avellanae* Schrank *Dysaphis pyri* Boyer de Fonscolombe *Hyalopterus pruni* Geoffroy *Macrosiphum cholodkovskyi* Mordvilko *Macrosiphum rosae* Linné *Myzus cerasi* Fabricius *Myzus ligustri* Mosley *Phorodon humuli* Schrank *Rhopalomyzus lonicerae* Siebold	Holler (1990) Kavallieratos *et al.* (2004) Krespi *et al*. (1997)
Praon gallicum Starý	*Diuraphis noxia* Kurdjumov *Metopolophium dirhodum* Walker *Rhopalosiphum padi* Linné *Schizaphis graminum* Rondani *Sitobion avenae* Fabricius	ND P P, E P P	*Pleotrichophorus glandulosus* Kaltenbach	Brewer *et al.* (2001) Kavallieratos *et al.* (2004)
Praon volucre Haliday	*Metopolophium dirhodum* Walker *Rhopalosiphum padi* Linné *Schizaphis graminum* Rondani *Sitobion avenae* Fabricius *Sitobion fragariae* Walker	P, E P, E, A, H P P, E, A P	*Acyrthosiphon lactucae* Passerini *Acyrthosiphon malvae* Mosley *Acyrthosiphon pisum* Harris *Amphorophora rubi* Kaltenbach *Aphis craccivora* Koch *Aphis crepidis* Börner *Aphis fabae* Scopoli *Aphis fabae cirsiiacanthoides* Scopoli *Aphis fabae solanella* Theobald *Aphis gossypii* Glover *Aphis spiraephaga* Müller *Aphis umbrella* Börner *Aphis viticis* Ferrari *Aulacorthum solani* Kaltenbach *Brachycaudus cardui* Linné	Holler (1990) Kavallieratos *et al.* (2004) Krespi *et al*. (1997)

	Brachycaudus helichrysi Kaltenbach
	Brachycaudus helichrysi var. *warei* Theobald
	Brevicoryne brassicae Linné
	Capitophorus elaeagni Del Guercio
	Corylobium avellanae Schrank
	Hyadaphis foeniculi Passerini
	Hyalopterus amygdali Blanchard
	Hyalopterus pruni Geoffrey
	Hyperomyzus lactucae Linné
	Macrosiphum euphorbiae Thomas
	Macrosiphum daphnidis Börner
	Macrosiphum rosae Linné
	Microlophium carnosum Buckton
	Myzocallis castanicola Baker
	Myzus ligustri Mosley
	Myzus persicae Sulzer
	Myzus varians Davidson
	Ovatus crataegarius Walker
	Phorodon humuli Schrank
	Rhopalomyzus lonicerae Siebold
	Toxoptera auranti Boyer de Fonscolombe
	Uroleucon aeneum Hille Ris Lambers
	Uroleucon cichorii Koch
	Uroleucon sonchi Linné

Les éléments non cultivés du paysage pourraient également apporter des ressources alimentaires supplémentaires (avec une disponibilité plus importante de nectar) et représenter des abris contre les perturbations générées par les pratiques agricoles (Vollhardt *et al*., 2008). Néanmoins, les effets de la complexité du paysage sur la lutte biologique exercée par les parasitoïdes des céréales ne sont toujours pas bien compris : le pourcentage de terres non-cultivées est positivement corrélé au taux de parasitisme des pucerons au sein des parcelles de céréales, mais le taux de colonisation par les pucerons est également favorisé par les paysages complexes (Thies *et al*., 2005). Des études indiquent une faible influence du contexte paysager local sur la diversité des parasitoïdes de pucerons de céréales (Costamagna *et al.*,

2004 ; Vollhardt *et al.*, 2008) ; cependant, les effets paysagers sur la diversité fonctionnelle de ces parasitoïdes restent peu étudiés. En effet, le contexte paysager est connecté aux processus locaux au sein des parcelles de céréales par la dispersion des organismes, et peut par conséquent fonctionner comme un filtre en fonction de traits fonctionnels comme la taille corporelle, le comportement de recherche alimentaire, la variabilité de l'abondance et la position trophique (Holt, 1996 ; Tscharntke & Brandl, 2004 ; Thies *et al.*, 2005).

La relation de dépendance des parasitoïdes vis-à-vis de l'écologie et de la biologie de leurs hôtes et de leurs plantes hôtes (effets du type « bottom-up ») est une caractéristique qui augmente la sensibilité de ces organismes aux changements environnementaux. Cette contrainte doit être encore plus importante chez les parasitoïdes koïnobiontes, qui dépendent de la survie de leur hôte pendant le développement larvaire (Hance *et al.*, 2007). Les adaptations des parasitoïdes aux conditions thermiques ressemblent à celles des autres organismes ectothermes, mais ces adaptations sont aussi liées aux réponses de leurs hôtes, qui sont aussi affectés par les températures extrêmes (Hance *et al.*, 2007). Comme mentionné précédemment, ces adaptations incluent la capacité de dormance ; en effet, la plupart des parasitoïdes aphidiinés sont capables d'arrêter leur développement et de passer l'hiver en quiescence ou sous une forme diapausante, à l'intérieur de son cocon de nymphose et la cuticule d'un hôte mort (la « momie ») (Brodeur & McNeil, 1994 ; Colinet *et al.*, 2010 ; Krespi, 1990). Sous des conditions hivernales modérées, les parasitoïdes peuvent maintenir leurs activités de développement et de reproduction à un rythme réduit (Colinet *et al.*, 2010 ; Hance *et al.*, 2007). Les organismes qui continuent leurs cycles de vie pendant l'hiver sans diapauser doivent également s'adapter à une baisse saisonnière de la quantité de ressources alimentaires (Danks, 2004). Ainsi, les populations actives pendant l'hiver doivent présenter une stratégie d'exploitation de ressources adaptée aux contraintes biotiques et abiotiques de cette saison. En effet, les traits d'histoire de vie des parasitoïdes comme la longévité, la taille corporelle, la durée de développement, la fécondité et la sex-ratio sont affectés par les variations de température et par les hôtes exploités (Hance *et al.*, 2007).

Une espèce de parasitoïde peut présenter une stratégie hivernale diapausante ou active en fonction des variables climatiques locales. Par exemple, des études démontrent que des espèces comme *Aphidius rhopalosiphi* peuvent présenter une prédominance de la stratégie de diapause en Belgique, alors que la même espèce diapause moins fréquemment en Bretagne, où le climat est légèrement plus doux (Krespi *et al.*, 1997 ; Legrand *et al.*, 2004). Il existe également peu de données sur la composition spécifique de la guilde en hiver et le lien entre cette composition hivernale et celle de la période printanière suivante. Or, les activités

hivernales des parasitoïdes ont une grande importance dans la suppression des populations printanières de pucerons (Plantegenest *et al*., 2001). Par conséquent, dans le but de comprendre le fonctionnement de la guilde de parasitoïdes de pucerons et leur potentiel de lutte biologique, il est nécessaire de réaliser davantage d'études s'intéressant aux populations hivernales.

B. Pucerons

Les pucerons ravageurs sont parmi les organismes provoquant des pertes importantes au niveau de la production agricole, surtout au sein des zones tempérées de la planète (Dedryver *et al*., 2010 ; Holman, 2009). Ces organismes sont des insectes de type piqueur-suceur : ils insèrent leur « stylet » dans la plante hôte et s'alimentent de sa sève élaborée. Les dégâts provoqués par ces organismes résultent de ce mode d'alimentation ; les pucerons peuvent également représenter des vecteurs de phytovirus, et par le dépôt de miellat, une substance riche en sucre secrétée par les pucerons (Alford, 2011). Les populations de pucerons présentent des périodes ponctuelles de grande croissance (les « pullulations »), souvent associées à ces grandes pertes économiques, notamment en raison des phytovirus transmis par les pucerons. La dynamique des populations de pucerons est liée à l'effet de leurs ennemis naturels et à des facteurs abiotiques comme le climat. Les parasitoïdes et les maladies fongiques (Entomophthorales) sont parmi les ennemis naturels les plus importants des pucerons, alors que l'action de prédateurs comme les coccinelles, les chrysopes, les syrphes, les carabidés et les araignées est moins importante dans le contrôle de ces populations (Dedryver, 1987 ; Dixon *et al*., 1995 ; Kindlmann & Dixon, 1999a, b ; Plantegenest *et al*., 2001).

Les pucerons peuvent présenter une alternance de phases de reproduction asexuée et sexuée (holocyclie), ou un cycle de vie strictement asexué (anholocyclie). Dans le premier cas, la reproduction sexuée se réalise en période automnale et des œufs diapausants sont produits ; cette stratégie est favorisée en cas de températures hivernales extrêmes car les œufs sont très résistants au froid (Dedryver *et al*., 1998). Dans le cas de l'anholocyclie, les femelles parthénogénétiques se reproduisent d'une manière continue, sans phase de diapause, ce qui est favorable si les températures hivernales sont suffisamment douces pour permettre la survie des larves et des adultes anholocycliques, en raison du « coût double du sexe » (*« twofold cost of sex »*) (Gilabert *et al*., 2009). Les populations de pucerons peuvent présenter un mélange

des deux stratégies ; cette coexistence est probablement contrôlée par les conditions de température hivernales (Rispe *et al*., 1998 ; Vorburger, 2004)

En Europe, trois espèces de pucerons sont fréquentes au sein des céréales cultivées : le puceron des épis *Sitobion avenae* Fabricius, considéré comme l'espèce provoquant les dégâts les plus importants (Plantegenest *et al*., 2001), le puceron des céréales et du rosier *Metopolophium dirhodum* Walker et le puceron du merisier à grappes *Rhopalosiphum padi* Linné. D'autres espèces comme les petits pucerons des céréales (deux espèces : *Schizaphis graminum* Rondani et *Sitobion fragariae* Walker) sont également trouvées sur les céréales cultivées avec une fréquence moins importante (Tableau 1). Les espèces majoritaires de pucerons sur les céréales ont des parasitoïdes en commun : par exemple, *R. padi*, *S. avenae* et *M. dirhodum* peuvent être parasités par *Aphidius avenae* Haliday, *A. ervi* Haliday, *A. rhopalosiphi* De Stefani-Perez, *Praon gallicum* Starý et *P. volucre* Haliday (Kavallieratos *et al*., 2004). Cependant, quelques espèces de parasitoïdes se spécialisent sur des espèces de pucerons sur les céréales ; par exemple, le parasitoïde *A. matricariae* Haliday parasite souvent *R. padi*, alors que l'occurrence de cette espèce sur *S. avenae* et *M. dirhodum* a rarement été signalée (Kavallieratos *et al*., 2004 ; Lumbierres *et al*., 2007).

L'espèce du puceron exploité peut avoir une influence sur les traits d'histoire de vie des parasitoïdes. Par exemple, selon l'étude de Chau & Mackauer (2001), le parasitoïde *Monoctonus paulensis* Ashmead a présenté des taux de ponte et d'émergence ainsi qu'une sex-ratio plus biaisée vers les femelles en parasitant le puceron *Acyrthosiphon pisum* Harris, comparé aux trois autres espèces hôtes testées : *S. avenae, M. dirhodum* et *Macrosiphum creelii* Davis. A l'échelle intraspécifique, des populations d'une espèce de puceron peuvent porter des bactéries endosymbiontes facultatives comme *Hamiltonella defensa*, capables d'augmenter la résistance de ces hôtes au parasitisme et par conséquent le taux de mortalité des parasitoïdes lors de leur développement larvaire (Guay *et al*., 2009). Par conséquent, les études de l'évolution et de l'écologie des parasitoïdes doivent toujours prendre en compte les effets « bottom-up » au sein des interactions hôte-parasitoïde.

Chapitre 3

Spatiotemporal variations in aphid-parasitoid relative abundance patterns and food webs in agricultural ecosystems

Thiago Oliveira Andrade, Yannick Outreman, Liliane Krespi, Manuel Plantegenest, Aude Vialatte, Bertrand Gauffre, Joan van Baaren

Soumis à *Ecosphere*

Spatiotemporal variations in aphid-parasitoid relative abundance patterns and food webs in agricultural ecosystems

Thiago Oliveira Andrade [1,2,3], Yannick Outreman [3,4], Liliane Krespi [2,3], Manuel Plantegenest [4], Aude Vialatte [5], Bertrand Gauffre [6,7], Joan van Baaren [1,3]

1 UMR CNRS 6553 ECOBIO, Université de Rennes 1, Rennes, France
2 UMR INRA 1349 IGEPP, Université de Rennes 1, Rennes, France
3 Ecole Doctorale Vie Agro Santé (VAS), Université Européenne de Bretagne (UEB), Rennes, France
4 UMR INRA 1349 IGEPP, Agrocampus Ouest, Rennes, France
5 UMR INRA-INPT 1201 DYNAFOR, ENSAT, Castanet-Tolosan, France
6 INRA, USC1339 (CEBC-CNRS), F-79360, Beauvoir sur Niort, France
7 CEBC-CNRS (UPR 1934), F-79360, Beauvoir sur Niort, France

Abstract

Understanding the spatiotemporal stability of communities is fundamental in theoretical and applied ecology. Organisms atop trophic chains are particularly sensitive to disturbance, especially when they are dependent on a specific trophic resource subject to strong fluctuations in density and quality, which is the case of parasitoids. We investigated the (1) variability in spatiotemporal relative abundance variation patterns of a cereal aphid parasitoid community, determining to what degree host resource fluctuations define such structure patterns in agrosystems. We also investigated whether (2) parasitoid relative abundances are strongly influenced by host relative abundances and if (3) different host species are exploited at distinct rates. Aphid parasitoid populations were monitored in three remote agricultural regions in France between 2010 and 2012. Five parasitoid species (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) and three aphid species (Hemiptera: Aphididae) were identified in each of those three regions. Fields sampled in one region in a single year exhibited similar relative abundance patterns, with aphid parasitoid communities varying across regions and years. All parasitoid species were able to exploit each monitored host species. *Metopolophium dirhodum* Wlk was consistently a more frequent species among parasitized aphids than among living aphids, indicating that this aphid species was exploited at a higher rate than the other two aphid species found (*Sitobion avenae* F and *Rhopalosiphum padi* L). Those findings suggest

the cereal aphid-parasitoid network is not strictly determined by the intrinsic permanent environmental characteristics but partially varies from one year to another. The similarity in abundance patterns in different fields of a region in a given year suggests the existence of a mechanism allowing a rapid synchronisation of the relative abundance patterns at a regional scale. This phenomenon could be useful in predicting host-parasitoid communities and bear important consequences for the ecosystem service provided by parasitoids.

Keywords: Aphididae; Aphidiinae; Biodiversity; Braconidae; Community structure; Hemiptera; Host-parasitoid interactions; Hymenoptera.

Introduction

Evaluating the importance of factors that drive the structure of communities is an important objective of both theoretical and applied ecology (Nowicki *et al.*, 2009). In agricultural ecosystems, human activities have led to an increase in the amount of habitat disturbance events affecting the structure of resident communities. Species face locally frequent cycles of extinction-recolonisation following disturbance events, persisting in the landscape as a metapopulation (Hanski, 1998). Those species respond to a number of environmental filters which apply at different spatial scales, thus shaping the structure of metacommunities (Leibold *et al.*, 2004, Schweiger *et al.*, 2005). The dynamic instability in local populations could lead to a high importance of environmental stochasticity in determining community structure and dynamics, especially in cultivated areas. Environmental stochasticity is generally believed to be the main driving force influencing the dynamics of insect populations (Nowicki *et al.*, 2009). Upper trophic level organisms can be particularly affected by disturbance events and environmental changes, as predicted by the trophic rank hypothesis, due to cumulative bottom-up effects influencing those organisms (Holt *et al.*, 1999; Tscharntke & Brandl, 2004). In highly-disturbed agroecosystems, host-parasitoid systems are particularly interesting to investigate variations in insect community structures, as parasitoids are subject to the expansions and regressions of the spatial distribution of their insect hosts (Folcher *et al.*, 2011). Several studies have focused on the influence of land cover patterns (Coll & Hopper, 2001; Kruess, 2003; Costamagna *et al.*, 2004; Bennett & Gratton, 2012) or climate (Stireman *et al.*, 2005) on the species richness, abundance and diversity of parasitoid communities (Folcher *et al.*, 2011), but few studies have considered the large scale

spatiotemporal variations in their relative abundances and their stability (e.g. Höller, 1990; Gomez & Zamora, 1994; Le Corff *et al.*, 2000). Such investigation would help determining the extent to which environmental factors affect parasitoid communities and understanding the spatiotemporal dynamics of those organisms.

The fitness of parasitoids is linked to the availability of the host species they are able to exploit (Henry *et al.*, 2008); therefore, one can expect the specific composition of the community of hosts and their relative abundance to be a major factor explaining the relative abundances of parasitoids. Presumably, a high variance in the availability and the quality of host resources would be favourable for parasitoids presenting a generalist strategy; similarly, a prevalence of specialist behaviour could be expected in a stable environment (Peers *et al.*, 2012). Furthermore, a decrease in preferred resources could lead to an expansion of niche breadth, as individuals tend to accept previously unutilised resources (Araujo *et al.*, 2011). Consequently, frequent spatiotemporal variations in the quality and quantity of available resources would represent a favourable environment for jack-of-all-trades strategies, while a more predictable environment is expected to benefit specialists. In host-parasitoid communities, the fluctuations in the quality and quantity of host resources are expected to exert a strong influence on the resource exploitation strategy of parasitoids (Andrade *et al.*, 2013).

In this study, we have investigated the relative abundances of the species in an aphid-parasitoid system in three remote areas in western France, during three consecutive years. Relative abundances of parasitoid species and their aphid hosts in cereal fields were determined in each of those regions during spring (i.e. a period when aphid hosts and their parasitoids increase in density in cereal fields compared to winter, and preceding the disturbance events linked to harvest in summer). We aimed at investigating (1) the degree of interannual, intra-regional and inter-regional variability in the relative abundances of parasitoids and their aphid hosts in order to assess at which scale (field, region, inter-regional) the structure of parasitoid-aphid networks is determined and its temporal stability; (2) whether parasitoid relative abundances are mostly influenced by host species availability, or if relative abundance variations are mostly independent from the relative abundances of host species; (3) whether parasitoids exploit different host species at distinct rates, which could either indicate the occurrence of a partial specialization on host resources or whether available resources are equally exploited.

Materials and methods

Field Data

Parasitoids and their host resources were monitored and sampled in host plants in cereal fields (a majority of winter wheat, as well as barley, oats, triticale) in three remote agricultural regions located in western France : the Long Term Ecological Research (LTER) site "Armorique" (48°29', -01°35') and the research sites "Plaine et Val de Sèvre" (46°12',-0°28') and "Vallées et Coteaux de Gascogne" (43°16',0°55'), referred to as "Ar", "PVS" and "VCG", respectively, from here on in this article. PVS is located roughly 300km south of Ar and 350km north of VCG. Ar is composed of hedged farmlands, PVS is an open plain mostly dedicated to cereal crop production, and VCG consists of less intensified crop-livestock farmlands with a higher percentage of permanent grasslands. All three regions share a common characteristic in presenting a significant amount of cereal crops surrounded by local landscape contexts with varying degrees of agricultural intensification. All fields were conventionally managed, with insecticides being sprayed once in May 2011 and seeds treated as a measure of plant disease control. Field data were collected in May and June, when both parasitoid and aphid host populations are well-established in cereal fields in those regions and secondary parasitoids (hyperparasitoids) are found at very low frequencies. One region (Ar) was monitored in three consecutive years: 2010 to 2012; the other two (PVS, VCG) were monitored in 2011 and 2012 only. In order to take into account intra-regional variations, 5 to 10 fields were monitored in each region and each year. The number of cereal fields monitored was: 6 in 2010, 10 in 2011 and 7 in 2012 for Ar; 5 in 2011 and 9 in 2012 for PVS; 5 in 2010 and 10 in 2011 for VCG. Distances between two fields within a single region varied from 0.5 to 14.8 km. In this study, cereal crops in different landscape contexts were monitored in order to assess the regional variability of parasitoid communities independently of locally deterministic factors.

To assess parasitoid diversity and abundance, fields were visited two times per month and an arbitrary number (roughly a hundred) of plants were thoroughly examined; all parasitized aphids (mummies) found were collected. Field borders were not prospected for aphid mummies; all parasitoids were sampled in the fields in order to avoid field margin effects and for standardisation reasons. Each mummy was put in an individual gelatine capsule until parasitoid emergence. The species of emerging parasitoids and the species of the

aphids from which those parasitoids emerged were identified based on morphology. Only primary parasitoids and their respective aphid hosts were considered; emerging secondary parasitoids were excluded in this study due to their low frequency in the sampling period (a maximum hyperparasitism percentage of 22% was obtained in Ar in 2012, while in other years and regions hyperparasitism was lower than 15%).

To determine aphid host species availability and abundance, an independent protocol was used: three points were chosen randomly in each cereal field and 50 stems per point were thoroughly examined for aphid presence. The living aphids observed were counted and their species were identified based on morphological traits. Two surveys per month were carried out on each cereal field in May and June to account for population dynamics fluctuations. Relative abundances for each aphid species were calculated based on the aphid counts for each field, each of the three regions, and each year, to take into account field, regional and temporal scales respectively. Spring host resource availability was estimated through total aphid counts for the sampling period.

Data Analysis

To assess geographical (inter-regional and intra-regional) and interannual variations in parasitoid assemblages, a principal component analysis was carried out using each sampled field as an individual and the relative abundances (percentage) of each parasitoid species as PCA variables. A cluster analysis based on Bray-Curtis dissimilarity values was performed to identify groups of fields exhibiting similar parasitoid species relative abundances. Pairwise Pearson's Chi-squared tests were performed to assess the statistical significance on the differences in relative abundance distributions between each pair of fields.

For each region and each year, the centroid of each monitored field was calculated using the GIS software Quantum GIS, v. 1.8.0. A matrix of linear distances between centroids was then calculated. In order to assess the occurrence of spatial autocorrelations between fields, spline correlograms were performed using the geographical coordinates of those centroids and the relative abundance of each species of parasitoids. Spline correlograms were executed on the data corresponding to all fields in each individual region, and secondly on the field data belonging to all three regions. Ninety-five percent bootstrap intervals were calculated with a number of 1000 resamples for each spline correlogram.

Quantitative food web graphical representations (Memmott *et al.*, 1994) were made based on the identified aphid mummies and their respective emerging parasitoids for each region and each year, in order to illustrate the degree to which relative abundances of aphids and parasitoids are linked. Linkage density and local/regional trophic web connectance (Dunne, 2006) were calculated in this study. Food web matrix temperature and nestedness were also estimated with Nestedness Calculator software (Atmar & Patterson, 1993). However, due to the small number of species in each trophic level in this study, no conclusions could be drawn on the variance between fields, regions and years in this study.

In order to test whether the different aphid species are exploited at similar rates, the relative abundances of the living aphids found and collected as well as the relative amount of mummies corresponding to each of those species were compared through chi-squared tests of independence, for each region and each year. The frequencies corresponding to each parasitoid species resulting from each aphid species (mummies) were also compared through chi-squared tests of independence for each region and each year, in order to identify whether aphid species was a determinant factor in structuring parasitoid relative abundance patterns. In order to evaluate trophic interaction overlaps between different parasitoid species, the Pianka index formula (O) was applied to quantitative food web data, considering the dietary interactions of each parasitoid species in all three regions and years (Pianka, 1973; Posluszny *et al.*, 2007). Pianka index values were calculated for all combinations of two different parasitoid species.

All statistical analyses were performed with R version 2.13.2. Multivariate analyses were done with the R package "FactoMineR" (Lê *et al.*, 2008) and spline correlograms were performed with the R package "ncf" (Bjornstad & Falck, 2001). The Bray-Curtis cluster analysis was performed with the R package "vegan" (Oksanen *et al.*, 2013).

Results

Spatiotemporal structure of parasitoid communities

Among the parasitoids sampled (N=2419), five parasitoid species (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) were identified: *Aphidius avenae* Haliday; *A. ervi* Haliday; *A. rhopalosiphi* De Stefani-Perez; *Ephedrus plagiator* Nees; *Praon volucre* Haliday. No other species were identified; less than 2% of all samples were not identified due to damaged

morphological characters (e.g. loss of antennae or wings). Each of the five identified species occurred in each sampled region at least once during the three-year period corresponding to this study (Table 1). *Aphidius avenae* (2010, 2012) and *A. rhopalosiphi* (2011) were the dominant species in the region Ar; *A. rhopalosiphi* was also present at high frequencies in the other two regions, while *A. avenae* either occurred at low numbers or was absent in those regions. *Praon volucre* represented a large part of the parasitoids sampled in PVS in both 2011 and 2012, but was not as frequent in the other two regions. *Ephedrus plagiator* was generally the least frequent parasitoid species, except for Ar in 2010 and VCG in 2011 (Table 1).

Table 1. Data corresponding to the regions "Armorique" (Ar) (2010, 2011, 2012), "Plaine et Val de Sèvre" (PVS) (2011, 2012) and "Vallées et Coteaux de Gascogne (VCG) (2011, 2012). N=2419. Bold numbers correspond to the most frequent species in each region and year.

Site / Year	Parasitoid species (%)					
	A. avenae	*A. ervi*	*A. rhopalosiphi*	*E. plagiator*	*P. volucre*	N
Ar 2010	71.4	11.8	3.4	10.4	3.1	654
Ar 2011	16.9	16.6	60.4	0.0	6.0	331
PVS 2011	0.0	16.7	21.7	3.3	58.3	60
VCG 2011	0.0	10.8	49.2	30.8	9.2	65
Ar 2012	73.4	14.6	8.3	1.8	1.9	623
PVS 2012	3.9	12.5	40.4	1.2	42.0	255
VCG 2012	1.9	32.5	60.8	1.2	3.7	431

Interannual and inter-regional variations in parasitoid relative abundances were higher than intra-regional ones; in the principal component analysis on the parasitoid abundance data (Fig.1A), fields corresponding to one year and one region were generally clustered. For Ar, it is observed that the frequencies of *A. avenae* and *A. rhopalosiphi* polarized the sampled fields in two major groups: one corresponding to 2011 and the other to 2010 and 2012, as shown by the factorial plane representing the PCA variables (Fig. 1B). An interannual variation between 2011 and 2012 was also observed for VCG, where higher frequencies of *E. plagiator* (2011) and *A. ervi* (2012) resulted in a displacement on the PCA individuals factorial plane. The points corresponding to PVS in both 2011 and 2012 occupy roughly the same space on that factorial plane, indicating less interannual variation than in the other two regions. The Bray-Curtis dissimilarity cluster tree on parasitoid relative abundances (Fig. 2) showed three major

relative abundance pattern groups: one cluster indicates closeness between parasitoid relative abundances in PVS in 2011 and 2012, where *P. volucre* was frequent; a second one includes all fields from Ar in 2010 and 2012, in which *A. avenae* was relatively more abundant; and a third group includes Ar in 2011 as well as most fields from VCG (2011 and 2012) as well as 4 fields from PVS in 2011 and 2012: in those fields, *A. rhopalosiphi* was more abundant.

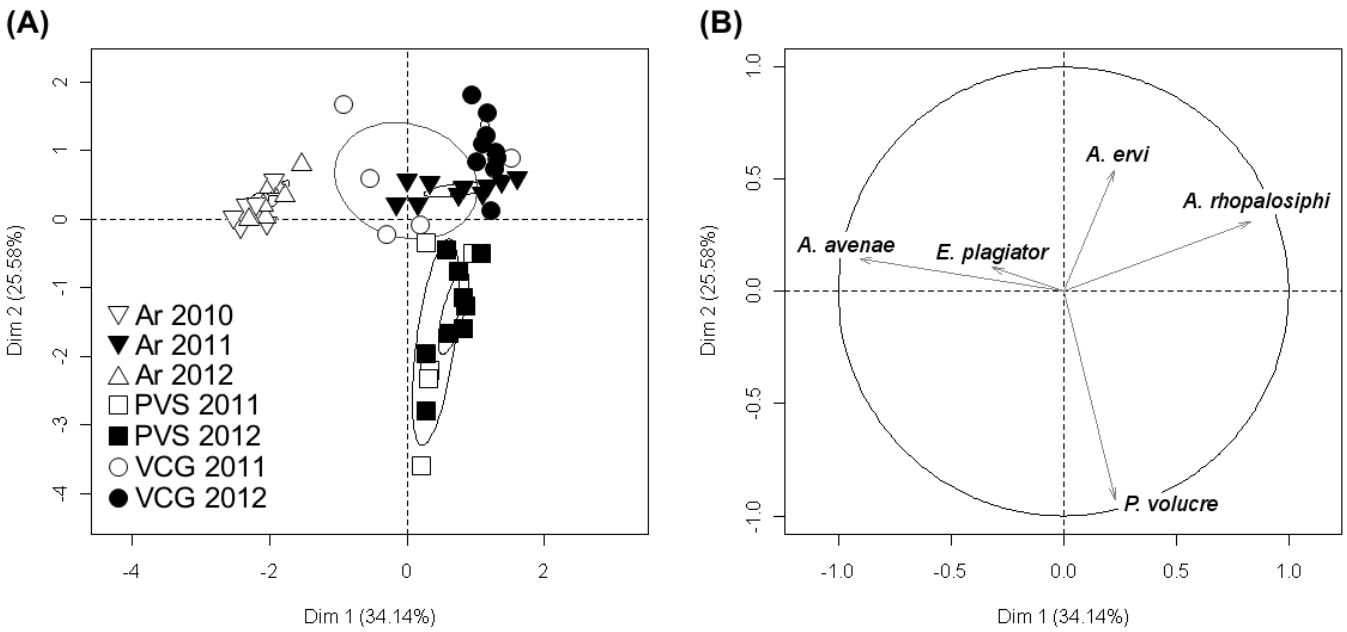

Figure 1. Principal component analysis of the parasitoid populations in the regions "Armorique" (Ar) (2010, 2011, 2012), "Plaine et Val de Sèvre" (PVS) and "Vallées et Coteaux de Gascogne" (VCG) (2011, 2012). The factorial plane (A) represents each sampled field as a PCA individual (points). The factorial plane (B) represents the PCA variables (parasitoid relative abundances).

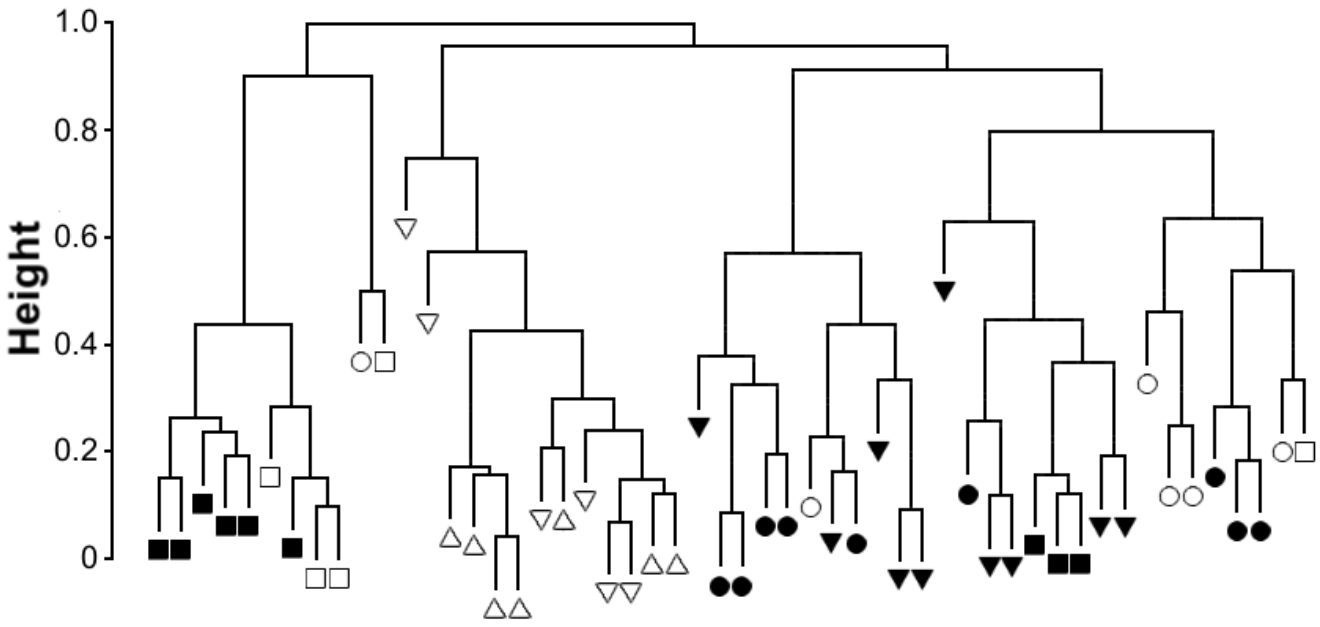

Figure 2. Cluster analysis based on Bray-Curtis dissimilarity values on parasitoid relative abundance data in the regions "Armorique" (Ar) (2010, 2011, 2012), "Plaine et Val de Sèvre" (PVS) and "Vallées et Coteaux de Gascogne" (VCG) (2011, 2012). Each cluster tree branch corresponds to a field and field symbols are the same as the ones used in Fig. 1A.

The spline correlograms performed to test for the occurrence of spatial correlations in each region for the relative abundances of each parasitoid species were non-significantly different from the zero according to the bootstrap intervals, indicating the absence of an intra-regional compartmentalisation of parasitoid communities and the occurrence of a synchronisation at the regional scale. Spatial autocorrelations were significantly different from by-chance-alone relative abundance patterns at inter-region scales for the parasitoid species *A. avenae*, *A. ervi*, *E. plagiator* and *P. volucre* (Fig. 3). This suggests a non-random distribution of parasitoid species across regions, even with interannual variations taken into account. Indeed, in this study two species were found at high frequencies in a single region (*A. avenae* in Ar, *P. volucre* in PVS) while the other three had less contrasted geographical distributions among the three regions.

