



Universidade de Brasília

Instituto de Ciências Biológicas

Programa de Pós-Graduação em Ecologia

**Ecologia das interações entre predadores afidófagos em
agroecossistemas**

Ana Claudia da Silva

Orientador: Prof. Pedro Henrique Brum Togni

Brasília - DF, março de 2021.



Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Ecologia

Ecologia das interações entre predadores afidófagos em agroecossistemas

Ana Claudia da Silva

Orientador: Prof. Pedro Henrique Brum Togni

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Brasília - DF, março de 2021.

Agradecimentos

Primeiramente agradeço a minha família por sempre incentivarem os meus estudos e acreditarem no poder transformador da educação. Aos meus pais Claudina e Ricardo, e a minha avó Arminda, sem vocês eu não teria chegado até aqui. Ao meu marido Pedro Santos, obrigada por estar comigo sempre e por me aguentar nos momentos difíceis.

Ao meu orientador Pedro Togni, obrigada por acreditar em mim, pelo esforço em se fazer sempre presente, isso fez toda diferença. Obrigada pela paciência em esclarecer minhas dúvidas e pelo cuidado em se posicionar. A Edison Sujii que foi o meu orientador no início do mestrado, obrigada pelos ensinamentos e por ter continuado a contribuir com esse trabalho.

À Universidade de Brasília e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia (PPGECL) pela oportunidade de realização do curso e aperfeiçoamento. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão da bolsa de mestrado. Ao PROEX e a Embrapa (Macroprograma 2 – Projeto Harmonia) pela concessão de recursos que permitiram financiar a pesquisa.

Aos agricultores que me receberam em suas propriedades Tânia, Juan, Guilherme, Valdimar, José Ebalde, Manoel, Cleide, Osmany, Francisco e Evailza, sem vocês a realização desse projeto não seria possível. Agradeço também a EMATER-DF que auxiliou na seleção das áreas e no contato com os produtores.

Agradeço a Marina Frizzas, Rosana Tidon e a Madelaine Venzon por aceitarem fazer parte da minha banca e pelas ótimas considerações, que sem dúvida melhoraram muito esse trabalho.

A todos os colaboradores do Laboratório de Ecologia de Insetos (LECOI), vocês foram indispensáveis para a realização desse trabalho, sei que não foi fácil, mas vocês foram incríveis. Aos meus colegas e amigos Amanda, Danielle, Luan e Rafaela, obrigada por poder contar com vocês e saber que eu não estava sozinha, por me ajudarem nos campos e nas atividades no laboratório. Obrigada também pela amizade Arthur, Aline, Érika, Gustavo, Karen, Michelle, Roberta, Stella e Stephanie, e também por terem contribuído na realização dos experimentos em campo e em laboratório, não teria conseguido sem vocês.

Agradeço imensamente a David Andow que deu importantes contribuições para o desenvolvimento desse trabalho. E em especial a Débora Pires e Eliana Fontes por me

inspirarem como pesquisadoras e por me incentivarem de várias formas a seguir a carreira acadêmica.

A todos os meus amigos fora do mestrado, pelos momentos de desabafo e de diversão, ou pelas conversas aleatórias que me faziam pensar em outras coisas, tudo isso me ajudou de alguma forma a seguir em frente.

Sumário

INTRODUÇÃO GERAL	1
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	6
CAPÍTULO 1: Plantas espontâneas conservam coccinelídeos afidófagos e beneficiam o controle biológico até um determinado limite.	11
Resumo	11
1. Introdução	12
2. Material e Métodos	15
2.1. Áreas de estudo	15
2.2. Efeito da vegetação espontânea sobre as comunidades de coccinelídeos	16
2.3. Controle biológico de afídeos	16
2.4. Análises estatísticas	18
3. Resultados	19
3.1. Comunidade coccinelídeos dentro e fora das áreas de cultivo de brássicas	19
3.2. Uso do habitat por coccinelídeos	21
3.3. Efeito dos predadores sobre o controle biológico de afídeos	25
4. Discussão	28
5. Referências Bibliográficas	35
CHAPTER 2: Intraguild predation of immatures and habitat structure modulates the oviposition behavior of aphidophagous predators.	46
Abstract	46
1. Introduction	47
2. Material and Methods	49
2.1. Insects and plants	49
2.2. Predator effect on the population growth of aphids.....	50
2.3. Intraguild predation.....	52
2.4. Oviposition patterns	52
2.5. Statistical analyses	53
3. Results	55
3.1. Habitat structure affect the predation and the foraging behavior of predators	55
3.2. Habitat structure and prey density mediates intraguild predation	57
3.3. Oviposition site selection by heterospecific in different habitats	60
4. Discussion	64
5. References	68
CONCLUSÃO GERAL	76
ANEXOS	79

RESUMO GERAL

As interações entre predadores, herbívoros, e plantas, são especialmente importantes em agroecossistemas, podendo determinar a produtividade desses sistemas. No contexto agrícola, as interações que ocorrem entre predadores podem interferir na supressão populacional de pragas. Assim, os predadores afidófagos, especialmente os coccinelídeos, são bons modelos para compreender tais interações. Isso porque, devido a distribuição agregada dos afídeos no tempo e no espaço, muitas espécies de predadores afidófagos, como os coccinelídeos, exploram esse recurso simultaneamente, aumentando a possibilidade de interações negativas entre elas. O manejo do habitat, através da diversificação vegetal, parece favorecer as populações de coccinelídeos em áreas agrícolas. A diversidade vegetal pode ser aumentada pela manutenção das plantas espontâneas próximo as áreas cultivadas, e também pelo do consórcio de culturas. Ambas são técnicas bastante utilizadas em sistemas orgânicos de cultivo. Para ampliar o conhecimento ecológico a respeito do papel da diversificação vegetal sobre o controle biológico de pragas em agroecossistemas, o principal objetivo dessa dissertação foi compreender as interações que ocorrem entre predadores afidófagos em cultivos diversificados. Para isso, essa dissertação foi organizada em dois capítulos. O primeiro capítulo buscou responder como as plantas espontâneas podem afetar a conservação e o uso de habitat por coccinelídeos afidófagos e o controle biológico de afídeos no cultivo. Foi observado que a diversificação vegetal atua diretamente sobre a provisão de alimento e presas alternativas e refúgio, e favorece a coexistências entre as espécies. Isso resultou em um aumento na abundância e diversidade de coccinelídeos nos cultivos. No entanto, o controle das populações de afídeos só foi possível até uma certa densidade de afídeos por planta. Outro fator que contribuiu para a diminuição do controle de afídeos foi a emigração de afídeos vindos de cultivos adjacentes. Tudo isso indica que para o controle de afídeos ser efetivo, é preciso também promover a coexistência de coccinelídeos com outros predadores afidófagos. No segundo capítulo, foi investigada a interação entre duas espécies de predadores afidófagos em laboratório, para compreender os mecanismos que promovem a coexistência entre elas em cultivos consorciados. Observamos que a coexistência entre um coccinelídeo e um crisopídeo pode ser promovida devido a redução da predação intraguilda entre eles. A diversidade vegetal promovida pelo consórcio mudou a estrutura e complexidade do habitat favorecendo a coexistência de predadores afidófagos, inclusive filogeneticamente distintos. A diversidade vegetal pode atuar indiretamente sobre o controle biológico ao reduzir a força de interações negativas entre as espécies. Isso possibilita que haja uma maior coexistência entre as espécies e, conseqüentemente, uma maior abundância de predadores afidófagos. Sendo assim, compreender as interações ecológicas é fundamental para estabelecer uma relação funcional entre biodiversidade e provisão de serviços ecossistêmicos para contribuir com a agricultura sustentável em longo prazo.

Palavras-chave: controle biológico conservativo, consórcio de culturas, competição, predação intraguilda, uso de habitat, Coccinellidae, agroecologia, serviços ecossistêmicos, plantas espontâneas.

ABSTRACT

The interactions among predators, herbivores, and plants are especially important in agroecosystems and can determine these systems' productivity. In the agricultural context, the interactions among predators may interfere with pest population suppression. Therefore, aphidophagous predators, especially coccinellids, are good models to understand such interactions. That is because due to the clumped distribution of aphids in time and space, many species of aphidophagous predators like coccinellids explore the same resource simultaneously, increasing the possibility of negative interactions among them. Habitat management through vegetation diversification seems to favor coccinellid populations in agricultural areas. The vegetation diversity can be increased by maintaining non-crop plants near the cropped areas and also by intercropping. Both strategies are widely used in organic cropping systems. In order to increase the ecological knowledge about the role of plant diversification on the biological control of pests in agroecosystems, this dissertation's main objective was to understand the interactions between aphidophagous predators in diversified crops. To do this, this dissertation was divided into two chapters. The first chapter seeks to answer how non-crop plants in brassica fields could affect the conservation and habitat use by aphidophagous coccinellids and the biological control of aphids in the crop. It was observed that the vegetation diversification acts directly over the provision of food and alternative prey, of safer sites to oviposition and pupation, and favors species coexistence. This resulted in an increase in the abundance and diversity of coccinellids. However, the aphid population control was only possible until a certain density of aphids per plant, where predators are only able to consume a certain amount of prey. Another factor contributing to the reduction in aphid control was the emigration of aphids from adjacent crops, apparently contributing to their population growth. All of this indicates that for aphid control to be effective, it is also necessary to promote coccinellids' coexistence with other aphidophagous predators. The second chapter investigated the interactions among two species of aphidophagous predators in the laboratory to understand the mechanisms that promote their coexistence in complex habitats. We observed that the coexistence between a coccinellid and a lacewing could be promoted due to reduced intraguild predation between them. The vegetation diversity provided in complex habitats changed habitat structure and complexity, favoring aphidophagous predators' coexistence, phylogenetically distant from each other. Therefore, the vegetation diversity can act indirectly on biological control by reducing the strength of negative interactions among species, such as resource competition and intraguild predation. This allows the coexistence of more species and consequently a greater abundance of aphidophagous predators that can act in their prey suppression. Hence, understanding the ecological interactions is fundamental to establish a functional relationship between biodiversity and the provision of ecosystem services to contribute to sustainable agriculture in the long term.

Keywords: conservation biological control, intercropping, competition, intraguild predation, habitat use, Coccinellidae, agroecology, ecosystem services, non-crop plant.

INTRODUÇÃO GERAL

A intensificação e expansão da agricultura são atualmente as principais causas da perda de biodiversidade no mundo (Kehoe *et al.*, 2017; Lanz *et al.*, 2018). Aproximadamente 40% da superfície do planeta está ocupada por pastos e terras agrícolas. Essas mudanças no uso da terra têm efeitos negativos severos sobre a manutenção dos serviços ecossistêmicos providos pela biodiversidade (Foley *et al.*, 2005; Ellis & Ramankutty, 2008). As práticas agrícolas atuais são baseadas no amplo uso de pesticidas químicos, que têm sido associados a impactos negativos na saúde humana, na biodiversidade e nos ecossistemas terrestres e aquáticos (Goulson *et al.*, 2013; Pimentel, 2014; Goulson, 2014; Kim *et al.*, 2017). Além disso, as comunidades de plantas se tornam cada vez mais simplificadas devido a adoção de monoculturas e controle de plantas espontâneas indesejáveis ao agricultor (Landis, 2017). Logo, um dos maiores problemas da intensificação agrícola é que ela leva a simplificação das paisagens e a perda da biodiversidade, que conseqüentemente provoca a perda de serviços ecossistêmicos, podendo reduzir a resiliência dos sistemas (Landis, 2017).

A agricultura orgânica pode beneficiar a biodiversidade de diferentes grupos taxonômicos, pois é mais dependente da utilização e da manutenção dos serviços ecossistêmicos (Bengtsson *et al.*, 2005). Portanto, a agricultura orgânica é uma alternativa mais sustentável do que a agricultura convencional, além de ser capaz de contribuir substancialmente para suprir as necessidades globais por alimento (Badgley *et al.*, 2007; Sandhu *et al.*, 2010). Além disso, os solos, que são importantes recursos para a produção agrícola, apresentam maiores níveis de carbono, melhor qualidade e menos erosão, em áreas de cultivo orgânicos, quando comparados aos solos de cultivos convencionais (Gattinger *et al.*, 2012; Lynch *et al.*, 2012). Tudo isso mostra que a agricultura orgânica pode ser de fato uma alternativa sustentável de longo prazo para a produção de alimentos. Mas ainda assim, a maior parte dos agroecossistemas no mundo são dominados pelo cultivo de monoculturas, o que favorece as populações de insetos herbívoros (Sujii *et al.*, 2010). Isso reforça a necessidade da manutenção da biodiversidade dentro do contexto agrícola, e que o favorecimento da biodiversidade na agricultura deve passar por uma mudança de paradigma, onde o uso de produtos para o manejo de pragas seja substituído por alternativas mais sustentáveis, como o controle biológico de pragas. Dessa forma, o foco deve ser voltado principalmente para os processos que mediam a produção agrícola e sua interação com a biodiversidade (Togni *et al.*, 2019). Sendo assim, existe a necessidade de entender melhor as interações que ocorrem nos agroecossistemas a partir de uma perspectiva ecológica.