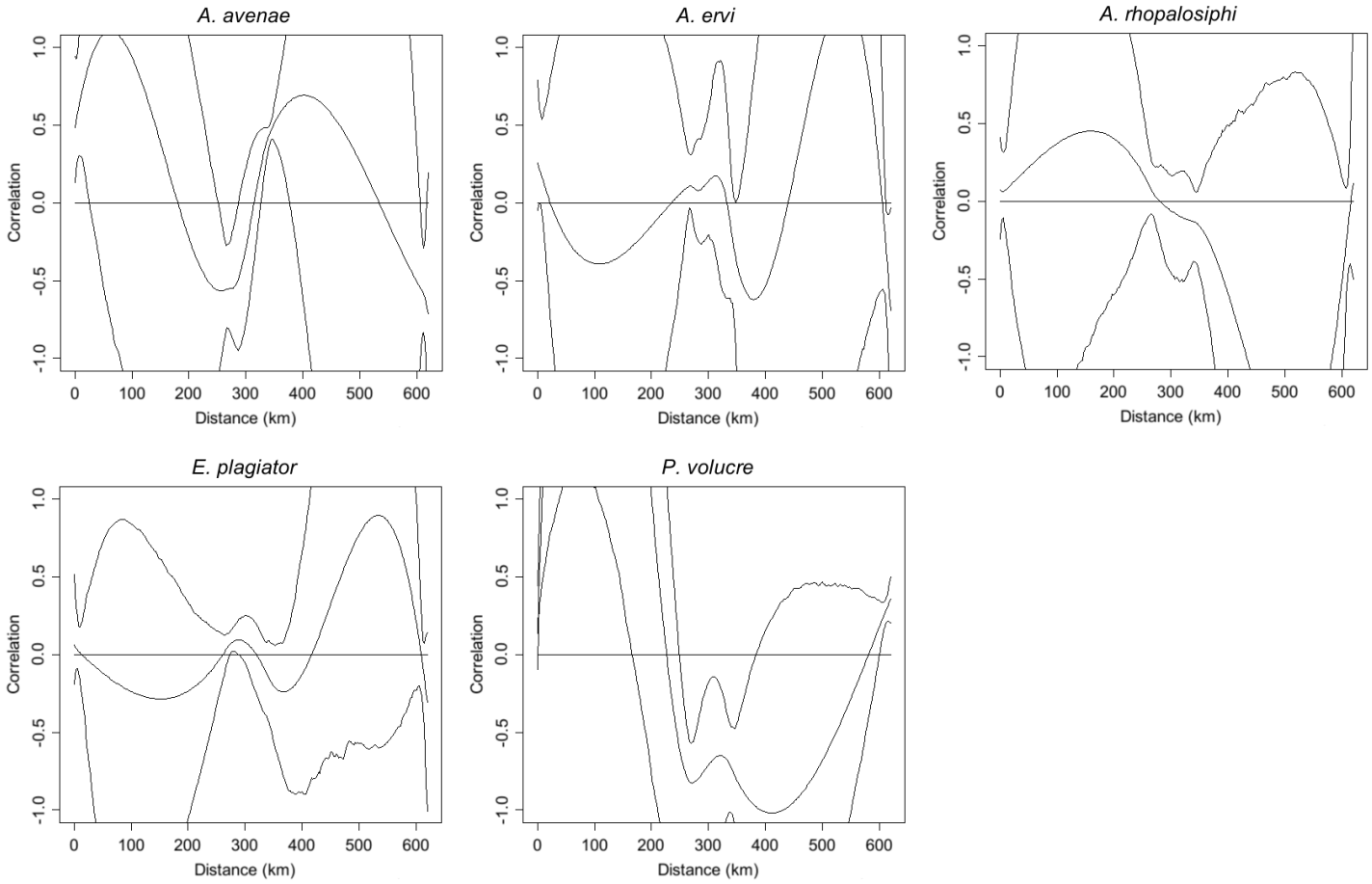

Figure 3. Spline correlograms on parasitoid relative abundance data corresponding to all fields and each of the five parasitoid species monitored. The x axis represents the distance between monitored fields and the y axis represents the positive and negative correlations of parasitoid relative abundances between fields. Outer lines represent 95% bootstrap intervals and the x-intercept represents the distances at which the fields are no more similar than expected with a by-chance-alone structuring.

Host resource availability and host-parasitoid trophic interactions

Among the living aphids (Hemiptera: Aphididae) counted and identified in the fields monitored in this study (N=13943), three species were found: the English grain aphid *Sitobion avenae* F., the rose grain aphid *Metopolophium dirhodum* W. and the bird cherry-oat aphid *Rhopalosiphum padi* L. *Sitobion avenae* and *M. dirhodum* were the most abundant for the sampling period in this study, representing respectively 81.8% and 16.5% of the total living aphids counted, while *R. padi* represented only 1.7% of those living aphids. In 2010 (for Ar) and 2011 (for all three regions), *S. avenae* was the dominant aphid species, while *M.*

dirhodum was more frequent in 2012 in Ar and PVS (Table 2). High interannual and inter-regional variability was also observed in the relative abundances of each aphid species among parasitized aphid samples (Fig. 4). The points on the ternary plot (Fig. 4) corresponding to a single region in one given year are generally regrouped in function of the fluctuating ratio between the populations of *S. avenae* and *M. dirhodum*; only the region Ar in 2011 presented a high intra-regional variability in *M. dirhodum* and *S. avenae* relative abundances. Similarly to the PCA corresponding to parasitoid data, intra-regional relative abundance variations were lower than inter-regional or interannual ones, with the exception of Ar in 2011 (Fig. 4).

Table 2. Data corresponding to the regions "Armorique" (Ar) (2010, 2011, 2012), "Plaine et Val de Sèvre" (PVS) (2011, 2012) and "Vallées et Coteaux de Gascogne" ("VCG") (2011, 2012). Columns 2 to 5 show the results corresponding to the living aphids counted and identified (N=13943); rows 6 to 9 represent the results obtained by sampling parasitized aphids (mummies) (N=2419) The last column shows the significance (non-significant NS; 0.05 *; 0.01 **; 0.001 ***) of the chi-squared test of independence performed between the relative abundances among living aphids and aphid mummies.

Site / Year	Living aphids (%)				Aphid mummies (%)				Chi-squared
	S. avenae	*M. dirhodum*	*R. padi*	N	*S. avenae*	*M. dirhodum*	*R. padi*	N	significance
Ar 2010	100.0	0.0	0.0	1124	94.5	5.5	0.0	654	***
Ar 2011	66.5	31.9	1.6	6737	55.3	44.7	0.0	331	***
PVS 2011	84.2	5.9	9.9	608	85.0	10.0	5.0	60	NS
VCG 2011	98.4	1.0	0.6	2322	87.7	9.2	3.1	65	***
Ar 2012	41.6	25.0	33.3	24	11.7	88.1	0.2	623	***
PVS 2012	9.8	51.2	39.0	123	13.3	86.3	0.4	255	***
VCG 2012	99.3	0.7	0.1	3005	91.0	8.8	0.2	431	***

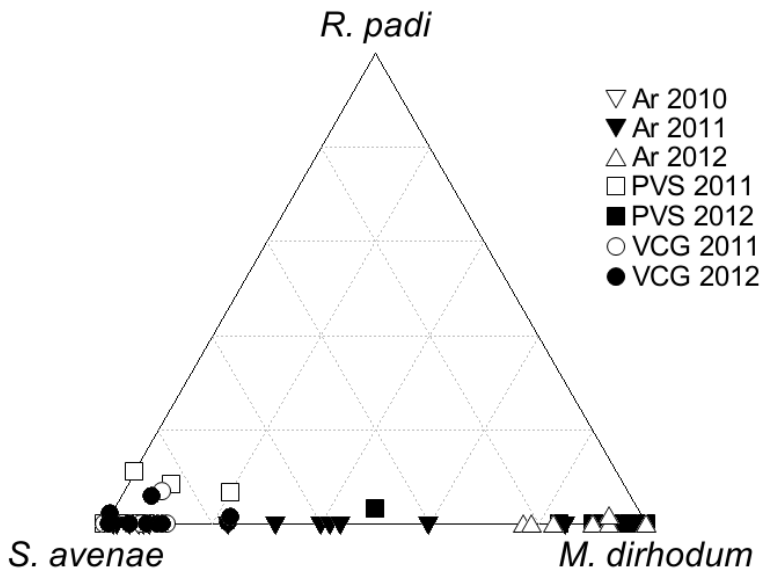

Figure 4. Parasitized aphid relative abundances for the regions "Armorique" (Ar) (2010, 2011, 2012), "Plaine et Val de Sèvre" (PVS) and "Vallées et Coteaux de Gascogne" (VCG) (2011, 2012). Each point on the ternary plot represents a sampled field. The axes represent the relative abundance of each parasitized aphid species.

For the quantitative food web analysis, a total of 2419 aphid mummy-emerging parasitoid pairs were identified (Fig. 5). The parasitoid species *A. avenae*, *A. rhopalosiphi* and *P. volucre* were able to parasitize all aphid species found; *A. ervi* and *E. plagiator* were found parasitizing the two most common aphid species (*S. avenae*, *M. dirhodum*).

In each region and each year, the predominant parasitoid species found emerged from multiple aphid species. In Ar in 2010 and 2012, two similar parasitoid relative abundance patterns (chi-squared p-value < 0.001) resulted from contrasted proportions of the aphid species among the mummies collected (*S. avenae* representing respectively 94.5% and 11.7% of those mummies, which were all identified). Similar aphid species relative abundance patterns (VCG in 2011 and 2012, chi-squared p-value > 0.05; Ar and PVS in 2012, chi-squared p-value > 0.05) resulted in contrasting parasitoid relative abundance distributions, indicating the importance of interannual and inter-regional variability in aphid-parasitoid interactions.

Host species exploitation

The aphid mummies collected and identified all belonged to the three aphid species found in the living aphid counts. However, the proportions of each aphid species in mummies was not similar to the proportions observed in living aphids in the same regions and periods, except for "PVS" in 2011, as indicated by the chi-squared test significances (Table 2). In each region where the percentages of aphid mummies were statistically different to the percentages of living aphids, the frequency of *M. dirhodum* mummies was higher than the ratio observed for that species in the living aphids (Table 1). This indicates that this species of aphid was exploited more frequently than the other two species. Furthermore, this preferential *M. dirhodum* exploitation was found in communities dominated by different species of parasitoids (Fig. 5).

In Ar (2010, 2011) and PVS (2012), unequal relative abundances of each parasitoid species were found resulting from each of the most numerous aphid species (*S. avenae* and *M. dirhodum*), as shown by the chi-squared tests of independence (Ar 2010 p-value =0.0329; Ar 2011 p-value < 0.001; PVS 2012 p-value < 0.001). In Ar (2010) and PVS (2012), parasitoid species exhibited no constant preference for a single aphid species, independently of regional and annual contexts; for example, *A. rhopalosiphi* exhibited higher frequencies when resulting from *M. dirhodum* hosts in Ar in 2011, but exploited *S. avenae* more frequently in PVS in 2012. Chi-squared parasitoid relative abundance tests for the two aphid species did not bear significant results for the Ar in 2012 (p-value = 0.1415) and VCG in 2012 (p-value=0.5912). Those tests were not performed for VCG and PVS in 2011 due to the unreliability of comparing frequencies in lower sample totals for that year.

Pairwise Pianka index values (O) ranged from 0.78 between *P. volucre* and *E. plagiator* and 0.99 for three parasitoid species pairwise comparisons (*A. avenae* and *A. rhopalosiphi*, *A. avenae* and *P. volucre*, and *A. rhopalosiphi* and *A. ervi*). Such high Pianka index values indicate similarity in host exploitation between parasitoid species, with a low degree of food web compartmentation.

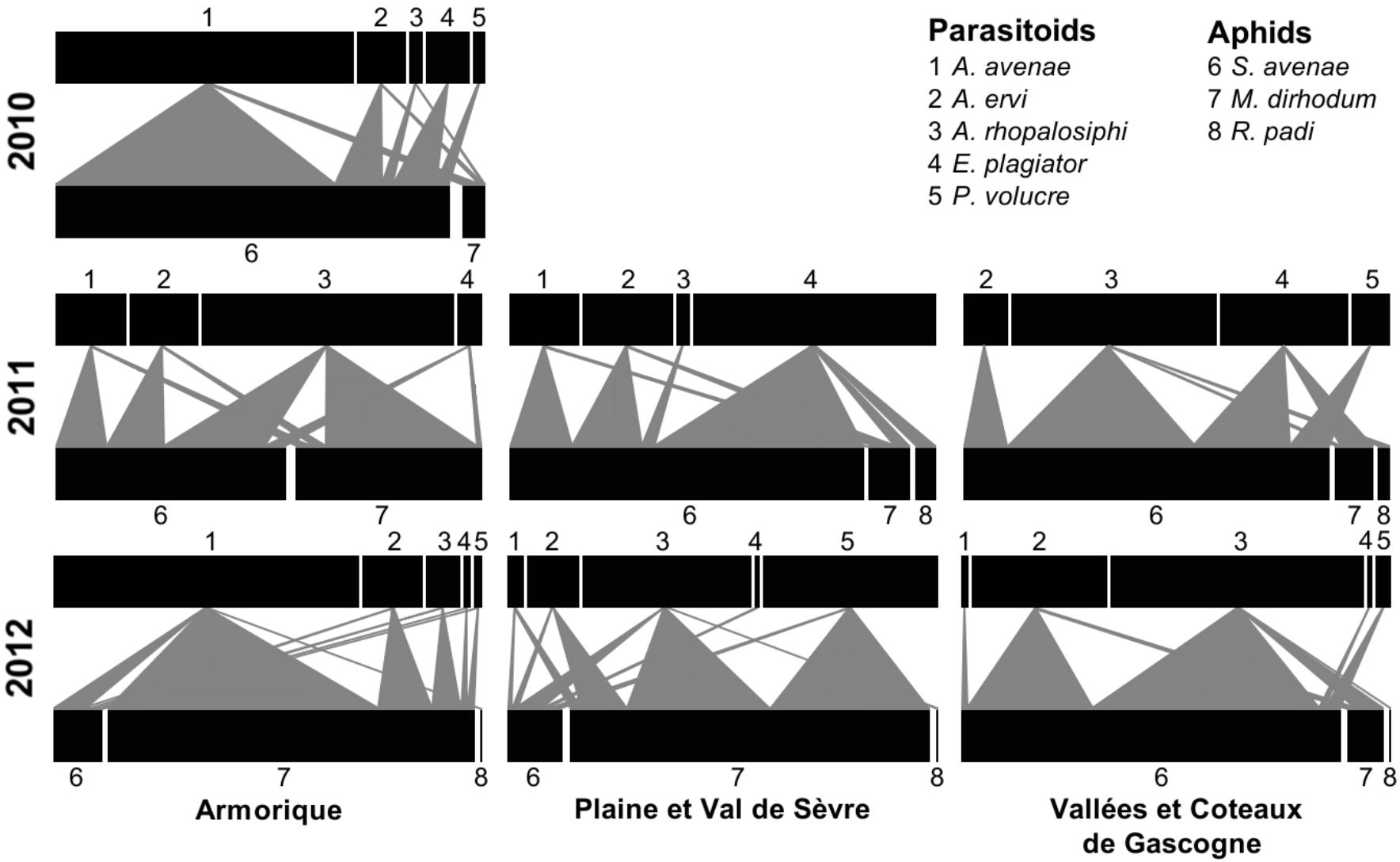

Figure 5. Quantitative food webs for the regions “Armorique” (Ar), “Plaine et Val de Sèvre” (PVS) and “Vallées et Coteaux de Gascogne” (VCG) (columns) and each year (rows). The upper bars represent parasitoid relative abundances and the lower bars represent aphid (mummies) relative abundances. The thickness of the arrows between those two bars is proportional to the relative number of trophic interactions between each aphid species and each parasitoid species. Total number of parasitoids: Ar 2010 N=654, 2011 N=331, 2012 N=623; PVS 2011 N=60, 2012 N=255; VCG 2011 N=65, 2012=431.

Discussion

Our first hypothesis aimed to identify the degree of variability the parasitoid community structure presents at interannual, intra-regional and inter-regional scales, thus evaluating whether parasitoid relative abundances are indeed determined by local environmental filters or whether those patterns occur at a broader scale. Our results showed a high degree of variability in the relative abundances of cereal aphid parasitoids, at both annual and interregional scales, but not at the local scale. The species richness (five species of parasitoids exploiting three species of aphids) was generally homogeneous at both the annual and the spatial scales, and the number of parasitoids was slightly lower than that of previous studies for the same host-parasitoid system in Europe (Vollhardt *et al.*, 2008; Gagic *et al.*, 2011, 2012). Rarer species were not found in this study, which could be a result of the sampling design, in which field borders were avoided; however, as the same five parasitoid species were consistently found across fields, regions and years, this could be an accurate perspective of this parasitoid community. At the local scale, inter-field differences in relative abundances were generally less marked, suggesting that the mechanisms driving the structure of the parasitoid community are regional context-dependent. Gagic *et al.* (2012) also demonstrated an intra-seasonal, regional synchronisation of cereal aphid parasitoid abundances monitored in low and high agricultural intensification contexts, and the results of Vollhardt *et al.* (2008) also show no influence of local landscape complexity on the structure of those communities. Other studies on different host-parasitoid communities have demonstrated strong interannual species composition variations (Le Corff *et al.*, 2000); significant parasitoid relative abundance variations at a local scale (10 km between monitoring points) (Craig, 1994); inter-regional, but not interannual variations in parasitism rates and diversity index (Folcher *et al.*, 2011). These studies coupled to our results suggest that host-parasitoid communities consisting of different species are potentially structured at distinct spatiotemporal scales.

Concerning the host resources, high variations in the relative abundances of *S. avenae* and *M. dirhodum* were observed between years and regions. In Ar in 2011, a high discrepancy of aphid relative abundances was observed between fields, even between geographically close locations. These were also the region and year where the highest density of living aphids was observed in the field. On the other hand, low host density environments (Ar and PVS in 2012) exhibited a high degree of intra-regional homogeneity in the relative abundances of parasitized aphids, with a high percentage of *M. dirhodum* mummies collected. Studies have

shown that locally deterministic factors, such as the presence of grassy strips or fertilizer effects, can skew the abundance of specific aphid species, potentially explaining relative abundance differences at the local scale (Garratt *et al.*, 2010; Al Hassan *et al.*, 2013). However, in most cases in this study, the intraregional homogeneity of relative abundance patterns indicates mitigated local-level factors (adjacent land use, employment of pesticides) in comparison to regional-level ones such as climate or shared general agricultural management policies in those areas. The local use of pesticides in particular could be a key factor in interrupting aphid-parasitoid dynamics; nevertheless, according to our results, parasitoid relative abundance patterns seem to be defined at a larger scale.

In this study, our second hypothesis was to investigate whether parasitoid relative abundance patterns are strongly linked to availability of host species; this was not the case, according to the results obtained. Parasitoid relative abundance patterns were not heavily linked to aphid availability in this study. As the quantitative food web and the living aphid counts showed, fluctuations in the ratio between the aphids *S. avenae* and *M. dirhodum* (e.g. between 2011 and 2012 in two regions) and in the aphid density (higher living aphid counts in 2010 and 2011 compared to 2012, in the same two regions) did not clearly determine which parasitoid species were predominant. Contrasting aphid relative abundance patterns (such as those of Ar in 2010 and in 2012) were associated to similar parasitoid relative abundances. Indeed, dominant parasitoid species were able to exploit multiple aphid species independently of region and year, underlining their generalist strategy. All parasitoids monitored in this study are considered polyphagous, being detected on a large number of host species on different host plants, with the exception of *A. rhopalosiphi*, which is considered a Poaceae habitat specialist whilst still being a host resource generalist (Kavallieratos *et al.*, 2004; Stilmant *et al.*; 2008). In low host density situations, parasitoid species with superior competitive ability would be expected to thrive and be relatively more numerous than species presenting a high mortality when facing interspecific competition (Connell, 1983). There is a scarce amount of information in the literature concerning competitive outcomes between the Aphidiinae species in this study, but our results show some indication that such interspecific interactions are not a major factor in determining relative abundance patterns. This can be due to resource partitioning; Aphidiinae species have been known to exhibit distinct host resource exploitation strategies while exploiting the same host species, thus avoiding detrimental niche overlapping and allowing coexistence (van Baaren *et al.,* 2004; Le Lann *et al.*, 2012).

The patterns observed in aphid-parasitoid networks did not seem to be largely influenced by local environmental characteristics. These results agree with the findings of Vollhardt *et al.*

(2008), who demonstrated a regional pattern of aphid parasitoid species diversity and relative abundances, with little to no influence of local landscape patterns on those parameters. However, in our study, some characteristics of the regional community patterns appeared to remain relatively constant from year to year despite the high relative abundance fluctuations: the cluster analysis shows a partition of relative abundance patterns in function of the regions, as fields pertaining to PVS in two years generally clustered together with and a similar result was observed for Ar in 2010 and 2012. *Aphidius avenae* and *P. volucre* presented significant positive spatial correlations at the intraregional level (Fig. 3), between 0 and 50km, which is due to the higher frequency of those species in specific regions (*A. avenae* in Ar, *P. volucre* in PVS). Due to that biogeographical structure, *P. volucre* also presented negative spatial autocorrelations corresponding to distances roughly between 250-300km (Ar – PVS) and 300-350km (PVS-VCG), while *A. avenae* frequencies were negatively correlated between Ar and PVS and positively correlated between PVS and VCG. Spatial autocorrelations also indicated a negative correlation between Ar and VCG for *A. ervi* and a positive one between Ar and PVS for *E. plagiator*. These tendencies point to a weighty regional influence on community patterns and to a non-random structuration of parasitoid communities, considering that those populations face heavy disturbance events on a yearly basis. Spring parasitoid communities may also be closely linked to initial population numbers resulting from scarce aphid populations in winter (Höller, 1990), increasing the influence of stochastic forces on community structuring, coupled with a rapid synchronisation at a scale from tens to hundreds of kilometres.

Our third hypothesis was to investigate whether parasitoids exploit host species at distinct rates. Among the monitored aphid species, *M. dirhodum* was present at a higher frequency among the mummies collected than the living aphids found, in 6 out of 7 region and year combinations, both in low and high host density situations. Therefore, the parasitoids monitored considered as a whole exploited *M. dirhodum* at a significantly higher frequency. The aphid *M. dirhodum* has been considered a "high cost" host compared to the smaller *S. avenae* for the parasitoid *Monoctonus paulensis* Ashmead, due to its higher likelihood of behavioural defences upon facing the parasitoid, escaping or causing injury to the ovipositing female (Chau & Mackauer, 2001); on the other hand, *M. dirhodum* was reported to represent a higher nutritional value for the generalist linyphiid spider *Erigone atra* Blackwall (Bilde & Toft, 2001), thus potentially consisting of a "high risk, high reward" type of host. One potential explanation for the disparity of frequency of *M. dirhodum* among aphid mummies and living aphids is a general parasitoid exploitation preference, but this hypothesis cannot be

confirmed based on field data only. This overexploitation of *M. dirhodum* by aphid parasitoids should be taken into consideration in biological control programs, as previous studies have demonstrated that *S. avenae* induces more damage in cultivated winter wheat than *M. dirhodum* (Niehoff & Stablein, 1998) and that *S. avenae* populations possess a higher intrinsic rate of increase than *M. dirhodum* at a wide range of temperatures (Asin & Pons, 2001). In this study, high host density situations were only observed with pullulating *S. avenae* populations; when *M. dirhodum* was the more frequent aphid species, host density was low. It is also noted that host exploitation rates seemed to vary from year to year and between regions for each parasitoid species, and no parasitoid species exhibited a clearly defined exploitation specificity for any of the aphid species, which is in agreement with aphid relative abundances not being a determinant factor in cereal parasitoid relative abundance patterns. Furthermore, trophic overlap (Pianka index O) values were generally high between different parasitoid species, indicating that host exploitation was similar for different parasitoid species; the high abundance of aphid hosts in spring could favour a low degree of compartmentation in host-parasitoid food webs.

Understanding how environmental changes affect communities is a key challenge in the conservation of biodiversity. This study provides insight on the structure of aphid-parasitoid communities by assessing the degree of variability in parasitoid and host relative abundances. The regional and annual homogenisation of relative abundance patterns observed in this study could also prove to be useful information in agroecosystem management, as local sampling should help predict large-scale patterns relevant to biological control. This sustains the possibility of an agroecological crop management limiting pest outbreaks by contributing to the stability of communities at a territory scale.

Acknowledgments

This study was funded by the ANR Landscaphid program (French National Research Agency, ANR-09-STRA-05) and by “Région Bretagne”. All field and laboratory work conducted in this study comply with French legal code requirements. We are grateful to Valérie Briand, Christoph Nicolai, Delphine Eoche-Bosy, Simon Chicher, Cécile Gérardin, Hélène Deraison, Hélène Mahé, Jérôme Yvernault, Lucie Raymond, Ludmilla Martin and Virginie Guyot for the technical support provided.

Chapitre 4

Factors driving life-history traits in a community of aphid parasitoids: environmental filtering and niche partitioning

Thiago Oliveira Andrade, Joan van Baaren, Liliane Krespi, Philippe Louâpre, Yannick Outreman

En préparation

Factors driving life-history traits in a community of aphid parasitoids: environmental filtering and niche partitioning

Thiago Oliveira Andrade [1,2,3], Joan van Baaren [1,3],
Liliane Krespi [2,3], Philippe Louâpre [1] &Yannick Outreman [3,4]

1 UMR CNRS 6553 ECOBIO, Université de Rennes 1, Rennes, France
2 UMR INRA 1349 IGEPP, Université de Rennes 1, Rennes, France
3 Ecole Doctorale Vie Agro Santé (VAS), Université Européenne de Bretagne (UEB), Rennes, France
4 UMR INRA 1349 IGEPP, Agrocampus-Ouest, Rennes, France

Abstract

Environmental factors and interspecific competition largely drive functional diversity in guilds and communities. Strong environmental filters may produce functional trait convergence; on the other hand, ecological niches and functional traits of species sharing similar limiting resources are expected to diverge. We investigated factors driving functional traits in parasitoids, whose fitness is largely dependent on the exploitation of host resources, by assessing interannual and inter-regional variability in those traits as well host species effects on traits. Five species of aphid parasitoids (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) were monitored and interspecific differences in body size, forewing area, longevity and sex-ratio were found. Interannual variations in 2011 and 2012 were significant in trait values for body size, forewing area, longevity and lipid reserves at emergence. Regional environmental context also played a significant role, with the parasitoid guild presenting contrasting body size, forewing area and sex-ratio in function of the geographical site. Parasitoids emerging from *Sitobion avenae* Fabricius displayed a longer lifespan than those exploiting *Metopolophium dirhodum* Walker (both Homoptera: Aphididae). A global lack of interactions between parasitoid species and geographical site in trait values indicates that interspecific trait differences were maintained inter-regionally, and a variability in functional divergence (FDiv), functional evenness (FEve) and Rao's quadratic entropy (Q) values indicate that guild trait values shifted in the functional space in function of yearly and regional contexts. Niche divergence was maintained in all environmental contexts, but distinct environments drove differences in parasitoid guild functional traits.

Introduction

Functional traits are related to the ecological role of a species, and its interactions with the environment or with other species (Diaz & Cabido, 2001). Studying functional traits is a powerful approach to community ecology, providing general patterns and predictability to results, focusing on species traits rather than on their taxonomic identities (McGill *et al*., 2006). Within an ecological guild, in which "species exploit the same class of environmental resources in a similar way" (Root, 1967), stable coexistence under limiting resource conditions is only possible through partial niche differentiation (MacArthur & Levins, 1967). Niche partitioning can result from contrasting resource allocations to main functions such as reproduction, survival and development resulting in distinct trade-off relationships between traits, or differential resource acquisition (Le Lann *et al*., 2012; Pelosse *et al*., 2007). Divergence in functional traits among species of an ecological guild can thus be a consequence of the pressure generated by interspecific resource competition. On the other hand, strong environmental filters can induce trait convergence, constraining trait values to a narrow range (Grime, 2006). Consequently, functional traits may increase or decrease in similarity in function of selective pressures generated by environmental constraints and / or biotic interactions.

The link between biotic and abiotic factors and species characteristics has been one of the main interests of community ecology for decades, in an effort to understand community responses to environmental changes and consequent modifications in ecosystem functions (Lavorel & Garnier, 2002). Environmental filtering can be a product of biotic and abiotic factors that limit the spectrum of species able to persist in a given environment, such as climate conditions and landscape structure and composition, or the availability of food resources (Aparicio *et al*., 2012; Diaz & Cabido, 2001; Hulshof *et al*., 2012; White, 2008). Environmental contexts can drive the functional traits of guilds or communities as a whole; for example, it has been shown that plant traits such as leaf N:P ratio, specific leaf area, seed mass and plant height vary significantly across latitudinal gradients (De Frenne *et al*., 2013). Trait convergence can be expected when environmental conditions and consequent filtering are particularly harsh (Cornwell *et al*., 2006; Weiher *et al*., 1998); in contrast, traits are expected to diverge in more competitive and productive contexts (Bernard-Verdier *et al*., 2012; MacArthur & Levins, 1967). Guild and community trait responses to filtering and interspecific competition are mostly studied in plants, with less numerous examples in animal

species (Bernard-Verdier *et al*., 2012; Grime, 2006; Lebrija-Trejos *et al*., 2010; Tomlinson *et al*., 2013; Weiher *et al*., 1998).

Geographical patterns in functional traits attributed to climatic differences have been identified through the comparison of traits across latitudinal or altitudinal gradients (Moiroux *et al*., 2010). For example, an increase in thorax length and a decrease in knock-down resistance have been associated with an increase in altitude in the fruit fly *Drosophila buzzatii* Patterson & Wheeler (Dahlgaard *et al*., 2001; Sørensen *et al*., 2005). Interannual climate variations can also be partly responsible for functional trait patterns; for example, dry seasons associated to El Niño generated contrasting seedling mortality rates in four tree species in Panama, which was linked to the dominance of the more drought-resistant tree species *Prioria copaifera* Griseb (Lopez & Kursar, 2007).

Landscape composition can act as a filter for functional groups, according to the landscape-moderated functional trait selection hypothesis (Tscharntke *et al*., 2012). In agricultural landscapes, species are subject to pressures linked to human activities, such as the loss of habitat cover and fragmentation of habitats, and frequent disturbance events due to agricultural practices and crop rotation (Aparicio, 2012; Burel *et al.*, 1998; Fahrig, 2003). The degree of intensification of agricultural activities can be estimated using the landscape complexity parameter, which has commonly been defined as proportional to the amount of natural or non-crop habitats, or the heterogeneity of habitats (Chaplin-Kramer *et al*., 2011). Even though there is a high amount of case studies demonstrating the positive effects of landscape complexity on population abundances and indices such as species richness, much remains to be understood concerning landscape effects on functional traits, which can be a powerful tool to evaluate biodiversity at a deeper level (Messier *et al*., 2010; Vandewalle *et al*., 2010). Species can benefit from complex landscapes for a number of reasons, including increased prey diversity and abundance in crop and non-crop areas, overwintering sites and alternative food resources (e.g., pollen or nectar), among others (Jonsson *et al.*, 2012; Langelotto & Denno, 2004). However, responses to landscape complexity are species specific and scale dependent. In some cases, notably when species can find sufficient resources in crop fields, responses to landscape complexity can be weak or absent (Chaplin-Kramer *et al*., 2011)

The trophic rank hypothesis predicts that upper-trophic level organisms should be more harshly affected by environmental changes and disturbance (Holt *et al*., 1999; Tscharntke & Brandl, 2004). For example, climate change effects on marine predators are frequently driven by changes in the lower-trophic level species (Lauria *et al*., 2013), and the diversity of

Carabidae beetles can be partly explained by the heterogeneity of the vegetation (Brose, 2003). On the other hand, functional responses to the environment depend on factors other than trophic level, such as dispersal ability; for that reason, some food webs may not follow this pattern of functional responses predicted by the trophic rank hypothesis (Daoust *et al*., 2013). Due to most trait-based studies using plants as biological models and to the difficulty of establishing causality relationships in traits in complex food webs, the studies on the effects of environmental filtering on upper-trophic level organisms are scarce (e.g., Farias & Jaksic, 2011; Mouillot *et al*., 2005). In parasitic wasps, which are intimately influenced by their host resources, several phenotypic plastic traits have been traditionally used in the literature (e.g. body size, egg load, longevity) (Godfray, 1994; Roitberg *et al.*, 2001) and can be helpful in determining functional diversity. A number of interspecific trait differences have been registered in parasitoids concerning interspecific competition and host exploitation strategy (Jervis & Ferns, 2011; Le Lann, 2009; van Baaren *et al*., 2004). Laboratory studies have measured the effect of environmental variables such as host species (Andrade *et al.*, 2013; Bilu *et al*., 2006; Henry *et al*., 2006), host size (Colinet *et al.*, 2005; Harvey, 2005), host instar (Cloutier *et al.*, 2000; Sequeira & Mackauer, 1992), temperature (Hance *et al*., 2007), host plant species (Bilu *et al*., 2006), among others, on those traits. However, to our knowledge, no studies have taken an interest in the environmental parameters that shape such functional trait patterns in the field. In fact, field conditions encompass a number of environmental factors that are difficult to disentangle such as climatic variations, agricultural practices, host variability and availability and the intensity of the competition between parasitoid species. In the context of agricultural system transformations, it is essential to identify the driving parameters of parasitoid functional traits in order to better understand the functioning of parasitoid guilds and to maximise their ecosystem service potential.

In this study, we aimed to identify whether environmental filtering or intra-guild competition are major driving factors in parasitoid functional diversity. We hypothesized that functional traits are driven by both intra-guild interactions and environmental filtering, and that the strength of these opposing forces may vary according to the environmental contexts of different biogeographical regions and different years. To investigate this question, we measured functional traits linked to fitness in a cereal aphid parasitoid guild. We assessed environmental filtering by estimating the influence of landscape complexity and the effects of different aphid host species on parasitoid traits. We also studied the interannual and interregional variability in the traits of a parasitoid guild, by comparing trait values in three remote agricultural study sites in western France, in two consecutive years (2011, 2012). We

studied the occurrence of interspecific trait differences due to niche partitioning in the field, and whether those differences were maintained in different spatiotemporal contexts. We estimated functional trait diversity (Botta-Dukat, 2005; Villéger *et al*., 2008) in regional contexts for two consecutive years to assess the degree of functional variability in response to the influences of the environmental context and to intra-guild interactions.

Materials and methods

Study sites

Three remote agricultural sites located in western France were considered for this study : the Long Term Ecological Research (LTER) sites “Armorique” (48°29', -01°35') “Plaine et Val de Sèvre” (46°12',-0°28') and “Vallées et Coteaux de Gascogne” (43°16',0°55'), referred to as “Ar”, “PVS” and “VCG”, respectively, from here on in this article. “PVS” is located roughly 300km south of “Ar” and 350km north of “VCG”. The three research sites have contrasting landscapes. “Ar” presents a gradient of agricultural intensification and hedgerow density (Burel *et al*., 1998), with sectors dominated by grasslands, hedgerows and fodder crops, and other sectors marked by a higher density of cultivated areas. “PVS” is mostly dedicated to cereal crop production, its open landscapes bearing low percentages of semi-natural elements such as permanent grasslands or woods. “VCG” is composed of mixed crop-livestock farmlands, with a moderate amount of semi-natural landscape elements throughout the research site.

Parasitoid data

In this study, primary parasitoids (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) of cereal aphids (Hemiptera: Aphididae) were monitored in cereal fields (a majority of winter wheat, as well as barley, oats, triticale) in the three study sites in the months of May and June in the years of 2011 and 2012. Fields were selected in sectors of each study site with contrasting landscape composition, while maintaining field area uniformity. The number of cereal fields monitored in each site was: 10 in 2011 and 7 in 2012 in “Ar”; 5 in 2011 and 9 in 2012 in “PVS”; 5 in 2011 and 10 in 2012 in “VCG”. Each field was sampled two times per month; in

each sampling session, an arbitrary number (no less than a hundred) of plants were thoroughly examined and all parasitized aphids (mummies) found were collected. Field borders were not prospected for aphid mummies in order to avoid field margin effects and for standardisation purposes. Each aphid mummy was put in an individual gelatine capsule until parasitoid emergence. New parasitoid emergences were checked twice every day (9:00 and 18:00). Secondary parasitoids (hyperparasitoids) obtained were not considered in this study, due to their low frequencies in the study period (around 10% in the sampling period). Emerging parasitoids were allocated to different experiments for life history trait measures (energy consumption, body size, forewing area, fresh mass, lipid reserves at emergence, sex-ratio), as detailed below. The aphid species from which each parasitoid emerged were identified based on the morphology of the mummy.

Longevity under starvation conditions was measured as an estimation of the amount of energy stocked in larval development and of the rate of energy consumption after emergence. Parasitoid longevity was calculated by placing parasitoids in 2.0 ml Eppendorf tubes containing a wet cotton ball (with water being administered daily to avoid desiccation), without any food. This procedure was done at a room temperature of 20+-1°C, 70% relative humidity of 70% and a 16:8-h photoperiod. Parasitoid deaths were checked twice a day (9:00 and 18:00) and time from emergence until death was measured in days and considered as parasitoid longevity. After death, parasitoids were identified for species and sex. An estimation of body size was also performed on those individuals, by using the left hind tibia length as a body size indicator (Cohen *et al*., 2005). Hind tibia length was measured by analysing pictures taken with a binocular (6.3x, Olympus SZ-CTV) linked to a video camera (JVC KY-F50) through the image analysis software ImageJ 1.41o (Schneider *et al*., 2012). Forewing areas were also measured using this software as a proxy linked to flight ability.

In the site Ar, emerging parasitoids were allocated to two experimental groups: one in which longevity under starvation conditions was measured, and a second group used for lipid content at emergence. In this instance, parasitoids were placed in 2.0 ml Eppendorf tubes and frozen at -80°C immediately after emergence. Parasitoid species and sex were identified and morphometric parameters (hind tibia length, forewing area) were estimated using the same image analysis method detailed above. Fresh body mass was measured with a microbalance (Sartorius M4 ± 0.001 mg). Lipid reserves at emergence were then quantified through a colorimetric technique developed for mosquitos and modified for parasitoid lipid analysis (Giron *et al*., 2002; van Handel, 1985; Vayssade *et al*., 2012).

Landscape variables

The monitored cereal fields were located in landscape sectors ranging from structurally simple (5% natural and semi-natural landscape elements) to structurally complex (up to 80% natural and semi-natural landscape elements). For each field, the proportion of natural or semi-natural elements (woods, hedgerows, permanent grasslands, grassy strips) was calculated using buffer zones radius equal to 100, 300 and 500 m, representing three spatial scales (Chaplin-Kramer *et al*., 2011; Thies *et al*., 2005). This percentage of non-arable elements was considered an indicator of landscape complexity as agricultural practices such as ploughing and harvesting may strongly affect agricultural landscape organisms, and this parameter is a good predictor of habitat type diversity and habitat isolation (Thies *et al*., 2005). In addition, the percentage of cereal crops in those buffer zones was calculated as a more specific landscape variable expected to have an impact on cereal aphid and parasitoid populations. Those two landscape variables were measured at each buffer scale for each field except for the VCG site in 2011, where the land use measurements corresponding to the buffer radius of 500 m were not performed due to cartography limitations. We quantified landscape data using Quantum GIS 1.8.0 Lisboa (Quantum GIS Development Team, 2013) and digital land use maps provided by the LTER sites.

Data analysis

All data analyses were performed using R software and R packages MuMIn, lme4, FD, languageR (Baayen, 2007; Barton, 2011; Bates *et al*., 2011; R Development Core Team, 2011).

Generalized linear mixed models were performed to assess factors influencing the variability of each biological trait measured (body size, forewing area, longevity, lipid reserves at emergence, sex-ratio). A square root transformation of lipid concentration data was performed to fit a normal distribution. In each model, the percentage of natural/ semi-natural elements and the percentage of cereal crops at all three scales were included as fixed factors, and so were the interactions of those landscape variables with parasitoid species. Other fixed the factors used were: year of sampling, geographical site, host species, parasitoid species, parasitoid sex (for the body size, forewing area, longevity and lipid reserve models), left hind tibia size (for the forewing area, longevity and lipid reserve models), fresh mass

(lipid reserve model), as well as interactions between parasitoid species and sites, and parasitoid species and host species. Through these trait models, the occurrence of the following trait correlations was tested: forewing area and body size, longevity and body size, longevity and body size, lipid amount and body size, lipid amount and fresh mass. Even though some of those correlations have been demonstrated in the literature (e.g., body size and longevity; Noda & Nakamura, 2004), those traits are not always correlated (Coombs, 1997).

In each model, fields corresponding to all three sites were used as a random factor. In the lipid reserve estimations, a considerable amount of results was only obtained for the "Ar" site and three parasitoid species (*A. avenae*, *A. ervi*, *A. rhopalosiphi*); therefore, only those parasitoid species were considered in that model and the geographical site factor was not tested. For each trait, a global model was done and a set of partial models was generated containing combinations of the chosen factors in the global model. The best models were chosen based on Akaike's information criterion (AIC), considering sample sizes were sufficiently large (Hurvich & Tsai, 1995), and provided that the next best model was not significantly different based on a two-way ANOVA between models (in which case, the next best model was selected). P-values for each fixed factor were calculated based on the t-statistic, except for the sex-ratio model (binomial distribution), for which the p-value was based on a z-test.

To assess functional diversity in parasitoids in each site and each year, we calculated the following indices: functional evenness (FEve) and functional divergence (FDiv) (Villéger *et al*., 2008) as well as Rao's quadratic entropy (Q) (Botta-Dukat, 2005). Those indices allow an estimation of functional diversity based on multiple traits while taking into account the relative abundances of each species. In this study, four functional traits (body size, forewing area, longevity, sex-ratio) were used to calculate those indices (lipid amount was not considered for this analysis since it was measured at a single site). Mean trait values for each species were calculated based on all trait measures performed and used in functional diversity estimations. Functional evenness measures the regularity in the distribution of abundance within the functional trait space covered by the whole community (functional richness) and its value varies from 0 to 1; it approaches 1 when the functional trait gradient is evenly covered by the abundance of each species, and it tends to 0 when a high proportion of abundance is concentrated on one side of the functional trait gradient (Villéger *et al*., 2008). Functional divergence also varies from 0 to 1; its value decreases when the most abundant species are closer to the middle of the functional trait spectrum, and it approaches one when abundant

species have extreme trait values. Rao's quadratic entropy Q corresponds to another measure of functional diversity, expressed by the sum of dissimilarities between traits weighted by the product of species relative abundances (Botta-Dukat, 2005).

Results

Aphid-parasitoid community structure

A total of 1906 primary parasitoids (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) were identified (Table 1). Five parasitoid species were identified: *Aphidius avenae* Haliday, *A. ervi* Haliday, *A. rhopalosiphi* De Stefani-Perez, *Ephedrus plagiator* Nees and *Praon volucre* Haliday. All five species were found at the three sites, but their frequencies varied strongly between sites and between years. For example *A. avenae* represented 15.5% of the monitored parasitoids in "Ar" in 2011, and 73.5% in 2012 at that same site, while occurring at very low frequencies at the other two sites.

Table 1. Total parasitoids and parasitized aphids monitored in each site ("Armorique": Ar, "Plaine et Val de Sèvre": PVS, "Vallées et Coteaux de Gascogne": VCG) in 2011 and 2012 and their relative abundances (%).

	2011			2012		
	Ar	PVS	VCG	Ar	PVS	VCG
Total parasitoids	413	78	74	633	266	442
Aphidius avenae	15.50	0.00	0.00	73.46	4.14	1.81
A. ervi	16.22	15.38	12.16	14.53	12.41	32.35
A. rhopalosiphi	60.77	19.23	48.65	8.37	40.23	60.63
Ephedrus plagiator	0.00	3.85	31.08	1.74	1.13	1.13
Praon volucre	7.51	61.54	8.11	1.90	42.11	4.07
Total aphids	331	60	65	623	255	431
Metopolophium dirhodum	44.71	10.00	9.23	88.12	86.27	8.82
Rhopalosiphum padi	0.00	5.00	3.08	0.16	0.39	0.23
Sitobion avenae	55.29	85.00	87.69	11.72	13.33	90.95

Among aphid mummies corresponding to sampled parasitoids, a total of 1765 were identified for species: 967 corresponding to the species *Metopolophium dirhodum* W., 790 individuals for the species *Sitobion avenae* F., and only 8 individuals were identified as *Rhopalosiphum padi* L. (Table 1). *Rhopalosiphum padi* was therefore excluded from the

analysis. Similarly to the parasitoid guild, aphid relative abundances varied strongly from year to year and between sites (Table 1).

Life history trait driving factors and trait correlations

Interannual variations were generally significant in four out of the five tested models (Table 2). In 2012, parasitoids were significantly larger (body size, forewing area), lived longer and had greater lipid reserves (Figures 1, 2) than parasitoids sampled in 2011. However, the sex-ratio of the parasitoid guild did not vary significantly in between years.

Table 2. Fixed factors in the generalized linear mixed models for each parasitoid life history trait studied. Colons indicate interactions between two factors. %Cereal and %Nat correspond to the percentage of cereal crops and to the percentage of natural and semi-natural landscape elements surrounding the fields, respectively, within a buffer zone of a 100, 300 or 500 m radius. Blank spaces indicate fixed factors that were absent in the selected models for a given trait. For factors where multiple values are possible (e.g., parasitoid species), asterisks denote that at least one value was significantly different from another. Significance values derived from GLMMs. NS non-significant, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

	Trait				
	Body size	Forewing area	Longevity	Lipid reserves	Sex-ratio
Fixed Factors					
Year	***	***	**	***	
Site	**	**			*
Parasitoid species	***	***	***		***
Parasitoid sex	***	***	***		
Host species			***	NS	NS
Parasitoid species:Site		*			
Parasitoid species:Host					**
Tibia length		***	NS	NS	
Fresh mass				***	
%Cereal100			NS	NS	***
%Cereal300				NS	
%Cereal500			NS	NS	*
%Nat100				NS	
%Nat300				NS	
%Nat500				NS	
N	1389	1365	1037	323	1891
df	12	21	14	13	16
AIC	-3240.8	-1349.3	2368.0	723.1	2106.3

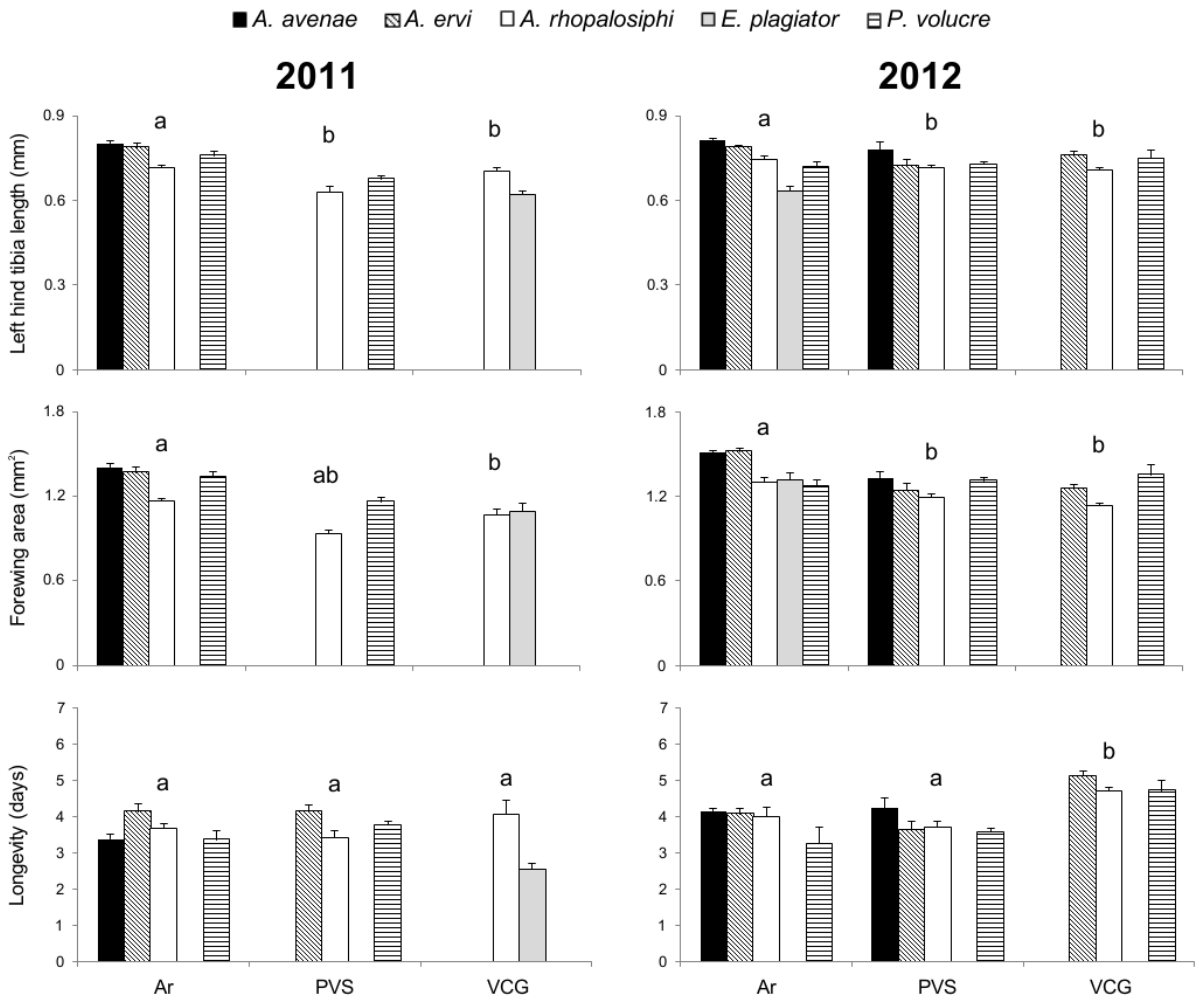

Figure 1. Interspecific comparison of three parasitoid life history traits (body size, forewing area, longevity) in three sites (Ar, PVS, VCG) in 2011 and 2012. Different letters indicate significant differences in pairwise comparisons between sites (made by applying each best generalised linear mixed model to the different sites each year, two by two). Under-represented species (N < 10) in each site/year combination were excluded. Error bars: standard error.

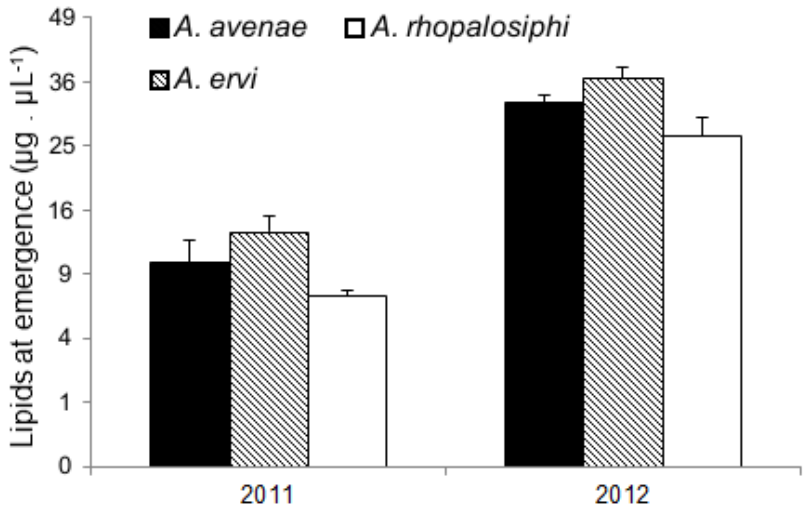

Figure 2. Lipid amount (+- SE) in emerging parasitoids sampled in the "Ar" site in 2011 and 2012. No significant interspecific differences were found in the generalised linear mixed model. There was significant global difference between 2011 and 2012 (p-value < 0.001).

The regional factor was also a driving factor (Table 2) for body size, forewing area and sex-ratio: in "Ar", the parasitoid guild had longer tibias and larger forewing areas than at the other two sites, and females were more abundant at this site and at "VCG" than at "PVS". There was also a significant interaction between parasitoid species and site, with *P. volucre* presenting larger wings in "VCG" than at other two sites; however, the sample size corresponding to this species was small (only 12 *P. volucre* individuals had their wings measured for this site, out of 166 individuals of this species).

The host species was a significant factor in the longevity model: parasitoids resulting from *S. avenae* presented a higher longevity, all species considered together (Table 2). An interaction between host species and parasitoid species was also significant in the sex-ratio model: *A. ervi* presented a sex-ratio biased towards the male sex when parasitizing *S. avenae*, compared to the sex-ratio this parasitoid species presented when parasitizing *M. dirhodum*.

Parasitoid species presented significant differences in body size, forewing area, longevity and sex-ratio (Figure 2, Table 2). The larger (body size, forewing area) species *Aphidius avenae* and *A. ervi* also showed a significantly higher longevity than the smaller ones (*A. rhopalosiphi*, *E. plagiator*, *P. volucre*), even there was no correlation between tibia length and longevity (Table 2). No interspecific differences were detected in the lipid reserve model (Figure 1) for the three species tested (*A. avenae*, *A. ervi*, *A. rhopalosiphi*). Consequently, some species lived longer than others, while presenting the same amount of lipids after larval

and pupal development. Parasitoid females were larger than males, but males had higher longevity and slightly bigger forewing areas (Figure 3, Table 2).

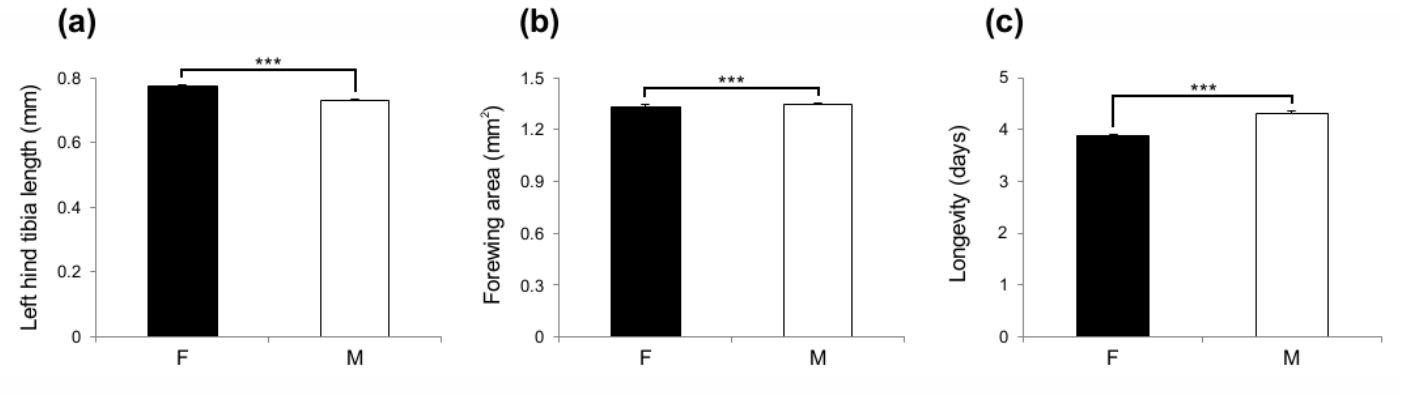

Figure 3. Traits of parasitoid females and males: (a) body size, (b) forewing area, (c) longevity. Generalised linear mixed model significance: *** < 0.001. Error bars: standard error.

Some morphological traits were significantly correlated: the hind tibia length was found to be a significant fixed factor in the forewing area model, with bigger individuals also having larger wings. Fresh mass was also a significant fixed factor in the lipid reserves model, as heavier individuals presented a higher amount of total lipids at emergence. In this model the tibia length was not found to be significant.

The landscape variables (cereal crop cover, natural and semi-natural element cover) were only selected for the best models and significant for one of the five studied traits: sex ratio (Table 2), according to the model selection based on AIC. In this sex-ratio model, cereal crop cover effects at the scales of 100 and 500 m radius had significant, but with opposite tendencies: at 100 m, the female-to-male ratio was smaller with increasing cereal crop cover, and at 500 m this ratio and cereal crop cover were positively correlated (Table 2).

In this study, annual and regional contexts were determinant in most of the functional traits tested. Host species played a significant role in determining longevity. Interspecific differences in traits were detected among parasitoid species, and those differences varied according to host and site effects. One significant interaction between the parasitoid species and the site factors was found; in other models, this interaction was not significant: interspecific differences were constant between sites. Trait correlations were found between tibia length and forewing area, and fresh mass and lipid amount at emergence. Landscape complexity effects were limited to sex-ratio, with opposing trends.

Functional diversity

Functional divergence (FDiv), which is linked to the distance of the traits of highly frequent species to the center of the functional space (Mouchet *et al*., 2010), was close to 1 at the site Ar and lower at the two other sites in both years (Table 3). Functional evenness (FEve) strongly varied at each of the three sites between 2011 and 2012; Ar and VCG presented a decrease in FEve from 2011 and 2012 and the opposite trend was observed in PVS (Table 3). Rao's quadratic entropy Q, which measures the mean functional distance between two random individuals (Mouchet *et al*., 2010), decreased at each of the three sites from 2011 to 2012, particularly at the sites Ar and VCG (Table 3).

Table 3. Functional diversity metrics and species richness for each site (Ar, PVS, VCG) and each year (2011, 2012). FDiv: functional divergence, FEve: functional evenness, Q: Rao's quadratic entropy, S: species richness.

		FDiv	FEve	Q	S
2011	Ar	0.96	0.74	2.60	4
	PVS	0.72	0.41	1.54	4
	VCG	0.84	0.73	2.52	4
2012	Ar	0.97	0.41	1.22	5
	PVS	0.53	0.86	1.47	5
	VCG	0.66	0.24	1.06	5

Discussion

The functional diversity of communities is influenced by interspecific interactions and environmental deterministic factors. On the one hand, species belonging to a guild may present contrasting functional traits as a means of niche differentiation, thus coexisting whilst exploiting the same class of resources. On the other hand, functional traits in a local context may converge to a narrow range of values due to environmental filtering. Parasitoid species may present divergent functional traits that allow a partitioned exploitation of a common host resource, and at the same time they might be particularly influenced by environmental

changes that can result in trait convergence, as predicted by the trophic rank hypothesis for upper-trophic level organisms (Holt *et al*., 1999). In this study, we investigated the factors driving functional traits in a parasitoid guild, by assessing interannual and regional variability in traits and to what extent environmental context modulates parasitoid traits, mediated by landscape complexity and bottom-up effects linked to the host species, while also testing for interspecific differences and trait correlations. Lastly, we assessed spatiotemporal variability in functional diversity, by comparing functional diversity indices in different regional contexts and years.

Parasitoid species traits and trait trade-offs

Niche theory predicts that species exploiting shared resources in limited quantity cannot coexist without at least partial differentiation in realized niche space, which can be induced by competitive pressure (MacArthur & Levins, 1967). Our results showed interspecific contrasts in parasitic functional traits among species exploiting cereal aphids, indicating contrasted realized niche spaces. *Aphidius avenae* and *A. ervi* presented the highest values for body size, forewing area, and longevity; *A. rhopalosiphi* also had a high longevity, but an intermediate body size and the smallest forewing area among all parasitoid species. *Ephedrus plagiator* presented the smallest body size and the shortest life span under starvation conditions, while *Praon volucre* had intermediate values for the traits tested. There were also interspecific differences in sex-ratio, which could be linked to contrasting population densities and local mate competition (Charnov, 1982; Godfray, 1994). Interspecific differences in traits are mainly due to a differential allocation of resources between traits (Le Lann *et al*., 2012).

Trait correlations were observed between forewing area and body size and between lipid reserves at emergence and fresh mass when taking into account trait values for the entire parasitoid guild. Body size was not a significant factor driving lipid reserves, and three *Aphidius* species possessing distinct body sizes presented similar quantities of lipids at emergence. It can be inferred that smaller parasitoids had larger relative lipid reserves compared to total body size than bigger ones. Even though parasitoid longevity was not significantly driven by body size, the bigger parasitoid species tended to have longer life spans under starvation conditions; one can expect a differential investment in longevity and other life-history traits, such as fecundity, between parasitoids of distinct body sizes (Flanders, 1950; Jervis & Ferns, 2004). Such interspecific differences in life-history traits

reflect contrasting strategies in resource allocation, and therefore may result in niche differentiation under field conditions. Indeed, in species competing for one or few resources, functional diversity and niche differentiation can be attained and maintained through the existence of trait trade-offs, even without resource partitioning (Edwards & Stachowicz, 2010).

Functional divergence was lowest in PVS, where species with extreme life-history trait values such as *A. avenae* and *E. plagiator* were less abundant compared to species occupying middling positions in the parasitoid functional diversity spectrum, such as *A. rhopalosiphi* and *P. volucre*. Functional evenness and Rao's quadratic entropy Q strongly varied between 2011 and 2012 at the three sites, indicating that the distribution of differences in functional traits in the parasitoid guild was affected by the regional and annual environmental context. However, there were generally no parasitoid / site interactions; consequently, interspecific niche differences did not change significantly across sites. Therefore, differences in functional diversity values between communities can mostly be attributed to strong fluctuations in parasitoid relative abundances.

Environmental filtering: annual and regional contexts

Four out of five life-history traits tested varied significantly between the years of 2011 and 2012, indicating a global parasitoid guild response to factors that can vary from year to year. This could be a result of climate differences between years, as aphid parasitoid life-history traits such as emergence rate, development time, growth rate, fecundity, metabolic rate and longevity have been reported to vary significantly according to temperature variations in the range of 10 to 25 degrees (Le Lann *et al*., 2011b). In this study, the year of 2012 seemed to be more favourable to the parasitoid guild as a whole, with bigger body sizes, larger wing areas, higher longevity under starvation conditions and higher lipid reserves at emergence. However, no year effect on the sex-ratio was observed. Even though both plant and animal populations may have a strong interannual variability in traits linked to survival and reproductive ability (Rees & Ellner, 2009), most studies demonstrating this variability focus on plant functional traits (e.g. Campioli *et al*., 2009; Hulshof *et al*., 2012). Our results indicate that environmental deterministic factors that vary from year to year can play a major role in parasitoid trait values, with potential implications in the ecosystem services provided by these organisms.

Parasitoid body size, forewing area and sex-ratio differed between sampled sites, but there were no significant differences in longevity. Parasitoids sampled in "Ar" were larger and had broader wings than parasitoids from the two other sites. This suggests that trait differences are mostly a product of the guild response to regional factors as a whole. Interregional differences may be a result of different climate conditions linked to the contrasted latitude of the three sampled sites, to the different landscape contexts of those sites, to differences in regional host quality, or to a combination of those factors. Landscape filters may affect distinct functional traits differently; in a previous study on fruit fly parasitoid *Leptopilina heterotoma* (Hymenoptera: Figitidae), no differences were found between populations from four sites along a 300 km gradient for several fitness traits, including longevity under starvation conditions (Vuarin *et al*., 2012), but there were interregional intraspecific differences in wing load, a morphometric trait linked to dispersal (Gilchrist & Huey, 2004). This underlines the importance of studying multiple traits, as functional differences between guild members may not express themselves equally across all functional traits.

Landscape complexity factors were generally non-significant in the GLMMs in this study, for all traits tested except parasitoid sex-ratio. Cereal crop cover was linked to a sex-ratio biased towards male production at a small scale (100 m radius surrounding monitored crops), but this relationship was non-significant at a broader scale (300 m radius) and the tendency was contrary at the scale of 500 m, where an increase in cereal crop surface was linked to a higher female-to-male ratio. In arrhenotokous parasitoids, there can be a high occurrence of sib-mating, especially when hosts are patchily distributed, which is often the case in aphids (Meunier & Bernstein, 2002; Völkl *et al*., 2007). Due to this type of mating and to consequent local mate competition (Charnov, 1982), sex-ratios tend to be female-biased, but decrease as a function of parasitoid density (Meunier & Bernstein, 2002). Parasitoid density has been previously reported to increase with non-crop cover in circular landscape sectors of 0.5 to 2 km diameter (Thies *et al*., 2005). Our results suggest that landscape complexity effects on parasitoid density may indeed modify sex-ratio, and that this influence is scale-dependent. Effects of natural and semi-natural element cover on this trait were not significant, which indicates that cereal crop cover is a more powerful landscape complexity variable in explaining parasitoid sex-ratio in this host-parasitoid system. Studies have shown a positive correlation between landscape complexity and parasitoid density (Langelotto & Denno, 2004; Thies *et al*., 2005) and parasitism rates (Gagic *et al*., 2011; Jonsson *et al*., 2012). On the other hand, host-parasitoid food web complexity has been shown to be

negatively correlated with landscape complexity (Gagic *et al*., 2011), showing the impact of landscape composition on those trophic interactions. Also, parasitoid community structure and relative abundances can be largely unaffected by landscape complexity (Vollhardt *et al.*, 2008). These negative, positive or neutral effects of landscape complexity on parasitoids underline the importance of investigating biological responses to the environment at multiple levels, including functional trait diversity.

Environmental filtering effects on higher trophic level species can be mediated by bottom-up effects (Chaplin-Kramer *et al*., 2011). We aimed to test whether aphid host species drive parasitoid functional traits significantly in the field, taking into account that aphid absolute and relative abundances are affected by landscape composition and agricultural practices (Al Hassan *et al.*, 2013; Aqueel & Leather, 2011; Thies *et al*., 2005). In this study, parasitoids emerging from *S. avenae* hosts lived longer; however, host species did not have a significant effect on body size, forewing area, nor lipid amount at emergence. The host species effect on longevity under starvation conditions combined to the lack of effect on lipid reserves after larval development indicate that energy consumption rates differ between parasitoids emerging from *S. avenae* and *M. dirhodum*. Differences in energy consumption rates may be linked to metabolic rates in adult parasitoids (Le Lann *et al*., 2011b). Indeed, the cereal aphid parasitoids *A. avenae* and *A. rhopalosiphi* have contrasting metabolic rates and life spans while accumulating a similar amount of energy resources when exploiting *S. avenae*; higher metabolic rates were associated to a greater reproductive effort and linked to shorter life spans (Le Lann *et al*., 2012a). Our results suggest that aphid host resources, which are heterogeneously distributed in agricultural landscapes, may be partly a vector of bottom-up effects on parasitoid physiology.

Conclusion

In our study, interspecific trait differences were generally maintained among regional contexts and between years. According to these results, niche differentiation is maintained in different spatiotemporal contexts, but regional and temporal factors influence parasitoid guild trait values. Local context variables such as landscape complexity play a role in the functioning of parasitoid populations as evidenced by the effects on sex-ratio, but parasitoid body size, forewing area and longevity varied at a larger, regional scale. Functional differences between environmental contexts may be due to phenotypic plasticity or to local

adaptation. Even though parasitoid traits have been demonstrated to be highly plastic under laboratory conditions (Colinet *et al*., 2005; Daza-Bustamante *et al*., 2003; Le Lann *et al*., 2011b), such variability may be less intensive under field conditions due to intra-guild interactions and niche partitioning. Investigating this matter would allow a better understanding of the functioning of parasitoid guilds.

Acknowledgments

This study was funded by the ANR Landscaphid program (French National Research Agency, ANR-09-STRA-05) and by "Région Bretagne". All field and laboratory work conducted in this study comply with French legal code requirements. We are grateful to Valérie Briand, Christoph Nicolai, Delphine Eoche-Bosy, Simon Chicher, Cécile Gérardin, Hélène Deraison, Hélène Mahé, Jérôme Yvernault, Lucie Raymond, Ludmilla Martin and Virginie Guyot for the technical support provided.

Chapitre 5

Winter host exploitation influences fitness traits in a parasitoid

Thiago Oliveira Andrade*, Maxime Hervé*, Yannick Outreman, Liliane Krespi, Joan van Baaren

* Ces auteurs ont contribué de manière égale à la publication de ce papier (co-premiers auteurs)

Entomologia Experimentalis et Applicata **147:** 167-174

© 2013 The Netherlands Entomological Society Entomologia Experimentalis et Applicata, 2013

Winter host exploitation influences fitness traits in a parasitoid

Thiago Oliveira Andrade[1,2,3]*§, Maxime Hervé[2,3]§, Yannick Outreman[3,4], Liliane Krespi[2,3]& Joan van Baaren[1,3]

1 UMR CNRS 6553 ECOBIO, Université de Rennes 1, Rennes, France

2 UMR INRA 1349 IGEPP, Université de Rennes 1, Rennes, France

3 Ecole Doctorale Vie Agro Santé (VAS), Université Européenne de Bretagne (UEB), Rennes, France

4 UMR INRA 1349 IGEPP, Agrocampus-Ouest, Rennes, France

* Correspondence: Thiago Oliveira Andrade, UMR CNRS 6553 ECOBIO, Université de Rennes 1, Rennes, France. E-mail: thiago.andrade@univ-rennes1.fr

§ These authors contributed equally to this paper.

Accepted: 31 January 2013

Abstract

Organisms can either evade winter's unfavourable conditions by migrating or diapausing, or endure them and maintain their activities. When it comes to foraging during winter, a period of scarce resources, there is strong selective pressure on resource exploitation strategy. Generalist parasitoids are particularly affected by this environmental constraint, as their fitness is deeply linked to the profitability of the available hosts. In this study, we considered a cereal aphid–parasitoid system and investigated (1) the host–parasitoid community structure, host availability, and parasitism rate in winter, (2) the influence of host quality in terms of species and instars on the fitness of the aphid parasitoid *Aphidius rhopalosiphi* De Stefani-Perez (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae), and (3) whether there is a detectable impact of host fidelity on parasitism success of this parasitoid species. Host density was low during winter and the aphid community consisted of the species *Rhopalosiphum padi* L. and *Sitobion avenae* Fabricius (both Hemiptera: Aphididae), both parasitized by *A. rhopalosiphi* at non-negligible rates. *Aphidius rhopalosiphi* produced more offspring when parasitizing *R. padi* compared with *S. avenae*, whereas bigger offspring were produced when parasitizing *S. avenae*. Although aphid adults and old larvae were significantly larger hosts than young larvae, the latter resulted in higher emergence rates and larger parasitoids. No impact of host fidelity on emergence rates or offspring size was detected. This study provides some evidence

that winter *A. rhopalosiphi* populations are able to take advantage of an array of host types that vary in profitability, indicating that host selectivity may drop under winter's unfavourable conditions.

Introduction

In temperate regions, habitat conditions often shift from favourable to inhospitable through time and organisms must respond accordingly to maintain their populations (Danks, 2007). This environmental instability generates selective pressure on organisms, leading to a number of evolutionary strategies (Cohen, 1966). Unfavourable conditions, for example those in winter, can either be evaded through mechanisms such as migration (Ronce, 2007) or phenology changes (Danks, 2007), or they can be resisted via specific adaptations. If resisted, organisms can either suspend their life cycle through diapause, or maintain their activities even during adverse periods (Colinet *et al.*, 2010). Organisms which do perpetuate their life cycles without diapausing during winter must cope with a seasonal decrease in resources (Danks, 2007). Temporary reductions in food resources have been recognized as potential threat to the survival of organisms atop long food chains (Pimm & Kitching, 1987). For instance, Jansson *et al*. (1981) showed a strong link between winter mortality and the lack of food during winter in the tits *Poecile montanus* (Conrad von Baldenstein) and *Lophophanes cristatus* (L.).

To face seasonal decreases in resource quality and quantity, organisms must exhibit appropriate strategies for resource exploitation. This holds true for host–parasitoid systems, in which the fitness of parasitoids is particularly affected by their host resource quantity and quality (Pannebakker *et al.*, 2008). When foraging, parasitoids are known to be able to select suitable hosts on the basis of a number of factors, such as host species, developmental stage and age, nutritional state, or parasitism status (Majerus *et al*., 2000). On the other hand, a high degree of host selectivity may not be possible in a situation in which host availability is heavily limited, such as winter. An example of a perennial host pool exploited by parasitoids is the case of anholocyclic aphid populations, which can reproduce asexually throughout the year instead of producing cold-resistant diapausing eggs via sexual reproduction (Dedryver *et al.*, 2001). The constant presence of such aphid populations enables non-diapausing winter life cycles in some aphid parasitoids, even though host densities decrease drastically due to lower reproductive rates (Dixon, 1987; Krespi *et al*., 1997). In such situations of low resource

density, jack-of-all-trades foraging strategies tend to outcompete specialist strategies (MacArthur & Pianka, 1966; Pyke *et al*., 1977). For that reason, we hypothesize that aphid parasitoids active during winter should be adapted to a sufficiently large array of hosts types.