O controle biológico é um serviço ecossistêmico relevante que deve ser conservado em agroecossistemas visando sua sustentabilidade em longo prazo, através da conservação da biodiversidade (Fiedler *et al.*, 2008; Bengtsson, 2015). Existem três estratégias de controle biológico que variam em relação a sua finalidade. O controle biológico clássico consiste na importação e liberação de organismos fora de sua distribuição natural, com o objetivo de controlar espécies praga exóticas e visam o estabelecimento do inimigo natural a partir de uma relação densidade-dependente com a praga (Howarth, 1991). O controle biológico aumentativo é uma estratégia onde os inimigos naturais são criados massalmente em laboratório, para serem periodicamente liberados em grandes quantidades, sem visar seu estabelecimento em longo prazo (Van Lenteren & Bueno, 2003). Já o controle biológico conservativo, tem como foco principal a manipulação do agroecossistema e das práticas culturais adotadas para beneficiar e aumentar os inimigos naturais já presentes na área, de modo a atuar sobre uma ou múltiplas espécies praga simultaneamente (Hajek, 2018). A introdução de inimigos naturais exóticos para atuar no controle biológico de pragas têm levado a invasões de espécies exóticas em diversos locais, inclusive tendo sido relacionadas a extinção e deslocamento de algumas espécies (e.g., Howarth, 1991; Kuris, 2003; Evans, 2004; Soares, 2008; Grez *et al.*, 2016).

Dentre esses métodos de controle biológico (clássico, aumentativo e conservativo), o controle biológico conservativo, através do manejo do habitat, é o único capaz de atuar na redução da população de pragas, e ainda fornecer diversos outros tipos de serviços ecossistêmicos, além de ter a vantagem de poder ser integrado com outras estratégias de controle biológico e de manejo ecológico de pragas (Fiedler *et al.*, 2008). A agricultura orgânica é um contraponto a agricultura convencional, pois além de não utilizar os pesticidas ela pode ser fundamentada no favorecimento da biodiversidade para atuar no controle de pragas (Bengtsson *et al.*, 2005). No entanto, pelo fato de não ser permitido o uso de produtos químicos ela é dependente da provisão de diversos serviços ecossistêmicos (Togni *et al.*, 2019). Nesse sentido, o uso de estratégias como o controle biológico é uma alternativa adequada para o controle de pragas em cultivos orgânicos.

Uma das práticas mais utilizadas em estratégias de controle biológico conservativo é o aumento planejado da diversidade vegetal nos agroecossistemas (Barbosa, 1998; Gurr *et al.*, 2003). A diversidade de plantas em áreas de cultivo pode manter populações de predadores e parasitoides, e esses podem atuar sobre as populações de herbívoros (Wilkinson & Landis 2005; Balzan & Moonen, 2014). Além disso, a diversidade vegetal contribui para o equilíbrio da diversidade da fauna e da microfauna e, como consequência melhora a estabilidade nos agroecossistemas (de Oliveira *et al.*, 2007). Mas não basta apenas aumentar a diversidade de

plantas nos cultivos, pois nem sempre o simples aumento da diversidade vegetal leva a um incremento do controle biológico, podendo haver inclusive um efeito negativo nesse serviço, dependendo da estratégia (Letourneau *et al.*, 2011). Isso porque o aumento da diversidade vegetal deve levar em consideração a diversidade de interações que ocorre entre os organismos, e manter espécies de plantas que sejam capazes de sustentar os inimigos naturais, sem promover interações negativas entre eles como a predação intraguildd, competição ou dificuldade de encontro da presa (Altieri, 1999; Gurr *et al.*, 2012).

Existem múltiplas estratégias para o aumento da diversidade vegetal em ambientes agrícolas. Duas delas destacam-se em relação ao número de estudos e praticidade de implementação (Letourneau *et al.*, 2011): o uso de plantas espontâneas e o consórcio de culturas. Por exemplo, o consórcio de culturas com coentro tem se mostrado uma boa estratégia para atrair e aumentar a abundância e diversidade de inimigos naturais (Medeiros *et al.*, 2009; Togni *et al.*, 2016). O consórcio de culturas pode resultar em aumento da produtividade por unidade de área cultivada, maior eficiência no uso de recursos como solo, água, luz, nutrientes e mão de obra (Sediyama *et al.*, 2014). A abundância de predadores afidófagos, como coccinélídeos e crisopídeos, pode ser aumentada em cultivos associados a plantas espontâneas ou consorciados com coentro (Resende, 2010; Amaral *et al.*, 2013). Isso porque a diversidade vegetal aumenta a complexidade estrutural do habitat, e com isso pode diminuir as interações negativas entre espécies competidoras, promovendo a coexistência entre elas (Polis *et al.*, 1989; Finke & Denno, 2002; Pozzebon *et al.*, 2015). Uma importante vantagem do uso de plantas espontâneas está na facilidade de manejo e implementação, uma vez que elas nascem de forma espontânea, o agricultor não precisa plantá-las. Além disso, as plantas espontâneas não representam um custo a mais para o agricultor, visto que não é preciso comprar sementes ou mudas.

Ambientes agrícolas são capazes de sustentar uma quantidade considerável de potenciais interações entre os organismos, apesar de mais simples que ambientes naturais. É esperado que haja interferência entre predadores da mesma guilda, como por exemplo os predadores afidófagos, que possuem necessidades semelhantes de habitats e recursos (e.g. Brown *et al.*, 2015; Castro-Guedes *et al.*, 2020). Por exemplo, interações negativas entre espécies de predadores como a predação intraguildd, que por sua vez podem reduzir a supressão de pragas (Snyder & Ives, 2001; Finke & Denno, 2002). A predação intraguildd parece ser uma das principais forças que influenciam a estrutura e a dinâmica das guildas de afidófagos (Lucas *et al.*, 2005). Porém, a provisão de habitats estruturalmente mais complexos pelo uso de estratégias como a consorciação de culturas pode diminuir a força dessa interação (Finke &

Denno, 2006; Janssen *et al.*, 2007). É comum a ocorrência de predação intraguilda envolvendo coccinelídeos afidófagos, principalmente entre espécies filogeneticamente próximas (Giorgi *et al.*, 2009), mas também entre coccinelídeos e crisopídeos que são filogeneticamente mais distantes (Phoofolo & Obrycki, 1998; Michaud & Grant, 2003).

Coccinelídeos e crisopídeos (ambos predadores afidófagos) são importantes agentes de controle biológico de afídeos, que são pragas agrícolas importantes e ambos geralmente participam de inúmeras interações ecológicas e comportamentais mediadas pela presença de presas e pela diversidade vegetal (Canard *et al.*, 2001; Volkl *et al.*, 2007). Suas populações podem ser beneficiadas pelo uso do controle biológico conservativo, que pode aumentar a abundância e diversidade dos coccinelídeos através da diversificação vegetal (Burgio *et al.*, 2004; Amaral *et al.*, 2013; Yang *et al.*, 2019). O controle biológico conservativo também pode beneficiar espécies de crisopídeos, através do fornecimento de alimentos alternativos como honeydew e pólen (Villa *et al.*, 2016, Resende *et al.*, 2017). Contudo, as interações que ocorrem entre os inimigos naturais dentro de sistemas agrícolas podem influenciar o sucesso do controle biológico de pragas. E a diversidade vegetal aumenta essas interações, podendo também aumentar as chances de a presa evitar a predação (Haddad *et al.*, 2011). Isso mostra que os organismos podem responder de formas distintas a diversificação vegetal, e que os mecanismos envolvidos em tais respostas ainda não são bem compreendidos.

Sendo assim, o objetivo desse trabalho foi compreender as interações que ocorrem entre predadores em sistemas de cultivos diversificados. E como a diversidade vegetal atua sobre o controle biológico de afídeos prestado por esses predadores, através da mediação das interações entre plantas, herbívoros e inimigos naturais em sistemas tri-tróficos. Os coccinelídeos foram escolhidos como predadores modelo nesta dissertação, pois estão entre os organismos mais abundantes e conspícuos dentro da guilda de predadores afidófagos. Isso permitiu observar interações de diferentes naturezas que podem auxiliar no entendimento de como a diversidade vegetal pode contribuir para a conservação de inimigos naturais relevantes e para a provisão do controle biológico. Para responder a este objetivo, a dissertação foi dividida em dois capítulos. No capítulo 1, foi avaliado a abundância, diversidade e uso de habitat por coccinelídeos afidófagos em cultivos orgânicos de brássicas, e o serviço de controle biológico prestado por eles. O objetivo desse capítulo foi avaliar como a diversidade vegetal, provida pelas plantas espontâneas, pode favorecer a coexistência entre espécies de coccinelídeos afidófagos e favorecer o controle de afídeos. No capítulo 2, foi avaliada a predação intraguilda entre dois predadores afidófagos (coccinelídeo e crisopídeo) em um sistema de cultivo de couve consorciado com coentro. O objetivo desse capítulo foi entender os mecanismos que podem

levar a coexistência entre essas espécies, como a predação intraguilda pode afetar o controle biológico de afídeos, e como a diversidade do habitat pode influenciar essas interações e seus impactos nas populações de presas.



Fig. 1. Fluxograma com as principais hipóteses relacionadas ao primeiro capítulo dessa dissertação.

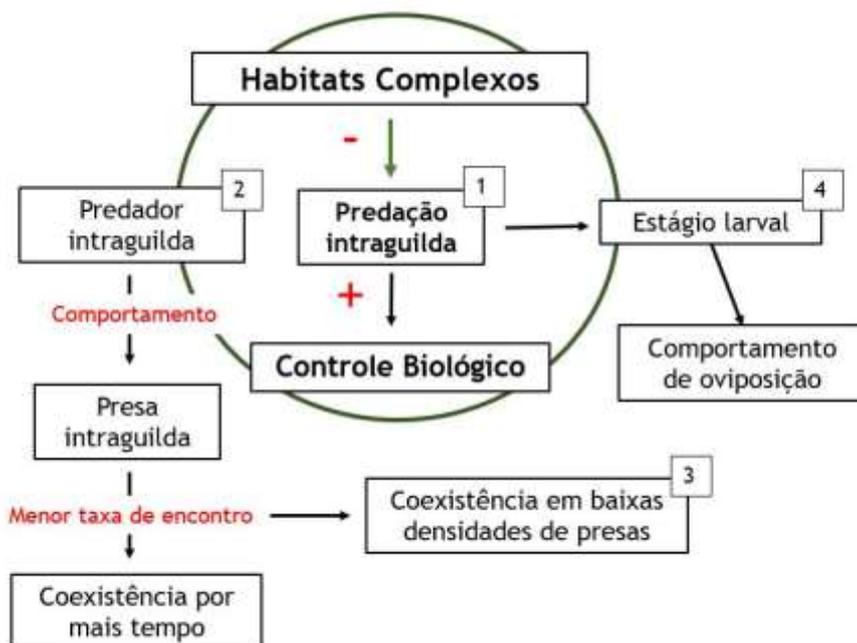


Fig. 2. Fluxograma com as principais hipóteses relacionadas ao segundo capítulo dessa dissertação.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Altieri, M. A. (1999). The ecological role of biodiversity in agroecosystems. Invertebrate biodiversity as bioindicators of sustainable landscapes. Elsevier, 19-31.
- Amaral, D. S., Venzon, M., Duarte, M. V., Sousa, F. F., Pallini, A., & Harwood, J. D. (2013). Non-crop vegetation associated with chili pepper agroecosystems promote the abundance and survival of aphid predators. *Biological Control*, 64(3), 338-346.
- Badgley, C., Moghtader, J., Quintero, E., Zakem, E., Chappell, M. J., Aviles-Vazquez, K., ... & Perfecto, I. (2007). Organic agriculture and the global food supply. *Renewable agriculture and food systems*, 86-108.
- Balzan, M. V., & Moonen, A. C. (2014). Field margin vegetation enhances biological control and crop damage suppression from multiple pests in organic tomato fields. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 150(1), 45-65.
- Barbosa, P. A. (1998). Conservation biological control. *Elsevier*.
- Bengtsson, J. (2015). Biological control as an ecosystem service: partitioning contributions of nature and human inputs to yield. *Ecological Entomology*, 40, 45-55.
- Bengtsson, J., Ahnström, J., & Weibull, A. C. (2005). The effects of organic agriculture on biodiversity and abundance: a meta-analysis. *Journal of applied ecology*, 42(2), 261-269.
- Brown, P. M. J., Ingels, B., Wheatley, A., Rhule, E. L., De Clercq, P., Van Leeuwen, T., & Thomas, A. (2015). Intraguild predation by *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) on native insects in Europe: molecular detection from field samples. *Entomological science*, 18(1), 130-133.
- Burgio, G., Ferrari, R., Pozzati, M., & Boriani, L. (2004). The role of ecological compensation areas on predator populations: an analysis on biodiversity and phenology of Coccinellidae (Coleoptera) on non-crop plants within hedgerows in Northern Italy. *Bulletin of Insectology*, 57, 1-10.
- Canard, M., McEwen, P., New, T., & Whittington, A. (2001). Natural food and feeding habits of lacewings. *Lacewings in the crop environment*, 116-129.
- Castro-Guedes, C. F. D., Almeida, L. M. D., & Moura, M. O. (2020). Asymmetric intraguild predation of *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera: Coccinellidae) on a native Coccinellidae guild. *Revista Brasileira de Entomologia*, 64(1).