In Brittany (western France), cereal aphids and their ubiquitous parasitoid *Aphidius rhopalosiphi* De Stefani-Perez (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) can remain active throughout the year (Krespi, 1990). Overwintering reproduction in parasitoids plays an important role in suppressing early cereal aphid populations (Plantegenest *et al*., 2001), but active winter parasitoids are still scarcely studied due to winter field sampling challenges. *Aphidius rhopalosiphi* is considered a habitat specialist of cultivated and wild Poaceae, whilst adopting a generalist strategy in regards to cereal crop aphid species (Stilmant *et al*., 2008; Le Lann *et al*., 2012). Considering this host–parasitoid system, we investigated (1) the host–parasitoid community structure under unfavourable (winter) and favourable (spring) conditions, in terms of species composition and abundance, and (2) whether differences in host quality, in terms of aphid species and instars, have ameasurable effect on the fitness of parasitoids. *Aphidius rhopalosiphi* was expected to be able to exploit all or most of the available host resources in winter, in response to resource scarcity. Furthermore, we tested (3) whether there is an impact of host fidelity on parasitism success, by determining the effects of a host species change (i.e., oviposition by a parasitoid female in an aphid of a species other than the aphid from which it emerged). A low degree of host fidelity would be advantageous in a situation of low host density, as depending on a single host species could increase host searching time for foraging parasitoids. Determining whether host quality fluctuations have an influence on parasitoid fitness is essential for the comprehension of their evolutionary strategies in response to winter conditions.

Materials and Methods

Estimation of host resource availability and exploitation

To estimate the density and diversity of host resources for *A. rhopalosiphi* in cereal fields, aphids were sampled in an oat field near Rennes (Brittany, France) in 2010, during winter (22 and 28 January, 3 February) and spring (3, 5, and 12 May), and their species were identified. All aphids spotted, including live aphids and aphid mummies, were collected with

a soft paintbrush. Aphid abundances were estimated by the number of individuals found and collected by two people during 1-h sampling sessions.

Aphids were kept on winter wheat [*Triticum aestivum* L. cv. Boston (Poaceae)] at 20 +- 1°C in the laboratory. Parasitism rate was calculated as the number of mummies and field aphids that became mummies in the laboratory divided by the total number of aphids collected. The species of all emerging parasitoids as well as the species of all aphids, including mummies, were identified. The relative abundances of each parasitoid species were estimated by the number of individuals emerging from all parasitized aphids found.

Effects of host quality and host fidelity on parasitoid fitness

To test the impact of host quality on *A. rhopalosiphi* populations, parasitoid individuals emerging from field aphids sampled during winter were reared in two separate cultures, each containing one of the two dominant aphid species in the field during winter, *Sitobion avenae* Fabricius and *Rhopalosiphum padi* L. (Hemiptera: Aphididae). Rearings and all experiments described in this study were done at 20 +- 1 °C, 70% r.h., and L16:D8 photoperiod. Aphid cultures were established using non-parasitized aphids of each species resulting from the winter field sampling dates and refreshed weekly with newly collected aphids from the field. Afterwards, each field parasitoid was placed in the culture with the same aphid species from which it emerged (i.e., its 'original host'). After one rearing generation, parasitoids emerging from laboratory mummies were collected and female–male pairs were isolated for mating for 24 h. After that period, females were collected for experiments.

Out of those newly obtained individuals, 20 *A. rhopalosiphi* females emerging from *S. avenae* mummies and 20 females from R. padi mummies were exposed to aphids of the original or the other host species, making four treatment groups containing 10 females each. Each parasitoid female was placed in a Petri dish with 10 aphids of a single species. Aphid instars were grouped in three categories in this study: young larvae (L1 and L2 instars), old larvae (L3 and L4), and wingless adults. Each of the 10-aphid groups included a random mix of host instars, but they included each at least one individual of each host instar group (young larvae, old larvae, wingless adults). Each aphid was removed from exposure after one single wasp sting and placed on a wheat plant individually until eventual parasitoid emergence. Emergence rates were measured for each treatment, not considering dead, non-mummified aphids. Parasitoid offspring from each treatment group had their hind tibia length measured as

an indicator of total body size (Godfray, 1994). Hind tibia length was measured by analysing pictures taken with a binocular (6.39magnified, Olympus SZ-CTV, Tokyo, Japan) linked to a video camera (JVC KY-F50) through the image analysis software Pegasus Pro v4 (Le Lann et al., 2011b). Emergence rates and offspring body size were assessed according to host aphid species and instar. Progeny survival and body size are two of the most common proxies used in the literature to describe parasitoid fitness (Roitberg et al., 2001). To estimate the effects of host fidelity, the impact of the original host species on emergence rates and offspring size was taken into account.

Statistical analysis

The sizes of each species of aphid and each of the three instar groups were compared through a two-way ANOVA. Pairwise comparisons were performed using multiple t-tests with the Benjamini & Hochberg correction for P-values (Benjamini & Hochberg, 1995). Emergence rates were assessed through a generalized linear mixed model for binomial data, considering original host, new host, and their interaction as fixed factors, and female parasitoid as a random factor. The effect of each fixed term was assessed by a likelihood-ratio test. Offspring body size was analysed through a saturated general linear mixed model, with original host, new host, offspring sex, and all interactions between those as fixed factors, and female parasitoid as a random factor. The best model, with only new host and offspring sex as fixed factors and female parasitoids as a random factor, was chosen based on Akaike's information criterion, corrected for small sample sizes (AICc; Hurvich & Tsai, 1995). The effect of each fixed term was then assessed by a likelihood-ratio test.

All statistical analyses were performed using R software (Barton, 2011; Bates *et al*., 2011; Hervé, 2011; Højsgaard *et al*., 2011; R Development Core Team, 2011).

Results

Estimation of host resource availability and exploitation

Two species of aphids were found and collected in the field: *R. padi* and *S. avenae*. Total aphid abundance was very low during the three winter sampling dates when compared with

the three spring sampling dates (aphid totals for each sampling date: 22, 110, and 67 in winter; 491, 296, and 466 in spring). *Rhopalosiphum padi* and *S. avenae* population sizes did not follow the same trend: the *R. padi* sample decreased to almost zero individuals in spring (6, 82, and 34 individuals collected on the three winter sampling dates, 4, 1, and 1 in spring), whereas the *S. avenae* sample grew from 16–33 in winter to 295–487 in spring. Evidently, aphid assemblages change both in quantity and in species composition between winter and spring. Two species of parasitoids resulted from the aphids collected during winter: *A. rhopalosiphi* and *Aphidius matricariae* Haliday. *Aphidius rhopalosiphi* was dominant: 72% of all 32 emerging parasitoids; 8 of the 16 parasitoids emerging from *R. padi*; and 15 of the 16 emerging from *S. avenae* were *A. rhopalosiphi*. Parasitism rates varied from 3 to 38% between the three winter sampling dates, both host species taken into account.

Effects of host quality on parasitoid fitness

Considering the impact of the parasitized host on parasitoid offspring fitness, only the 'new host' factor had a significant influence on emergence rates (X^2 = 11.7, d.f. = 1, P<0.001), not the original host (X^2 = 0.021, d.f. = 1, P = 0.87), nor the interaction between original host and new host (X^2 = 0.368, d.f. = 1, P = 0.54). The lack of influence of the interaction between original host and new host factors indicated that changing host species from one generation to another did not produce detectable effects on emergence rate. Parasitized *R. padi* resulted in a greater emergence rate than *S. avenae* (Figure 1A). Emergence rates were not biased by a differential proportion of parasitoid deaths during pupation (GLMM for binomial data, likelihood-ratio test: (X^2 = 0.323, d.f. = 1, P = 0.57).

The 'new host' factor also had a significant effect on offspring body size (X^2 = 5.22, d.f. = 1, P = 0.022). Parasitized *S. avenae* resulted in significantly larger parasitoid offspring than did *R. padi* (Figure 1B). For each instar group, *S. avenae* were significantly bigger than *R. padi* (young larvae: t = -3.070, P = 0.002; old larvae: t = -9.532, P<0.001; adults t = -10.507, P<0.001; all d.f. = 127). Offspring body size was also significantly influenced by offspring sex (X^2 = 6.31, d.f. = 1, P = 0.012). Female parasitoids were larger than males (mean +- SE size of female: 0.52 +- 0.02 mm; male: 0.47 +- 0.01 mm).

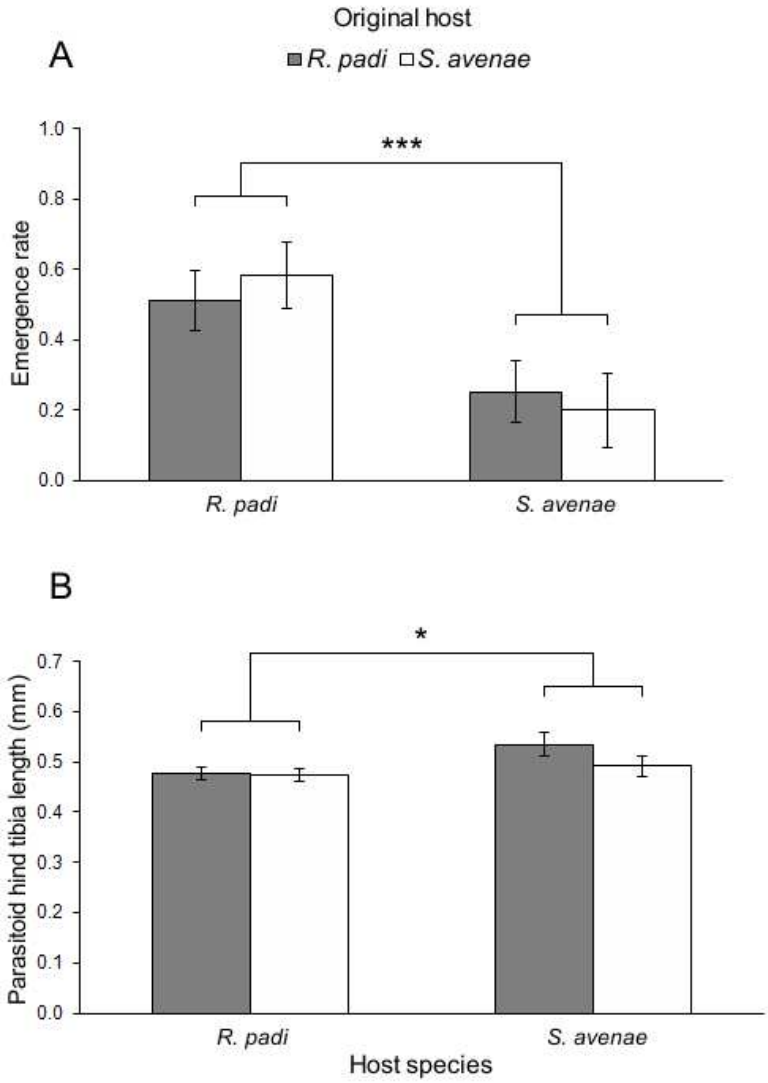

Figure 1. Influence of host species onmean (+- SE) (A) emergence rate of *Aphidius rhopalosiphi* from *Rhopalosiphum padi* (n = 124) and *Sitobion avenae* (n = 118), and (B) offspring body size of *A. rhopalosiphi* resulting from *R. padi* (n = 65) and *S. avenae* (n = 24). Asterisks indicate significant differences (contrasts method applied to GLMM: *0.01<P<0.05; ***P<0.001).

Emergence rate for parasitized *R. padi* was significantly higher from young larval hosts than from old larvae (X^2 = 4.91, d.f. = 1, P = 0.040) or adults (X^2 = 7.96, d.f. = 1, P = 0.014; Figure 2A). Too few parasitoids emerged from *S. avenae* to draw any firm conclusion about this host species. Emergence rates were not biased by a differential proportion of parasitoid deaths during pupation (GLMM for binomial data, likelihood-ratio test: X^2 = 0.428, d.f. = 2, P = 0.81).

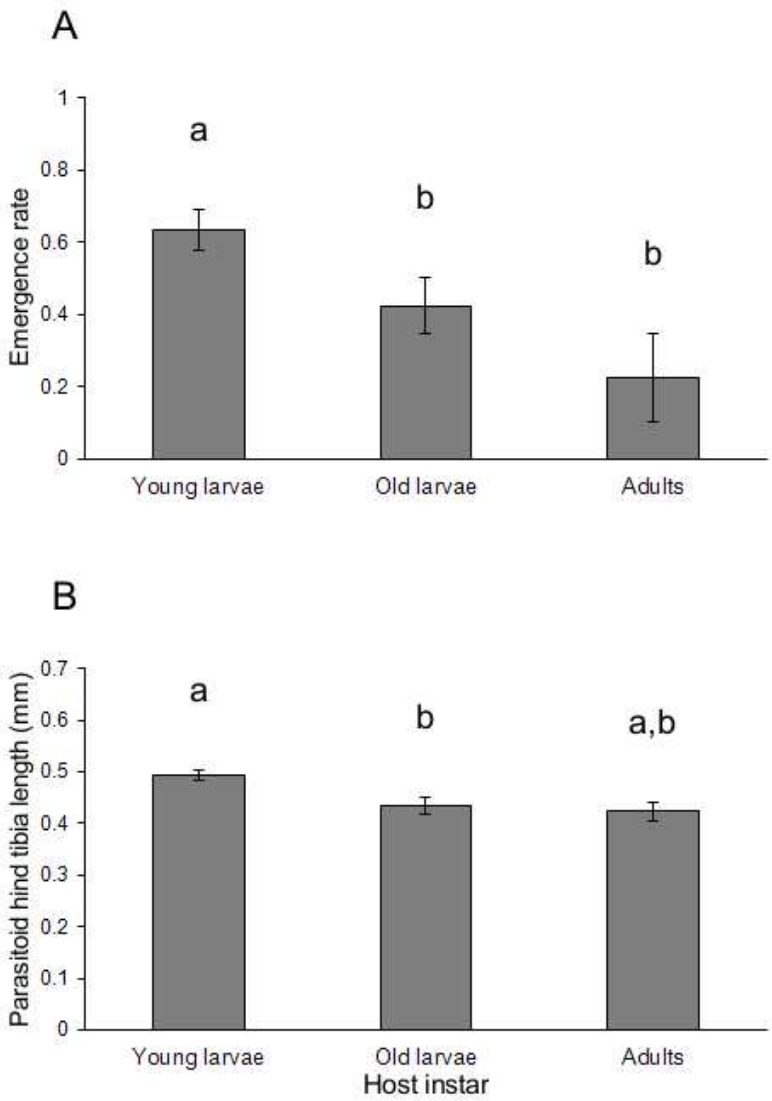

Figure 2. Influence of instar of the host *Rhopalosiphum padi* on mean (+-SE) (A) emergence rate of *Aphidius rhopalosiphi* developing in young larvae (n = 71), old larvae (40), and adults (13), and (B) offspring body size of *A. rhopalosiphi* developing in young larvae (45), old larvae (17), and adults (3).Means within a panel capped with different letters are significantly different (contrasts method applied to GLMM: P<0.05).

Discussion

We conducted a field study to assess host availability in nature and host exploitation by parasitoids, as well as a laboratory experiment in which we assessed the parasitoid fitness traits return when using the various host species and instars present during winter. Based on

our field data, we clearly demonstrated an increase in host density from winter to spring, as well as a shift in relative abundances of aphid species (hosts), as *R. padi* represented a larger proportion of the aphid community in winter than in spring. These results confirm previous data for winter cereal crops in Brittany (Krespi, 1990). In winter, *A. rhopalosiphi* emerged from both *R. padi* and *S. avenae* at similar rates. Variation in relative abundances as well as seasonal environmental condition changes could also induce a change in host quality from winter to spring, as previous studies indicate (Pons *et al.*, 1993; Stilmant *et al*., 2008).

In our laboratory experiments, parasitized *R. padi* led to the emergence of *A. rhopalosiphi* offspring twice as often as *S. avenae* offspring, suggesting a fitness advantage in exploiting *R. padi* for winter populations. On the other hand, emerging parasitoids were larger when they had developed in *S. avenae*. *Sitobion avenae* young larvae, old larvae, and adults were consistently bigger than those of *R. padi*. These observations corroborate the widely accepted idea that the adult body size of many parasitoid species is determined by host size (Sequeira & Mackauer,1992; Henry *et al*., 2006). Daza-Bustamante *et al*. (2003) found a similar positive relationship between the body size of the aphid parasitoid *Aphidius ervi* Haliday and the exploitation of a bigger host species, *Acyrthosiphon pisum* (Harris), compared with a smaller aphid species, *S. avenae*. Provided that all parasitoid stings led to oviposition (Outreman et al., 2001; Roux et al., 2010), our emergence rate results would suggest that larval parasitoid development was less successful in *S. avenae* than in *R. padi* and that there is selection for larger *A. rhopalosiphi* descendants in *S. avenae*. Smaller individuals emerging from *R. padi* could be a result of a nutritional constraint in that host species or, alternatively, of higher mortality in small parasitoids developing in *S. avenae*.

Because body size is often positively correlated with fecundity in insects, in particular parasitoids (Sequeira & Mackauer, 1992; Awmack & Leather, 2002), producing larger offspring in smaller quantities could also be a viable path to reproductive success. According to Barrette *et al*. (2009), when prey defend themselves (through behavioural or physiological mechanisms), their profitability drops, due to the energy and time required to overcome the defences. Thus, *A. rhopalosiphi* females could either maximize their offspring fitness by avoiding tougher host defences and producing more offspring (when exploiting *R. padi*) or by producing better offspring (through the exploitation of *S. avenae*). Harvey *et al*. (2004) demonstrated a similar trade-off in the parasitoid *Microplitis demolitor* Wilkinson when exploiting its host, *Pseudoplusia includens* (Walker): parasitoid fitness reached its maximum value at an intermediate host age; larger and older hosts led to larger parasitoids, but with a higher pre-adult mortality rate. Our results could partially explain how *A. rhopalosiphi* adopts

a generalist strategy to its host exploitation selection whilst being a habitat specialist. Nonetheless, a clear demonstration of the differences in host defences between *S. avenae* and *R. padi* would add a valuable element to this investigation. In addition, fully testing whether the degree of host specialization of *A. rhopalosiphi* varies between winter and spring will be another important prospect in understanding the host exploitation strategy of this species.

Stilmant *et al*. (2008) demonstrated no differences in the proportion of aphid species *R. padi*, *S. avenae*, and *Metopolophium dirhodum* Walker parasitized, following stinging by *A. rhopalosiphi* females. In *Aphidius* species, effective oviposition in non-parasitized hosts following a single sting occurs systematically at a high frequency (Outreman *et al*., 2001; Roux *et al*., 2010). Assuming all hosts are parasitized at similar rates after oviposition, the superior emergence rate of *A. rhopalosiphi* when exploiting *R. padi* in our study could be explained by differences in host quality (Garratt *et al*., 2010a).Different aphid clonal lineages can present unequal degrees of resistance to parasitoid development, which can be linked to the presence or absence of bacterial symbionts (Oliver *et al*., 2005). Certain aphid secondary symbionts, such as *Candidatus* Hamiltonella defensa, are at the origin of those host compatibility differences (Ferrari *et al*., 2004; Oliver *et al*., 2005; Alkhedir, 2009; Vorburger *et al*., 2009). Differences in host quality could also be explained by the parasitoid's ability to exploit a given host – it can be hypothesized that winter *A. rhopalosiphi* are more likely to achieve parasitism success when parasitizing winter *R. padi* than when parasitizing winter *S. avenae*, by surviving immunological defences more often.

Emergence rate was at its highest when parasitism involved the youngest aphids and decreased with later instars. Colinet *et al*. (2005) argue that host quality changes through aphid development depending on factors such as susceptibility to injuries when ovipositing, amount of host energy resources, host immune system, or behavioural defences, as well as metabolic and nutritional changes reproducing aphids undergo. Overall, aphids of intermediate instars are generally considered to have the most value for parasitoids (Colinet *et al*., 2005; Tahriri *et al*., 2007). Nevertheless, previous studies have also reported the occurrence of a parasitism rate peak at early aphid development stages (Walker & Hoy, 2003; Wyckhuys *et al*., 2008). In this study, each aphid was stung only once; in other words, even though later instar aphids resisted parasitoid contact more often, unavoidable parasitoid stings mean behavioural defences are unlikely to be the explanation of the different emergence rates observed. The decrease in host quality with age can probably be attributed to an internal hostmechanism, such as immune resistance or metabolic changes.

Parasitoid size is often positively correlated with host age at parasitization, as older hosts are mostly larger than young hosts (Chau & Mackauer, 2000; Cloutier *et al*., 2000; Lin & Ives, 2003; Walker & Hoy, 2003). However, even if host size increases with age, this does not necessarily mean improvement in host quality (Harvey *et al*., 2004; Colinet *et al*., 2005). Young larvae may lead to larger parasitoid offspring associated with a longer development time (Colinet *et al*., 2005), whereas in other cases, parasitoids exhibit a larger body size and a shorter development time when parasitizing younger instars (Harvey *et al*., 1999). According to Colinet *et al*. (2005), parasitoid larvae developing in adult aphids could face competition with aphid embryos for resources. Furthermore, immune systems are often stronger in adult hosts (Walker & Hoy, 2003) and aphids approaching reproductive age can undergo changes in the allocation of resources to their different tissues (Brough *et al*., 1990). Consequently, nutritional resources available for developing parasitoid larvae do not increase in a linear fashion with host size. In this study, the exploitation of young larvae was advantageous concerning both the number of descendants and their body size, indicating that earlier development stages represented more suitable hosts in this case. In some cases, parasitizing early-instar hosts with a suboptimal amount of energetic resources can represent a heavy constraint on the development of koinobiont parasitoids (Harvey, 2005). This does not seem to apply in this particular host–parasitoid system, where results were optimal when younger hosts were parasitized. This could be explained by a weaker immune system in younger hosts, or even by the occurrence of competition with aphid embryos in older host instars (Colinet *et al*., 2005).

Original host species had no influence on emergence rate or offspring body size, which indicates a low or non-existent degree of host fidelity in this host–parasitoid system. In a study by Henry *et al*. (2008), laboratory populations of *A. ervi* showed an increased degree of host fidelity (assessed through oviposition latency and host rejection) after being kept isolated on single host species for 50 generations. Furthermore, that study showed a significant increase in mummy production just one generation after a host species change. In our study, oviposition on a host different from the original species did not produce detectable results when it comes to fitness, which indicates an absence of winter subpopulations of *A. rhopalosiphi* that are host specialists in the field. Apparently, *A. rhopalosiphi* females could shift indiscriminately between *R. padi* and *S. avenae* through generations, which could be advantageous in an unfavourable environment with limited host resources. This lack of host fidelity, as our results on emergence rates and offspring body size, does not suggest a clearly advantageous host species. All in all, there is strong evidence that this winter *A. rhopalosiphi*

population is able to take advantage of the different host species and larval instars that can be found in the field, which could be linked to a generalist strategy of host exploitation.

Such versatility seems to be an appropriate response to the poor amount of hosts in the field during winter, as hypothesized. These results contribute to the comprehension of the ecology of winter active parasitoids, which is still poorly studied in spite of its importance to the biological control of spring pest populations. Indeed, winter is a crucial season for aphid population dynamics and the outcome of spring outbreaks. For this reason, even though winter sampling can be difficult due to low aphid density, it is important to investigate the functioning of winter natural enemy populations.

Acknowledgements

This research was funded by 'Région Bretagne' (France) as well as the ANR Landscaphid Project (French National Research Agency, ANR-09-STRA-05) as part of a PhD grant. All experiments conducted in this research comply with French legal code requirements. We are grateful to Valérie Briand and to Christoph Nicolai for their technical support.

Chapitre 6

Impact of climate conditions on the diversity and function of a guild of aphid parasitoids

Thiago Oliveira Andrade, Liliane Krespi,
Valérie Bonnardot, Joan van Baaren*, Yannick Outreman*

* Ces auteurs ont contribué de manière égale à la publication de ce papier.

En préparation

Impact of climate conditions on the diversity and function of a guild of aphid parasitoids

Thiago Oliveira Andrade [1,2,3], Joan van Baaren [1,3], Liliane Krespi [2,3], Valérie Bonnardot [4], Yannick Outreman [3,5]

1 UMR CNRS 6553 ECOBIO, Université de Rennes 1, Rennes, France
2 UMR INRA 1349 IGEPP, Université de Rennes 1, Rennes, France
3 Ecole Doctorale Vie Agro Santé (VAS), Université Européenne de Bretagne (UEB), Rennes, France
4 UMR 6554 LETG-Rennes, Université de Rennes 2, Rennes, France
5 UMR INRA 1349 IGEPP, Agrocampus-Ouest, Rennes, France

Abstract

The coexistence of species that exploit the same class of limited ressources depends on partial niche differentiation. Climate changes may introduce novel species into the equation through distribution or phenology changes, generating new competitive pressure over limited resources. In the case of the cereal aphids-parasitoids system in Brittany, France, the parasitoid species *Aphidius avenae* Haliday has been known to adopt a diapausing strategy outside of newly-sown cereal crops, until recent reports of active winter populations of this species in that habitat. In this study, we investigate how the addition of this species in the winter parasitoid guild may change the structure of the aphid-parasitoid food web in winter and the host exploitation strategies of previously occurring parasitoids. We also test whether active winter *A. avenae* population occurrences can be linked to climate warming, as this species was shown to be less resistant to cold temperatures than its most frequent competitor in that habitat, *Aphidius rhopalosiphi* De Stefani-Perez. Average winter temperatures in Brittany have increased from 1950 to 2013, and *A. avenae* populations were reported in large numbers in the winters of 2011/12 and 2012/13. This parasitoid species was mostly associated with *Sitobion avenae* Fabricius and *Metopolophium dirhodum* Walker, while the intrinsically generalist species *A. rhopalosiphi* was restricted to the exploitation of *Rhopalosiphum padi* L. in the presence of its new competitor. The degree of parasitoid ecological specialisation in food web data between low (winter) and high (spring) host density contexts has also been compared. Winter food webs presented lower proportional similarity index values than those

of spring populations, reflecting a higher degree of compartmentalization in host-parasitoid interactions. The relative abundance of *A. avenae* was negatively correlated to that of the host *R. padi*, which was positively correlated with the relative abundance of *A. rhopalosiphi*. Parasitoid and aphid abundances responded significantly to changes in daily high temperatures, suggesting that the host-parasitoid community structure can be partly predicted through climate data. This study demonstrates how climate change can modify the complex interspecific relationships in host-parasitoid systems, through a change in phenology and in overwintering strategy.

Introduction

Within a guild, species exploit a class of resources, in a similar fashion, thus being ecologically linked by an interaction of interspecific competition (Root, 1967; Wilson, 1999). When using a common class of resources under similar environmental conditions, species present overlapping fundamental niches (Hutchinson, 1959). However, only a fraction of this fundamental niche space is truly occupied by species under natural conditions, due to biotic and abiotic environmental constraints: their realized niche. This reduction of the niche space under environmental influences corresponds to the process of ecological specialization (Devictor *et al*., 2010; Futuyma, 2001). Among such influences, interspecific competition prevents species coexisting and sharing a limiting resource from occupying the exact same realized niches; for this coexistence to be possible, niche partitioning must occur (MacArthur & Levins, 1967). Therefore, competitive exclusion could be limited by a process of partial ecological species specialization within a guild, which can happen through a reduction in the range of resources exploited by each guild member (Futuyma, 2001).

Specialist strategies evolve in function of a trade-off between their ability to exploit an array of resources and their efficiency in using each resource (Clavel, 2007). Indeed, specialists are generally more efficient when exploitating the resources in which they specialise, but this is counterbalanced by their inability to exploit a larger range of resources (Poisot *et al*., 2011; Clavel, 2007). The evolution of generalist and specialist strategies depends on the optimal exploitation of resources, according to the optimal foraging theory (Bolnick *et al*., 2003; MacArthur & Pianka, 1966). This theory predicts that generalist and specialist strategies are developed in order to maximise the profitability of the available exploitable resources, which corresponds to their net energy gain divided by the

handling/searching time of the item; for example, generalists present short handling and searching times while including a wide range of items with relatively low energy value in their diet, while specialists typically consume high yield resources and present longer handling times (MacArthur & Pianka, 1966). This resource exploitation strategy also depends on environmental constraints, such as intra-guild competition: species known as generalists may be restricted to the exploitation of fewer resources due to the presence of competitors, as a result of niche partitioning. Environmental constraints related to spatio-temporal fluctuations in the exploited resources may also influence the breadth of the realized niche (Poisot *et al*., 2011). For example, populations of the shore crab *Carcinus maenas* L. specialise on medium-sized prey in high resource density situations, but adopt a generalist strategy toward prey size when resources are scarce (Elner & Hughes, 1978). Therefore, the rate of encounters may influence the degree of ecological specialisation. Resources can fluctuate heavily in space and time, shaping the exploitation strategy of organisms. Notably, in temperate regions, there can be a seasonal shortage in resource availability when such items are dependent on temperature; for example, ectothermic prey may considerably decrease in number in periods of low temperature (Danks, 2007).

In response to unfavourable winter conditions, ectotherms may migrate or present an adaptation known as diapause: a physiological state in which metabolic rates decrease and resistance to extreme low temperatures increases (Hance *et al*., 2007). Diapause enables organisms to survive harsh abiotic conditions and to cope with a seasonal decrease in food resources. Under mild climate conditions, organisms may instead maintain their regular activities, but at a lower rate, during winter (Colinet *et al*., 2010; Hance *et al*., 2007). For organisms that remain active during winter, a suitable resource exploitation strategy is necessary according to the constraints related to low resource density and competition.

In the current climate change context, global average temperatures have increased by about 0.8°C since the beginning of the 20th century, and a further increase of 3°C is predicted to take place by the end of the 21st century (IPCC, 2007). This general rise of temperature is spatially heterogeneous as some regions of the globe, such as Western Europe, may experience more intense warming than others (EEA, 2012; IPCC, 2007). This is the case of the region of Brittany, France, where climate studies suggest that climate change is likely to be characterized by an increase of the mean temperature and the occurrence of extreme events like heat waves (Mérot *et* al., 2013; Vautard *et al*., 2013). Climate changes have produced a number of consequences in natural ecosystems and generally threatened biodiversity (EEA, 2012; Jones *et al*., 2013; Parmesan & Yohe, 2003). Therefore, one of the most important

challenges of ecology is to predict such consequences. Ecological consequences of global warming include shifts in boundaries of the geographical range and in the abundance of some species. For example, the butterfly *Pararge aegeria* L. (Lepidoptera: Nymphalidae) has had a well-documented geographic expansion in the last decades (Hill *et al*., 1999; Pollard *et al*., 1996). Other notable consequences are related to changes in phenology; for example, the timing of events such as reproductive calling in frogs or flowering periods in plants can be significantly altered (Fitter & Fitter, 2002; Gibbs & Breisch, 2001; Jeffs & Lewis, 2013; van Asch *et al*., 2007, 2013). Due to modifications in distribution, abundance and phenology of species, climate changes are expected to severely impact the composition and structure of communities and guilds, as well as the functioning of ecosystems (Yang *et al*., 2011).

Parasitoid guilds are an interesting model to study the impact of climate conditions on interspecific interactions and community structure due to their intimate eco-evolutionary relationship with their host resources and to intra-guild competition (Godfray, 1994). Parasitoid species exhibit a varying host range and different degrees of ecological specialisation. In winter, host specialisation may depend on the overwintering strategies of the species in the parasitoid guild; realized ecological niches are certainly shaped differently depending on whether a species adopts a diapausing strategy or if they continue to exploit host resources in winter. Species like the Poaceae aphid parasitoid *Aphidius rhopalosiphi* De Stefani-Perez (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) have been reported to present a predominant diapausing strategy in Belgium (Legrand *et al*., 2004), while diapause in the same species occurs at considerably lower rates in regions of milder climates such as Brittany (Krespi *et al*., 1997). In Brittany, *Aphidius avenae* Haliday, a species known to be less resistant to colder temperatures than *A. rhopalosiphi* (Le Lann *et al*., 2011a), has previously been reported to always enter diapause during winter (Krespi, 1990; Krespi *et al*., 1997), but recent studies reveal that this species can be active some years during winter periods, probably due to winter climate changes. The number of parasitoid species exploiting the low-density resource pool in this season is therefore enlarged. We predict that the addition of *A. avenae* to the parasitoid guild during winter would influence the structure of host-parasitoid trophic relationships and potentially the ecological specialisation in host resources as a result of an increase of the pressures linked to intra-guild competition. We compare the composition and the structure of aphid host-parasitoid systems in cereal fields, a habitat where *A. avenae* and *A. rhopalosiphi* coexist while sharing common resources, under the contrasting environmental conditions of winter (low aphid density and temperature) and spring (high host density and temperature, and a context in which *A. avenae* and *A. rhopalosiphi* are known to

coexist), in order to assess the degree of ecological specialisation in those contexts. Finally, we test the hypothesis that the new occurrence of this parasitoid species in winter is linked to recent favourable temperature conditions related to climate change at a regional scale (Figure 1).

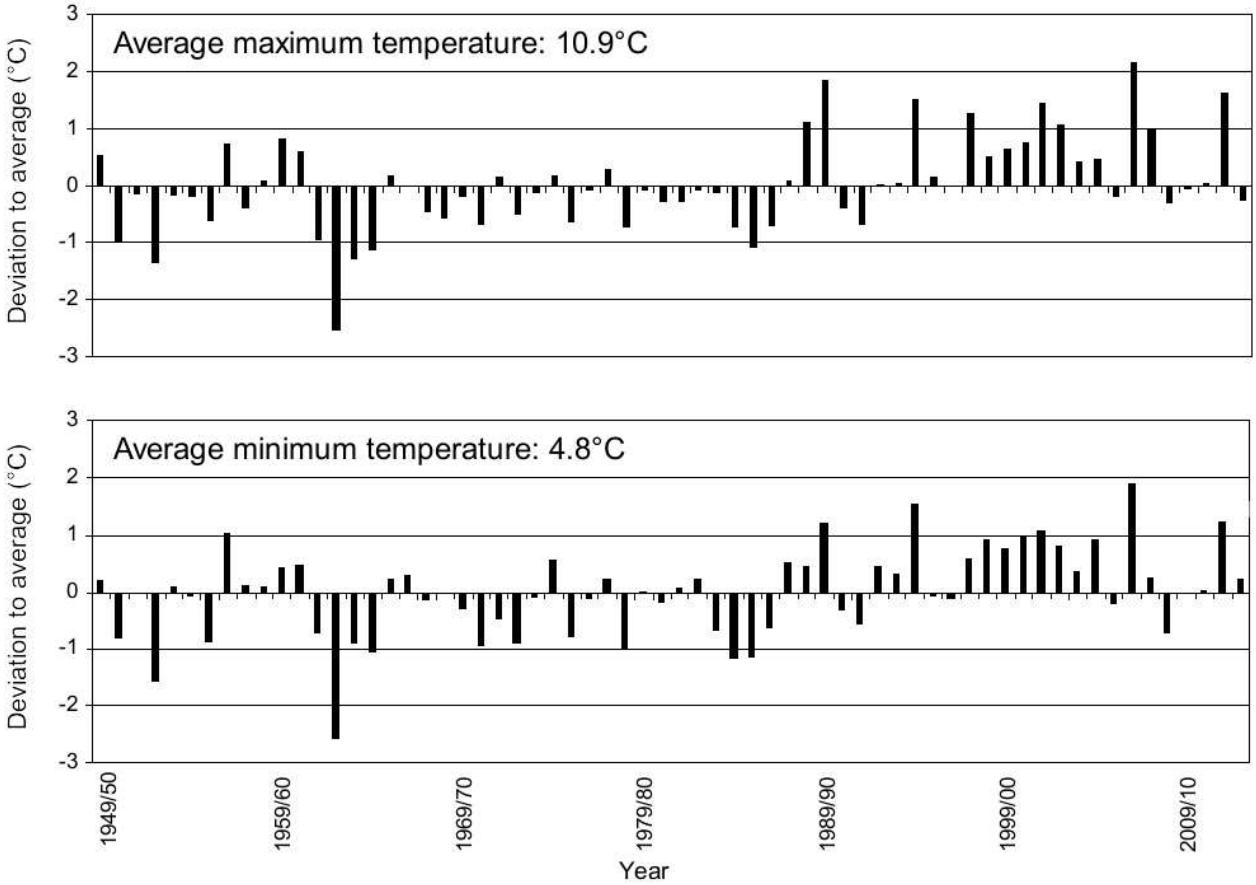

Figure 1. October-March mean high high (above) and low (below) temperatures for the 1949-2013 period recorded in the weather station of Dinard-Pleurtuit, France. Deviations from long term average.