- de Oliveira, M. F., Karam, D., Cruz, J. C., Corrêa, T., da Costa, C., Filho, I. A. P., ... & Queiroz, L. R. (2007). Plantas espontâneas e produção orgânica. Embrapa Milho e Sorgo- Comunicado Técnico (INFOTECA-E).
- Ellis, E. C., & Ramankutty, N. (2008). Putting people in the map: anthropogenic biomes of the world. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 6(8), 439-447.
- Evans, E. W. (2004). Habitat displacement of North American ladybirds by an introduced species. *Ecology*, 85(3), 637-647.
- Fiedler, A. K., Landis, D. A., & Wratten, S. D. (2008). Maximizing ecosystem services from conservation biological control: the role of habitat management. *Biological control*, 45(2), 254-271.
- Finke, D. L., & Denno, R. F. (2002). Intraguild predation diminished in complex-structured vegetation: implications for prey suppression. *Ecology*, 83(3), 643-652.
- Finke, D. L., & Denno, R. F. (2006). Spatial refuge from intraguild predation: implications for prey suppression and trophic cascades. *Oecologia*, 149(2), 265-275.
- Foley, J. A., DeFries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., ... & Snyder, P. K. (2005). Global consequences of land use. *science*, 309(5734), 570-574.
- Gattinger, A., Muller, A., Haeni, M., Skinner, C., Fliessbach, A., Buchmann, N., ... & Niggli, U. (2012). Enhanced top soil carbon stocks under organic farming. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(44), 18226-18231.
- Giorgi, J. A., Vandenberg, N. J., McHugh, J. V., Forrester, J. A., Ślipiński, S. A., Miller, K. B., ... & Whiting, M. F. (2009). The evolution of food preferences in Coccinellidae. *Biological Control*, 51(2), 215-231.
- Goulson, D. (2013). An overview of the environmental risks posed by neonicotinoid insecticides. *Journal of Applied Ecology*, 50(4), 977-987.
- Goulson, D. (2014). Pesticides linked to bird declines. *Nature*, 511(7509), 295-296.
- Grez, A. A., Zaviezo, T., Roy, H. E., Brown, P. M., & Bizama, G. (2016). Rapid spread of *Harmonia axyridis* in Chile and its effects on local coccinellid biodiversity. *Diversity and Distributions*, 22(9), 982-994.

- Gurr, G. M., Wratten, S. D., & Luna, J. M. (2003). Multi-function agricultural biodiversity: pest management and other benefits. *Basic and Applied Ecology*, 4(2), 107-116.
- Gurr, G. M., Wratten, S. D., & Snyder, W. E. (2012). Biodiversity and insect pests: key issues for sustainable management. *John Wiley & Sons*.
- Haddad, N. M., Crutsinger, G. M., Gross, K., Haarstad, J., & Tilman, D. (2011). Plant diversity and the stability of foodwebs. *Ecology letters*, 14(1), 42-46.
- Hajek, A. E., & Eilenberg, J. (2018). Natural enemies: an introduction to biological control. *Cambridge University Press*.
- Howarth, F. G. (1991). Environmental impacts of classical biological control. *Annual review of entomology*, 36(1), 485-509.
- Janssen, A., Sabelis, M. W., Magalhães, S., Montserrat, M., & Van der Hammen, T. (2007). Habitat structure affects intraguild predation. *Ecology*, 88(11), 2713-2719.
- Kehoe, L., Romero-Muñoz, A., Polaina, E., Estes, L., Kreft, H., & Kuemmerle, T. (2017). Biodiversity at risk under future cropland expansion and intensification. *Nature ecology & evolution*, 1(8), 1129-1135.
- Kim, K. H., Kabir, E., & Jahan, S. A. (2017). Exposure to pesticides and the associated human health effects. *Science of the Total Environment*, 575, 525-535.
- Kuris, A. M. (2003). Did biological control cause extinction of the coconut moth, *Levuana iridescens*, in Fiji?. *Marine Bioinvasions: Patterns, Processes and Perspectives*, 133-141. *Springer*, Dordrecht.
- Landis, D. A. (2017). Designing agricultural landscapes for biodiversity-based ecosystem services. *Basic and Applied Ecology*, 18, 1-12.
- Lanz, B., Dietz, S., & Swanson, T. (2018). The expansion of modern agriculture and global biodiversity decline: an integrated assessment. *Ecological Economics*, 144, 260-277.
- Letourneau, D. K., Armbrrecht, I., Rivera, B. S., Lerma, J. M., Carmona, E. J., Daza, M. C., ... & Trujillo, A. R. (2011). Does plant diversity benefit agroecosystems? A synthetic review. *Ecological applications*, 21(1), 9-21.
- Lucas, É. (2005). Intraguild predation among aphidophagous predators. *European Journal of Entomology*, 102(3), 351-364.

- Lynch, D. H., Halberg, N., & Bhatta, G. D. (2012). Environmental impact of organic agriculture in temperate regions. *CAB Review*, 7(10).
- Medeiros, M. A., Sujii, E. R., & Morais, H. C. (2009). Effect of plant diversification on abundance of South American tomato pinworm and predators in two cropping systems. *Horticultura Brasileira*, 27(3), 300-306.
- Michaud, J. P., & Grant, A. K. (2003). Intraguild predation among ladybeetles and a green lacewing: do the larval spines of *Curinus coeruleus* (Coleoptera: Coccinellidae) serve a defensive function?. *Bulletin of entomological research*, 93(6), 499.
- Phoofolo, M. W., & Obrycki, J. J. (1998). Potential for intraguild predation and competition among predatory Coccinellidae and Chrysopidae. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 89(1), 47-55.
- Pimentel, D., & Burgess, M. (2014). Environmental and economic costs of the application of pesticides primarily in the United States. *Integrated pest management*, 47-71. Springer, Dordrecht.
- Polis, G. A., Myers, C. A., & Holt, R. D. (1989). The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Annual review of ecology and systematics*, 20(1), 297-330.
- Pozzebon, A., Loeb, G. M., & Duso, C. (2015). Role of supplemental foods and habitat structural complexity in persistence and coexistence of generalist predatory mites. *Scientific reports*, 5(1), 1-13.
- Resende, A. L. S., Souza, B., Ferreira, R. B., & Aguiar-Menezes, E. L. (2017). Flowers of Apiaceous species as sources of pollen for adults of *Chrysoperla externa* (Hagen) (Neuroptera). *Biological Control*, 106, 40-44.
- Resende, A. L. S., Viana, A. J. D. S., Oliveira, R. J., Aguiar-Menezes, E. D. L., Ribeiro, R. D. L., Ricci, M. D. S., & Guerra, J. G. M. (2010). Consórcio couve-coentro em cultivo orgânico e sua influência nas populações de joaninhas. *Horticultura brasileira*, 28(1), 41-46.
- Sandhu, H. S., Wratten, S. D., & Cullen, R. (2010). Organic agriculture and ecosystem services. *Environmental science & policy*, 13(1), 1-7.
- Sediyama, M. A. N., Santos, I. C. D., & Lima, P. C. D. (2014). Cultivo de hortaliças no sistema orgânico. *Revista Ceres*, 61, 829-837.

- Snyder, W. E., & Ives, A. R. (2001). Generalist predators disrupt biological control by a specialist parasitoid. *Ecology*, 82(3), 705-716.
- Soares, A. O., Borges, I., Borges, P. A., Labrie, G., & Lucas, E. (2008). *Harmonia axyridis*: What will stop the invader?. *BioControl*, 53(1), 127-145.
- Sujii, E. R., Venzon, M., Medeiros, M. A., Pires, C. S. S., & Togni, P. H. B. (2010). Práticas culturais no manejo de pragas na agricultura orgânica. Controle alternativo de pragas e doenças na agricultura orgânica. EPAMIG, Viçosa, 143-168.
- Togni, P. H. B., Venzon, M., Lagôa, A. C. G., & Sujii, E. R. (2019). Brazilian legislation leaning towards fast registration of biological control agents to benefit organic agriculture. *Neotropical entomology*, 48(2), 175-185.
- Togni, P. H., Venzon, M., Muniz, C. A., Martins, E. F., Pallini, A., & Sujii, E. R. (2016). Mechanisms underlying the innate attraction of an aphidophagous coccinellid to coriander plants: Implications for conservation biological control. *Biological Control*, 92, 77-84.
- Van Lenteren, J. C., & Bueno, V. H. (2003). Augmentative biological control of arthropods in Latin America. *BioControl*, 48(2), 123-139.
- Villa, M., Santos, S. A., Benhadi-Marín, J., Mexia, A., Bento, A., & Pereira, J. A. (2016). Life-history parameters of *Chrysoperla carnea* s.l. fed on spontaneous plant species and insect honeydews: importance for conservation biological control. *BioControl*, 61(5), 533-543.
- Volkl, W., Mackauer, M., Pell, J. K., Brodeur, J. 2007. Predators, parasitoids and pathogens. Aphids as Crop Pests. *CAB International*, Cambridge, Massachusetts.
- Wilkinson, T. K., & Landis, D. A. (2005). Habitat diversification in biological control: the role of plant resources. *Plant Provided Food and Plant-Carnivore Mutualism*, 305-325. *Cambridge University Press*, Cambridge, UK.
- Yang, L., Xu, L., Liu, B., Zhang, Q., Pan, Y., Li, Q., ... & Lu, Y. (2019). Non-crop habitats promote the abundance of predatory ladybeetles in maize fields in the agricultural landscape of northern China. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 277, 44-52.

CAPÍTULO 1

Plantas espontâneas conservam coccinelídeos afidófagos e beneficiam o controle biológico até um determinado limite

Resumo

Em agroecossistemas, as plantas espontâneas podem prover múltiplas funções, como presas, recursos florais (pólen e néctar) e abrigo para os inimigos naturais de pragas agrícolas. É provável que o aumento da diversidade vegetal no habitat, pela manutenção dessas plantas, possa promover a coexistência entre coccinelídeos, contribuindo para o controle biológico. O objetivo deste estudo foi investigar como as plantas espontâneas presentes dentro e fora das áreas de cultivo de brássicas afetam a comunidade de coccinelídeos e o controle biológico de afídeos. Foram selecionadas 10 propriedades produtoras de brássicas orgânicas no Distrito Federal, onde adultos, larvas, pupas e ovos de coccinelídeos foram amostrados por meio de coleta direta nas brássicas e plantas espontâneas. Também foi registrada a presença de afídeos e flores nessas plantas. O controle biológico nas propriedades foi avaliado, a partir de um experimento com sacolas de exclusão. A abundância de coccinelídeos foi semelhante dentro e fora dos cultivos, mas algumas espécies foram mais associadas as brássicas e outras as plantas espontâneas. A presença de plantas espontâneas dentro e fora do cultivo aumentou a diversidade de espécies presentes na área, e houve uma separação no uso das plantas espontâneas entre as espécies. As plantas espontâneas disponibilizaram aos coccinelídeos habitats adequados, com recursos (flores) e presas (afídeos) alternativas e abrigo para larvas e adultos. Foi verificado que os coccinelídeos utilizam amplamente o habitat, mas as larvas e ovos estão geralmente associadas a proximidade com as presas. As plantas espontâneas serviram como sítios de empupação das espécies, próximas a área plantada. Isso pode ter possibilitado uma diminuição nas interações competitivas entre as espécies, aumentando a abundância de coccinelídeos e possibilitando a coexistência de mais espécies. O controle biológico de afídeos foi eficiente somente até uma certa densidade de afídeos por planta (cerca de 100). O aumento na abundância de coccinelídeos, a partir de um certo ponto, foi associado a uma diminuição do controle de afídeos. Isso sugere que os coccinelídeos não são capazes de controlar sozinho grandes infestações de afídeos. As plantas espontâneas atuaram indiretamente sobre o controle biológico de afídeos ao diminuir as interações negativas entre os coccinelídeos, aumentando a abundância deles no cultivo.

Palavras-chave: Coccinellidae, coexistência, nicho, diversidade vegetal, serviços ecossistêmicos, plantas espontâneas, controle biológico conservativo.

1. Introdução

Os padrões de coexistência das espécies dentro das comunidades dependem, em algum grau, da diferenciação ou partição de nichos entre elas (Hutchinson, 1957; Dyer *et al.*, 2007; Adler *et al.*, 2013). Fatores como competição, risco de predação e diferenças na história de vida entre as espécies também são importantes para promover a coexistência entre as espécies no mesmo habitat (HilleRisLambers *et al.*, 2012; Levine *et al.*, 2017; Pringle *et al.*, 2019). Isso porque espécies competindo por um mesmo recurso limitante não podem coexistir indefinidamente (Hart *et al.*, 2017). Em um ambiente espacialmente heterogêneo as espécies podem se especializar no uso de diferentes manchas dentro dos habitats ou na exploração de recursos distintos de modo a permitir a coexistência entre elas (Chesson, 2000). Contudo, a coexistência de espécies competidoras na comunidade depende de que a competição intraespecífica seja mais forte que a competição interespecífica (Amarasekare, 2003). Caso contrário, as espécies que são competidoras superiores podem levar a exclusão competitiva das competidoras inferiores, aumentando a dominância das espécies dentro das comunidades (Gardiner *et al.*, 2011; Gao & Reitz, 2017). A coexistência das espécies nas comunidades é fundamental para manutenção da biodiversidade e para a provisão de diversos serviços ecossistêmicos. Alguns desses serviços ecossistêmicos são indispensáveis para atividades como a agricultura, especialmente em regiões biodiversas como os trópicos (Levine *et al.*, 2017; Jiao *et al.*, 2020).