Materials and Methods

Host-parasitoid data

Parasitoids and their cereal aphid hosts (Hemiptera: Aphididae) were sampled in winter wheat, oat and triticale fields in the Long Term Ecological Research (LTER) site

“Armorique” (48°29', -01°35'), located in Brittany, northwestern France, during the cold season (October-March) of four years: 2009/10, 2010/11, 2011/12 and 2012/13. In early winter, due to cold temperature and seed chemical treatment, aphid colonisation in cultivated cereal crops is very limited. Furthermore, cereal aphids are known to sometimes overwinter in alternative host plants, migrating to cultivated cereals around mid-May (Honek *et al*., 2006); changes in host plant preference have been linked to changes in aphid behaviour (Glinwood & Pettersson, 2000). For those reasons, a limited number of fields presenting sufficiently dense aphid populations could be selected for this study, due to the sampling effort required: one field in 2009/10, two fields in 2010/11, 2011/12 and 2012/13, for a total of 7 cereal fields, all located in the LTER “Armorique”. In 2009, sampling was performed in three dates (22 and 28 January, 3 February); in the following years, sampling was performed on a weekly basis or once every two weeks, depending on weather conditions, from the end of November (when winter cereal crops are sufficiently grown, which host plants reaching a size of 10 cm, and colonized by aphids and their natural enemies) to the beginning of March.

In each sampling period, aphids and aphid mummies were collected at random sectors of the sampled fields. For 30 to 40 minutes in each sampling period, a maximum number of random plants were thoroughly examined for aphid presence by two people. All aphids spotted, including live aphids and aphid mummies, were collected with a soft paintbrush. Live aphids were kept on winter wheat [*Triticum aestivum* L., cv. Boston (Poaceae)] in the laboratory, at 20 +-1°C for a maximum of 14 days until mummification. Mummies resulting from those parasitized live aphids and mummies directly collected from the field were kept in gelatine capsules until parasitoid emergence. Adult parasitoids and aphid species were identified based on morphological characters. Hyperparasitoids emerging from collected aphids were counted, but not considered in the food web analysis due to their low number.

To compare the structure of the host-parasitoid community between winter and spring, cereal (winter wheat, oat, barley, triticale) fields were selected for monitoring in the same LTER site in spring 2011 (10 fields) and spring 2012 (7 fields). The spring sampling period started mid-May and ended mid-June, which represents a period in which aphid hosts and primary parasitoid are abundant in cultivated cereals and secondary parasitoids (hyperparasitoids) are not frequent yet. Aphid mummies were collected in spring cereal crops and kept in the laboratory under the same conditions as detailed above until parasitoid emergence and aphid and parasitoid species identification. Potentially parasitized aphids that were not mummified were not collected in spring, as parasitoids emerging from the mummies collected were considered in sufficiently large numbers to assess parasitoid food web structures.

Climate data

Meteorological data for the cold seasons (October-March) were recorded and analysed at two automatic weather stations of Météo-France located 40 kilimeters away from the sampling fields: Rennes-Saint Jacques (48°11,-1°67) for seasons 2009/10 and 2010/11 and Dinard-Pleurtuit (48°63,-2°05) for seasons 2011/12 and 2012/13. For each sampling season, mean daily low and high temperatures were used, as well as the seasonal rainfall amount (mm). The number of days with low temperatures below 0°C (frost) was calculated for each season. Daily high temperatures were also registered to assess climate data potentially explaining fluctuations in aphid and parasitoid abundance at a fine temporal scale, based on aphid and parasitoid development in the field depending on temperature reaching a minimum threshold (Sampaio *et al*., 2007). The 1950-2013 long term temperature dataseries of Dinard-Pleurtuit for the October-March period was also analysed, to determine whether winter climate conditions have changed during the last decades in the study region (Figure 1). The t test of Pettitt was applied in order to calculate the statistical breaking point in the long term series.

Data analysis

To examine the strength of the trophic interactions between each individual host and parasitoid species, we built quantitative food web representations (Memmott *et al*., 1994) in the winters of 2011/12 and 2012/13. This analysis allows a comparison with existing cereal aphid-parasitoid food webs in the literature for spring periods in Western Europe (Andrade *et al*., submitted; Gagic *et al*., 2011; Gagic *et al*., 2012) and to assess food web compartmentalization. In order to calculate this degree of trophic compartmentalization, we calculated the proportional similarity index (Czekanowski index) for parasitoids in each winter quantitative food web, in order to describe the degree of similarity between host resource use and host availability (Feinsinger *et al*., 1981). The parasitoid proportional similarity index (PSI) was also calculated on spring food webs for 2010, 2011 and 2012. Ninety-five percent non-parametric bootstrap (BCα) intervals were calculated for winter and spring PSI mean values, with 1000 iterations each (Efron & Tibshirani, 1986; Garrett *et al*., 2007). We also performed generalised linear mixed models for winter parasitoid data using exploited aphid species as a fixed factor and sampled field as a random factor, in order to

detect significant influences of exploited host resources on parasitoid species relative abundances.

We performed generalized linear mixed models to determine whether the abundances of the each parasitoid species were significantly influenced by short-term climate fluctuations. In each model, we integrated the mean daily high temperatures for periods of one week and three weeks preceding each sampling date as fixed factors. Those periods were chosen based on the hypothesis that temperature fluctuations should impact parasitoid populations at a short temporal scale due to the short life cycles of non-diapausing Aphidiinae parasitoids; for example, the total development time of *A. rhopalosiphi* when parasitizing *Sitobion avenae* Fabricius was reported to be close to 20 days at a constant temperature of 15°C and 40 days at 10°C (Le Lann *et al*., 2011b). We also included the number of days with low temperatures below 0°C in the three weeks preceding sampling as a fixed factor to explain parasitoid relative abundances. We included sampled fields in the models as random factors. The best models were chosen based on the corrected Akaike information criterion (AIC_c). Lastly, in order to assess the influence of climate on host resources, we used the same methodology as the one used for parasitoid data.

All data analyses were performed using R software (Baayen, 2007; Barton, 2011; Bates *et al*., 2011; R Development Core Team, 2011).

Results

During winters 2009/10 and 2010/11, a small number of parasitoids was obtained; in 2009/10, a total of 32 parasitoids and 0 hyperparasitoids were sampled in three dates, and in 2010/2011 no parasitoids were obtained in the monitored fields. Two species of parasitoids, *Aphidius matricariae* Haliday (N=9) and *A. rhopalosiphi* De Stefani-Perez (N=23), and two species of aphids, *S. avenae* (N=16) and *Rhopalosiphum padi* L. (N=16) were represented among 2009/10 samples. In 2011/12 and 2012/13 a considerably larger number of parasitoids was obtained (N=163 and 137, respectively), allowing the construction of a quantitative food web for each season (Figure 2). A total of 29 hyperparasitoids emerged in those two seasons. In the spring seasons of 2010, 2011, and 2012, a total of 654, 331 and 623 aphid-parasitoid pairs were collected. Proportional similarity index (PSI) values were then calculated for those three spring seasons and winters 2011/12 and 2012/13; values were generally higher in spring (Table 1). In winter, individual parasitoid species were each mostly associated with specific

host resources, presenting lower PSI values (95% bootstrap interval: [0.477,0.633]), while the proportions to which they exploited the different available host species were similar to actual aphid relative abundances in spring, with higher PSI values (95% bootstrap interval: [0.836,0.935]) (Table 1). Therefore, a strong link between host and parasitoid species is observed in winter, while in spring trophic relations are less compartmentalized. *Aphidius avenae* parasitizes *R. padi* at low rates and *A. rhopalosiphi* is strongly associated to this host species in the two winter seasons where *A. avenae* is present (2011/12, 2012/13), while *A. rhopalosiphi* parasitized host species evenly in the winter season where *A. avenae* was not detected (2009/10) (Figure 3). In spring, host species were generally more exploited by the most abundant parasitoid species (Figure 3). A species composition difference between spring and winter was also observed; in spring, 5 parasitoid species (*A. avenae, Aphidius ervi* Haliday, *A. rhopalosiphi*, *Ephedrus plagiator* Nees, *Praon volucre* Haliday) were identified among all 1608 samples, while 8 species were identified among all 332 winter individuals (spring species as well as *A. matricariae* Haliday*, Diaeretiella rapae* McIntosh, *Monoctonus caricis* Haliday; Table 1).

Table 1. Proportional similarity index values for aphid parasitoid species in two winter seasons and three spring seasons in the LTER "Armorique". The PSI index value approaches 1 when the amount of trophic interactions of one parasitoid species corresponds to the available hosts, and it equals 0 when those proportions are completely dissimilar. Empty table cells correspond to the absence of a species in a sampling season. Number of individuals in each trophic level: 163 (winter 2011/12), 137 (winter 2012/13), 654 (spring 2010), 331 (spring 2011), 623 (spring 2012).

	Winter		Spring		
	2011/12	2012/13	2010	2011	2012
Aphidius avenae	0.62	0.47	0.99	0.82	0.99
A. ervi		0.33	0.99	0.73	0.99
A. matricariae		0.55			
A. rhopalosiphi	0.53	0.82	0.87	0.85	0.99
Diaeretiella rapae		0.55			
Ephedrus plagiator	0.62	0.61	0.94		0.84
Monoctonus caricis	0.42				
Praon volucre			0.94	0.70	0.78

According to the long term temperature series (Figure 1), there is a significant statistical increase in temperature during the period period between October and March at the end of the

80's, both in low (+1.1°C) and high (+1.5°C) temperatures. Among the winter seasons considered in this study, the 2011/12 season was the warmest, with a mean daily low temperature (from here on referred to as "LowT") of 6.1°C, and mean daily high temperature (to be referred to as "HighT") of 12.6°C (more than 1.5°C above the long term average), resulting in only 17 days during which temperatures fell below 0°C. The 2012/13 season had a LowT value (5.1°C) above the 1949-2013 average, but the HighT value (10.7°C) was below the long term average (Figure 1). There were 24 days with frost in the 2012/13 season. Winters 2009/10 (LowT=4.8°C, HighT=10.7°C) and 2010/11 (LowT=4.8°C, HighT=11.0°C) recorded 36 and 29 days with temperatures below 0°C respectively, and were arguably the coldest ones among the four studied seasons.

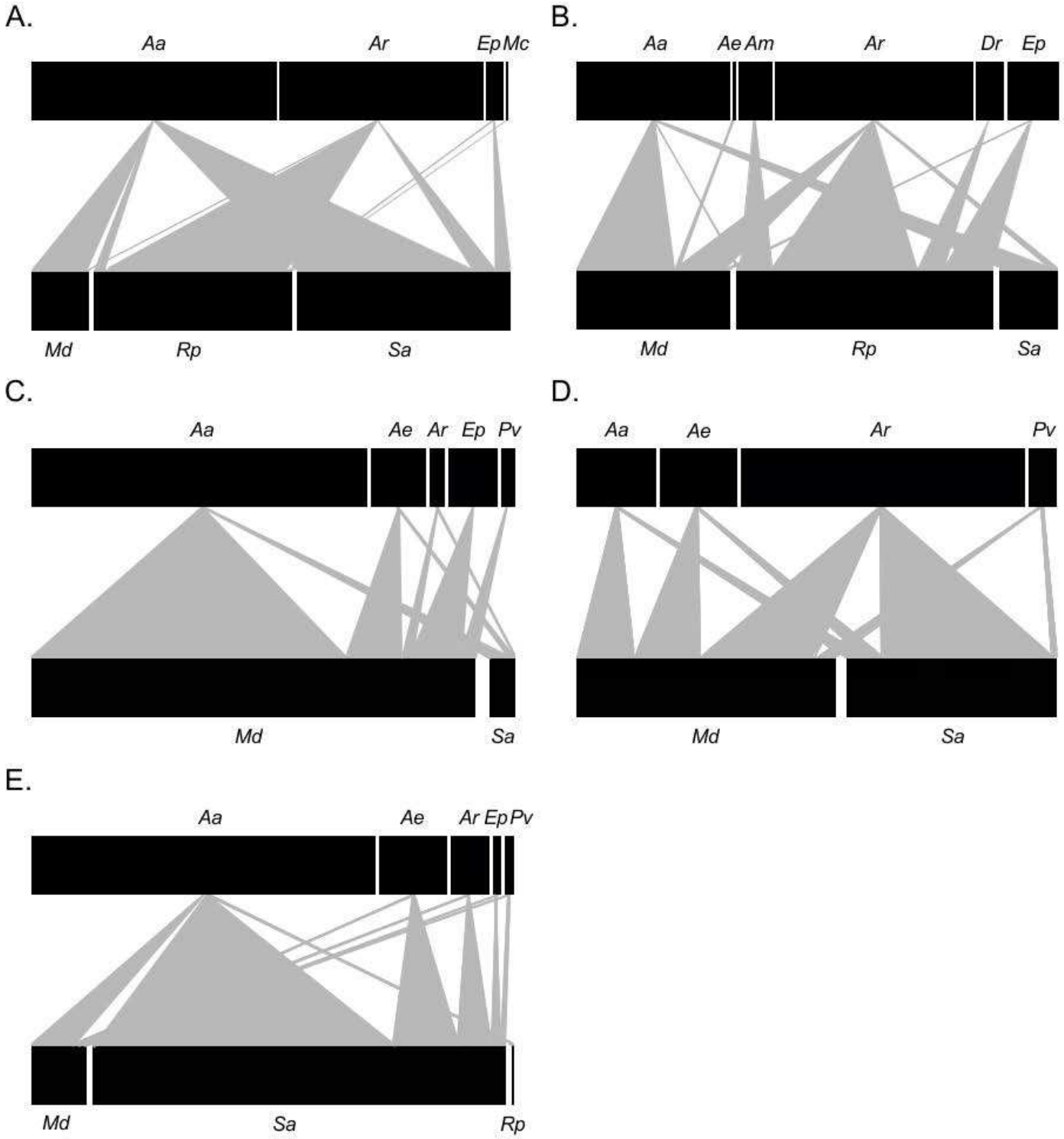

Figure 2. Quantitative food webs for winter 2011/12 (A) and 2012/13 (B) and for springs 2010 (C), 2011 (D) and 2012 (E). Black bars represent the relative abundances of each aphid (lower) and parasitoid (upper) species. Grey arrows represent the number of interactions between host-parasitoid pairs. *Aa=Aphidius avenae, Ae=A. ervi, Am=A. matricariae, Ar=A. rhopalosiphi, Dr=Diaeretiella rapae, Ep=Ephedrus plagiator, Mc=Monoctonus caricis, Pv=Praon volucre, Md=Metopolophium dirhodum, Rp=Rhopalosiphum padi, Sa=Sitobion avenae*.

According to the generalised linear mixed model (GLMM) results, the abundance of the parasitoid *A. avenae* significantly increased with higher daily high temperatures in the three weeks preceding sampling (p=0.0036), while the abundance of *A. rhopalosiphi* significantly decreased (p=0.0003). Daily high temperatures for the period of one week before sampling and the number of days with low temperatures below 0°C (three weeks before sampling) were not selected as fixed factors in the best AICc models. In the GLMM in which host resources were included as fixed factors explaining parasitoid abundance, the density of *R. padi* was positively correlated with the abundance of *A. rhopalosiphi* (p<0.0001) and negatively correlated with the abundance of *A. avenae*, and other host species were not significant explaining factors. These results confirm the compartmentalisation of winter trophic webs (Figure 3). Lastly, aphid abundances were significantly explained by daily high temperatures in the three weeks preceding sampling (*R. padi*; p= 0.0307) or in the one week period before sampling (*S. avenae*; p= 0.0016 and *M. dirhodum*; 0.00346). There was also a significant interannual effect on aphid relative abundances, as the abundance of *S. avenae* was negatively correlated with the winter season of 2012/13 as a fixed factor (p<0.0001) compared to the other two winter seasons tested. Other fixed factors were either absent in the selected models, or non-significant. The only species found in spring and absent in winter in our results was *P. volucre*.

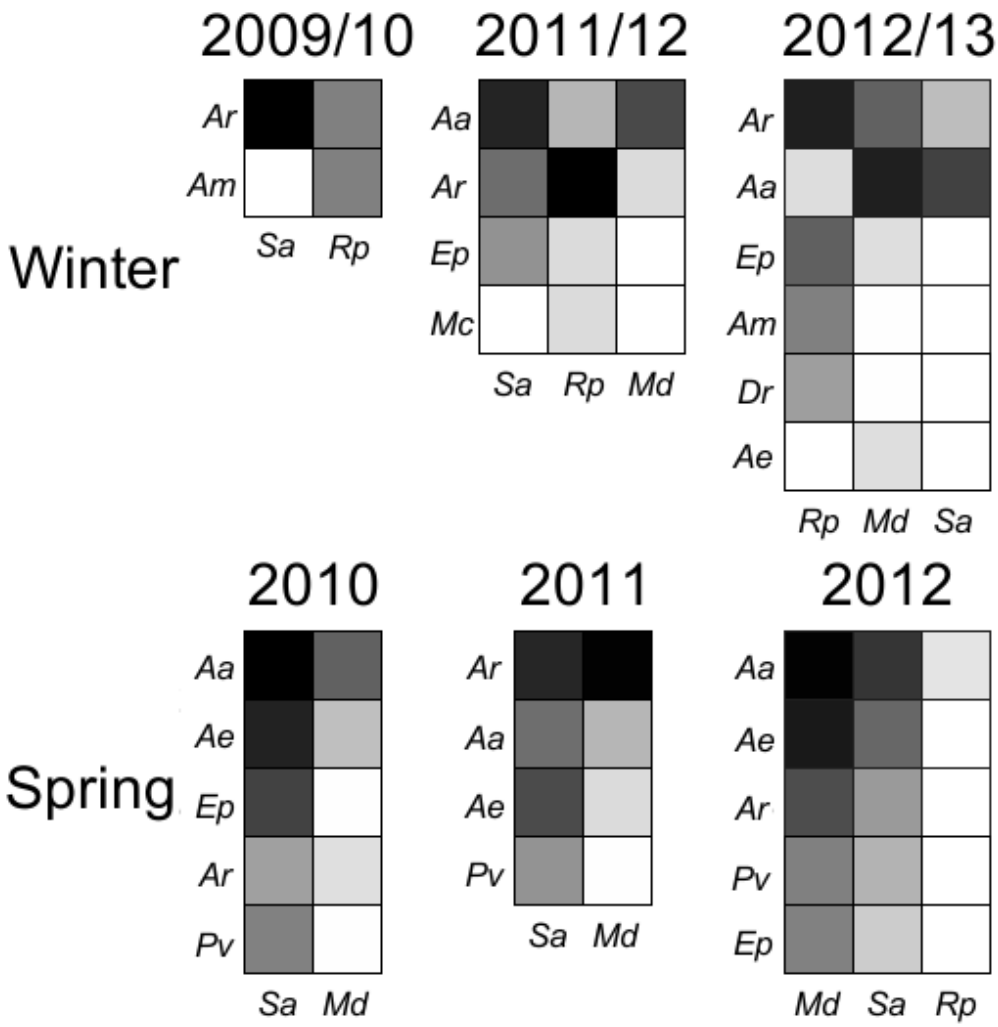

Figure 3. Host-parasitoid trophic interaction strengths in winter and spring. Parasitoids species are represented in lines and host species in rows. In each grid, lines and rows are organised in order of relative abundance: upper lines represent the most abundant parasitoid species, and left rows represent more abundant host species than the ones to the right. The relative strength of trophic interactions between each host and each parasitoid are represented as a gradient of grey going from white (weak) to black (strong). *Aa=Aphidius avenae, Ae=A. ervi, Am=A. matricariae, Ar=A. rhopalosiphi, Dr=Diaeretiella rapae, Ep=Ephedrus plagiator, Mc=Monoctonus caricis, Pv=Praon volucre, Md=Metopolophium dirhodum, Rp=Rhopalosiphum padi, Sa=Sitobion avenae*.

Discussion

This study aimed to investigate the host-parasitoid trophic network under harsh winter conditions and how the enlargement of the species composition of the parasitoid guild may influence its functioning. In the cereal aphid-parasitoid system in Brittany, the parasitoid *A.*

avenae has recently been detected in non-diapausing form on cereal fields in winter, whereas it had previously been reported to present a different overwintering strategy in the same region, where it usually diapauses outside cereal crops and only colonizes those crops in spring (Krespi, 1990; Krespi *et al*., 1997, Le Lann *et al*., 2011a; van Baaren *et al*., 2004). We aimed to examine how the activity of this parasitoid in winter can affect the functioning of the host-parasitoid system and whether a direct link between increasing winter temperatures and this active overwintering strategy can be established.

Host-parasitoid food webs and realized specialisation

Our results show a different parasitoid species composition between winter (low resource density) and spring (high abundance of aphid populations). Spring primary parasitoid guilds on cereal crops included five species, while in winter three other species were detected: *A. matricariae*, *D. rapae*, *M. caricis*. *Aphidius matricariae* and *D. rapae* are both polyphagous parasitoid species, exploiting a large number of host species on different host plants; *A. matricariae* has been reported to parasitize the cereal aphids *S. avenae* and *R. padi*, while the host range *D. rapae* seem to only include *R. padi* on cultivated cereals (Andrade *et al*., 2013; Kavallieratos *et al*., 2004; Lee *et al*., 2007). In our study, both species were restricted to the exploitation of *R. padi*. *Monoctonus caricis* is a rarer species with few data concerning host range in the literature; it has mostly been reported to exploit aphids on plant hosts other than cultivated cereals (Starý & Smith, 1976). Our results suggest that polyphagous parasitoid species that are otherwise associated with non-cultivated cereal plant hosts may exceptionally resort to exploiting the aphid pool that is available in cereal crops in winter. In spring, trophic links between crop and non-crop host-parasitoid networks have been found to be weak, with few parasitoid species attacking crop hosts and alternative hosts in other sectors (Derocles, 2012). In winter, low resource density may alter the frequency of such crop/non-crop trophic web connections.

Proportional similarity index (PSI) values reveal a significantly stricter compartmentalization of host-parasitoid interactions in winter than in spring. Trophic compartmentalization is a result of realized host-parasitoid interactions and do not necessarily reflect intrinsic specialisation degrees. In spring, aphid hosts were exploited by each parasitoid species in proportions close to their actual relative abundance (as estimated through the identification of all aphid mummies collected). For this reason, PSI values were mostly

close to 1 in spring. In contrast, they were lower in winter, with the exception of *A. rhopalosiphi* in 2012/13 (Table 1). In winter, *A. avenae* exploited *S. avenae* and *M. dirhodum* more often than *R. padi*, even when the latter was more abundant (Figure 3). This parasitoid species was previously reported to never attack *R. padi* (Le Lann, 2009; Rabasse & Dedryver, 1983), but our results showed that this host-parasitoid association can occur in winter at a low frequency. *Aphidius rhopalosiphi* was strongly linked to *R. padi* in the presence of *A. avenae*, but in the winter season of 2009/10, when *A. avenae* was absent, *A. rhopalosiphi* exploited *S. avenae* as often as *R. padi*. In winter 2012/13, the high PSI value can probably be explained by a more frequent emergence of *A. rhopalosiphi* individuals from the most abundant resource, *R. padi*. This compartmentalization of the host resources between *A. rhopalosiphi* and *A. avenae* was confirmed by a GLMM, where the abundance of *R. padi* was negatively correlated with that of *A. avenae* and positively correlated with the abundance of *A. rhopalosiphi*. The apparent specialisation of *A. rhopalosiphi* in exploiting *R. padi* in the presence of *A. avenae* may be a result of competition, since the former species is able to parasitize both *S. avenae* and *R. padi* without a clearly advantageous host species in terms of parasitoid fitness (Andrade *et al*., 2013). The generalist parasitoid *A. matricariae* frequently specialises on *R. padi* in winter cereal fields despite *S. avenae* also being a suitable host (as demonstrated in previous laboratory results) available in those habitats (Eoche-Bosy, 2013; Kavallieratos *et al*., 2004; Le Lann, 2009; Lumbierres *et al*., 2007). It can be hypothesized that this winter ecological specialization of *A. matricariae* on *R. padi* may be a result of intra-guild interactions, notably with *A. rhopalosiphi*.

Climate conditions and the presence of *A. avenae*

Out of the four winter seasons in which we monitored the aphid parasitoid community, *A. avenae* was detected in large numbers in two winter seasons: in 2011/12 it was the predominant species, and in 2012/13 it had a considerable relative abundance, being only less numerous than *A. rhopalosiphi*. Interestingly, 2011/12 was also the warmest winter season monitored, while the winter seasons of 2009/10, in which we only detected *A. matricariae* and *A. rhopalosiphi*, and 2010/11, where we were not able to obtain any parasitoids, were the coldest of the four seasons, with a higher number of days with frost between October and March (36 and 29 against 17 and 24, in chronological order), and lower average daily minimum temperatures (4.8°C in both seasons against 6.1°C and 5.1°C in the following ones).

Those minimum temperatures were actually equal to the average for the last decades: between 1939/40 and today, average daily minimum temperatures equalled 4.8°C, but our results show that this average temperature has been rising. *Aphidius avenae* has been shown to have less resistance to lower temperatures and more resistance to heat than *A. rhopalosiphi*, based on locomotor activity following thermal stress (Le Lann *et al*., 2011a). Differential resistance to extreme temperatures is commonly suggested as a driving factor for niche segregation and thus it may partly explain coexistence of species exploiting the same class of resources (MacArthur & Levins, 1967; Stuble *et al*., 2013; Weiher & Keddy, 1999).

Mean daily high temperatures were positively correlated with the relative abundance of *A. avenae* and negatively correlated with the relative abundance of *A. rhopalosiphi*, but the number of days with frost preceding parasitoid sampling was not a significant factor. This suggests that the larval development of *A. avenae* is favoured when temperatures reach a minimum threshold during winter, and that as temperatures warm up this species supplants its competitor *A. rhopalosiphi* as the predominant species in the winter parasitoid guild. *Aphidius avenae* was also undetected in the winter season of 2009/10, which is a similar situation what has been observed in the last 20 years in this region; colder winter seasons may impede *A. avenae* colonisation in newly-sown winter cereal crops. Aphid species also responded significantly to mean daily high temperatures, as an increase in temperatures was associated with a decrease in *R. padi* and *M. dirhodum* relative abundances and an increase in *S. avenae* numbers. This is consistent with the ecological niches of those aphid species, as *S. avenae* populations present higher growth rates in warm and dry microclimates as opposed to *R. padi*, which prefers cool and humid conditions (Honek, 1985; Jarosik *et al*., 2003). Our results showed an association between temperatures and both host and parasitoid relative abundances, and that winter food webs are highly compartmentalized. Consequently, climate effects on the abundance of parasitoid species may take place through a bottom-up effect.

The functioning of winter host-parasitoid systems is a mostly unexplored territory in ecology, due to the difficulty of obtaining a reasonable amount of field data. This study shows that the degree of ecological specialisation is variable between seasons, as a probable consequence of niche partitioning when host resources are very limited. We also demonstrated that temperatures are increasing in Brittany and this rise can probably be associated with recent, novel occurrences of active *A. avenae* populations in winter crops. These occurrences can be expected to become more common as temperatures continue to rise in winter. According to Jeffs & Lewis (2013), documented cases of the integration of new parasitoids in host assemblages are more common in the case of introduced biological control

agents, but there are few examples of parasitoid guild changes in species composition strictly linked to climate change. This study demonstrated that changes in the functioning of host-parasitoid systems related to climate warming can simply result from a modification in the overwintering strategy of one species, and not necessarily from a change in geographical distribution. This modification in guild functioning may translate into a difference in the ecosystem service provided by parasitoids; the early presence of *A. avenae* in cereal crops instead of a colonisation in mid-spring may help suppressing the growth of spring aphid populations, notably species that are more abundant in spring in this region: *S. avenae* and *M. dirhodum* (Rabasse & Dedryver, 1983).

Acknowledgements

This study was funded by the ANR Landscaphid program (French National Research Agency, ANR-09-STRA-05) and by "Région Bretagne". All field and laboratory work conducted in this study comply with French legal code requirements. We are grateful to Maxime Hervé, Valérie Briand, Christoph Nicolai, Ludmilla Martin, Cécile Gérardin, Mayida El-Souki, Magali Granger, Camille Puech, Philippe Louâpre and Delphine Eoche-Bosy for the technical support provided.

Chapitre 7: Discussion Générale

Ce travail a eu pour objectif l'étude des différents facteurs pouvant influencer la structure et le fonctionnement d'une guilde, avec comme modèle biologique la guilde des parasitoïdes de pucerons des céréales dans l'ouest de la France. Dans cette démarche, nous avons opté pour une approche d'investigation intégrant à la fois deux dimensions spatiales (variations inter et intra-région) et temporelles (variations inter et intra-annuelles) sur cette guilde de parasitoïdes.

Un suivi approfondi sur la diversité taxonomique et sur les abondances relatives de ces parasitoïdes a été réalisé sur trois paysages en France entre 2010 et 2013. En effet, les études sur la diversité des parasitoïdes s'intéressent souvent aux variations à l'échelle locale et sur une courte période ; ce travail a donc permis de mieux comprendre l'ampleur des variations de cette diversité à des échelles spatiales et temporelles plus larges. Cette étude a également permis d'identifier et d'étudier le degré de connexion entre les différentes espèces hôtes et leurs parasitoïdes par l'intermédiaire de la construction de réseaux trophiques quantitatifs.

Je me suis également intéressé à la diversité des traits fonctionnels des parasitoïdes, dans le but de comprendre la ségrégation des niches écologiques au sein de la guilde. Plusieurs études ont été réalisées sur les effets de de l'environnement sur le taux de parasitisme et l'abondance des parasitoïdes sur les paysages agricoles ; cependant, l'approche fonctionnelle qu'a représenté cette étude est novatrice. En effet, l'étude des traits fonctionnels de ces organismes a permis d'évaluer l'importance des facteurs environnementaux agissant comme filtres et des interactions de type compétition interspécifique dans la diversité fonctionnelle de la guilde.

Mes premiers résultats portent sur (1) l'influence du contexte spatial, aux niveaux local et régional, ainsi que de la ressource hôte disponible dans ce contexte, sur le fonctionnement et sur la diversité de la guilde de parasitoïdes ; et sur les (2) dynamiques temporelles des réseaux hôtes-parasitoïdes aux échelles inter-annuelle et intra-annuelle (entre les saisons hivernale et printanière). En fin de discussion, j'aborderai les (3) apports de cette thèse en termes de connaissances en lutte biologique, et les (4) perspectives qui se révèlent lors de la conclusion de ce travail.

Influence du Contexte Spatial sur les Parasitoïdes et leurs Hôtes

La compréhension des facteurs qui déterminent la structure des communautés est un objectif majeur de l'écologie fondamentale et appliquée (Nowicki *et al*., 2009). Dans cette thèse, je me suis intéressé à un modèle de communauté soumis à une contrainte majeure : au sein des agroécosystèmes, les activités humaines sont à l'origine d'un fort taux de perturbations. La permanence des espèces au sein de ces écosystèmes est souvent marquée par des cycles d'extinctions locales et de recolonisation, cette recolonisation étant liée à la capacité de dispersion des organismes (Hanski, 1998). Les organismes occupant les niveaux supérieurs des chaînes trophiques doivent être plus sensibles aux perturbations environnementales selon l'hypothèse du rang trophique (« trophic rank hypothesis ») ; il s'agit du cas des parasitoïdes, qui sont par ailleurs influencés par la variabilité de la distribution spatiale de leurs hôtes (Folcher *et al*., 2011 ; Holt *et al*., 1999 ; Tscharntke & Brandl, 2004). Dans cette thèse, nous avons réalisé une étude du degré de variabilité aux échelles locales et régionales des abondances relatives des parasitoïdes de pucerons des céréales afin de mieux comprendre les échelles spatiales de structuration de ces communautés. Les effets de la complexité paysagère à l'échelle locale sur la diversité fonctionnelle des parasitoïdes ont également été étudiés. Nous nous sommes égalements intéressés aux différences fonctionnelles entre les espèces de parasitoïdes sur trois sites, afin d'étudier l'importance du contexte environnemental régional sur la divergence interspécifique des traits des membres de la guilde.

La richesse spécifique (5 espèces de parasitoïdes primaires, 3 espèces de pucerons) a été similaire sur les trois sites étudiés. Ces résultats indiquent une synchronisation des communautés entre les trois sites d'étude, avec les mêmes espèces de parasitoïdes et de pucerons persistant sur une grande partie de l'ouest de la France, malgré les différences inter-régionales d'abondance relative. D'autres systèmes de type hôte-parasitoïde ont présenté un pattern régional de structuration des taux de parasitisme et des indices de diversité (Folcher *et al*., 2011). En ce qui concerne les ressources hôtes, des patterns similaires de structuration ont été observés. Par exemple, en 2012, *M. dirhodum* a été nettement plus abondant que *S. avenae* sur les sites Armorique (représentant 88,1% des momies obtenues) et Plaine et Val de Sèvre (86,3%), alors que *S. avenae* a été l'espèce majoritaire sur le site Vallées et Coteaux de Gascogne (91,0%). Ces abondances relatives plus importantes de *M. dirhodum* coïncident également avec des très faibles densités de pucerons sur le terrain ; en effet, les variations

populationnelles de *S. avenae* sont majoritairement responsables de l'abondance globale de ressources hôtes. *Sitobion avenae* est également l'espèce responsable des dégâts les plus importants aux céréales cultivées, notamment pendant les pullulations de cette espèce (Plantegenest *et al*., 2001).