Em agroecossistemas, um dos serviços ecossistêmicos relevantes que pode depender da coexistência de múltiplas espécies na comunidade é o controle biológico (González-Chang *et al.*, 2016; Snyder, 2019). O controle biológico é um importante serviço ecossistêmico que traz benefícios para a produção agrícola (Bengtsson, 2015), sendo uma das principais alternativas ao uso de pesticidas químicos na atualidade (Jactel *et al.*, 2019). Em geral, a biodiversidade de insetos predadores e parasitoides se relaciona de forma positiva com as funções ecológicas que asseguram o fornecimento deste serviço ecossistêmico (Benayas *et al.*, 2009), especialmente em regiões tropicais (Crespo-Pérez *et al.*, 2020). A manutenção dessas espécies em agroecossistemas depende então do fornecimento de recursos como hospedeiros, presas ou alimentos alternativos e suplementares, além de locais de refúgio (Landis *et al.*, 2000; Bianchi & van der Werf, 2004; Janssen & Sabelis, 2015; Gontijo, 2019). Portanto, a manipulação do habitat a partir de estratégias de controle biológico conservativo pode ser essencial para manter essas espécies benéficas e prover o serviço de controle biológico (Begg *et al.*, 2017). Esses recursos podem ser aumentados em habitats que disponibilizam uma maior diversidade

vegetacional, estabilidade temporal e capacidade de abrigo, beneficiando as populações de inimigos naturais (Letourneau, 2011).

Coccinelídeos são amplamente utilizados em diferentes estratégias de controle biológico de insetos de corpo mole, sendo os principais predadores de pulgões praga (Volkl *et al.*, 2007). Suas populações são limitadas pela disponibilidade de presas (Borges *et al.*, 2011), e várias espécies exploram o mesmo recurso simultaneamente, frequentemente se envolvendo em interações competitivas (Hodek *et al.* 2012, Noppe *et al.* 2012). É então esperado que ocorra alta sobreposição de nicho entre as espécies, afetando a composição e estrutura de suas comunidades (e.g. Comont *et al.*, 2014; Bahlai *et al.*, 2015; Masetti *et al.*, 2018). A intensificação agrícola, urbanização e degradação dos habitats resultantes dessas mudanças no uso do solo, são importantes causas de alterações nas comunidades de coccinelídeos (Honek *et al.*, 2017). A disponibilidade de diferentes tipos de presas e outros recursos dentro de sistemas agrícolas, pode fazer com que a competição intraespecífica seja mais importante do que a interespecífica, favorecendo a coexistência de coccinelídeos predadores (Rocca *et al.*, 2017).

No Distrito Federal, os principais coccinelídeos (Coleoptera: Coccinellidae) encontrados em produções orgânicas de hortaliças são *Hippodamia convergens* (Guerin-Meneville), *Eriopis connexa* (Germar), *Cycloneda sanguinea* (L.) e a espécie invasora exótica *Harmonia axyridis* (Pallas) (Hartereiten-Souza *et al.*, 2012). Essas espécies encontram-se geralmente associadas aos pulgões (Hemiptera: Aphididae) *Myzus persicae* (Sulzer), *Brevicoryne brassicae* (L.), *Aphis gossypii* (Glover) e *Uroleucon* spp. (Sicsú *et al.*, 2015). O fornecimento de habitats mais diversificados pode mitigar os efeitos negativos das interações competitivas entre os coccinelídeos. Por exemplo, plantas não cultivadas (espontâneas) dentro e em volta de cultivos de pimenta forneceu pólen e néctar — recursos complementares e suplementares — e presas alternativas, para diversos grupos de predadores afidófagos, o que teve um efeito direto na abundância desses grupos (Amaral *et al.*, 2013). Então, a combinação de presas nos cultivos com a provisão de recursos providos pelas plantas espontâneas pode potencialmente beneficiar esses insetos. Sistemas orgânicos de cultivo comumente apresentam habitats mais diversificados onde as plantas espontâneas são comuns e podem promover uma maior uniformidade das comunidades de inimigos naturais (Crowder *et al.*, 2010; Snyder, 2019). As populações de inimigos naturais podem ser afetadas pela proporção de habitats não cultivados. Os quais podem favorecer a coexistência de uma maior quantidade de espécies que utilizam recursos distintos dentro do habitat (Bianchi *et al.*, 2006). Por exemplo, áreas de pousio que possuem diversas espécies da vegetação espontânea podem atuar na conservação de

espécies predadoras, que posteriormente se dispersam para as áreas cultivadas e atuam sobre as populações de pragas (Togni *et al.*, 2019b).

Essas evidências demonstram que pode existir uma relação positiva direta entre a conservação da biodiversidade e o fornecimento do controle biológico (Togni *et al.*, 2019a). Em agroecossistemas tropicais, as interações entre inimigos naturais e plantas não cultivadas são contínuas no espaço e no tempo, aumentando a diversidade vegetal do habitat e promovendo a diversidade funcional dos inimigos naturais (Venzon *et al.*, 2019). Possivelmente, esses benefícios estão relacionados a maior complexidade e heterogeneidade existente nesses habitats (Togni *et al.*, 2019a). Nesse sentido, compreender como coccinelídeos afidófagos utilizam os recursos e como ocorre a partição de nicho entre as espécies, pode ajudar a aumentar a efetividade desses predadores no controle biológico de afídeos (Gardiner *et al.*, 2009). Para isso, pode ser útil identificar quais espécies de plantas são encontradas próximo as áreas cultivadas, quais são os afídeos associados a elas, e como os coccinelídeos utilizam esses recursos. Os recursos alimentares não-presas são relevantes para a ecologia nutricional de coccinelídeos (Lundgren, 2009). Plantas espontâneas podem ser fontes de alimentos não-presas, como o pólen e néctar, podendo aumentar a sobrevivência dos coccinelídeos (Togni *et al.*, 2016; He & Sigsgaard, 2019) durante épocas de escassez de presas (Fonseca *et al.*, 2017). Tais informações podem ajudar a avaliar como as plantas espontâneas podem beneficiar as comunidades de coccinelídeos e aumentar a supressão populacional de afídeos nos cultivos.

O objetivo deste estudo foi avaliar como os coccinelídeos afidófagos utilizam as plantas espontâneas presentes nas áreas de cultivo e os possíveis impactos na conservação dessas espécies e na provisão do serviço de controle biológico de afídeos em cultivos orgânicos de brássicas. As plantas espontâneas devem manter os coccinelídeos próximos aos cultivos de brássicas, aumentando a diversidade e abundância das espécies, e servindo como uma fonte ou reservatório de coccinelídeos para os cultivos. Isso deve ser possível devido a essas plantas disponibilizarem recursos e presas alternativas e suplementares (pólen, néctar e afídeos) para os coccinelídeos, além de servirem de abrigo contra predadores. Provavelmente, há uma separação no uso dos recursos pelas espécies, permitindo que mais espécies possam coexistir no mesmo habitat devido a diferenças nas histórias de vida entre as espécies. As plantas espontâneas poderão favorecer o controle biológico se elas não servirem como uma fonte de pragas para as brássicas. Se os coccinelídeos presentes nas plantas espontâneas forem predadores eficientes dos afídeos nas brássicas, espera-se que o aumento de suas abundâncias esteja diretamente relacionado a provisão do controle biológico. Caso contrário, o aumento nas

populações de coccinelídeos levará apenas a um aumento nas interações negativas entre as espécies (e.g., predação intraguilda), e isso poderá comprometer o controle biológico.

2. Material e Métodos

2.1 Áreas de estudo

O estudo foi realizado em 10 propriedades que cultivavam brássicas orgânicas no Distrito Federal (15 ° 46 'S, 47 ° 55' O). As propriedades pertenciam a pequenos produtores ou produtores familiares da região e estavam distantes no mínimo 2 km entre si. Todas as propriedades eram certificadas como produtores orgânicos a no mínimo cinco anos. As propriedades tinham entre 2 e 70 ha aproximadamente, e em média cultivavam 15 tipos de produtos diferentes, em sua maioria hortaliças. Alguns dos produtos utilizados para adubação do solo pelos produtores foram: Yarin, cama de frango, pó de rocha, bokashi, adubação verde com o uso de mucuna (*Mucuna pruriens* L.), milho (*Zea mays* L.) e feijão-de-porco (*Canavalia ensiformis* L.). O manejo de pragas era feito de acordo com a legislação vigente para a produção de orgânicos. Alguns dos produtos usados foram: Dipel (*Bacillus thuringiensis* Berliner), *Trichogramma pretiosum* Riley (Hymenoptera: Trichogrammatidae) e diferentes tipos de caldas. Além disso todos os produtores mantinham faixas de vegetação espontânea próximas ou entre os cultivos de brássicas.

A região desse estudo se encontra inserida no centro do bioma Cerrado, que é o segundo maior bioma brasileiro (2 milhões de km²), mas mais da metade da sua área atualmente é utilizada para atividades agropecuárias e outras (Klink & Machado, 2005; Ferreira *et al.*, 2012). O Cerrado é considerado como um dos 25 hotspots de biodiversidade terrestre mais importantes (Myers *et al.*, 2000). O clima nessa região, segundo a classificação de Köppen-Geiger é predominantemente do tipo Aw, apresentando um inverno seco e um verão quente e úmido (da Silva *et al.*, 2008; Alvares *et al.*, 2013). Especificamente para o Distrito Federal, a precipitação anual varia entre 1.500 mm e 1.750 mm, e os meses mais secos geralmente são entre maio e setembro (da Silva *et al.*, 2008). Levando essas características em consideração, esse experimento foi realizado entre agosto e outubro de 2020 (período da seca), que é quando existe uma maior abundância de coccinelídeos e afídeos em campo.

2.2 Efeito da vegetação espontânea sobre as comunidades de coccinelídeos

Para avaliar o uso de habitat por diferentes espécies de coccinelídeos, foram realizadas coletas dentro dos cultivos de brássicas e nas margens com vegetação espontânea a pelo menos 5m da área de cultivada. Para isso, foi demarcado um quadrante (1x1m) ao acaso dentro do cultivo e nas margens com vegetação espontânea. Foram consideradas como plantas espontâneas todas as espécies que não foram intencionalmente plantadas pelo o agricultor. Isso incluiu pequenas quantidades de restos de culturas anteriores que foram deixados na área. Os tratamentos foram: a) brássicas e plantas espontâneas dentro da área do plantio (plantio); b) plantas espontâneas fora do plantio (margem). Em cada propriedade o procedimento de coleta foi repetido cinco vezes no plantio e cinco na margem, totalizando 10 repetições por propriedade e 50 repetições por tratamento (plantio e margem), ao considerar todas as propriedades. Todos os coccinelídeos (larvas e adultos) e as fases imóveis (ovos e pupas) presentes dentro do quadrante foram coletados. No momento da coleta, registrou-se em qual planta estavam (brássicas ou espontâneas) e o habitat (dentro do cultivo ou nas margens). Coccinelídeos presentes em plantas espontâneas que cresciam dentro da área cultivada também foram contabilizados. Quando coletados nas plantas espontâneas (dentro do cultivo ou nas margens), registrava-se o estágio fenológico da planta e a presença de presas (afídeos), que foram levados ao laboratório para serem identificados. Os coccinelídeos coletados foram identificados até o menor nível taxonômico possível. Para os estágios em que a identificação é mais complexa (ovos e pupas) não houve identificação a nível de espécie, sendo registrados apenas como ovos ou pupa. A partir dessas coletas, foi possível identificar as espécies mais abundantes em diferentes habitats, como os diferentes estágios de vida se distribuem no habitat e quais espécies da vegetação espontânea dentro e fora das áreas de cultivo são utilizadas pelos coccinelídeos. Para determinar a abundância de presas nos cultivos, em cada propriedade, foram selecionadas ao acaso 40 plantas (brássicas) para amostragem do número de afídeos por planta. Para isso, em cada planta eram aleatoriamente escolhidas três folhas, onde eram contabilizados o número total afídeos. Com esses dados, foi possível calcular a média de afídeos por planta em cada uma das 10 propriedades.

2.3 Controle biológico de afídeos

Para medir o controle biológico de afídeos pelos predadores nas diferentes propriedades, foi realizado um experimento com sacolas de exclusão, baseado no método proposto por

Gardiner *et al.* (2009). As sacolas de exclusão (feitas com tecido de voil) tinham dimensões de 30 x 20 cm e foram colocadas nas folhas das brássicas contendo afídeos, e impediam o acesso de inimigos naturais às colônias de afídeos, permitindo apenas a passagem de luz e ar. Em cada propriedade as plantas (brássicas) foram selecionadas aleatoriamente e submetidas aos seguintes tratamentos: 1) sacolas de exclusão (predadores não tinham acesso); 2) folha aberta e marcada com uma fita colorida (permitindo o acesso dos predadores). Cada um desses tratamentos teve 30 repetições, cada repetição consistia em uma planta onde havia uma folha com a sacola e uma outra folha aberta de forma pareada. Isso evitou diferenças entre os tratamentos que pudesse ser atribuída a fatores como a fisiologia e condição das plantas.