Les résultats obtenus indiquent également une faible variabilité à l'échelle locale. Au niveau intra-régional, une synchronisation des abondances relatives des parasitoïdes se met en place: les parcelles étudiées au sein d'un même site ont présenté des patterns similaires au niveau de la structure de la communauté. Des études précédentes ont également démontré un degré d'influence non-significatif du contexte paysager local sur la diversité taxonomique des parasitoïdes et indiqué l'existence de ce processus de synchronisation intra-régionale (Gagic *et al*., 2012 ; Vollhardt *et al*., 2008). Des études sur d'autres systèmes de type hôtes-parasitoïdes ont mis en évidence des variations considérables d'abondance relative à l'échelle intra-régionale (Craig, 1994), suggérant que des espèces de parasitoïdes différentes peuvent posséder des échelles de synchronisation spatiale distinctes. A l'échelle locale, une variabilité au niveau des abondances relatives des hôtes entre les parcelles du site Armorique en 2011 a été observée alors que dans les autres cas, les abondances relatives de pucerons ont été relativement constantes à l'échelle régionale. Selon la littérature, des facteurs déterministes locaux comme la présence de bandes enherbées ou l'utilisation de fertilisants peuvent modifier les abondances relatives des espèces de pucerons, ce qui peut expliquer les variations observées dans cette étude à l'échelle locale (Al Hassan *et al*., 2013 ; Garratt *et al*., 2010a). Pour les parasitoïdes, la synchronisation régionale de l'abondance relative des espèces peut être liée à une homogénéisation des ressources-hôtes. Cependant, les abondances relatives des différentes espèces d'hôtes n'ont pas été corrélées aux abondances relatives des espèces de parasitoïdes, qui ont par ailleurs présenté un pattern d'exploitation d'hôtes peu compatimenté.

La diversité taxonomique des parasitoïdes des pucerons des céréales a été peu affectée par la complexité du paysage ; autrement dit, les paysages agricoles fortement intensifiés et les paysages avec un pourcentage plus important de zones non-cultivées ont présenté des niveaux de diversité de parasitoïdes similaires, concernant la composition spécifique et les abondances relatives. Cela indique que ces parasitoïdes peuvent obtenir toutes les ressources nécessaires même au sein de paysages simples (Vollhardt *et al*., 2008). Cependant, dans l'étude de Thies *et al.* (2005), la complexité du paysage a été positivement corrélée au taux de mortalité des pucerons des céréales pour des raisons de parasitisme ; cela suggère que le fonctionnement des systèmes pucerons-parasitoïdes est partiellement déterminé par des secteurs paysagers à l'échelle locale, probablement en raison d'une limitation de la capacité

de dispersion des parasitoïdes. Nous nous sommes également intéressés aux effets de la complexité du paysage sur la diversité fonctionnelle de cette guilde de parasitoïdes. Les variables paysagères considérées n'ont pas eu d'effet pour 4 traits testés sur 5 : la taille corporelle, la surface alaire, les réserves lipidiques à l'émergence et la longévité. Le pourcentage de parcelles de céréales à l'entourage immédiat des parcelles échantillonnées (zone tampon de 100m de rayon) a été liée à une sex-ratio avec un taux élevé de mâles, alors qu'à 300m il n'y a pas eu d'effet significatif et à 500m la tendance s'est inversée : la sex-ratio a été biaisée vers la production de femelles. La sex-ratio chez les parasitoïdes est souvent densité-dépendante en raison de la compétition locale pour l'accouplement (*« local mate competition »*) : dans un milieu naturel, la sex-ratio est souvent biaisée vers les femelles, mais cette proportion femelles/mâles diminue avec l'augmentation de la densité de parasitoïdes (Charnov, 1982 ; Godfray, 1994 ; Meunier & Bernstein, 2002). Effectivement, la densité de parasitoïdes augmente avec le degré de complexité paysagère à une très courte échelle (rayons entre 0.5 et 2 km) (Thies *et al*., 2005). Nos résultats suggèrent que la complexité paysagère influence la sex-ratio, via des phénomènes de compétition locale ou de probabilité de rencontre des deux sexes, et que cet effet dépend de l'échelle spatiale.

Les différentes ressources hôtes étudiées dans cette thèse, qui eu des distributions spatiales et des abondances contrastées notamment à l'échelle régionale, ont eu une influence sur les traits d'histoire de vie des parasitoïdes. Chez *A. rhopalosiphi*, l'exploitation de *S. avenae* a eu pour résultat de produire des descendants plus grands, mais moins nombreux (taux d'émergence moins important) que *R. padi*, en période hivernale. Dans l'étude de terrain sur les traits fonctionnels, les parasitoïdes issus de *S. avenae* ont eu une longévité significativement plus importante, et il n'y a pas eu de différence significative pour les autres traits testés entre les deux espèces hôtes abondantes en période printanière (*S. avenae* et *M. dirhodum*). L'effet de l'hôte sur la longévité et l'absence d'effet sur la quantité de ressources lipidiques à l'émergence suggère une modification de la physiologie des parasitoïdes relative à la vitesse de consommation des ressources énergétiques. Les différences au niveau de la consommation des ressources peuvent être liées au taux de métabolisme des parasitoïdes adultes (Le Lann *et al*., 2011a). Les effets de l'espèce de l'hôte sur les traits d'histoire de vie peuvent être une voie indirecte par laquelle les variables climatiques et le contexte environnemental local influencent les parasitoïdes, puisque ces hôtes sont affectés d'une manière inégale par l'environnement (Al Hassan *et al*., 2013 ; Chaplin-Kramer *et al*., 2011 ; Jarosik *et al*., 2003 ; Thies *et al*., 2005).

La séparation des niches écologiques réalisées des parasitoïdes constituant la guilde étudiée a été mise en évidence par l'intermédiaire de différences interspécifiques au niveau des traits fonctionnels testés. Cette divergence fonctionnelle a été maintenue sur trois contextes régionaux. En effet, des différences interspécifiques au niveau de la taille corporelle, de la surface des ailes, de la longévité et de la sex-ratio ont été détectées en milieu naturel. *Aphidius avenae* et *A. ervi* ont présenté les valeurs les plus élevées de taille corporelle, de surface alaire et de longévité ; *E. plagiator* a présenté systématiquement une taille corporelle et une longévité plus faibles, alors que la longévité d'*A. rhopalosiphi* a été aussi élevée que pour les deux autres espèces du genre *Aphidius*. Toutefois, la taille corporelle d'*A. rhopalosiphi* est moins élevée que ces deux espèces du genre *Aphidius* et la surface alaire de cette espèce a été la moins élevée sur les cinq espèces testées. *Praon volucre* a présenté des valeurs intermédiaires pour l'ensemble des traits. Il n'y a pas eu de différence entre les trois espèces d'*Aphidius* en termes de réserves lipidiques à l'émergence (même s'il y a eu des différences de taille corporelle entre elles ; par conséquent, le ratio entre ces réserves et la quantité totale de tissus somatiques a été différent chez ces trois espèces). Néanmoins, des études ont démontré que les réserves lipidiques sont souvent corrélées à la taille corporelle chez les parasitoïdes (Visser & Ellers, 2008). La relation taille corporelle / surface alaire a également été différente entre les différentes espèces. Les différences interspécifiques de traits d'histoire de vie résultent vraisemblablement de stratégies distinctes d'allocation des ressources. En effet, une distinction des compromis entre traits d'histoire de vie parmi les membres d'une guilde peut permettre leur coexistence, même s'il n'y a pas une spécialisation partielle sur la ressource (Edwards & Stachowicz, 2010).

Nos études ont démontré que (1) la diversité taxonomique et fonctionnelle des parasitoïdes de pucerons varie significativement à l'échelle régionale ; que (2) cette diversité est peu variable à l'échelle locale ; que (3) la composition paysagère peut affecter un trait fonctionnel densité-dépendant et que les traits phénotypiques des parasitoïdes ne sont pas affectés par ce paramètre ; que (4) les différentes ressources hôtes disponibles affectent les traits phénotypiques, au niveau de la taille et de la physiologie, en hiver et au printemps ; et que (5) la séparation des niches écologiques des parasitoïdes se maintient à l'échelle inter-régionale, mais le contexte environnemental régional agit comme un filtre écologique en modifiant les traits fonctionnels de la guilde d'une manière globale.

Dynamiques Temporelles du Système Hôtes-Parasitoïdes

Les effets des variations environnementales à l'échelle temporelle sur les organismes, notamment les conditions climatiques, sont le produit d'une série de facteurs abiotiques et biotiques (« bottom-up » ou « top-down ») (Pitois *et al*., 2012 ; Tscharntke *et al*., 2012 ; Wilmers *et al*., 2007); ces effets s'intensifient dans le cas des organismes au sommet des chaînes trophiques et dans le cas des organismes ectothermes (Holt *et al*., 1999 ; Tscharntke *et al*., 2012). Chez les parasitoïdes, la ressource hôte est très variable en densité et en qualité en fonction des variables climatiques, à l'échelle inter-annuelle et entre les saisons d'une année. Par conséquent, la compréhension des effets du contexte climatique sur le fonctionnement et sur l'évolution des parasitoïdes passe également par l'étude de la stratégie de l'exploitation de ces ressources biotiques ; il s'agit d'une voie « indirecte » par laquelle l'environnement climatique influence la diversité des parasitoïdes et leurs stratégies d'exploitation des ressources hôtes. La disponibilité et la qualité de la ressource hôte et le degré de spécialisation des parasitoïdes sont des facteurs à considérer dans la recherche des effets du climat sur les parasitoïdes.

Une recherche de la disponibilité de la ressource hôte a été réalisée en période hivernale et printanière. En période hivernale, la densité de la ressource hôte diminue fortement en raison d'un taux de reproduction plus faible lié aux basses températures (Dixon, 1987 ; Krespi *et al.*, 1997). Par ailleurs, le taux de parasitisme est en général négativement corrélé aux effectifs des populations de pucerons ; en période printanière, même si les effectifs des populations de parasitoïdes augmentent, les pucerons présentent un taux de reproduction plus élevé (Roschewitz *et al*., 2005). Par conséquent, la compétition intra-guilde doit être plus importante en hiver, face au nombre limité d'hôtes. Nos résultats indiquent non seulement une augmentation de la densité de pucerons hôtes sur les parcelles de céréales au printemps, mais aussi un changement au niveau des abondances relatives de pucerons. Les populations de *S. avenae* présentent une forte croissance en période printanière, avec un déclin des populations de *R. padi*. *Sitobion avenae* est une espèce préférant une température plus élevée et une humidité moins importante que *R. padi* (Honek, 1985; Jarosik *et al.*, 2003). L'abondance relative de *S. avenae* a été significativement correlée à l'augmentation des températures maximales hivernales, aux dépens des populations de *M. dirhodum* et *R. padi*. Des études précédentes indiquent que les changements d'abondance relative des différentes espèces hôte peuvent également provoquer un changement au niveau de la qualité des hôtes entre l'hiver et

le printemps (Pons *et al*., 1993 ; Stilmant *et al*., 2008). Cela peut être à l'origine des différences de composition spécifique dans la guilde de parasitoïdes observées entre l'hiver et le printemps : des espèces comme *A. matricariae*, *D. rapae* et *M. caricis* ont seulement été détectées au sein des parcelles de céréales en hiver, associées à *R. padi*, une ressource qui est peu abondante au printemps. L'espèce *P. volucre* a seulement été détectée en période printanière, même si la littérature indique que cette espèce peut également exploiter *R. padi* en hiver (Holler, 1990).

Les différentes espèces de parasitoïdes au sein d'une guilde peuvent être influencées d'une façon inégale par les variables climatiques. Selon les années, la communauté peut être dominée par une espèce donnée ou une autre ; c'est le cas des espèces *A. avenae* et *A. rhopalosiphi* au sein de la Zone Atelier Armorique, qui alternent en tant qu'espèce majoritaire en fonction de l'année. Au printemps, *A. rhopalosiphi* a représenté 3,4% (N=654) de la guilde en 2010, contre 60,4% (N=331) et 8,3% (N=623) les printemps suivants ; l'abondance relative d'*A. avenae* a été de 71,4%, 16,9% et 73,4%, respectivement. Sur les autres sites d'étude, l'abondance relative de parasitoïdes comme *E. plagiator* ont également varié d'une manière considérable entre 2011 et 2012. Ces fluctuations très importantes d'abondance indiquent l'existence d'un facteur annuel structurant ces communautés, possiblement associé aux variations climatiques et à la ressource hôte. D'autres guildes des parasitoïdes peuvent présenter des variations très fortes de richesse spécifique à l'échelle inter-annuelle, ce qui n'est pas le cas des parasitoïdes de pucerons des céréales (Le Corff *et al*., 2000), ou les variations de la structure des communautés d'hôtes et de leurs parasitoïdes peuvent être beaucoup moins importantes selon le modèle biologique (Folcher *et al*., 2011). Dans cette thèse, des variations inter-annuelles ont également été observées au niveau des traits fonctionnels : les parasitoïdes des trois sites géographiques étudiés (Armorique, Plaine et Val de Sèvre, Vallées et Coteaux de Gascogne) ont présenté des valeurs de taille corporelle, de surface alaire, de longévité et de réserves lipidiques à l'émergence plus importantes en 2012 qu'en 2011.

Les parasitoïdes d'une guilde peuvent présenter un degré de spécialisation variable sur les espèces hôtes exploitées (Henry *et al*., 2006 ; Le Lann, 2009 ; Kavallieratos *et al*., 2004). En effet, la largeur de la gamme d'hôtes possibles est une composante importante de la niche écologique des parasitoïdes ; la différentiation des spectres d'hôtes entre les espèces de parasitoïdes d'une guilde peut donc être à l'origine de la séparation des niches expliquant leur coexistence (Le Lann, 2009). Les patchs d'habitat exploités par un parasitoïde dépendent également de la gamme d'hôtes. Par exemple, *A. rhopalosiphi* est une espèce spécialiste par

rapport aux plantes hôtes (Poaceae), tout en étant généraliste par rapport aux différentes espèces d'hôtes présentes sur ces plantes (Stilmant *et al*., 2008) ; *A. matricariae* est une espèce qui se spécialise sur *R. padi* sur les Poaceae, mais ce parasitoïde présente une très large gamme d'hôtes sur d'autres plantes, incluant par exemple des pucerons des genres *Aphis*, *Myzus*, *Brachycaudus*, *Capitophorus*, entre autres, sur une gamme très diversifiée d'arbustes, arbres et plantes herbacées (Derocles, 2012 ; Kavallieratos *et al*., 2004 ; Le Lann, 2009). Par ailleurs, les espèces considérées comme très polyphages peuvent avoir des populations spécialisées sur un nombre restreint d'espèces hôtes, et parfois une importante divergence génétique entre ces populations spécialisées se met en place. En effet, Derocles (2012) a démontré qu'une espèce généraliste traditionnellement identifiée en fonction de ses caractères morphologiques peut en réalité représenter un groupe d' « espèces cryptiques » morphologiquement proches, mais phylogénétiquement séparées en raison d'une divergence au niveau de la gamme d'hôtes ou de la distribution géographique.

Dans cette thèse, nous nous sommes intéressés à la stratégie généraliste d'exploitation de deux espèces hôtes en période hivernale par le parasitoïde généraliste *A. rhopalosiphi*. Cette espèce peut présenter une diapause hivernale dans des contextes climatiques où les conditions thermales sont extrêmes, mais elle peut maintenir ses activités en période hivernale sous des climats plus tempérés (Legrand *et al*., 2004 ; Krespi *et al.*, 1997). Dans cette thèse, cette espèce a été présente sur les trois saisons hivernales étudiées (2009/10, 2011/12, 2012/13). L'étude en laboratoire de la stratégie d'exploitation des hôtes *S. avenae* et *R. padi* indique une différenciation de traits phénotypiques des parasitoïdes selon l'espèce hôte. En effet, ce parasitoïde a produit davantage de descendants sur *R. padi*, alors que les individus issus de *S. avenae* ont présenté une taille corporelle significativement supérieure (au printemps, les parasitoïdes exploitant *S. avenae* et *M. dirhodum* en milieu cultivé n'ont pas présenté une différence significative de taille corporelle). Cette différence de taille pour l'exploitation de *R. padi* et de *S. avenae* peut être liée à la corrélation taille de l'hôte / taille du parasitoïde, observée dans plusieurs systèmes hôte-parasitoïde (Daza-Bustamante *et al*., 2003 ; Henry *et al*., 2006 ; Sequeira & Mackauer, 1992). Elle peut également être liée à une différence nutritionnelle entre les deux hôtes. Cependant, nos résultats indiquent une probable sélection pendant la phase larvaire favorisant les individus les plus grands lors de leur développement sur *S. avenae* : les individus les plus petits ne survivraient pas à cette phase de développement, expliquant également le taux d'émergence moins important quand *A. rhopalosiphi* parasite cette espèce. Néanmoins, puisque la taille corporelle est souvent associée à la fécondité chez les parasitoïdes (Awmack & Leather, 2002 ; Sequeira &

Mackauer, 1992), l'exploitation de *S. avenae* au lieu de *R. padi* peut représenter une stratégie alternative permettant de maximiser la fécondité du parasitoïde. *Aphidius rhopalosiphi* serait donc une espèce généraliste capable d'utiliser les espèces d'hôtes disponibles en hiver de manières distinctes en réponse à la faible densité d'hôtes. Cette exploitation des deux hôtes majeurs en hiver permettrait à l'espèce d'obtenir des descendants avec une forte probabilité de survie larvaire mais une fécondité moindre (pour *R. padi*) et des descendants avec une faible probabilité de survie larvaire possédant toutefois une fécondité supérieure (*S. avenae*). Par ailleurs, il a été démontré que les populations hivernales *d'A. rhopalosiphi* présentent un degré de fidélité faible par rapport à l'espèce hôte exploitée, ce qui indique une absence de populations hivernales d'*A. rhopalosiphi* se spécialisant sur *R. padi* ou *S. avenae* sur le terrain.

En hiver, le parasitoïde *A. avenae* a toujours été connu comme présentant une stratégie de diapause à l'extérieur des parcelles de céréales (van Baaren *et al.*, 2004). Cependant, cette espèce, qui présente une capacité de résistance au froid moins importante que celle d'*A. rhopalosiphi* (Le Lann *et al.*, 2011a), a été détectée en forte abondance sur des parcelles de céréales en hiver en 2011 et en 2012. Les résultats de terrain indiquent que le parasitoïde *A. rhopalosiphi* exploite *R. padi* et *S. avenae* avec une fréquence similaire en absence de l'espèce compétitrice *A. avenae*, confirmant la stratégie généraliste observée en laboratoire ; mais en présence d'*A. avenae*, *A. rhopalosiphi* est plus souvent issu de *R. padi* que de *S. avenae* ou *M. dirhodum.* Cela démontre l'importance des interactions interspécifiques sur l'étude du fonctionnement d'une espèce et de la complémentarité entre les études de laboratoire et de terrain. La spécialisation écologique « réalisée » (Devictor *et al*., 2010) d'*A. rhopalosiphi* sur *R. padi* peut être le résultat d'une exclusion compétitive partielle provoquée par une forte pression exercée par *A. avenae* face à une ressource limitante. Par ailleurs, le parasitoïde *A. matricariae*, spécialiste de *R. padi* sur les parcelles de céréales en hiver (Le Lann, 2009), peut exploiter *S. avenae* et *R. padi* d'une manière similaire en absence de compétition. Il a été démontré que cette espèce a le même succès parasitaire sur les deux espèces hôtes et il n'y a pas eu de préférence comportementale de ce parasitoïde par l'une des deux espèces (Eoche-Bosy, 2013) Les résultats de terrain de cette thèse confirment, cependant, une exploitation quasi exclusive de *R. padi* par *A. matricariae*, ce qui suggère une forte pression de compétition entre les membres de la guilde en hiver. L'absence de compartimentation des réseaux trophiques de printemps indiquent une diminution de la spécialisation écologique des espèces présentes, ce qui peut être dû à une disponibilité d'hôtes plus importante et une pression de compétition relâchée.

La présence d'*A. avenae* dans la guilde en hiver s'avère être un phénomène nouveau et peut être associée à l'augmentation des températures hivernales en Bretagne. Les fluctuations d'abondance en hiver entre *A. avenae* et *A. rhopalosiphi* ont répondu d'une manière significative aux températures maximales journalières en hiver ; l'abondance d'*A. avenae* augmente lors que températures sont plus élevés, alors que le nombre d'*A. rhopalosiphi* diminue. Les résultats indiquent aussi une forte association entre espèces hôtes et espèces de parasitoïdes : *A. avenae* a presque exclusivement parasité *S. avenae* et *M. dirhodum* en hiver, alors qu'*A. rhopalosiphi* s'est spécialisé sur *R. padi*. Des études précédentes ont indiqué que *R. padi* ne fait pas partie de la gamme d'hôtes d'*A. avenae* sur les parcelles de céréales (Le Lann, 2009 ; Rabasse & Dedryver, 1983). Les résultats de terrain indiquent que cette interaction hôte-parasitoïde est possible, mais sa faible fréquence peut indiquer que le parasitoïde *A. avenae* a une préférence forte pour *S. avenae* et *M. dirhodum*. Les variations de température en hiver ont été corrélées aux abondances relatives des parasitoïdes et des pucerons, et les abondances d'*A. avenae* et d'*A. rhopalosiphi* ont été corrélées à la présence de *R. padi* ; pour ces raisons, l'influence du contexte climatique sur la structure de la guilde de parasitoïdes peut être le résultat d'un effet de type bottom-up. Cette étude de terrain démontre comment une espèce peut s'adapter à une augmentation de la température hivernale et les conséquences qui en résultent pour l'écologie de la guilde.

Dans cette thèse, nous avons pu mettre en évidence (1) l'influence des variations saisonnières sur la densité et la composition de la ressource hôte ; (2) des différentes compositions spécifiques entre l'hiver et printemps, indiquant la mobilité des espèces de parasitoïdes entre les céréales et d'autres éléments du paysage ; (3) de fortes fluctuations de l'abondance relative des parasitoïdes en fonction de la variabilité inter-annuelle ; (4) la stratégie généraliste d'exploitation du parasitoïde *A. rhopalosiphi* à travers des traits phénotypiques contrastés en fonction de l'espèce hôte, face à une faible densité de ressources (hiver) ; (5) l'influence de la compétition interspécifique sur la répartition des ressources hôtes en période hivernale, générant une spécialisation réalisée qui n'a pas été détectée en période printanière (forte densité d'hôtes) ; et (6) une corrélation entre l'abondance relative d'*A. avenae* et les températures maximales hivernales, suggérant une influence de la hausse de ces températures et la présence de cette espèce en hiver.

Une guilde de parasitoïdes, un service écosystèmique de régulation ?

Les parasitoïdes sont parmi les ennemis naturels les plus importants des pucerons des céréales, avec les maladies fongiques (Entomophthorales), alors que le contrôle biologique exercé par les prédateurs (par exemple : Coccinellidae, Chrysopidae, Syrphidae, Carabidae, Araneae) est en général nettement moins important (Dedryver, 1987 ; Dixon *et al*., 1995 ; Kindlmann & Dixon, 1999a, b ; Plantegenest *et al*., 2001) ; cependant, la suppression par les prédateurs peut être importante dans certains cas, comme le cas du puceron du soja *Aphis glycines* (Meihls *et al*., 2010). Les parasitoïdes peuvent bénéficier de la présence d'éléments paysagers naturels et semi-naturels, qui peuvent représenter des zones-refuge contre les perturbations relatives aux pratiques agricoles, ainsi que des sources d'hôtes alternatifs et de ressources florales, d'où l'importance du contexte local sur le potentiel de lutte biologique de ces organismes (Gagic *et al*., 2011). Comprendre l'influence des variations climatiques sur le fonctionnement des communautés des pucerons et de leurs parasitoïdes a également une importance fondamentale pour le contrôle biologique des populations de ravageurs (Hance *et al*., 2007).

Il y a eu une forte variation de la densité de pucerons sur les parcelles de céréales entre les printemps 2010, 2011 et 2012. En effet, la densité de pucerons des céréales en 2012 a été particulièrement faible sur les sites Armorique et Plaine et Val de Sèvre ; une densité beaucoup plus importante a été observée en 2011 sur le site Armorique et en 2012 sur le site Vallées et Coteaux de Gascogne. Les fluctuations de l'abondance totale de pucerons ont été liées à la croissance des populations de *S. avenae* ; *M. dirhodum* et *R. padi* ont présenté des abondances relatives élevées quand la densité d'hôtes a été faible au printemps. Les populations de *S. avenae* ont un taux de croissance intrinsèque plus important que *M. dirhodum* à plusieurs températures (Asin & Pons, 2001), et *S. avenae* est le principal responsable des dégâts représentant des pertes au niveau de la production de blé d'hiver (Niehoff & Stablein, 1998). Par conséquent, le contrôle des populations de cette espèce de puceron est essentiel. Cependant, nos résultats indiquent que *M. dirhodum* a une tendance à être surexploité par les parasitoïdes par rapport à *S. avenae* et *R. padi* ; cela doit être pris en considération lors de l'estimation du service de régulation potentiel des insectes parasitoïdes de pucerons des céréales.

Les parasitoïdes des pucerons des céréales ont présenté une pattern d'abondance relative à l'échelle régionale, avec peu de différences à l'échelle locale. A l'échelle de l'ouest de la France, une composition spécifique relativement homogène a également été observée. Cependant, les abondances relatives des parasitoïdes ont fortement varié à l'échelle inter-annuelle, notamment sur le site Armorique, où *A. avenae* et *A. rhopalosiphi* alternent en tant qu'espèce majoritaire selon l'année. Compte tenu des différentes niches réalisées occupées par les parasitoïdes, notamment concernant les traits liés à l'effort reproductif, la capacité de dispersion et à la survie, il serait intéressant de tester quantitativement le potentiel de contrôle biologique de ces différentes espèces en milieu cultivé. L'occurrence d'un processus de synchronisation aux échelles annuelle et régionale est une information importante permettant de faire des prédictions concernant la structure des réseaux hôte-parasitoïde à l'échelle locale.

Dans le contexte des changements climatiques, la présence d'*A. avenae* en hiver peut également avoir des conséquences importantes dans la limitation de la croissance des populations de pucerons au printemps. La permanence d'une espèce de parasitoïde s'attaquant principalement aux espèces de pucerons majoritaires au printemps (*S. avenae* et *M. dirhodum*) sur les parcelles de céréales en hiver devrait jouer un rôle majeur dans la dynamique printanière des populations aphidiennes.

Perspectives

Ce travail a mis en évidence des variations de la diversité fonctionnelle des parasitoïdes relatives aux contextes régional et climatique, et également par rapport à l'espèce de l'hôte exploité. Cependant, il reste à déterminer si ces variations phénotypiques sont expliquées par une plasticité des traits, ou s'il s'agit d'une adaptation locale des populations de parasitoïdes, ou de nouvelles populations. En effet, les variations de traits peuvent être dues à un polymorphisme génétique (dans le cas des traits génétiquement déterminés) ou à un polyphénisme face à l'influence de facteurs environnementaux (Miner *et al*., 2005). La part de variation d'un trait associée au déterminisme génétique correspond à la notion d'héritabilité, qui est une mesure de la réponse potentielle à la sélection naturelle (Ellegren & Sheldon, 2008 ; Falconer & MacKay, 1996 ; Roff, 1997). Pour comprendre la part du contexte environnemental sur les traits d'histoire de vie des parasitoïdes, il est nécessaire de mesurer l'héritabilité de ces traits.

L'estimation de l'héritabilité des traits se base sur la comparaison entre la ressemblance génétique théorique entre apparentés et la ressemblance de leurs traits phénotypiques, mesurés

expérimentalement. Classiquement, cette estimation se réalise à travers l'établissement de plans de croisement, afin d'obtenir des individus dont l'apparentement est connu, sur lesquels les mesures de traits peuvent être effectuées (Roff, 1997). Les parasitoïdes sont un modèle très intéressant pour l'étude de l'héritabilité des traits en raison de leur haplodiploïdie, de leurs courts cycles de vie et de leur reproduction par parthénogénèse arrhénotoque (i.e. qui produit des mâles haploïdes (Godfray, 1994). Par ailleurs, les traits d'histoire de vie sont bien étudiés chez ces organismes, comme cette thèse a mis en évidence. L'étude du déterminisme génétique des traits peut permettre de réaliser des prédictions sur les réponses aux changements environnementaux (van Asch *et al*., 2007). Enfin, le contexte environnemental influence le degré d'héritabilité des traits; l'héritabilité des traits doit être moindre face à une forte variabilité environnementale, où la plasticité phénotypique est favorisée (Mousseau *et al*., 1998 ; Price & Schluter, 1991 ; Roff 1997). Cependant, malgré l'intérêt d'une étude sur l'héritabilité des traits d'histoire de vie sur les parasitoïdes en fonction de leur milieu, la mise en place de cette étude est un défi considérable en raison de la difficulté d'obtention d'accouplements contrôlés en laboratoire, nécessaires à l'estimation de l'héritabilité.

Une étude approfondie sur les compromis entre les traits d'histoire de vie des parasitoïdes serait également un apport important à la connaissance scientifique sur le fonctionnement de ces organismes. Il s'agirait de tester si les compromis entre traits sont les mêmes indépendamment du contexte spatiotemporel, ou s'ils sont variables selon la saison. Dans ce dernier cas, si les compromis s'avèrent forts dans un contexte spatiotemporel donné, il existe vraisemblablement une pression importante sur l'investissement de ressources aux différents traits ; si les limitations ne sont pas importantes, on peut s'attendre à ce que ces compromis se relâchent.

Il serait également intéressant de mener davantage d'études sur les réseaux de type hôte-parasitoïde des éléments non-cultivés du paysage. En effet, les réseaux trophiques des zones cultivées et non-cultivées présentent des liens : les parasitoïdes peuvent exploiter des hôtes non-ravageurs, et par un mécanisme de compétition apparente la présence de ces hôtes peut affecter le contrôle exercé sur les hôtes ravageurs des cultures (Derocles, 2012). L'importance de ces connexions trophiques doit également être mesurée, non seulement par le nombre d'espèces utilisant les différents secteurs du paysage, mais aussi par leur abondance et l'estimation de leurs services écosystémiques. La compréhension des aspects fondamentaux du fonctionnement des systèmes hôtes-parasitoïdes est essentielle dans les buts de maximisation du potentiel de lutte biologique et de conservation de la biodiversité.

Références Bibliographiques

A

Abadie JC, Machon N, Muratet A, Porcher E (2011) Landscape disturbance causes small-scale functional homogenization, but limited taxonomic homogenization, in plant communities. *Journal of Ecology* **99:** 1134-1142. doi: 10.1111/j.1365-2745.2011.01851.x

Ackerman JT, Eadie JM (2003) Parental investment decisions in mallards: a clutch manipulation experiment. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **54:** 264-273.

Agren GI, Fagerström T (1984) Limiting dissimilarity in plants: randomness prevents exclusion of species with similar competitive abilities. *Oikos* **43:** 369-375.

Al Hassan D, Georgelin E, Delattre T, Burel F, Plantegenest M, Kindlmann P, Butet A (2013) Does the presence of grassy strips and landscape grain affect the spatial distribution of aphids and their carabid predators? *Agricultural and Forest Entomology* **15:** 24-33. doi: 10.1111/j.1461-9563.2012.00587.x

Alford DV (2011) *Plant pests*. Harper Collins, Londres, Royaume-Uni.

Alkhedir H (2009) *Molecular characterisation of* Sitobion avenae *nF. Clones and their interaction with different host plants.* PhD Dissertation, University of Gottingen, Gottingen, Germany.

Allouche O, Kalyuzhny M, Moreno-Rueda G, Pizarro M, Kadmon R (2012) Area–heterogeneity tradeoff and the diversity of ecological communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **109:** 17495-17500. doi: 10.1073/pnas.1208652109

Andrade TO, Hervé M, Outreman Y, Krespi L, van Baaren J (2013) Winter host exploitation influences fitness traits in a parasitoid. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **147:** 167-174. doi: 10.1111/eea.12055

Aparicio A, Hampe A, Fernandez-Carrillo L, Albaladejo RG (2012) Fragmentation and comparative genetic structure of four mediterranean woody species: complex interactions between life history traits and the landscape context. *Diversity and Distributions* **18:** 226-235. doi: 10.1111/j.1472-4642.2011.00823.x

Aqueel MA, Leather SR (2011) Effect of nitrogen fertilizer on the growth and survival of *Rhopalosiphum padi* (L.) and *Sitobion avenae* (F.) (Homoptera: Aphididae) on different wheat cultivars. *Crop Protection* **30:** 216-221. doi: 10.1016/j.cropro.2010.09.013

Araujo MS, Bolnick DI, Layman CA (2011) The ecological causes of individual specialisation. *Ecology Letters* **14:** 948-958. doi: 10.1111/j.1461-0248.2011.01662.x

Arrhenius O (1921) Species and area. *Journal of Ecology* **9:** 95-99. doi: 10.2307/2255763

Asin L, Pons X (2001) Effect of high temperature on the growth and reproduction of corn aphids (Homoptera : Aphididae) and implications for their population dynamics on the northeastern Iberian peninsula. *Environmental Entomology* **30**(6): 1127-1134. doi: 10.1603/0046-225X-30.6.1127

Atmar W, Patterson BD (1993) The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. *Oecologia* **96:** 373-382. doi: 10.1007/BF00317508

Awmack CS & Leather SR (2002) Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. *Annual Review of Entomology* **47**: 817-844.

B

Baayen RH (2007) *Analyzing Linguistic Data: A practical introduction to statistics using R.* Cambridge University Press, Cambridge, Royaume-Uni.

Barbaro L, van Halder I (2009) Linking bird, carabid beetle and butterfly life-history traits to habitat fragmentation in mosaic landscapes. *Ecography* **32:** 321-333. doi: 10.1111/j.1600-0587.2008.05546.x

Barrette M, Wu GM, Brodeur J, Giraldeau LA, Boivin G (2009) Test competing measures of profitability for mobile resources. *Oecologia* **158**: 757-764.

Barton K (2011) MuMIn: Multi-Model Inference. R Package Version 1.0.0. http://CRAN.r-project.org/package=MuMIn. Accessed 11 september 2012.

Bates D, Maechler M, Bolker B (2011) lme4 : Linear Mixed-Effects Models using S4 classes. R Package Version 0.999375-41. http://CRAN.r-project.org/package=lme4. Accessed11 september 2012.

Benjamini Y, Hochberg Y (1995) Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society B* **57**: 289-300.

Bennett AB, Gratton C (2012) Local and landscape scale variables impact parasitoid assemblages across an urbanization gradient. *Landscape and Urban Planning* **104:** 26-33. doi: 10.1016/j.landurbplan.2011.09.007

Berg MP, Kiers ET, Driessen G, Vanderheijden MW, Kooi BW, Kuenen F, Liefting M, Verhoef HA, Ellers J (2010) Adapt or disperse: understanding species persistence in a changing world. *Global Change Biology* **16:** 587-598. doi: 10.1111/j.1365-2486.2009.02014.x

Bernard-Verdier M, Navas ML, Vellend M, Violle C, Fayolle A, Garnier E (2012) Community assembly along a soil depth gradient: contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland. *Journal of Ecology* **100:** 1422-1433. doi: 10.1111/1365-2745.12003

Bilu E, Hopper KR, Coll M (2006) Host choice by *Aphidius colemani*: effects of plants, plant–aphid combinations and the presence of intra-guild predators. *Ecological Entomology* **31:** 331-336.

Bilde T, Toft S (2001) The value of three cereal aphid species as food for a generalist predator. *Physiological Entomology* **26:** 58-68. doi: 10.1046/j.1365-3032.2001.00218.x

Biro PA, Stamps JA (2008) Are animal personality traits linked to life-history productivity? *Trends in Ecology and Evolution* **23**: 361-368. doi: 10.1016/j.tree.2008.04.003

Bjornstad ON, Falck W (2001) Nonparametric spatial covariance functions: estimation and testing. *Environmental and Ecological Statistics* **8:** 53-70. doi: 10.1023/A:1009601932481

Blanck A, Lamouroux N (2007) Large-scale intraspecific variation in life-history traits of European freshwater fish. *Journal of Biogeography* **34**: 862-875. doi: 10.1111/j.1365-2699.2006.01654.x

Blanckenhorn WU, Preziozi RF, Fairbairn DJ (1995) Time and energy constraints and the evolution of sexual size dimorphism- to eat or to mate? *Evolutionary Ecology* **9:** 369-381. doi: 10.1007/BF01237760

Blanckenhorn WU, Fanti J, Reim C (2007) Size-dependent energy reserves, energy utilization and longevity in the yellow dung fly. *Physiological Entomology* **32:** 372–381. doi: 10.1111/j.1365-3032.2007.00589.x

Blaum N, Mosner E, Schwager M, Jeltsch F (2011) How functional is functional? Ecological groupings in terrestrial animal ecology: towards an animal functional type approach. *Biodiversity Conservation* **20:** 2333-2345. doi: 10.1007/s10531-011-9995-1

Blondel J (2003) Guilds or functional groups: does it matter? *Oikos* **100:** 223-231.

Bolnick DI, Svanbäck R, Fordyce JA, Yang LH, Davis JM, Husley CD, Forister ML (2003) The ecology of individuals: Incidence and implications of individual specialization. *American Naturalist* **161:** 1-28.

Bonsall MB, Hassell MP, Asefa G (2002) Ecological trade-offs, resource partitioning, and coexistence in a host-parasitoid assemblage. *Ecology* **83**(4):925-934. doi: 10.1890/0012-9658(2002)083[0925:ETORPA]2.0.CO;2

Botta-Dukat Z (2005) Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science* **16:** 533-540.

Bradshaw AD (1965) Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics* **13:** 115-155.

Brewer MJ, Nelson DJ, Ahern RG, Donahue JD, Prokrym DR (2001) Recovery and range expansion of parasitoids (Hymenoptera : Aphelinidae and Braconidae) released for biological control of *Diuraphis noxia* (Homoptera : Aphididae) in Wyoming. *Environmental Entomology* **30**(3): 578-588.

Brodeur J, Boivin G (2004) Functional ecology of immature parasitoids. *Annual Review of Entomology* **49:** 27-49. doi: 10.1146/annurev.ento.49.061703.153618

Brodeur J, McNeil JN (1994) Seasonal ecology of *Aphidius nigripes* (Hymenoptera, Aphidiidae), a parasitoid of *Macrosiphum euphorbia* (Homoptera, Aphididae). *Environmental Entomology* **23**(2): 292-298.

Brodie JF, Helmy OE, Brockelman WY, Maron JL (2009) Functional differences within a guild of tropical mammalian frugivores. *Ecology* **90:** 688-698. doi: 10.1890/08-0111.1

Brose U (2003) Bottom-up control of carabid beetle communities in early successional wetlands: mediated by vegetation structure or plant diversity? *Oecologia* **135:** 407-413. doi: 10.1007/s00442-003-1222-7

Brough CN, Dixon AFG, Kindlmann P (1990) Pattern of growth and fat content of somatic and gonadal tissues of virginoparae of the vetch aphid, *Megoura viciae* Buckton. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **56**: 269-275.

Burel F, Baudry J, Butet A, Clergeau P, Delettre Y, Le Cœur D, Dubs F, Morvan N, Paillat G, Petit S, Thenail C, Brunel E, Lefeuvre JC (1998) Comparative biodiversity along a gradient of agricultural landscapes. *Acta Oecologica* **19:** 47-60. doi: 10.1016/S1146-609X(98)80007-6

Burton OJ, Phillips BL, Travis JMJ (2010) Trade-offs and the evolution of life-histories during range expansion. *Ecology Letters* **13:** 1210-1220. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01505.x

C

Campioli M, Michelsen A, Samson R, Lemeur R (2009) Seasonal variability of leaf area index and foliar nitrogen in contrasting dry-mesic tundras. *Botany-Botanique* **87**(5): 431-442. doi: 10.1139/B09-016

Cardoso P, Pekar S, Jocqué R, Coddington JA (2011) Global patterns of guild composition and functional diversity of spiders. *PLoS One* **6**(6): e21710. doi: 10.1371/journal.pone.0021710

Carmona D, Lajeunesse MJ, Johnson MTJ (2011) Plant traits that predict resistance to herbivores. *Functional Ecology* **25:** 358-367. doi: 10.1111/j.1365-2435.2010.01794.x

Carroll SP, Hendry AP, Reznick DN, Fox CW (2007) Evolution on ecological time-scales. *Functional Ecology* **21:** 387-393. doi: 10.1111/j.1365-2435.2007.01289.x

Chaplin-Kramer R, O'Rourke ME, Blitzer EJ, Kremen C (2011) A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity. *Ecology Letters* **14:** 922-932. doi: 10.1111/j.1461-0248.2011.01642.x

Charlesworth B (1980) *Evolution in Age-Structured Populations*. Cambridge University Press, Cambridge, Royaume-Uni.

Charnov EL (1982) *The Theory of Sex Allocation*. Princeton University Press, Princeton, NJ, Etats-Unis.

Chau A, Mackauer M (2000) Host-instar selection in the aphid parasitoid *Monoctonus paulensis* (Hymenoptera: Braconidae, Aphidiidae): a preference for small pea aphids. *European Journal of Entomology* **97**: 347-353.

Chau A, Mackauer M (2001) Preference of the Aphid Parasitoid *Monoctonus paulensis* (Hymenoptera: Braconidae, Aphidiinae) for Different Aphid Species: Female Choice and Offspring Survival. *Biological Control* **20:** 30-38. doi: 10.1006/bcon.2000.0881

Chesson P (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **31:**343-366. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343

Clavel J (2007) *Spécialistes et généralistes face aux changements globaux : Approches comportementales et évolutives*. Thèse de Doctorat, Université Pierre et Marie Curie, Paris 6, France.

Cloutier C, Duperron J, Tertuliano M, McNeil JN (2000) Host instar, body size and fitness in the koinobiotic parasitoid *Aphidius nigripes*. *Entomologia Experimentalis et applicata* **97**: 29-40.

Cohen D (1966) Optimizing reproduction in a randomly-varying environment. *Journal of Theoretical Biology* **12**: 119-129.

Cohen JE, Jonsson T, Müller CB, Godfray HCJ, Savage VM (2005) Body sizes of hosts and parasitoids in individual feeding relationships. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **102(3):** 684-689. doi: 10.1073/pnas.0408780102

Colinet H, Muratori F, Hance T (2010) Cold-induced expression of diapause in *Praon volucre*: fitness cost and morpho-physiological characterization. *Physiological Entomology* **35**: 301-307. doi: 10.1111/j.1365-3032.2010.00743.x

Colinet H, Salin C, Boivin G, Hance T (2005) Host age and fitness-related traits in a koinobiont aphid parasitoid. *Ecological Entomology* **30:** 473-479. doi: 10.1111/j.0307-6946.2005.00716.x

Coll M, Hopper KR (2001) Guild structure of aphid parasitoids in broccoli: influence of host and neighbouring crops. *Management of diamondback moth and other crucifer pests* (eds NM Endersby, PM Ridland), pp. 259-264. The Regional Institute Ltd, Gosford NSW, Australie.

Collingham YC, Huntley B (2000) Impacts of habitat fragmentation and patch size upon migration rates. *Ecological Applications* **10:** 131–144. doi: 10.2307/2640991

Concepción ED, Díaz M, Baquero RA (2008) Effects of landscape complexity on the ecological effectiveness of agri-environment schemes. *Landscape Ecology* **23:** 135-148. doi: 10.1007/s10980-007-9150-2

Connell JH (1983) On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *American Naturalist* **122:** 661-696.

Coombs MT (1997) Influence of Adult Food Deprivation and Body Size on Fecundity and Longevity of *Trichopoda giacomellii*: A South American Parasitoid of *Nezara viridula*. *Biological Control* **8:** 119-123.

Cornwell WK, Schwilk LDW, Ackerly DD (2006) A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology* **87:** 1465-1471.

Costamagna AC, Menalled FD, Landis DA (2004) Host density influences parasitism of the armyworm *Pseudaletia unipuncta* in agricultural landscapes. *Basic and Applied Ecology* **5:** 347-355. doi: 10.1016/j.baae.2004.04.009

Cousins SAO, Lindborg R (2004) Assessing changes in plant distribution patterns - indicator species versus plant functional types. *Ecological Indicators* **4:** 17-27. doi: 10.1016/j.ecolind.2003.11.002

Craig TP (1994) Effects of intraspecific plant variation on parasitoid communities. *Parasitoid communities* (eds BD Hawkins, W Sheehan), pp. 205-227. Oxford University Press, Oxford, Royaume-Uni.

Croonquist MJ, Brooks RP (1991) Use of avian and mammalian guilds as indicators of cumulative impacts in riparian wetland areas. *Environmental Management* **15:** 701-714

Cummins KW (1979) Structure and function of stream ecosystems. *BioScience* **24:** 631-641.

D

Dahlgaard J, Hasson E, Loeschcke V (2001) Behavioral differentiation in oviposition activity in *Drosophila buzzatii* from highland and lowland populations in Argentina: plasticity or thermal adaptation? *Evolution* **55:** 738-747.

Danks HV (2004) Seasonal adaptations in Arctic Insects. *Integrative and Comparative Biology* **44:** 85-94. doi: 10.1093/icb/44.2.85

Danks HV (2007) The elements of seasonal adaptations in insects. *Canadian Entomologist* **139:** 1-44.

Daoust SP, Bélisle M, Savage J, Robillard A, Baeta R, Brodeur J (2013) Direct and indirect effects of landscape structure on a tri-trophic system within agricultural lands. *Ecosphere* **3(11):** 94.

Davey CM, Chamberlain DE, Newson SE, Noble DG, Johnston A (2012) Rise of the generalists: evidence for climate driven homogenization in avian communities. *Global Ecology and Biogeography* **21:** 568-578. doi: 10.1111/j.1466-8238.2011.00693.x

Darwin C (1859) *On the Origin of the Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life.* John Murray, Londres, Royaume Uni.

Daza-Bustamante P, Fuentes-Contreras E, Niemeyer HM (2003) Acceptance and suitability of *Acyrthosiphon pisum* and *Sitobion avenae* as hosts of the aphid parasitoid *Aphidius ervi* (Hymenoptera: Braconidae). *European Journal of Entomology* **100**: 49-53.

de Bello F, Lavorel S, Albert CH, Thuiller W, Grigulis K, Dolezal J, Janecek S, Leps J (2011) Quantifying the relevance of intraspecific trait variability for functional diversity. *Methods in Ecology & Evolution* **2:** 163-174. doi: 10.1111/j.2041-210X.2010.00071.x

De Frenne P, Graae BJ, Rodriguez-Sanchez F, Kolb A, Chabrerie O, Decocq G, De Kort H, De Schrijver A, Diekmann M, Eriksson O, Gruwez R, Hermy M, Lenoir J, Plue J, Coomes DA, Verheyen K (2013) Latitudinal gradients as natural laboratories to infer species' responses to temperature. *Journal of Ecology* **101:** 784-795.

de Jong G (1994) The Fitness of Fitness Concepts and the Decription of Natural Selection. *The Quarterly Review of Biology* **69:** 3-29.

de Jong G (2005) Evolution of phenotypic plasticity: Patterns of plasticity and the emergence of ecotypes. *New Phytologist* **166**(1): 101-117. doi: 10.1111/j.1469-8137.2005.01322.x

de Jong G, van Noordwijk AJ (1992) Acquisition and allocation of resources-genetic (CO) variances, selection, and life histories. *American Naturalist* **139:** 749-770.

Dedryver CA (1987) *Biologie, écologie et dynamique de populations des pucerons des céréales en climat océanique*. Thèse de doctorat, Université de Paris XI, France.

Dedryver CA, Hullé M, Le Gallic JF, Caillaud M, Simon JC (2001) Coexistence in space and time of sexual and asexual populations of the cereal aphid *Sitobion avenae*. *Oecologia* **128**: 379-388.

Dedryver CA, Le Gallic JF, Gauthier JP, Simon JC (1998) Life cycle of the cereal aphid *Sitobion avenae* F.: polymorphism and comparison of life history traits associated with sexuality. *Ecological Entomology* **23**: 123-132.

Dedryver CA, Le Ralec A, Fabre F (2010) The conflicting relationships between aphids and men: A review of aphid damage and control strategies. *Comptes Rendus Biologies* **333:** 539-553. doi: 10.1016/j.crvi.2010.03.009

Degraaf RM, Chadwick NL (1984) Habitat classification - a comparison using avian species and guilds. *Environmental Management* **8:** 511-518.

Derocles S (2012) *Analyse des communautés de pucerons et de parasitoïdes associés par barcoding moléculaire : Les pucerons ont-ils vraiment des ennemis naturels communs ?* Thèse de doctorat, Agrocampus-Ouest, Rennes, France.

Devictor V, Clavel J, Julliard R, Lavergne S, Mouillot D, Thuiller W, Venail P, Villéger S, Mouquet N (2010) Defining and measuring ecological specialization. *Journal of Applied Ecology* **47:** 15-25.

Devictor V, Julliard R, Clavel J, Jiguet F, Lee A, Couvet D (2008) Functional biotic homogenization of bird communities in disturbed landscapes. *Global Ecology and Biogeography* **17:** 252-261. doi: 10.1111/j.1466-8238.2007.00364.x

Diaz S, Cabido M (2001) Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* **16**: 646-655. doi: 10.1016/S0169-5347(01)02283-2

Dixon AFG (1987) Parthenogenetic reproduction and the rate of increase in aphids. *Aphids: Their Biology, Natural Enemies and Control* (eds. AK Minks, P Harrewijn), pp. 269.287. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.

Dixon AFG, Hemptinne JL, Kindlmann P (1995) The ladybird fantasy - prospects and limits to their use in the biological control of aphids. *Züchtungsforschung* **1:** 395-397.

Dobzhansky T (1956) Genetics of natural populations. XXV. Genetic changes in populations of *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila persimilis* in some locations in California. *Evolution* **10**(1): 82-92. doi: 10.2307/2406099

Dobzhansky T (1970) *Genetics of the evolutionary process*. Columbia, New York, Etats-Unis.

Du Toit JT, Cumming DHM (1999) Functional significance of ungulate diversity in African savannas and the ecological implications of the spread of pastoralism. *Biodiversity Conservation* **8:** 1643-1661.

Dunne JA (2006) The network structure of food webs. *Ecological networks: linking structure to dynamics in food webs* (eds M Pascual, JA Dunne), pp. 27-80. Oxford University Press, Oxford, Royaume-Uni.

Dunning JB, Danielson BJ, Pulliam HR (1992) Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* **65**: 169-175. doi: 10.2307/3544901

E

Edwards KF, Stachowicz JJ (2010) Multivariate trade-offs, succession, and phenological differentiation in a guild of colonial invertebrates. *Ecology* **91**(11): 3146-3152. doi: 10.1890/10-0440.1

Efron B, Tibshirani R (1986) Bootstrap methods for standard errors, confidence intervals, and other measures of statistical accuracy. *Statistical Science* **1:** 54-75.

Eggleton P, Gaston KJ (1990) Parasitoids species and assemblages: convenient definitions or misleading compromises? *Oikos* **59:** 417-421.

Ellegren H, Sheldon BC (2008) Genetic basis of fitness differences in natural populations. *Nature* **452**(13): 169-175. doi: 10.1038/nature06737

Ellers J, Jervis MA (2003) Body size and the timing of egg production in parasitoid wasps. *Oikos* **102:** 164–172. doi: 10.1034/j.1600-0706.2003.12285.x

Elliott NC, Burd JD, Armstrong JS, Walker CB, Reed DK, Peairs FB (1995) Release and recovery of imported parasitoids of the Russian wheat aphid in eastern Colorado. *Southwestern Entomologist* **20:** 125-129.

Elner RW, Hughes RN (1978) Energy maximization in the diet of the shore crab, *Carcinus maenas*. *Journal of Animal Ecology* **47:** 103-116.

Endler JA (1986) *Natural Selection in the Wild*. Princeton University Press, Princeton, NJ, Etats-Unis.

Eoche-Bosy D (2013) *Influence des fluctuations temporelles de la disponibilité de la resource hôte sur les stratégies d'exploitation des parasitoïdes des pucerons des céréales*. Rapport de Stage de Master M2, Université de Rennes 1, France.

F

Fahrig L (2003) Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **34:** 487-515.

Fahrig L, Jonsen I (1998) Effect of habitat patch characteristics on abundance and diversity of insects in an agricultural landscape. *Ecosystems* **1**(2): 197-205.

Falconer DS, MacKay TFC (1996) *Introduction to Quantitative Genetics.* Addison Wesley Longman, Harlow, Essex, Royaume-Uni.

Farias AA, Jaksic FM (2011) Low functional richness and redundancy of a predator assemblage in native forest fragments of Chiloe Island, Chile. *Journal of Animal Ecology* **80:** 809-817. doi: 10.1111/j.1365-2656.2011.01824.x

Feinsinger P, Spears EE, Poole RW (1981) A simple measure of niche breadth. *Ecology* **62**: 27–32.

Ferrari J, Darby AC, Daniell TJ, Godfray HCJ, Douglas AE (2004) Linking the bacterial community in pea aphids with host-plant use and natural enemy resistance. *Ecological Entomology* **29**: 60-65.

Figueroa ME, Davy AJ (1991) Response of Mediterranean grassland species to changing rainfall. *Journal of Ecology* **79:** 925-941.

Fitter AH, Fitter RSR (2002) Rapid changes in flowering time in British plants. *Science* **296:** 1689-1691. doi: 10.1126/science.1071617

Flanders SE (1950) Regulation of ovulation and egg disposal in the parasitic Hymenoptera. *Canadian Entomologist* **82:** 134-140.

Fleury F, Gilbert P, Ris N, Allemand R (2009) Ecology and Life History Evolution of Frugivorous *Drosophila* Parasitoids. *Advances in Parasitology* **70:** 3-44. doi: 10.1016/S0065-308X(09)70001-6

Folcher L, Bourguet D, Thiéry D, Pélozuelo L, Phalip M, Weissenberger A, Eychenne N, Regnault-Roger C, Delos M (2011) Changes in parasitoid communities over time and space: A historical case study of the maize pest *Ostrinia nubilalis. PLoS ONE* **6**(9): e25374. doi: 10.1371/journal.pone.0025374

Fonseca CR, Ganade G (2001) Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *Journal of Ecology* **89:** 118-125.

Forde SE, Thompson JN, Bohannan BJM (2004) Adaptation varies through space and time in a coevolving host-parasitoid interaction. *Nature* **431:** 841-844. doi: 10.1038/nature02898

Fuentes-Contreras JE, Powell W, Wadhams LJ, Pickett JA, Niemeyer HM (1996) Influence of wheat and oat cultivars on the development of the cereal aphid parasitoid *Aphidius rhopalosiphi* and the generalist aphid parasitoid *Ephedrus plagiator*. *Annals of Applied Biology* **128:** 181-187.

EEA (2012) *Climate change, impacts and vulnerability in Europe 2012: an indicator-based report*. European Environment Agency Report 12/2012, 300pp. doi: 10.2800/66071.

Fussmann GF, Loreau M, Abrams PA (2007) Eco-evolutionary dynamics of communities and ecosystems. *Functional Ecology* **21:** 465-477. doi: 10.1111/j.1365-2435.2007.01275.x

Futuyma DJ (2001) Ecological specialization and generalization. *Evolutionary ecology: concepts and case studies* (eds CW Fox, DA Roff, DJ Fairbairn), pp. 177-189. Oxford University Press, Oxford, Royaume-Uni.

G

Gagic V, Tscharntke T, Dormann CF, Gruber B, Wilstermann A, Thies C (2011) Food web structure and biocontrol in a four-trophic level system across a landscape complexity gradient. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **278**: 2946-2953. doi: 10.1098/rspb.2010.2645

Gagic V, Hanke S, Thies C, Scherber C, Tomanovic Z, Tscharntke T (2012) Agricultural intensification and cereal aphid-parasitoid-hyperparasitoid food webs: network complexity, temporal variability and parasitism rates. *Oecologia* **170**: 1099-1109. doi: 10.1007/s00442-012-2366-0

Garratt MPD, Leather SR, Wright DJ (2010a) Tritrophic effects of organic and conventional fertilisers on a cereal aphid-parasitoid system. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **134**: 211-219.

Garratt MPD, Wright DJ, Leather SR (2010b) The effects of organic and conventional fertilizers on cereal aphids and their natural enemies. *Agricultural and Forest Entomology* **12:** 307-318. doi: 10.1111/j.1461-9563.2010.00480.x

Garrett N, Devane ML, Hudson JA, Nicol C, Ball A, Klena JD, Scholes P, Baker MG, Gilpin BJ, Savill MG (2007) Statistical comparison of *Campylobacter jejuni* subtypes from

human cases and environmental sources. *Journal of Applied Microbiology* **103:** 2113-2121. doi: 10.1111/j.1365-2672.2007.03437.x

Gibbs JP, Breisch AR (2001) Climate warming and calling phenology of frogs near Ithaca, New York, 1900–1999. *Conservation Biology* **15:** 1175-1178. doi: 10.1046/j.1523-1739.2001.0150041175.x

Gibbs M, Van Dyck H (2010) Butterfly flight activity affects reproductive performance and longevity relative to landscape structure. *Oecologia* **163:** 341-350. doi: 10.1007/s00442-010-1613-5

Gilabert A, Simon JC, Mieuzet L, Halkett F, Stoeckel S, Plantegenest M, Dedryver CA (2009) Climate and agricultural context shape reproductive mode variation in an aphid crop pest. *Molecular Ecology* **18**: 3050-3061. doi: 10.1111/j.1365-294x.2009.04250.x

Gilchrist GW, Huey RB (2004) Plastic and Genetic Variation in Wing Loading as a Function of Temperature Within and Among Parallel Clines in *Drosophila subobscura*. Integrative and Comparative Biology **44:** 461-470.

Gilpin ME, Hanski IA (1991) *Metapopulation Dynamics: Empirical and Theoretical Investigations*. Academic Press, Londres, Royaume-Uni.

Giron D, Rivero A, Mandon N, Darrouzet E, Casas J (2002). The physiology of host feeding in parasitic wasps: implications for survival. *Functional Ecology* **16:** 750-757.

Glinwood R, Pettersson J (2000) Host choice and host leaving in *Rhopalosiphum padi* (Hemiptera: Aphididae) emigrants and repellency of aphid colonies on the winter host. *Bulletin of Entomological Research* **90:** 57-61.

Godfray CCJ (1987) The evolution of clutch size in parasitic wasps. *American Naturalist* **129:** 221-233.

Godfray HJC (1994) *Parasitoids. Behavioral and Evolutionary Ecology.* Princeton University Press, Princeton, NJ, Etats-Unis.

Golden DM, Crist TO (2000) Experimental effects of habitat fragmentation on rove beetles and ants: patch area or edge? *Oikos* **90:** 525-538. doi: 10.1034/j.1600-0706.2000.900311.x

Gomez JM, Zamora R (1994) Top-down effects in a tritrophic system – parasitoids enhance plant fitness. *Ecology* **75:** 1023-1030. doi: 10.2307/1939426

Gonzalez A, Ronce O, Ferriere R, Hochberg ME (2013) Evolutionary rescue: an emerging focus at the intersection between ecology and evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* **368:** 20120404. doi: 10.1098/rstb.2012.0404

Grime JP (2006) Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science* **17:** 255-260.

Guay JF, Boudreault S, Michaud D, Cloutier C (2009) Impact of environmental stress on aphid clonal resistance to parasitoids: Role of *Hamiltonella defensa* bacterial symbiosis in association with a new facultative symbiont of the pea aphid. *Journal of Insect Physiology* **55:** 919-926. doi: 10.1016/j.jinsphys.2009.06.006

Gustafsson L, Sunderland WJ (1988) The costs of reproduction in the collared flycatcher *Ficedula albicollis*. *Nature* **375:** 311–313.

H

Hackett-Jones E, White A, Cobbold CA (2011) The evolution of developmental timing in natural enemy systems. *Journal of Theoretical Biology* **275:** 1-11. doi: 10.1016/j.jtbi.2010.12.040

Hagen W, Schnack-Schiel SB (1996) Seasonal lipid dynamics in dominant Antarctic copepods: Energy for overwintering or reproduction? *Deep-Sea Research I* **43:** 139-158.

Hairston NG Jr, Ellner SP, Geber MA, Yoshida T, Fox JA (2005) Rapid evolution and the convergence of ecological and evolutionary time. *Ecology Letters* **8:** 1114-1127. doi: 10.1111/j.1461-0248.2005.00812.x

Hamilton WD (1964) The Genetical Evolution of Social Behaviour I. *Journal of Theoretical Biology* **7:** 1-16.

Hance T, van Baaren J, Vernon P, Boivin G (2007) Impact of Extreme Temperatures on Parasitoids in a Climate Change Perspective. *Annual Review of Entomology* **52:** 107-126. doi: 10.1146/annurev.ento.52.110405.091333

Hanski I (1998) Metapopulation dynamics. *Nature* **396:** 41-49.

Harvey JA (2005) Factors affecting the evolution of development strategies in parasitoid wasps: the importance of functional constraints and incorporating complexity. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **117**: 1-13.

Harvey JA, Bezemer TM, Elzinga JA, Strand MR (2004) Development of the solitary endoparasitoid *Microplistis demolitor*: host quality does not increase with host age and size. *Ecological Entomology* **29**: 35-43.

Harvey JA, Jervis MA, Gols R, Jiang N, Vet LEM (1999) Development of the parasitoid, *Cotesia rubecula* (Hymenoptera: Braconidae) in *Pieris rapae* and *Pieris brassicae* (Lepidoptera: Pieridae): evidence for host regulation. *Journal of Insect Physiology* **45**: 173-182.

Hawkins CP, MacMahon JA (1989) Guilds: the multiple meanings of a concept. *Annual Review of Entomology* **34:** 423-451.

Henry LM, Roitberg BD, Gillespie DR (2006) Covariance of phenotypically plastic traits induces an adaptive shift in host selection behaviour. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **273:** 2893-2899. doi: 10.1098/rspb.2006.3672

Henry LM, Roitberg BD, Gillespie DR (2008) Host-range evolution in *Aphidius* parasitoids: fidelity, virulence and fitness trade-offs on an ancestral host. *Evolution* **62**: 689-699.

Hervé M (2011) GrapheR: A multiplatform GUI for drawing customizable graphs in R. R Package version 1.9-60. http://cran.r-project.org/web/packages/GrapheR/index.html. Accessed 11 September 2012.

Hill JK, Thomas CD, Huntley B (1999) Climate and habitat availability determine 20th century changes in a butterfly's range margin. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **266:** 1197–1206.

Hojsgaard S, Halekoh U, Robison-Cox J, Wright K, Leidi AA (2011) doBy: Groupwise summary statistics, general linear contrasts, LSMEANS (least-squares-means), and other utilities. R Package version 4.4.0. http://cran.r-project.org/ packages=doBy. Accessed 11 September 2012.

Holdaway RJ, Sparrow AD (2006) Assembly rules operating along a primary riverbed-grassland successional sequence. *Journal of Ecology* **94:** 1092-1102. doi: 10.1111/j.1365-2745.2006.01170.x

Holler C (1990) Overwintering and hymenopterous parasitism in autumn of the cereal aphid *Sitobion avenae* (F.) in northern FR Germany. *Journal of Applied Entomology* **109:** 21-28.

Holman J (2009) *Host plant catalog of aphids in the Palaearctic Region*. Springer Science, Dordrecht, Pays-Bas.

Holt RD (1996) Food webs in space: an island biogeographic perspective. *Food Webs* (eds GA Polis, KO Winemiller), pp. 313-323. Chapman & Hall, New York, NY, Etats-Unis.

Holt RD, Lawton JH, Polis GA, Martinez ND (1999) Trophic rank and the species–area relationship. Ecology **80:** 1495-1504.

Honek A (1985) Plant density and abundance of cereal aphids (Hom., Aphidina). *Zeitschrift für Angewandte Entomologie-Journal of Applied Entomology* **100**: 309-315.

Honek A, Jarosik V, Dixon AFG (2006) Comparing growth patterns among field populations of cereal aphids reveals factors limiting their maximum abundance. *Bulletin of Entomological Research* **96:** 269-277. doi: 10.1079/BER2006427

Honek A, Jarosik V, Lapchin L, Rabasse JM (1998) Host choice and offspring sex allocation in the aphid parasitoid *Aphelinus abdominalis* (Hymenoptera: Aphelinidae). *Journal of Agricultural Entomology* **15:** 209-221.

Hope AG, Waltari E, Fedorov VB, Goropashnaya AV, Talbot SL, Cook JA (2011) Persistence and diversification of the Holartic shrew, *Sorex tundrensis* (Family Soricidae), in response to climate change. *Molecular Ecology* **20:** 4346-4370. doi: 10.1111/j.1365-294X.2011.05226.x

Hovel KA, Lipcius RN (2001) Habitat fragmentation in a seagrass landscape: Patch size and complexity control blue crab survival. *Ecology* **82:** 1814–1829. doi: 10.1890/0012-9658(2001)082[1814:HFIASL]2.0.CO;2

Huey RB, Bennett AF (1990) Physiological adjustments to fluctuating thermal environments: an ecological and evolutionary perspective. *Stress Proteins in Biology and Medicine* (eds RI Morimoto, A Tissieres, C Georgopoulus), pp. 37-59. Cold Spring Harbor Laboratory Press, New York, NY, Etats-Unis.

Hulshof CM, Stegen JC, Swenson NG, Enquist CAF, Enquist BJ (2012) Interannual variability of growth and reproduction in *Bursera simaruba*: the role of allometry and resource variability. *Ecology* **93**(1): 180-190.

Hurvich CM, Tsai CL (1995) Model selection for extended quasi-likelihood models in small samples. *Biometrics* **51**: 1077-1084.

Hutchinson GE (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* **22**(2): 415-427.

Hutchinson GE (1959) Homage to Santa Rosalia or Why are there so many kinds of animals? *American Naturalist* **93:** 145-159.

I

Ims RA, Andreassen HP (1999) Effects of experimental habitat fragmentation and connectivity on root vole demography. *Journal of Animal Ecology* **68**: 839-852. doi: 10.1046/j.1365-2656.1999.00336.x

IPCC (2007) *Working Group I Report, Climate change 2007: "The physical science basis"*. The Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Paris, France.

J

Jansson C, Ekman J, Vonbromssen A (1981) Winter mortality and food-supply in tis *Parus spp. Oikos* **37**: 313-322.

Jarosik V, Honek A, Tichopad A (2003) Comparison of Field Population Growths of Three Cereal Aphid Species on Winter Wheat. *Plant Protection Science* **39**(2): 61-64.

Jeffs C, Lewis OT (2013) Effects of climate warming on host-parasitoid interactions. *Ecological Entomology* **38**: 209-218.

Jervis MA, Ferns PN (2004) The timing of egg maturation in insects: ovigeny index and initial egg load as measures of fitness and of resource allocation. *Oikos* **107:** 449-460.

Jervis M, Ferns P (2011) Towards a general perspective on life-history evolution and diversification in parasitoid wasps. *Biological Journal of the Linnean Society* **104:** 443-461.

Jones MC, Dye SR, Fernandes JA, Frölicher TL, Pinnegar JK, Warren R, Cheung WWL (2013) Predicting the Impact of Climate Change on Threatened Species in UK Waters. *PLOS ONE* **8**(1): e54216. doi: 10.1371/journal.pone.0054216

Jonsson M, Buckley HL, Case BS, Wratten SD, Hale RJ, Didham RK (2012) Agricultural intensification drives landscape-context effects on host–parasitoid interactions in

agroecosystems. *Journal of Applied Ecology* **49:** 706-714. doi: 10.1111/j.1365-2664.2012.02130.x

Jung V, Violle C, Mondy C, Hoffmann L, Muller S (2010) Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology* **98:** 1134-1140. doi: 10.1111/j.1365-2745.2010.01687.x

K

Kavallieratos NG, Tomanovic Z, Starý P, Athanassiou CG, Sarlis GP, Petrovic O, Niketic M, Veroniki MA (2004) A survey of aphid parasitoids (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) of Southeastern Europe and their aphid-plant associations. *Applied Entomology and Zoology* **39**(3): 527-563. doi: 10.1303/aez.2004.527

Kindlmann P, Dixon, AFG (1999a) Generation Time Ratios - determinants of prey abundance in insect predator-prey interactions. *Biological Control* **16:** 133-138.

Kindlmann P, Dixon AFG (1999b) Strategies of aphidophagous predators: lessons for modelling insect predator-prey dynamics. *Journal of Applied Ecology* **193:** 397-400.

Kinnison MT, Hairston NG Jr (2007) Eco-evolutionary conservation biology: contemporary evolution and the dynamics of persistence. *Functional Ecology* **21:** 444-454. doi: 10.1111/j.1365-2435.2007.01278.x

Kneitel JM, Miller TE (2003) Dispersal rates affect species composition in metacommunities of *Sarracenia purpurea* inquilines. *American Naturalist* **162**: 165-171. doi: 10.1086/376585

Kozlowski J (1993) Measuring fitness in life-history studies. *Trends in Ecology and Evolution* **8**: 84-85. doi: 10.1016/0169-5347(93)90056-U

Kozlowski J, Konarzewski M, Gawelczyk AT (2003) Cell size as a link between noncoding DNA and metabolic rate scaling. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **100:** 14080-14085. doi: 10.1073/pnas.2334605100

Krespi L (1990) *Etude de la biocénose parasitaire des pucerons des céréales dans le bassin de Rennes : cas particulier d'*Aphidius uzbekistanicus *Luz*. Thèse de doctorat, Université de Rennes 1, France.

Krespi L, Dedryver CA, Creach V, Rabasse JM, Le Ralec A, Nénon JP (1997) Variability in the development of cereal aphid parasitoids and hyperparasitoids in oceanic regions as a response to climate and abundance of hosts. *Environmental Entomology* **26**(3): 545-551.

Kruess A (2003) Effects of landscape structure and habitat type on a plant-herbivore-parasitoid community. *Ecography* **26:** 283-290. doi: 10.1034/j.1600-0587.2003.03402.x

L

Laland KN, Odling-Smee FJ, Feldman MW (1999) Evolutionary consequences of niche construction and their implications for ecology. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **96:** 10242-10247. doi: 10.1073/pnas.96.18.10242

Lake JK, Ostling A (2009) Comment on "Functional Traits and Niche-Based Tree Community Assembly in an Amazonian Forest". *Science* **324:** 1015. doi: 10.1126/science.1169721

Langelotto GA, Denno RF (2004) Responses of invertebrate natural enemies to complex-structured habitats: a meta-analytical synthesis. *Oecologia* **139:** 1-10. doi: 10.1007/s00442-004-1497-3

Langer A, Hance T (2000) Overwintering strategies and cold hardiness of two aphid parasitoid species (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae). *Journal of Insect Physiology* **46:** 671-676.

Lauria V, Attrill MJ, Brown A, Edwards M, Votier SC (2013) Regional variation in the impact of climate change: evidence that bottom-up regulation from plankton to seabirds is weak in parts of the Northeast Atlantic. *Marine Ecology Progress Series* **488:** 11-22. doi: 10.3354/meps10401

Lavorel S, Garnier E (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* **16:** 545-556.

Le Corff J, Marquis RJ, Whitfield JB (2000) Temporal and spatial variation in a parasitoid community associated with the herbivores that feed on Missouri *Quercus*. *Environmental Entomology* **29**: 181-194. doi: 10.1603/0046-225X(2000)029[0181:TASVIA]2.0.CO;2

Le Lann C (2009) *Partage de la ressource au sein d'une guilde : des histoires de vie, comportements et réactions à la température contrastés.* Thèse de doctorat, Université de Rennes 1, France.