Na montagem do experimento, foram removidos das folhas todos os organismos que não eram afídeos. O número de afídeos (alados, ápteros e parasitados) nas folhas com e sem as sacolas foram contados e, quando necessário, foram removidos os afídeos para que a densidade fosse semelhante nos tratamentos em cada planta. Em todos os tratamentos foram deixados um número semelhante de afídeos (entre 10 e 200 afídeos/folha, dependendo da propriedade) em cada planta. Cinco dias depois, as sacolas eram removidas e o número de afídeos era contado novamente em cada tratamento estabelecido em cada uma das plantas nas propriedades. Para quantificar a influência dos predadores nas populações de afídeos, foi calculado o Índice de Serviço de Controle Biológico (ICB) com base em Gardiner *et al.* (2009). O ICB varia de 0 a 1, e os valores aumentam em função do aumento no nível de predação dos pulgões, de modo que 0 representa a ausência de controle biológico e 1 representa 100% de controle biológico. O seu cálculo é feito com a seguinte fórmula:

$$BSI = \frac{\sum_{p=1}^4 \frac{(A_{c,p} - A_{o,p})}{A_{c,p}}}{n}$$

onde A_c é o número de afídeos no dia 5 na planta com a gaiola, A_o é o número de afídeos no dia 5 na planta sem a gaiola, p é o plote e n é o número de repetições por propriedade. Cada propriedade foi visitada 2 duas vezes, em duas semanas seguidas, na primeira semana eram feitas as amostragens dos insetos e montado o experimento para avaliar o controle biológico de afídeos. Na segunda semana voltávamos nas propriedades apenas para desmontar o experimento de controle biológico. Em cada semana eram visitadas até três propriedades, sendo uma por dia.

2.4 Análises estatísticas

Para avaliar quais espécies de predadores estavam presentes dentro dos cultivos e nas margens (plantas espontâneas) e as suas abundâncias, ajustamos um Modelo Linear Generalizado (GLM) com uma distribuição binomial negativa devido a sobredispersão dos dados (Crawley, 2012). Neste modelo, utilizamos a abundância das espécies como variáveis resposta, o local (cultivo ou margem) e sua interação com a espécie do predador (excluindo ovos e pupas) como variáveis explicativas. As diferenças entre as médias das categorias foram avaliadas a partir de uma análise de contraste de modelos (Crawley, 2012). As abundâncias dos coccinelídeos dentro do cultivo e nas espontâneas dentro do cultivo e na margem foram log-transformadas (para dar peso igual às espécies comuns e raras) (Gotelli, 2016). Foi também calculado a diversidade de Shannon (H'), Equitabilidade de Pielou (J) e a dominância de Berger-Parker (B-P) dos coccinelídeos (larvas e adultos juntos) dentro do cultivo, nas plantas espontâneas dentro dos cultivos e nas plantas espontâneas fora do cultivo (Krebs, 1999; Hammer *et al.*, 2001). Isso permitiu identificar como as plantas espontâneas afetam a diversidade e a distribuição da abundância entre as espécies nas propriedades.

Para saber como as diferentes espécies utilizam os habitats ao longo do ciclo de vida (ovo, larva, pupa e adulto), foram ajustados uma série de GLMs, todos com distribuição binomial, considerando a proporção de indivíduos por espécie dentro do cultivo, nas plantas espontâneas dentro do cultivo e nas plantas espontâneas fora do cultivo (locais) (Crawley, 2012). Nos modelos foram considerados a proporção de adultos, larvas ou pupas por local como variáveis resposta em cada modelo, e o local e sua interação com a espécie do predador como variáveis explicativas. Um GLM com distribuição binomial negativa também foi utilizado para avaliar quais plantas espontâneas são mais utilizadas pelos coccinelídeos coletados (Crawley, 2012). A abundância de coccinelídeos log-transformada (larvas + adultos) foi utilizada como variável resposta, e as espécies de plantas espontâneas e a interação com a fenologia das plantas como variáveis explicativas. Para avaliar se as espécies de coccinelídeos mais abundantes separam espacialmente o uso das plantas espontâneas, foi feita uma Análise Discriminante Linear (LDA) utilizando o índice de Bray-Curtis. Os dados foram transformados utilizando a raiz quadrada para equalizar a abundância das espécies. Para saber se a relação observada era significativa, foi ajustado uma ANOSIM com índice de Bray-Curtis e 9999 permutações.

Um GLM misto (GLMM) foi ajustado para avaliar se havia uma maior quantidade de afídeos quando as folhas não estavam com a sacola de exclusão. Com isso foi possível saber

se havia uma maior quantidade de afídeos quando não havia o efeito do controle biológico. No modelo, a abundância de afídeos/planta foi utilizada como variável resposta e os tratamentos (com e sem sacola de exclusão) foram as variáveis explicativas. A identidade das propriedades foi utilizada como fator aleatório no modelo, e as diferenças entre as médias dos fatores foi comparada pela análise de contraste de modelos (Crawley, 2012). Para explicar as diferenças no ICB (índice de controle biológico) entre as propriedades foram feitas regressões com diferentes variáveis explicativas separadamente. As variáveis explicativas utilizadas nos modelos foram: a) média de afídeos/planta; b) média de afídeos alados/planta; c) média de coccinelídeos/planta; d) número de espontâneas com coccinelídeos/propriedade; e) riqueza de espontâneas com coccinelídeos/propriedade; f) equitabilidade de Pielou (J'). Nessa análise, tentamos ajustar regressões lineares e não-lineares, e os modelos que apresentaram maiores valores de R^2 foram selecionados por representarem os melhores ajustes aos dados. Por último, foi feita uma ANOVA para testar a significância de cada modelo. Os ajustes dos modelos foram realizados no Software R (R Core Team, 2019) e as análises de diversidade e multivariadas foram realizadas no software PAST (Hammer *et al.*, 2001).

3. Resultados

3.1 Comunidade coccinelídeos dentro e fora das áreas de cultivo de brássicas

Nas dez propriedades foram amostradas as seguintes nove espécies de coccinelídeos: *Coleomegilla maculata* (DeGeer), *Cycloneda sanguinea*, *Eriopis connexa*, *Harmonia axyridis*, *Hippodamia convergens*, *Hyperaspis* sp1., *Hyperaspis festiva* (Mulsant), *Psyllobora* sp., *Sciminius* sp. Ao considerar todas as propriedades, *H. convergens* foi a espécie mais abundante (n = 327), seguida de *E. connexa* (n = 169) e *C. sanguinea* (n = 63). As únicas espécies que foram coletadas diretamente nas brássicas foram *H. convergens*, *E. connexa*, *H. axyridis* e *C. sanguinea*. Nas plantas espontâneas os coccinelídeos mais abundantes foram *H. convergens* (n = 125), *E. connexa* (n = 56) e *C. sanguinea* (n = 29). Os coccinelídeos ocorreram em 11 famílias de plantas espontâneas, sendo mais abundantes em Asteraceae (n = 196), Cyperaceae (n = 41) e Amaranthaceae (n = 33). As espécies de plantas espontâneas que tiveram a maior abundância de coccinelídeos foram *Sonchus oleraceus* (L.) (Asteraceae) (n = 85), *Bidens pilosa* (L.) (Asteraceae) (n = 57) e *Cyperus rotundus* (L.) (Cyperaceae) (n = 41) (Tabela 1). As espécies de afídeos amostradas nas brássicas foram *Brevicoryne brassicae*, *Lipaphis pseudobrassicae* (Davis) e *Myzus persicae*. *Brevicoryne brassicae* foi a espécie mais abundante nos cultivos de

brássicas com $30,4 \pm 1,2$ indivíduos/planta (média \pm erro padrão), seguido de *L. pseudobrassicae* com $21 \pm 1,5$ indivíduos/planta e *M. persicae* com $18 \pm 1,4$ indivíduos/planta. Nas plantas espontâneas foram amostradas os afídeos *Uroleucon* sp. e Morfoespécie 1., todos em *S. oleraceus* ou *Bidens pilosa*.

Tabela 1. Abundância das espécies de coccinelídeos amostrados nas plantas espontâneas dentro e nas margens de cultivos de brássicas orgânicas no Distrito Federal. CM = *C. maculata*, CS = *C. sanguinea*, EC = *E. connexa*, HA = *H. convergens*, Hp = *Hyperaspis* sp., HF = *H. festiva*, Ps = *Psyllobora* sp., Sc = *Sciminius* sp.

		CM	CS	EC	HA	HC	Hp	HF	Ps	Sc
Família de planta	Espécie de planta									
Amaranthaceae	<i>Amaranthus</i> spp.	0	3	3	0	8	0	0	0	0
	<i>Amaranthaceae</i> sp2	0	0	2	0	6	2	0	0	0
	<i>Amaranthaceae</i> sp1	0	0	3	1	5	0	0	0	0
Amaryllidaceae	<i>Amaryllidaceae</i> sp.	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Apiaceae	<i>Coriandrum sativum</i>	0	1	2	0	6	0	0	0	0
	<i>Petroselinum crispum</i>	0	0	1	0	5	0	0	0	0
Asteraceae	<i>Sonchus oleraceus</i>	1	6	10	2	63	0	0	3	0
	<i>Bidens pilosa</i>	2	11	12	1	31	0	0	0	0
	<i>Artemisia vulgaris</i>	1	2	3	3	14	0	0	0	0
	<i>Galinsoga parviflora</i>	2	1	3	1	11	0	0	0	0
	<i>Lactuca sativa</i>	0	0	3	5	0	0	0	0	0
	<i>Ageratum conyzoides</i>	0	0	2	0	3	0	0	0	0
Brassicaceae	<i>Brassica rapa</i>	0	0	0	0	8	0	0	0	0
	<i>Nasturtium officinale</i>	0	0	2	0	1	0	0	0	1
Cyperaceae	<i>Cyperus rotundus</i>	0	4	7	0	29	0	1	0	0
Fabaceae	<i>Fabaceae</i> sp1	0	0	1	0	1	0	0	0	0
Oxalidaceae	<i>Oxalis latifolia</i>	0	0	0	0	5	0	0	0	0
Poaceae	<i>Brachiaria</i> sp.	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Portulacaceae	<i>Portulaca oleracea</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Solanaceae	<i>Nicandra physalodes</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0
	<i>Solanum americanum</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0

3.2 *Uso do habitat por coccinelídeos*

Não houve diferença na abundância de coccinelídeos no cultivo ou na margem (Chi = 0,01; g.l. = 1; P = 0,991), mas houve uma variação na abundância entre as diferentes espécies (Chi = 175,05; g.l. = 8; P < 0,0001). A abundância das espécies também variou entre os locais (Chi = 16,13; g.l. = 8; P 0,0406), demonstrando que há uma interação entre esses dois fatores (Fig. 1). A abundância de coccinelídeos adultos foi afetada pelo local (Chi = 58,66; g.l. = 2; P < 0,0001), não foi afetada pela espécie (Chi = 0,01; g.l. = 8, P = 0,999), mas houve uma interação entre esses fatores (adultos e local) (Chi = 134, 86; g.l. = 16, P < 0,0001) (Fig. 2a). A abundância de larvas não foi diferente entre os locais (plantio, espontâneas dentro e fora do plantio) (Chi = 1,68; g.l. = 2; P = 0,4366), nem foi diferente entre as espécies (Chi = 0,09; g.l. = 3; P = 0,999) mas houve uma interação entre a abundância de larvas nos diferentes locais (Chi = 17,27; d.f. = 6; P = 0,0083) (Fig. 2b). Houve uma variação na quantidade de ovos no plantio e nas espontâneas dentro e fora do plantio (Chi = 34,76; g.l. = 2; P < 0,0001), assim como para as pupas (Chi = 16,17; g.l. = 2; P = 0,0003). Os ovos foram mais associados ao plantio, e as pupas à margem (Fig. 2c). Como a abundância de coccinelídeos foi semelhante tanto no cultivo quanto na margem, basicamente, o que fez com que as outras espécies de coccinelídeos estivessem presentes foram as plantas espontâneas, dobrando o número de espécies presentes nos cultivos (Fig. 2).

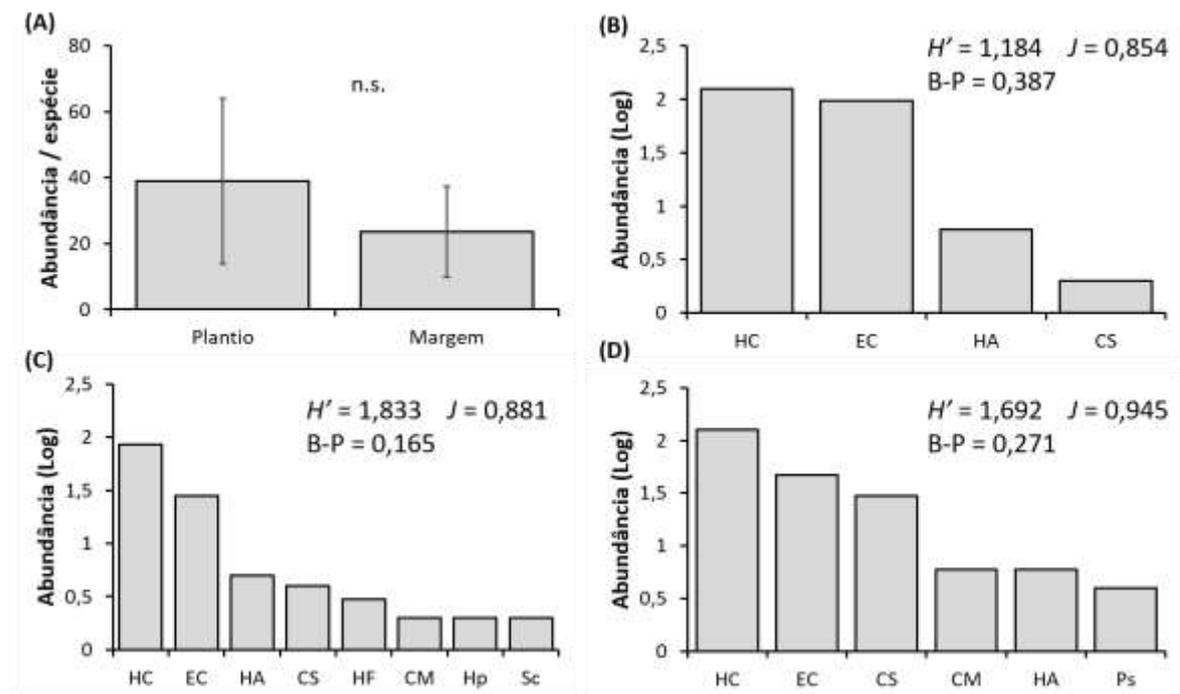


Fig. 1. Abundância média de coccinélídeos no plantio e na margem (fora do plantio) (A); abundância das espécies de coccinélídeos no plantio (B); nas plantas espontâneas dentro (C) e nas margens do plantio (D) de brássicas orgânicas no Distrito Federal. CM = *C. maculata*, CS = *C. sanguinea*, EC = *E. connexa*, HC = *H. convergens*, Hp = *Hyperaspis* sp., HF = *H. festiva*, Ps = *Psyllobora* sp., Sc = *Sciminius* sp. H' = Índice de Shannon, J = Equitabilidade de Pielou, B-P = Índice de Berger-Parker e n.s = não significativo ($P > 0,05$) pelo GLM ajustado a partir de uma distribuição binomial negativa.