Le Lann C, Roux O, Serain N, van Alphen JJM, Vernon P, van Baaren J (2011a) Thermal tolerance of sympatric hymenopteran parasitoid species: does it match seasonal activity? *Physiological Entomology* **36**(1): 21-28. doi: 10.1111/j.1365-3032.2010.00758.x

Le Lann C, Wardziak T, van Baaren J, van Alphen JJM (2011b) Thermal plasticity of metabolic rates linked to life-history traits and foraging behaviour in a parasitic wasp. *Functional Ecology* **25**: 641-651.

Le Lann C, Visser B, van Baaren J, van Alphen JJM, Ellers J (2012) Comparing resource exploitation and allocation of two closely related aphid parasitoids sharing the same host. *Evolutionary Ecology* **26**: 79-94.

Lê S, Josse J, Husson F (2008) FactoMineR: An R package for multivariate analysis. *Journal of Statistical Software* **25:** 1-18.

Lebrija-Trejos E, Perez-Garcia EA, Meave JA, Bongers F, Poorter L (2010) Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology* **91**(2): 386-398.

Lee JE, Slabber S, van Vuuren BJ, van Noort S, Chown SL (2007) Colonisation of sub-Antarctic Marion Island by a non-indigenous aphid parasitoid *Aphidius matricariae* (Hymenoptera, Braconidae). *Polar Biology* **30**(9): 1195-1201. doi: 10.1007/s00300-007-0277-z

Legrand MA, Colinet H, Vernon P, Hance T (2004) Autumn, winter and spring dynamics of aphid *Sitobion avenae* and parasitoid *Aphidius rhopalosiphi* interactions. *Annals of Applied Biology* **145:** 139-144. doi: 10.1111/j.1744-7348.2004.tb00369.x

Leibold MA (1995) The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology* **76:** 1371-1382.

Leibold MA, Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase JM, Hoopes MF, Holt RD, Shurin JB, Law R, Tilman D, Loreau M, Gonzalez A (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* **7:** 601-613. doi: 10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x

Lin LA, Ives AR (2003) The effect of parasitoid host-size preference on host population growth rates: an example of *Aphidius colemani* and *Aphis glycines*. *Ecological Entomology* **28**: 542-550.

Lopez OR, Kursar TA (2007) Interannual variation in rainfall, drought stress and seedling mortality may mediate monodominance in tropical flooded forests. *Oecologia* **154:** 35-43. doi: 10.1007/s00442-007-0821-0

Lumbierres B, Starý P, Pons X (2007) Seasonal parasitism of cereal aphids in a Mediterranean arable crop system. *Journal of Pest Science* **80**: 125-130. doi: 10.1007/s10340-006-0159-0.

M

MacArthur R, Levins R (1967) The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *American Naturalist* **101:** 377-385.

MacArthur RH, Pianka ER (1966) On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist* **100:** 603-609.

Majerus MEN, Geoghegan IE, Majerus TMO (2000) Adaptive preferential selection of young coccinellid hosts by the parasitoid wasp *Dinocampus coccinellae* (Hymenoptera: Braconidae). *European Journal of Entomology* **97**: 161-164.

McCarthy ID (2000) Temporal repeatability of relative standard metabolic rate in juvenile Atlantic salmon and its relation to life history variation. *Journal of Fish Biology* **57:** 224-238. doi: 10.1006/jfbi.2000.1313

McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E, Westoby M (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* **21**: 178-185. doi: 10.1016/j.tree.2006.02.002

Meihls LN, Clark TL, Bailey WC, Ellersieck MR (2010) Population growth of soybean aphid, *Aphis glycines*, under varying levels of predator exclusion. *Journal of Insect Science* **144:** 1-18.

Memmott J, Godfray HCJ, Gauld ID (1994) The structure of a tropical host-parasitoid community. *Journal of Animal Ecology* **63:** 521-540.

Mérot P, Dubreuil V, Delahaye D, Desnos P (2013) *Changement climatique dans l'Ouest, Evaluation, impacts, perceptions*. Presses Universitaires de Rennes, Rennes, France.

Messier J, McGill BJ, Lechowicz MJ (2010) How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. *Ecology Letters* **13:** 838-848. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01476.x

Meunier J, Bernstein C (2002) The influence of local mate competition on host–parasitoid dynamics. *Ecological Modelling* **152:** 77-88.

Mills CA (1988) The effect of extreme northerly climatic conditions on the life-history of the minnow, *Phoxinus phoxinus* (L). *Journal of Fish Biology* **33:** 545-561.

Miner BG, Sultan SE, Morgan SG, Padilla DK, Relyea RA (2005) Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology and Evolution* **20**(12): 685-692. doi: 10.1016/j.tree.2005.08.002

Moiroux J, Le Lann C, Seyahooei MA, Vernon P, Pierre JS, van Baaren J, van Alphen JJM (2010) Local adaptations of life-history traits of a *Drosophila* parasitoid, *Leptopilina boulardi*: does climate drive evolution? *Ecological Entomology* **35:** 727-736. doi: 10.1111/j.1365-2311.2010.01233.x

Mouillot D, Simkova A, Morand S, Poulin R (2005) Parasite species coexistence and limiting similarity: a multiscale look at phylogenetic, functional and reproductive distances. *Oecologia* **146:** 269-278. doi: 10.1007/s00442-005-0194-1

Mousseau TA, Ritland K, Heath DD (1998) A novel method for estimating heritability using molecular markers. *Heredity* **80:** 218-224.

N

Niehoff B, Stablein J (1998) Investigations on the damage potential of cereal aphids (*Metopolophium dirhodum* [Wlk.], *Sitobion avenae* [F.]) in a winter wheat. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie-Journal of Applied Entomology* **122**(5): 223-229.

Noda T, Nakamura A (2004) Influences of adult body size on longevity and fecundity in *Oomyzuc sokolowskii*, a larval-pupal parasitoid of *Plutella xylostella*. Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology 48(3):226-229.

Nowicki P, Bonelli S, Barbero F, Balletto E (2009) Relative importance of density-dependent regulation and environmental stochasticity for butterfly population dynamics. *Oecologia* **161:** 227-239. doi: 10.1007/s00442-009-1373-2

Nylin S, Gotthard K (1998) Plasticity in life-history traits. *Annual Review of Entomology* **43:** 63-83.

O

Odling-Smee FJ, Laland KN, Feldman MW (2003) *Niche Construction: The Neglected Process in Evolution*. Princeton University Press, Princeton, NJ, Etats Unis.

Oksanen FJ, Blanchet G, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Wagner H (2013) vegan: Community Ecology Package. R Package Version 2.0-10. http://CRAN.R-project.org/package=vegan. Accessed 09 January 2014.

Olden JD (2006) Biotic homogenization: a new research agenda for conservation biogeography. *Journal of Biogeography* **33:** 2027-2039. doi:10.1111/j.1365-2699.2006.01572.x

Olden JD, Rooney TP (2006) On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography* **15:** 113-120. doi: 10.1111/j.1466-822x.2006.00214.x

Oliver KM, Moran NA, Hunter MS (2005) Variation in resistance to parasitism in aphids is due to symbionts not host genotype. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **102**: 12795-12800.

Östman Ö, Ekbom B, Bengtsson J (2001) Landscape heterogeneity and farming practice influence biological control. *Basic and Applied Ecology* **2:** 365-371. doi: 10.1078/1439-1791-00072

Outreman Y, Le Ralec A, Plantegenest M, Chaubet B, Pierre JS (2001) Superparasitism limitation in an aphid parasitoid: cornicle secretion avoidance and host discrimination ability. *Journal of Insect Physiology* **47**: 339-348.

P

Palumbi SR (2001) Humans as the world's greatest evolutionary force. *Science* **293:** 1786–1790. doi: 10.1126/science.293.5536.1786

Pannebakker BA, Garrido NRT, Zwaan BJ, van Alphen JJM (2008) Geographic variation in host-selection behaviour in the *Drosophila* parasitoid *Leptopilina clavipes*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **127**: 48-54.

Parmesan C, Yohe G (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* **421:** 37-42. doi: 10.1038/nature01286

Peers MJL, Thornton DH, Murray DL (2012) Reconsidering the specialist-generalist paradigm in niche breadth dynamics: resource gradient selection by Canada lynx and bobcat. *PLoS ONE* **7**(12): e51488. doi: 10.1371/journal.pone.0051488

Pelosse P, Bernstein C, Desouhant E (2007) Differential energy allocation as an adaptation to different habitats in the parasitic wasp *Venturia canescens*. *Evolutionary Ecology* **21:** 669–685.

Petit S, Griffiths L, Smart SS, Smith GM, Stuart RC, Wright SM (2004) Effects of area and isolation of woodland patches on herbaceous plant species richness across Great Britain. *Landscape Ecology* **19:** 463-471. doi: 10.1023/B:LAND.0000036141.30359.53

Petit S, Usher MB (1998) Biodiversity in agricultural landscapes: the ground beetle communities of woody uncultivated habitats. *Biodiversity and Conservation* **7:** 1549-1561.

Pianka ER (1973) The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* **4:** 53-74.

Pianka ER (1980) Guild structure in desert lizards. *Oikos* **35:** 194-201.

Pimm SL, Kitching RL (1987) The determinants of food chain lengths. *Oikos* **50**: 302-307.

Pitois SG, Lynam CP, Jansen T, Halliday N, Edwards M (2012) Bottom-up effects of climate on fish populations: data from the Continuous Plankton Recorder. *Marine Ecology Progress Series* **456:** 169-186. doi: 10.3354/meps09710

Plantegenest M, Pierre JS, Dedryver CA, Kindlmann P (2001) Assessment of the relative impact of different natural enemies on population dynamics of the grain aphid *Sitobion avenae* in the field. *Ecological Entomology* **26:** 404-410. doi: 10.1046/j.1365-2311.2001.00330.x

Poisot T, Bever JD, Nemri A, Thrall PH, Hochberg ME (2011) A conceptual framework for the evolution of ecological specialisation. *Ecology Letters* **14:** 841-851. doi: 10.1111/j.1461-0248.2011.01645.x

Polgár LA, Darvas B, Völkl W (1995) Induction of dormancy in aphid parasitoids: implications for enhancing their field effectiveness. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **52:** 19-23.

Pollard E, Rothery P, Yates TJ (1996) Annual growth rates in newly established populations of the butterfly *Pararge aegeria*. *Ecological Entomology* **21:** 365-369.

Pons X, Comas J, Albajes R (1993) Overwintering of cereal aphids (Homoptera, Aphididae) on durum-wheat in a Mediterranean climate. *Environmental Ecology* **22**: 381-387.

Posluszny M, Pilot M, Goszczynski J, Gralak B (2007) Diet of sympatric pine marten (*Martes martes*) and stone marten (*Martes foina*) identified by genotyping of DNA from faeces. *Annales Zoologici Fennici* **44:** 269-284.

Post DM, Palkovacs EP (2009) Eco-evolutionary feedbacks in community and ecosystem ecology: interactions between the ecological theatre and the evolutionary play. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* **364:** 1629-1640. doi: 10.1098/rstb.2009.0012

Price T, Schluter D (1991) On the low heritability of life-history traits. *Evolution* **45**(4): 853-861. doi: 10.2307/2409693

Purschke O, Sykes MT, Reitalu T, Poschlod P, Prentice HC (2012) Linking landscape history and dispersal traits in grassland plant communities. *Oecologia* **168:** 773-783. doi: 10.1007/s00442-011-2142-6

Pyke GH (1982) Local geographic distributions of bumblebees near Crested Butte, Colorado: competition and community structure. *Ecology* **63:** 555-573.

Pyke GH, Pulliam HR, Charnov EL (1977) Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *The Quarterly Review of Biology* **52:** 137-154.

Q

Quantum GIS Development Team (2013) Quantum GIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. http://qgis.osgeo.org. Accessed 19 September 2013.

Quicke DLJ (1997) *Parasitic wasps*. Kluwer Academic Publishers, Londres, Royaume-Uni.

R

R Development Core Team (2011) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. http://www.R-project.org/. Accessed 11 September 2012.

Rabasse JM, Dedryver CA (1983) Biologie des pucerons des céréales dans l'Ouest de la France. III. Action des hyménoptères parasites sur les populations de *Sitobion avenae* F., *Metopolophium dirhodum* Wlk. et *Rhopalosiphum padi* L. *Agronomie* **3**(8): 779-790.

Rakhshani E, Tomanovic Z, Starý P, Talebi AA, Kavallieratos NG, Zamani AA, Stamenkovic S (2008) Distribution and diversity of wheat aphid parasitoids (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) in Iran. *European Journal of Entomology* **105**: 863-870.

Rees M, Ellner SP (2009) Integral projection models for populations in temporally varying environments. *Ecological Monographs* **79**(4): 575-594.

Régnière J, St-Amant R, Duval P (2012) Predicting insect distributions under climate change from physiological responses: spruce budworm as an example. *Biological Invasions* **14:** 1571-1586. doi: 10.1007/s10530-010-9918-1

Reznick D (1985) Costs of reproduction: an evaluation of empirical evidence. *Oikos* **44:** 257-267.

Reznick DA, Bryga H, Endler JA (1990) Experimentally induced life-history evolution in a natural population. *Nature* **346:** 357-359. doi: 10.1038/346357a0

Ricklefs RE, Wikelski M (2002) The physiology/life-history nexus. *Trends in Ecology and Evolution* **17:** 462-468.

Rispe C, Pierre JS, Simon JC, Gouyon PH (1998) Models of sexual and asexual coexistence in aphids based on constraints. *Journal of Evolutionary Biology* **11**(6): 685-701. doi: 10.1007/s000360050113

Roff DA (1992) *Life history evolution*. Sinauer associates, Sunderland, MA, Etats Unis.

Roff DA (1997) *Evolutionary Quantitative Genetics.* Chapman & Hall, New York, NY, Etats Unis.

Roff DA, Fairbairn DJ (2006) The evolution of trade-offs: where are we? *Journal of Evolutionary Biology* **20:** 433-447. doi: 10.1111/j.1420-9101.2006.01255.x

Roitberg BD, Boivin G, Vet LEM (2001) Fitness, parasitoids, and biological control: an opinion. *Canadian Entomologist* **133**: 429-438.

Ronce O (2007) How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **38**: 231-253.

Root RB (1967) The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monographs* **37:** 317-350.

Roschewitz I, Hücker M, Tscharntke T, Thies C (2005) The influence of landscape context and farming practices on parasitism of cereal aphids. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **108:** 218-227. doi: 10.1016/j.agee.2005.02.005

Rosenberg KV, Lowe JD, Dhondt AA (1999) Effects of forest fragmentation on breeding tanagers: a continental perspective. *Conservation Biology* **13:** 568-583.

Roux O, Le Lann C, van Alphen JJM, van Baaren J (2010) How does heat shock affect the life history traits of adults and progeny of the aphid parasitoid *Aphidius avenae* (Hymenoptera: Aphidiidae)? *Bulletin of Entomological Research* **100**: 543-549.

Rybicki J, Hanski I (2013) Species–area relationships and extinctions caused by habitat loss and fragmentation. *Ecology Letters* **16:**27-38. doi: 10.1111/ele.12065

S

Salt G (1961) Competition among parasitoids. *Symposium of Sociobiological and Experimental Biology* **15:** 96-119.

Sampaio MV, Bueno VHP, Rodrigues SMM, Soglia MCM, De Conti BF (2007) Development of *Aphidius colemani* Viereck (Hym.: Braconidae, Aphidiinae) and alterations caused by the parasitism in the host *Aphis gossypii* Glover (Hem.: Aphididae) in different temperatures. *Neotropical Entomology* **36**(3): 436-444.

Santolamazza-Carbone S, Nieto MP, Otero RP, Vazquez PM, Rivera AC (2009) Winter and spring ecology of *Anaphes nitens*, a solitary egg-parasitoid of the Eucalyptus snout-beetle *Gonipterus scutellatus*. *BioControl* **54:** 195-209. doi: 10.1007/s10526-008-9184-7

Schmidt MH, Lauer A, Purtauf T, Thies C, Schaefer M, Tscharntke T (2003) Relative importance of predators and parasitoids for cereal aphid control. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **270:** 1905-1909. doi: 10.1098/rspb.2003.2469

Schmidt MH, Roschewitz I, Thies C, Tscharntke T (2005) Differential effects of landscape and management on diversity and density of ground-dwelling farmland spiders. *Journal of Applied Ecology* **42**(2): 281-287. doi: 10.1111/j.1365-2664.2005.01014.x

Schmidt MH, Thies C, Nentwig W, Tscharntke T (2008) Contrasting responses of arable spiders to the landscape matrix at different spatial scales. *Journal of Biogeography* **35**: 157-166. doi: 10.1111/j.1365-2699.2007.01774.x

Schneider CA, Rasband WS, Eliceiri KW (2012) NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods* **9:** 671-675. doi: 10.1038/nmeth.2089

Schweiger O, Maelfait JP, Van Wingerden W, Hendrickx F, Billeter R, Speelmans M, Augenstein I, Aukema B, Aviron S, Bailey D, Bukacek R, Burel F, Diekötter T, Dirksen J, Frenzel M, Herzog F, Liira J, Roubalova M, Bugter R (2005) Quantifying the impact of environmental factors on arthropod communities in agricultural landscapes across organizational levels and spatial scales. *Journal of Applied Ecology* **42:** 1129–1139. doi: 10.1111/j.1365-2664.2005.01085.x

Sequeira R, Mackauer M (1992) Covariance of adult size and development time in the parasitoid wasp *Aphidius ervi* in relation to the size of its host, *Acyrthosiphon pisum*. *Evolutionary Ecology* **6**: 34-44.

Simberloff D, Dayan T (1991) The guild concept and the structure of ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* **22:** 115-143.

Sigsgaard L (2000) The temperature-dependent duration of development and parasitism of three cereal aphid parasitoids, *Aphidius ervi*, *A. rhopalosiphi*, and *Praon volucre*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **95:** 173–184.

Slatkin M (1987) Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science* **236:** 787-792. doi: 10.1126/science.3576198

Slobodkin LB (1961) *Growth and Regulation of Animal Populations*. Holt, Rinehart and Winston, New York, NY, Etats-Unis.

Smith CC, Fretwell SD (1974) The optimal balance between size and number of offspring. *American Naturalist* **108:** 499-506.

Sørensen JG, Norry FM, Scannapieco AC, Loeschcke V (2005) Altitudinal variation for stress resistance traits and thermal adaptation in adult *Drosophila buzzatii* from the New World. *Journal of Evolutionary Biology* **18:** 829-837.

Starý P (1973) A Review of the *Aphidius* species (Hymenoptera, Aphidiidae) of Europe. Slovenské národné múzeum v Bratislave, Bratislava, Slovaquie.

Starý P, Smith CF (1976) The Nearctic distribution, host plants and nomenclature of *Monoctonus* (Hymenoptera: Aphidiidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* **78:** 171-175.

Stevens VM, Trochet A, Van Dyck H, Clobert J, Baguette M (2012) How is dispersal integrated in life histories: a quantitative analysis using butterflies. *Ecology Letters* **15:** 74-86. doi: 10.1111/j.1461-0248.2011.01709.x

Stearns SC (1977) The evolution of life history traits: a critique of the theory and a review of the data. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **8:** 145-171.

Stilmant D, Van Bellinghen C, Hance T, Boivin G (2008) Host specialization in habitat specialists and generalists. *Oecologia* **156**:905-912.

Stireman JO, Dyer LA, Janzen DH, Singer MS, Lill JT, Marquis RJ, Ricklefs RE, Gentry GL, Hallwachs W, Coley PD, Barone JA, Greeney HF, Connahs H, Barbosa P, Morais HC, Diniz IR (2005) Climatic unpredictability and parasitism of caterpillars: Implications of global warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **102**(48): 17384-17387. doi: 10.1073/pnas.0508839102

Stuble KL, Rodriguez-Cabal MA, McCormick GL, Juric I, Dunn RR, Sanders NJ (2013) Tradeoffs, competition, and coexistence in eastern deciduous forest ant communities. *Oecologia* **171:** 981-992. doi: 10.1007/s00442-012-2459-9

T

Tahriri S, Talebi AA, Fathipour Y, Zamani AA (2007) Host stage preference, functional response and mutual interference on *Aphidius matricariae* (Hym.: Braconidae: Aphidiinae) on *Aphis fabae* (Hom.: Aphididae). *Entomological Science* **10**: 323-331.

Tauber MJ, Tauber CA, Nechols JR, Obrycki JJ (1983) Seasonal activity of parasitoids: control by external, internal, and genetic factors. *Diapause and Life Cycle Strategies in Insects* (eds VK Brown, I Hodek), pp. 87-108. Junk, La Haye, Pays-Bas.

Thies C, Roschewitz I, Tscharntke T (2005) The landscape context of cereal aphid-parasitoid interactions. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences.***272:** 203-210. doi: 10.1098/rspb.2004.2902

Thies C, Tscharntke T (1999) Landscape structure and biological control in agroecosystems. *Science* **285:** 893–895. doi: 10.1126/science.285.5429.893

Thompson JN (1998) Rapid evolution as an ecological process. *Trends in Ecology and Evolution* **13:** 329–332. doi: 10.1016/S0169-5347(98)01378-0

Tobin PC, Nagarkatti S, Loeab G, Saunders MC (2008) Historical and projected interactions between climate change and insect voltinism in a multivoltine species. *Global Change Biology* **14:** 951-957. doi: 10.1111/j.1365-2486.2008.01561.x

Toju H (2008) Fine-scale local adaptation of weevil mouthpart length and camellia pericarp thickness: Altitudinal gradient of a putative arms race. *Evolution* **62**(5): 1086-1102. doi: 10.1111/j.1558-5646.2008.00341.x

Tomlinson KW, Poorter L, Sterck FJ, Borghetti F, Ward D, de Bie S, van Langevelde F (2013) Leaf adaptations of evergreen and deciduous trees of semi-arid and humid savannas on three continents. *Journal of Ecology* **101:** 430-440. doi: 10.1111/1365-2745.12056

Troll C (1939) Luftbildplan and okologische bodenforschung. *Zeitschraft der Gesellschaft fur Erdkunde Zu Berlin* **7-8:** 241-298.

Troll C (1971) Landscape Ecology (Geoecology) and Biogeocenology – A Terminology Study. *Geoforum* **8:** 43-46.

Tscharntke T, Brandl R (2004) Plant-Insect Interactions in Fragmented Landscapes. *Annual Review of Entomology* **49:** 405-430. doi: 10.1146/annurev.ento.49.061802.123339

Tscharntke T, Sekercioglu CH, Dietsch TV, Sodhi NS, Hoehn P, Tylianakis JM (2008) Landscape constraints on functional diversity of birds and insects in tropical agroecosystems. *Ecology* **89:** 944–951. doi: 10.1890/07-0455.1

Tscharntke T, Steffan-Dewenter I, Kruess A, Thies C (2002) Contribution of small habitat fragments to conservation of insect communities of grassland-cropland landscapes. *Ecological Applications* **12:** 354-363. doi: 10.2307/3060947

Tscharntke T, Tylianakis JM, Rand TA, Didham RK, Fahrig L, Batáry P, Bengtsson J, Clough Y, Crist TO, Dormann CF, Ewers RM, Fründ J, Holt RD, Holzschuh A, Klein AM, Kleijn D, Kremen C, Landis DA, Laurance W, Lindenmayer D, Scherber C, Navjot S, Steffan-Dewenter I, van der Putten WH, Westphal C (2012) Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biological Reviews* **87:** 661-685. doi: 10.1111/j.1469-185X.2011.00216.x

V

van Asch M, van Tienderen PH, Holleman LJM, Visser ME (2007) Predicting adaptation of phenology in response to climate change, an insect herbivore example. *Global Change Biology* **13:** 1596-1604. doi: 10.1111/j.1365-2486.2007.01400.x

van Asch M, Salis L, Holleman LJM, van Lith B, Visser ME (2013) Evolutionary response of the egg hatching date of a herbivorous insect under climate change. *Nature Climate Change* **3**(3): 244-248. doi: 10.1038/NCLIMATE1717

van Baaren J, Héterier V, Hance T, Krespi L, Cortesero AM, Poinsot D, Le Ralec A, Outreman Y (2004) Playing the hare or the tortoise in parasitoids: could different oviposition strategies have an influence in host partitioning in two *Aphidius* species? Ethology Ecology & Evolution **16:** 231-242.

van Baaren J, Le Lann C, van Alphen J (2010) Consequences of climate change for aphid-based multi-trophic systems. *Aphid biodiversity under environmental change* (eds P Kindlmann, AFG Dixon, JP Michaud), pp 55-68. Springer Science, Dordrecht, Pays-Bas. doi: 10.1007/978-90-481-8601-3

van Handel E (1985). Rapid determination of total lipids in mosquitoes. *Journal of the American Mosquito Control Association* **1:** 302–304.

van Noordwijk AJ, de Jong G (1986) Acquisition and allocation of resources – their influence on variation in life-history tactics. *American Naturalist* **128:** 137-142.

Vandewalle M, de Bello F, Berg MP, Bolger T, Dolédec S, Dubs F, Feld CK, Harrington R, Harrison PA, Lavorel S, da Silva PM, Moretti M, Niemelä J, Santos P, Sattler T, Sousa JP, Sykes MT, Vanbergen AJ, Woodcock BA (2010) Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. *Biodiversity Conservation* **19:** 2921-2947. doi: 10.1007/s10531-010-9798-9

Vaughn T, Antolin MF (1996) Population genetics of an opportunistic parasitoid in an agricultural landscape. *Heredity* **80:** 152-162. doi: 10.1046/j.1365-2540.1998.00248.x

Vautard R, Gobiet A, Jacob D, Belda M, Colette A, Déqué M, Fernandez J, Garcia-Diez M, Görgen K, Güttler I, Halenka K, Keuler K, Nikulin G, Patarčić M, Suklitsch M, Teichmann C, Warrach-Sagi K, Wulfmeyer V (2013)The simulation of European heat waves from an ensemble of regional climate models within the EURO-CORDEX project. *Climate Dynamics* **41:** 2555-2575. doi: 10.1007/s00382-013-1714-z

Vayssade C, Martel V, Moiroux J, Fauvergue X, van Alphen JJM, van Baaren J (2012) The response of life-history traits to a new species in the community: a story of *Drosophila* parasitoids from the Rhône and Saône valleys. *Biological Journal of the Linnean Society* **107:** 153-165. doi: 10.1111/j.1095-8312.2012.01918.x

Villéger S, Mason NWH, Mouillot D (2008) New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* **89**(8): 2290-2301.

Visser B, Ellers J (2008) Lack of lipogenesis in parasitoids: A review of physiological mechanisms and evolutionary implications. *Journal of Insect Physiology* **54:** 1315-1322. doi:10.1016/j.jinsphys.2008.07.014

Visser B, Ellers J (2012) Effects of a lipid-rich diet on adult parasitoid income resources and survival. *Biological Control* **60:** 119-122. doi: 10.1016/j.biocontrol.2011.11.008

Vitousek PM (1994) Beyond global warming: ecology and global change. *Ecology* **75:** 1861-1876. doi: 10.2307/1941591

Voigt W, Perner J, Davis AJ, Eggers T, Schumacher J, Bahrmann R, Fabian B, Heinrich W, Kohler G, Lichter D, Marstaller R, Sander FW (2003) Trophic levels are differentially sensitive to climate. *Ecology* **84**(9): 2444-2453. doi: 10.1890/02-0266

Vollhardt IMG, Tscharntke T, Wackers FL, Bianchi FJJA, Thies C (2008) Diversity of cereal aphid parasitoids in simple and complex landscapes. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **126:** 289-292. doi:10.1016/j.agee.2008.01.024

Völkl W, Mackauer M, Pell JK, Brodeur J (2007) Predators, parasitoids and pathogens. *Aphids as Crop Pests* (eds HF van Emden, R Harrington), pp. 187-233. CABI, Wallingford, Royaume-Uni.

Vorburger C (2004) Cold tolerance in obligate and cyclical parthenogens of the peach-potato aphid, *Myzus persicae*. *Ecological Entomology* **29**(4): 498-505. doi: 10.1111/j.0307-6946.2004.00625.x

Vorburger C, Sandrock C, Gouskov A, Castaneda LE, Ferrari J (2009) Genotypic variation and the role of defensive endosymbionts in an all-parthenogenetic host-parasitoid interaction. *Evolution* **63**: 1439-1450.

Vuarin P, Allemand R, Moiroux J, van Baaren J, Gilbert P (2012) Geographic variations of life history traits and potential trade-offs in different populations of the parasitoid *Leptopilina heterotoma. Naturwissenschaften* **99:**903-912. doi: 10.1007/s00114-012-0972-7

W

Wajnberg E, Curty C, Jervis M (2012) Intra-population genetic variation in the temporal pattern of egg maturation in a parasitoid wasp. *PLoS One* **7**(9): e45915. doi: 10.1371/journal.pone.0045915

Walker AM, Hoy M (2003) Responses of *Lipolexis oregmae* (Hymenoptera: Aphidiidae) to different instars of *Toxoptera citricida* (Homoptera: Aphididae). *Journal of Economic Entomology* **96**: 1685-1692.

Weiher E, Clarke GDP, Keddy PA (1998) Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos* **81:** 309-322.

Weiher E, Keddy PA (1995) Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos* **74:** 159–165.

Weiher E, Keddy P (1999) *Ecological assembly rules: perspectives, advances and retreats*. Cambridge University Press, Cambridge, Royaume-Uni.

White TCR (2008) The role of food, weather and climate in limiting the abundance of animals. *Biological Reviews* **83:** 227-248. doi:10.1111/j.1469-185X.2008.00041.x

Wiegand T, Dean WRJ, Milton SJ (1997) Simulated plant population responses to small-scale disturbances in semi-arid shrublands. *Journal of Vegetation Science* **8:** 163-176.

Williams GC (1966) *Adaptation and natural selection*. Princeton University Press, Princeton, NJ, Etats-Unis.

Wilmers CC, Post E, Hastings A (2007) The anatomy of predator-prey dynamics in a changing climate. *Journal of Animal Ecology* **76**(6): 1037-1044. doi: 10.1111/j.1365-2656.2007.01289.x

Wilson DS (1992) Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. *Ecology* **73:** 1984-2000. doi: 10.2307/1941449

Wilson JB (1999) Guilds, functional types and ecological groups. *Oikos* **86**(3): 507-522.

With KA, Gardner RH, Turner MG (1997) Landscape connectivity and population distributions in heterogeneous environments. *Oikos* **78:** 151-169. doi: 10.2307/3545811

Wu J, Hobbs R (2007) *Key Topics in Landscape Ecology.* Cambridge University Press, Cambridge, Royaume-Uni.

Wyckhuys KAG, Stone L, Desneux N, Hoelmer KA, Hooper KR, Heimpel GE (2008) Parasitism of the soybean aphid, *Aphis glycines* by *Binodoxys communis*: the role of aphid defensive behaviour and parasitoid reproductive performance. *Bulletin of Entomological Research* **98**: 361-370.

Y

Yang HJ, Wu MY, Liu WX, Zhang Z, Zhang NL, Wan SQ (2011) Community structure and composition in response to climate change in a temperate steppe. *Global Change Biology* **17**(1): 452-465. doi: 10.1111/j.1365-2486.2010.02253.x

Yoshida T (2006) Ecological stoichiometry and the shape of resource-based tradeoffs. *Oikos* **112:** 406-411. doi: 10.1111/j.0030-1299.2006.14231.x

Z

Zabel J, Tscharntke T (1998) Does fragmentation of *Urtica* habitats affect phytophagous and predatory insects differentially? *Oecologia* **116**(3): 419-425.

Résumé

Cette thèse porte sur l'analyse des dimensions spatiale et temporelle du fonctionnement et de la diversité taxonomique et fonctionnelle d'une guilde. Au sein d'une guilde, les espèces exploitent un même type de ressources; pour cette raison, les niches écologiques fondamentales des membres d'une guilde sont similaires et une relation de compétition interspécifique se met en place si la ressource partagée est limitante. Quatre questions principales sur le fonctionnement d'une guilde ont été abordées : (1) à quelles échelles spatiotemporelles se structurent la guilde et les ressources exploitées, (2) quelles sont les influences respectives des filtres environnementaux et des interactions interspécifiques sur les traits fonctionnels des membres de la guilde, (3) quelle est la stratégie d'exploitation de ressources d'un membre de la guilde face à une faible disponibilité de ressources et (4) quel est l'impact du contexte climatique sur la structure d'une guilde et de son réseau trophique, et sur le degré de spécialisation écologique des espèces de la guilde sur la ressource. Le modèle biologique de cette étude a été une guilde de parasitoïdes de pucerons de céréales (Hymenoptera : Braconidae : Aphidiinae). Ces parasitoïdes s'attaquent aux pucerons (Homoptera : Aphididae) inféodés aux céréales dans les agroécosystèmes. Les variations d'abondance relative des parasitoïdes et de leurs hôtes ont été importantes aux échelles interrégionale et interannuelle, mais très faibles à l'échelle intra-régionale. La divergence des traits fonctionnels des parasitoïdes s'est maintenue sur trois régions et deux années, et le contexte local a influencé les traits de la guilde dans son ensemble. Pendant la saison hivernale, une période marquée par une faible densité de pucerons, le parasitoïde *Aphidius rhopalosiphi* a présenté des stratégies contrastées pour maximiser sa fitness en exploitant les hôtes *Sitobion avenae* et *Rhopalosiphum padi*, mais une forte spécialisation écologique sur le terrain a été observée en présence d'une espèce compétitrice : *Aphidius avenae*. Cette présence a pu être corrélée à une hausse des températures hivernales.

Mots clés : traits d'histoire de vie, diversité fonctionnelle, interactions hôte-parasitoïde, climat, complexité du paysage, théorie des niches

Abstract

This thesis is an analysis of the spatial and temporal dimensions of the functioning and taxonomic and functional diversity of a guild. In a guild, species exploit the same type of resources; consequently, fundamental ecological niches of guild members are similar and an interspecific competitive relationship is established if shared resources are limiting. Four main questions on the functioning of a guild are addressed: (1) the spatiotemporal scales to which guilds the guild and its exploited resources are structures, (2) the respective weight of environmental filtering and interspecific interactions on the configuration of realized niches of guild members, (3) the strategy of resource exploitation in a guild member facing low resource availability and (4) the impact of climatic context on the structure of a guild and its food web, and the degree of specialisation on resources. The biological model chosen in this study was a cereal aphid parasitoid guild (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae). Those parasitoids attack aphids (Homoptera: Aphididae) in agroecosystems, which are anthropised environments marked by high disturbance rates and in which host resources are variable in density and in quality. Relative abundance variations in parasitoids and in their hosts were considerable at interregional and interannual scales, but weak at the intra-regional scale. Functional trait divergence in parasitoids was maintained across three regions and two years, and regional and annual environmental contexts influenced guild traits as a whole. In winter, a period marked by low aphid density, the parasitoid *Aphidius rhopalosiphi* presented contrasted strategies to maximise fitness whilst exploiting *Sitobion avenae* and *Rhopalosiphum padi* hosts, but a high degree of ecological specialisation in the field was observed in the presence of a competitive species, *Aphidius avenae*. This presence was correlated to an increase in winter temperatures.

Keywords: life history traits, functional diversity, host-parasitoid interactions, climate, landscape complexity, niche theory