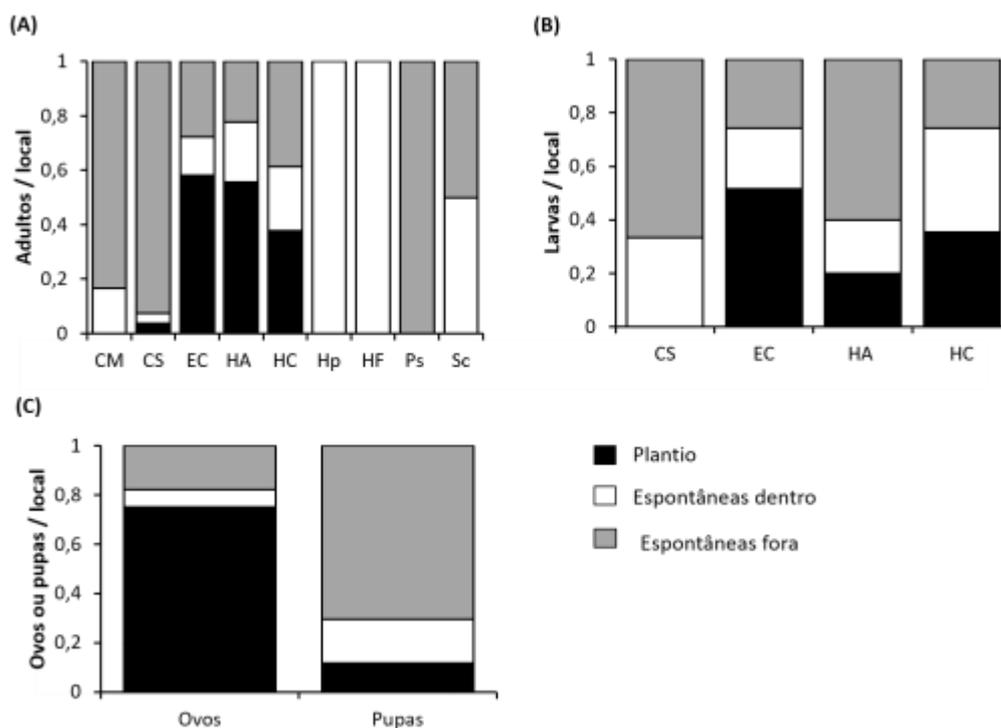


Fig. 2. Abundância das espécies de coccinelídeos nos diferentes habitats (plantio e espontâneas dentro e fora do plantio) ao longo do ciclo de vida. Adultos (A), larvas (B), pupas e ovos (C) em cultivos orgânicos de brássicas no Distrito Federal. CM = *C. maculata*, CS = *C. sanguinea*, EC = *E. connexa*, HC = *H. convergens*, Hp = *Hyperaspis* sp., HF = *H. festiva*, Ps = *Psyllobora* sp., Sc = *Sciminius* sp.

A abundância de coccinelídeos nas plantas espontâneas foi afetada pela espécie (Chi = 71,31; g.l. = 17, $P < 0,0001$) e pela fenologia das plantas (Chi = 24,51; g.l. = 2; $P < 0,0001$), mas não pela interação entre essas duas variáveis (Chi = 5,89; g.l. = 9; $P = 0,7505$) (Fig. 3). Isso demonstra que a identidade e fenologia das plantas espontâneas, atuam como fatores independentes sobre a abundância dos coccinelídeos. A presença de afídeos e flores nas plantas espontâneas teve um efeito positivo sobre a abundância dos coccinelídeos, mas o estágio vegetativo teve um efeito negativo. A Análise Discriminante Linear (LDA) mostrou que houve uma relação significativa entre as plantas espontâneas e os predadores (Pseudo- $R^2 = 0,084$; $P = 0,0295$), mas eles utilizaram as plantas de formas bastante distintas (Fig. 4). Por isso, as espécies de coccinelídeos são muito dissimilares em relação ao uso das plantas espontâneas, de modo que cada uma das espécies mais abundantes utiliza um conjunto relativamente específico dessas plantas. Juntos, os eixos 1 e 2 da LDA explicaram 93,35% da variação observada nos dados.

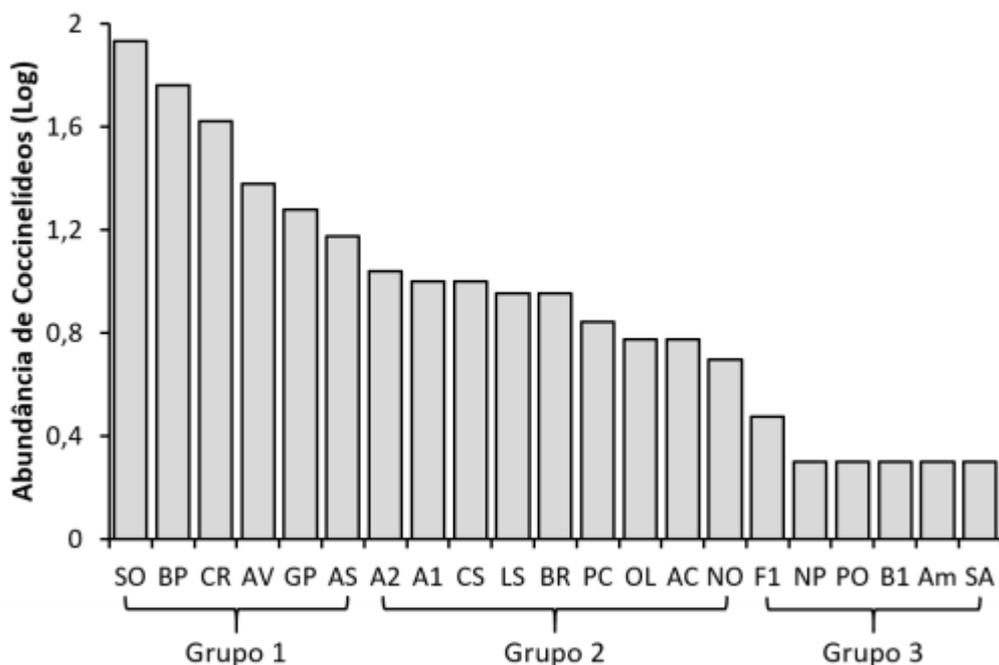


Fig. 3. Distribuição das abundâncias de coccinélídeos nas diferentes espécies de plantas espontâneas em cultivos orgânicos de brássicas no Distrito Federal. Grupo 1 = Plantas onde os coccinélídeos foram mais abundantes, e disponibilizaram recursos e presas alternativas para os coccinélídeos. Grupo 2 = Plantas onde houve uma abundância intermediária de coccinélídeos, e disponibilizaram apenas recursos alternativos ou suplementares para os coccinélídeos. Grupo 3 = Plantas onde os coccinélídeos foram menos abundantes, e possivelmente serviam apenas de abrigo para os coccinélídeos. SO = *Sonchus oleraceus*, BP = *Bidens pilosa*, CR = *Cyperus rotundus*, AV = *Artemisia vulgaris*, GP = *Galinsoga parviflora*, AS = *Amaranthus* sp., A2 = *Amaranthaceae* sp2, A1 = *Amaranthaceae* sp1, CS = *Coriandrum sativum*, LS = *Latuca sativa*, BR = *Brassica rapa*, PC = *Petrolselinum crispum*, OL = *Oxalis latifolia*, AC = *Ageratum conizoides*, NO = *Nasturtium officinale*, F1 = *Fabaceae* sp1, NP = *Nicandra physalodes*, PO = *Portulaca oleracea*, B1 = *Brachiaria* sp., Am = *Amaryllidaceae* sp., SA = *Solanum americanum*.

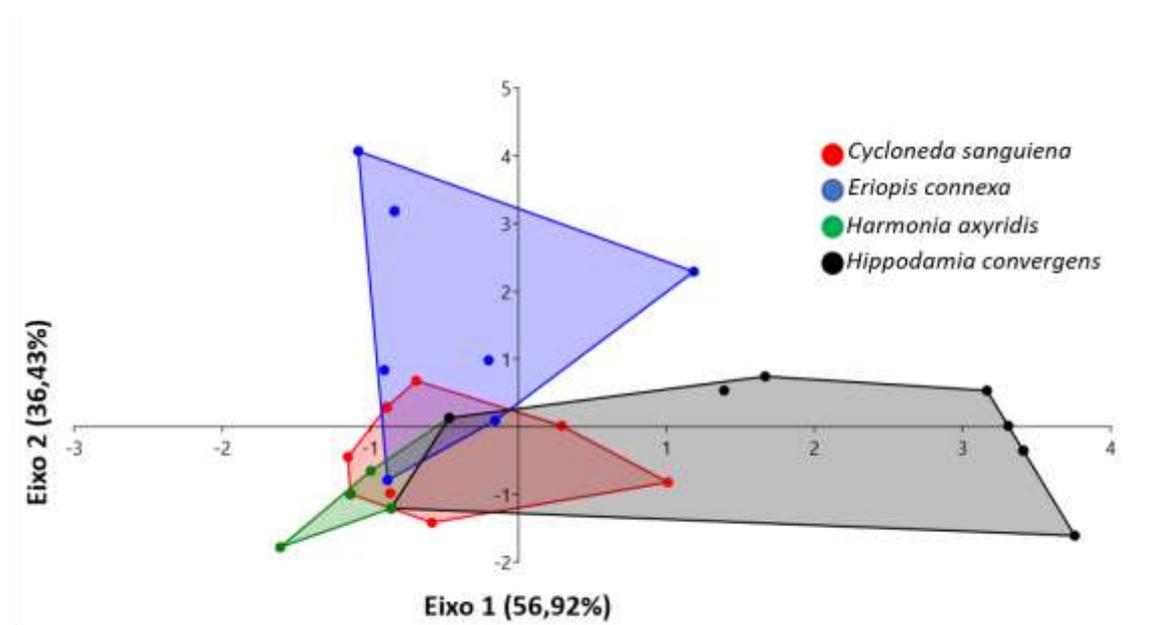


Fig. 4. Análise Discriminante Linear sobre a separação espacial em relação ao uso de plantas espontâneas pelas espécies de coccinelídeos mais abundantes (*Cycloneda sanguinea*, *Eriopis connexa*, *Harmonia axyridis* e *Hippodamia convergens*) em cultivos orgânicos de brássicas no Distrito Federal.

3.3 Efeito dos predadores sobre o controle biológico de afídeos

A abundância de afídeos por plantas foi significativamente diferente ($F = 12,85$; d.f. = 3; $P < 0,0001$) entre os tratamentos (com e sem sacola de exclusão) (Fig. 5). Isso demonstra que houve um crescimento na população de afídeos com a presença dos inimigos naturais, mas esse crescimento foi baixo. Sem a presença dos inimigos naturais e outros fatores de regulação populacional, as populações de afídeos cresceram muito rapidamente (Fig. 5). Contudo, o controle biológico se mostrou eficiente até uma certa densidade de afídeos/planta (em torno de 100) e depois a sua eficiência passa a diminuir (Fig. 6a). Confirmando esse resultado, o controle biológico diminui rapidamente quando há uma quantidade muito grande de afídeos alados nas folhas sem a sacola de exclusão (Fig. 6b). O aumento na abundância de coccinelídeos aumentou o controle biológico dos afídeos somente até um certo ponto. Em seguida, ocorre uma estabilização e então, em altas abundâncias de coccinelídeos, ocorre uma diminuição do controle biológico (Fig. 6c). A relação entre o número de plantas espontâneas com coccinelídeos/propriedade (Fig. 6d), a riqueza de espontâneas com coccinelídeos/propriedade

(Fig. 6e) e a equitabilidade de Pielou (J) (Fig. 6f) com o controle biológico, não foram significativas.

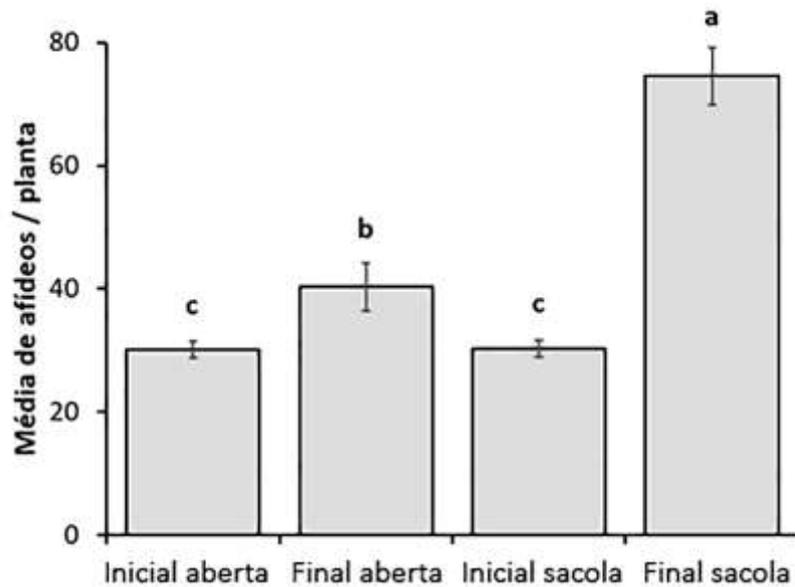


Fig. 5. Abundância média de afídeos por plantas sujeitas aos diferentes tratamentos (com e sem sacola de exclusão) no início e final do experimento de avaliação do controle biológico de afídeos em cultivos orgânicos de brássicas no Distrito Federal. Letras iguais acima das barras indicam que não há diferenças entre as médias de cada tratamento pela análise de contraste de modelos ($P > 0,05$).

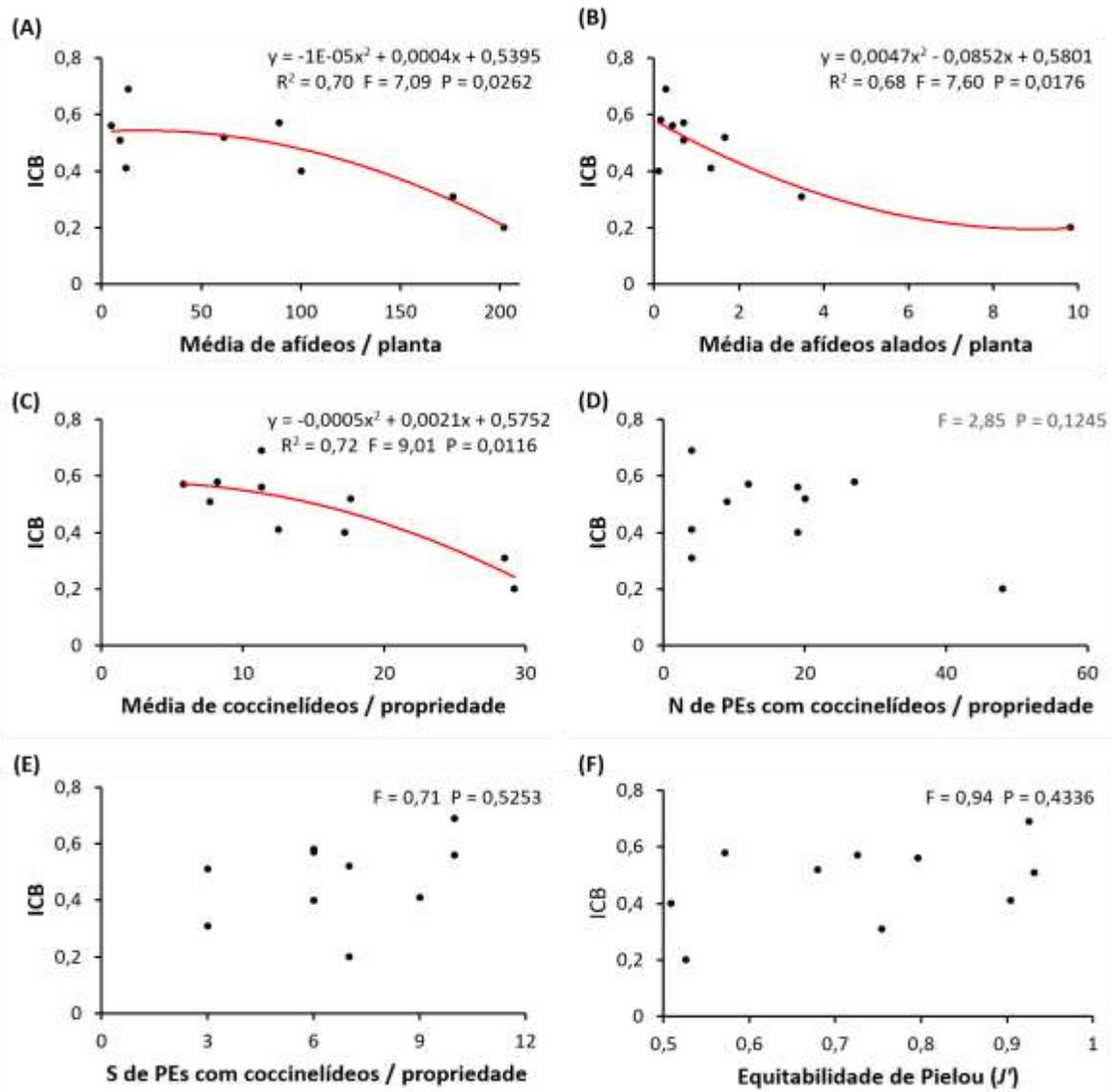


Fig. 6. Relação entre o Índice de Controle Biológico (ICB) nas propriedades e a média de afídeos/planta (A); média de afídeos alados/planta (B); média de coccinelídeos/planta (C); número de plantas espontâneas com coccinelídeos/propriedade (D); riqueza de plantas espontâneas com coccinelídeos/propriedade (E); Equitabilidade de Pielou (F) em cultivos orgânicos de brássicas no Distrito Federal. Quando havia relação significativa uma linha de tendência foi ajustada aos gráficos, e quando não havia os valores da ANOVA foram apresentados ($P > 0,05$). PEs = Plantas espontâneas e S = riqueza de espécies.

4. Discussão

As plantas espontâneas influenciaram no uso do habitat pelas espécies de coccinelídeos, sendo algumas espécies encontradas apenas nelas, isso resultou em um aumento na abundância e diversidade de coccinelídeos no cultivo. Esses coccinelídeos podem então atuar sobre o controle biológico de afídeos nas brássicas. Com isso, demonstramos que as plantas espontâneas são importantes para a conservação e manutenção das populações de coccinelídeos e isso afeta indiretamente o controle biológico de pragas. A abundância de afídeos nos cultivos representa a principal fonte de recursos abundantes e facilmente disponíveis para diferentes espécies de coccinelídeos (Van Emden & Harrington, 2017). Ao mesmo tempo a presença de recursos alternativos (presas) e suplementares (pólen e néctar) nas plantas espontâneas, provavelmente foram responsáveis por aumentar a riqueza e diversidade de coccinelídeos (Blaauw & Isaacs, 2015; Ramsden *et al.*, 2015). A presença das plantas espontâneas pode fazer com que diferentes espécies utilizem recurso distintos no espaço, o que diminuiu a dominância de algumas espécies (Snyder, 2019).

Em agroecossistemas tropicais, as interações entre inimigos naturais, presas, plantas cultivadas e espontâneas são contínuas no espaço e no tempo, promovendo interações complexas nas teias tróficas nos agroecossistemas (Venzon *et al.*, 2019). Plantas espontâneas podem favorecer os inimigos naturais através da provisão de recursos suplementares (e.g., pólen e néctar) e presas alternativas, que não são encontradas nas plantas cultivadas (Wäckers *et al.*, 2005). A disponibilidade de presas adicionais teve efeitos positivos em larvas de coccinelídeos, mas a combinação dessas presas com os recursos florais, aumenta ainda mais esses efeitos (Ramsden *et al.*, 2015). Isso reforça a importância da diversidade vegetal promovida por essas plantas, para a conservação e manutenção dos inimigos naturais nos cultivos (Amaral *et al.*, 2013; Ramsden *et al.*, 2015; Fonseca *et al.*, 2017).

Um estudo anterior demonstrou a importância das flores das plantas espontâneas como recurso suplementar para os coccinelídeos em cultivos de pimenta (Amaral *et al.*, 2013). Nesse trabalho, mostramos que a presença de presas alternativas (afídeos) nas plantas espontâneas parece ser o fator mais importante para que os coccinelídeos sejam encontrados nelas, e secundariamente a presença das flores. Além disso, as plantas espontâneas atuaram de forma similar sobre a comunidade de coccinelídeos quando presentes em áreas de cultivo de pimenta e de brássicas. Isso demonstra que as plantas espontâneas associadas a diferentes tipos de cultivos podem ser benéficas para esses inimigos naturais. Um importante avanço desse

trabalho em relação aos resultados encontrados por Amaral *et al.* (2013), é que correlacionamos a presença das plantas espontâneas com o controle biológico de pulgões nas brássicas. Ao fazer isso vimos que existe um efeito indireto das plantas espontâneas sobre o controle biológico de afídeos nas brássicas, mas isso só ocorreu até os afídeos presentes nas brássicas atingirem uma certa densidade. Em altas densidades, os coccinelídeos não são capazes de controlar sozinhos o aumento populacional dos afídeos. Então as plantas espontâneas passam a atuar principalmente na manutenção das populações dos coccinelídeos próximo as áreas de cultivos.

Nas margens dos cultivos de brássicas foram encontradas muitas espécies de coccinelídeos, que provavelmente se alimentam de presas e recursos presentes nas plantas espontâneas. Isso porque a maioria das plantas espontâneas amostradas tinham pelo menos alguma presa ou recurso (afídeos e flores) que poderiam ser utilizados pelo coccinelídeos, semelhante ao observado por Amaral *et al.* (2013). Esses recursos presentes nas plantas espontâneas podem complementar a dieta das larvas dos coccinelídeos e favorecer a sobrevivência de adultos quando há escassez do recurso principal (Lundgren, 2009; Lundgren & Seagraves, 2011). Contudo, é mais provável que as larvas vão até essas plantas principalmente na busca por afídeos, e secundariamente as utilizam como locais de abrigo ou refúgio (Sicsú *et al.*, 2015). Então, o padrão que encontramos em relação a distribuição de adultos e imaturos provavelmente refletem principalmente a busca por presas nas brássicas e nas plantas espontâneas. Isso é parcialmente confirmado pelo fato dos ovos de diferentes espécies terem sido encontrados principalmente próximo ao recurso (afídeos) no plantio, e as pupas nas plantas espontâneas fora do plantio. As larvas, que são menos móveis que os adultos e mais dependentes das presas para completarem seu desenvolvimento, forrageiam mais próximo do recurso (Ferran & Dixon, 1993; Lucas, 2000; Hodek *et al.*, 2012). Em coccinelídeos, o comportamento de depositar os ovos perto do recurso, ou a uma distância em que a prole posteriormente consiga encontrar as presas, já é bem descrito para diversas espécies (Evans, 2003). Em seguida, elas empupam mais longe do recurso (espontâneas fora do plantio), onde devem ficar mais protegidas (Lucas, 2000). Entre os coccinelídeos ocorre predação intraguilda, então as diferenças encontradas em relação ao uso do habitat por diferentes espécies e estágios de desenvolvimento (e.g., ovos e pupas), possivelmente é também um resultado do comportamento de evitar predadores (Michaud & Jyoti, 2007; Devee *et al.*, 2018). Portanto, os afídeos na cultura e secundariamente nas plantas espontâneas, são a principal fonte de recursos para adultos e larvas, enquanto as plantas espontâneas são um importante abrigo e sítio seguro

para as pupas. Isso demonstra a multiplicidade de funções que essas espécies podem apresentar dentro do agroecossistemas (Venzon *et al.*, 2019).

Em estudos anteriores, as posturas de *H. convergens* foram associadas com plantas da família Asteraceae infestadas com *Uroleucon* sp. ou a brássicas infestadas com *B. brassicae*, enquanto que as posturas de *H. axyridis* foram associadas exclusivamente com brássicas infestadas com *B. brassicae* (Sicsú *et al.*, 2015). Já as posturas de *C. sanguinea* foram mais associados a plantas Asteraceae infestadas com *Uroleucon* sp., (Sicsú *et al.*, 2015). Então, a distribuição dos imaturos nas plantas, possivelmente reflete a escolha por locais adequados para o desenvolvimento da prole (Omkar & Mishra, 2005; Singh *et al.*, 2019). Em nosso estudo, o afídeo *Uroleucon* sp. foi encontrado somente em plantas da família Asteraceae. Possivelmente, *Uroleucon* sp. é uma das principais presas para *C. sanguinea*, razão pela qual ela é tão associada a plantas infestadas com essa espécie. Para suportar os inimigos naturais, as plantas espontâneas devem apresentar algumas características, como atratividade (Sivinski *et al.*, 2011; Fonseca *et al.*, 2017), florescer no momento certo e em diferentes momentos (Fiedler & Landis 2007; Gardarin *et al.*, 2018), possuir recursos com alta qualidade nutricional (Lu *et al.*, 2014) e de fácil acesso (van Rijn & Wäckers 2016; Gardarin *et al.*, 2018). Em nosso estudo vimos que a maioria das plantas espontâneas forneceram algum tipo de recurso para os inimigos naturais, e que os afídeos encontrados nelas não eram os mesmos presentes nas brássicas. E também, como demonstrado em outros trabalhos (e.g., Ramsden *et al.*, 2015; Yang *et al.*, 2019), as plantas não cultivadas podem atuar como uma fonte de coccinelídeos para o cultivo de brássicas.

Existe um grupo de plantas espontâneas onde os coccinelídeos foram muito abundantes. As plantas nesse grupo pertenciam as famílias Asteraceae, Cyperaceae e Amaranthaceae, das quais o pólen é amplamente utilizado por diversos predadores afidófagos (Medeiros *et al.*, 2010; D'Ávila *et al.*, 2016). Nesse grupo estão algumas plantas que possuem recursos suplementares e alternativos de fácil acesso para esses predadores e geralmente estão associadas a afídeos. Algumas espécies de afídeos do gênero *Uroleucon*, são restritas a algumas poucas espécies hospedeiras da família Asteraceae nas Américas (Moran, 1986; Harterreiten-Souza *et al.*, 2014). Duas das plantas espontâneas com maior abundância de coccinelídeos (*S. oleraceus* e *A. vulgaris*) pertenciam à família Asteraceae, e foram as únicas espécies hospedeiras dos afídeos encontradas fora dos cultivos (*Uroleucon* sp. e Morfoespécie 1). Além disso, os coccinelídeos se beneficiam quando algumas espécies de Asteraceae estão presentes, visto que podem utilizar recursos alternativos fornecidos por elas (e.g., pólen) (Medeiros *et al.*, 2009; Berkvens *et al.*, 2010). Por outro lado, a fenologia atuou de forma independente a identidade das plantas,

indicando que as plantas espontâneas podem ter múltiplos papéis em estágios fenológicos distintos, mas são mais relevantes para esses predadores quando floridas.

As espécies de coccinelídeos mais abundantes (*E. connexa* e *H. convergens*) utilizam plantas espontâneas muito distintas, o que deve permitir que elas sejam muito abundantes simultaneamente. Enquanto isso, *C. sanguinea* parece também utilizar um conjunto de plantas muito diferente das demais, mas principalmente nas margens do cultivo, onde ela inclusive foi mais abundante que *H. axyridis*. *Bidens pilosa* (Asteraceae) foi a planta espontânea onde *C. sanguinea* esteve mais presente. Um estudo recente demonstrou que *B. pilosa* em conjunto com plantas de tomate aumenta a sobrevivência de *C. sanguinea* (Fonseca *et al.*, 2017). Os autores concluíram que *B. pilosa* pode desempenhar um papel importante na conservação de *C. sanguinea* em cultivos de tomate, pois essa espécie pode sobreviver exclusivamente com os recursos providos por essas plantas (Fonseca *et al.*, 2017). Por isso, *B. pilosa* parece suportar as populações de *C. sanguinea* em maiores densidades nas margens dos cultivos de brássicas, principalmente quando infestadas por afídeos que favorecem o seu desempenho (Amaral *et al.*, 2013; Sicsú *et al.*, 2020). E permite que uma competidora inferior (*C. sanguinea*) possa coexistir com competidoras superiores (*H. axyridis*, *H. convergens* e *E. connexa*) no mesmo habitat (Michaud, 2002). Isso reforça que as diferentes espécies estão espacialmente distribuídas no habitat e diferenciam os seus nichos espacialmente (Sicsú *et al.*, 2015). As plantas espontâneas devem permitir uma maior diversificação no uso dos recursos pelos coccinelídeos, diminuindo interações interespecíficas como a predação intraguilda (Janssen *et al.*, 2007; Gontijo, 2019), e aumentando a equitabilidade entre as espécies (Amaral *et al.*, 2013; Blubaugh *et al.*, 2021) e consequentemente sua coexistência.

Os predadores tiveram um papel importante no controle biológico de afídeos nas brássicas, diminuindo o crescimento deles e não permitindo que suas populações aumentassem rapidamente. No entanto, o controle biológico se mostrou eficiente somente até uma certa densidade de pulgões/planta (em torno de 100). Isso mostra que quando a capacidade da presa de adicionar novos indivíduos por nascimentos na população é alta, as populações crescem muito rapidamente e os predadores não conseguem retirar indivíduos mais rápido do que outros são adicionados (Rosenzweig & MacArthur, 1963; Holt, 1977). A presença de muitos afídeos alados também teve um efeito negativo forte sobre a eficiência do controle biológico. Os afídeos alados geralmente ocorrem na população quando os indivíduos estão sob condições desfavoráveis, como quando predadores estão presentes, quando tem muitos indivíduos na mesma planta hospedeira, ou quando a planta se deteriora (Müller *et al.*, 2001; Braendle *et al.*,

2006). Afídeos alados podem se dispersar por meio de voos migratórios, e em algumas espécies eles vivem mais e se reproduzem mais rapidamente, portanto, podem contribuir mais para as taxas de crescimento populacional (Van Emden *et al.*, 2017). A presença de afídeos alados em altas densidades no cultivo é um forte indicativo da colonização por novos indivíduos (e.g., Hodgson *et al.*, 2005; Bannerman *et al.*, 2018). Além disso, plantas hospedeiras efêmeras, como é o caso das brássicas, podem ser exploradas apenas por um breve período, então, a dispersão para plantas hospedeiras mais novas ou mais persistentes, deve ocorrer em algum momento do ciclo de vida dos afídeos (Braendle *et al.*, 2006). Portanto, os afídeos alados que encontramos, certamente foi o resultado da colonização por novos indivíduos, vindos de cultivos adjacentes, e não da geração interna de alados por conta das populações muito grandes. Os afídeos adicionam muitos indivíduos a população por emigração, além dos nascimentos, fazendo com que as suas populações cresçam muito rapidamente, ultrapassando a capacidade dos predadores de retirar indivíduos (Costamagna *et al.*, 2013).

No início da colonização por pragas nas culturas, quando elas ainda estão em baixas densidades, a resposta dos inimigos naturais a essas pragas poderá determinar o sucesso do controle biológico (Landis & Werf, 1997; Wiedenmann & Smith, 1997; Athey *et al.*, 2016). A presença de uma presa alternativa em cultivos de soja aumentou a abundância de *Orius insidiosus* (Say) (Anthocoridae), antes chegada dos afídeos no cultivo, resultando em altas mortalidades de afídeos por esse predador (Yoo & O'Neil, 2009). Tudo isso sugere que a ação dos coccinelídeos sobre as populações de afídeos seja mais pronunciada no início da infestação, quando a densidade de afídeos nos cultivos é baixa (e.g., Rutledge *et al.*, 2004; Brown, 2011; Gómez-Marco *et al.*, 2016). E mostra que manter populações de coccinelídeos viáveis e que possam atuar no controle das afídeos tão logo eles se estabeleçam no cultivo, pode ajudar a prevenir surtos populacionais dessa praga. Portanto, a presença das plantas espontâneas, deve ajudar a fornecer inimigos naturais (e.g., coccinelídeos) para os cultivos ainda no início da colonização por pragas, aumentando a efetividade do controle biológico (Gómez-Marco *et al.*, 2016). Ainda assim, a adoção de outras medidas de controle pode ser importante a partir de uma certa densidade de afídeos, como o uso de outros agentes de controle biológico ou extratos de plantas seletivos aos inimigos naturais. Uma maior variedade de estratégias de manejo deve ser adotada pelo produtor para manter as populações de pragas em níveis que possam ser controladas pelos predadores. O Manejo Ecológico de Pragas (MEP) a partir de múltiplas estratégias de manejo pode ser uma boa solução em casos onde os inimigos naturais não são suficientes, e as populações de pragas começam a atingir níveis de dano econômico (Hajek &

Eilenberg, 2018). Sendo assim, o agricultor pode monitorar os afídeos, e quando as populações chegarem a um ponto onde os inimigos naturais já não são mais tão eficientes, é possível fazer uso de outras técnicas de controle, como a aplicação de caldas e extratos de plantas com o uso aprovado para a agricultura orgânica. Há diversos produtos disponíveis para isso no mercado Brasileiro, incluindo diversas espécies de inimigos naturais que podem complementar o controle biológico promovido pelos coccinelídeos (Togni *et al.*, 2019). No caso de cultivos orgânicos, é preciso apenas se atentar a quais produtos podem ser utilizados para o manejo das pragas, seguindo a legislação vigente e priorizando o uso de produtos seletivos e menos impactantes.

A diminuição no controle biológico de afídeos com o aumento na densidade de coccinelídeos foi um resultado não esperado. Isso porque trabalhos anteriores demonstraram que há uma relação positiva entre riqueza dessas espécies e provisão do controle biológico (e.g., Gardiner *et al.*, 2009). Nós hipotetizamos que isso possa ser explicado pelo fato de que ter muitas espécies abundantes simultaneamente no cultivo, acabe interferindo no controle biológico, pois interações negativas, como competição, predação e hiperparasitismo, podem aumentar (Begg *et al.*, 2017). É possível que o controle biológico dentro desse sistema esteja concentrado em algumas poucas espécies de coccinelídeos. Devem existir algumas espécies-chave para a provisão desse serviço, então, a identidade das espécies seria mais importante, e ter muitas espécies abundantes não necessariamente leva a um aumento no controle biológico de pragas (e.g., Ives *et al.*, 2005; Straub & Snyder, 2006; Macfadyen *et al.*, 2011). A teoria geralmente prevê a existência de uma espécie-chave atuando sobre controle biológico de pragas, aqui vimos que pode haver até três espécies-chave que particionam espacialmente o habitat.

Outra possível explicação é que a diminuição abrupta na abundância de afídeos, seja um comportamento subótimo para os coccinelídeos, por provocar um aumento na competição por recursos (Kindlmann & Dixon, 1993). As flutuações populacionais entre afídeos e coccinelídeos devem ser mais esparsadas no tempo. Então, o aumento na abundância de coccinelídeos deve resultar em um maior controle de afídeos apenas quando suas populações são monitoradas por um intervalo de tempo maior. Além dos coccinelídeos, existem outros inimigos naturais (e.g., aranhas, parasitoides, tesourinhas, sirfídeos, crisopídeos e percevejos predadores) que atuam sobre a regulação populacional de afídeos (Cividanes, 2002; Sujii *et al.*, 2007). Então, em altas abundâncias de coccinelídeos, possivelmente outros inimigos naturais são menos abundantes, e o controle dos afídeos passa a depender de alguns coccinelídeos, que

sozinhos não são capazes de controlar os afídeos. Sendo assim, abranger de forma mais ampla a guilda de predadores afidófagos, pode ajudar a compreender melhor essa relação entre biodiversidade e controle biológico. Isso pode ser especialmente importante em ambientes tropicais, pois alguns trabalhos veem demonstrando que existe um padrão, onde, quanto maior a riqueza, maior o controle biológico (Tylianakis *et al.*, 2006; Harterreiten-Souza *et al.*, 2014; Gontijo, 2019; Togni *et al.*, 2019a).

A presença de plantas espontâneas se mostrou diretamente mais relacionada com os coccinelídeos do que com o controle biológico. Então, os efeitos das plantas espontâneas sobre o controle biológico devem ser indiretos, já que elas favorecem diretamente a coexistência dos coccinelídeos mais abundantes, que podem ser as espécies-chave na provisão do controle biológico (Straub & Snyder, 2006). As plantas espontâneas devem atuar principalmente na manutenção e conservação das populações de coccinelídeos próximo as áreas de cultivo, além de diminuir a força das interações negativas entre as espécies. Como o controle biológico de afídeos diminui quando eles estão em altas densidades, isso mostra que não basta aumentar a abundância dos inimigos naturais, mas é preciso identificar as espécies chaves, e buscar formas de beneficiar essas espécies. Existe ainda uma necessidade de incluir uma gama maior da guilda de inimigos naturais, em estudos voltados aos efeitos da biodiversidade sobre o controle biológico. Além disso, é possível que a ação dos coccinelídeos no início da infestação por afídeos seja mais eficiente. A manutenção de plantas espontâneas próximo aos cultivos pode servir uma fonte imediata de predadores, que poderão controlar as populações de afídeos. Então, as plantas espontâneas parecem beneficiar indiretamente o controle de biológico de afídeos em cultivos de brássicas de diversas formas.

5. Referências Bibliográficas

- Adler, P. B., Fajardo, A., Kleinhesselink, A. R., & Kraft, N. J. (2013). Trait-based tests of coexistence mechanisms. *Ecology letters*, 16(10), 1294-1306.
- Alvares, C. A., Stape, J. L., Sentelhas, P. C., Gonçalves, J. D. M., & Sparovek, G. (2013). Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, 22(6), 711-728.
- Amaral, D. S., Venzon, M., Duarte, M. V., Sousa, F. F., Pallini, A., & Harwood, J. D. (2013). Non-crop vegetation associated with chili pepper agroecosystems promote the abundance and survival of aphid predators. *Biological Control*, 64(3), 338-346.
- Amarasekare, P. (2003). Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis. *Ecology letters*, 6(12), 1109-1122.
- Athey, K. J., Dreyer, J., Kowles, K. A., Penn, H. J., Sitvarin, M. I., & Harwood, J. D. (2016). Spring forward: molecular detection of early season predation in agroecosystems. *Food Webs*, 9, 25-31.
- Bahlai, C. A., Colunga-Garcia, M., Gage, S. H., & Landis, D. A. (2015). The role of exotic ladybeetles in the decline of native ladybeetle populations: evidence from long-term monitoring. *Biological Invasions*, 17(4), 1005-1024.
- Bannerman, J. A., McCornack, B. P., Ragsdale, D. W., Koper, N., & Costamagna, A. C. (2018). Predators and alate immigration influence the season-long dynamics of soybean aphid (Hemiptera: Aphididae). *Biological Control*, 117, 87-98.
- Begg, G. S., Cook, S. M., Dye, R., Ferrante, M., Franck, P., Lavigne, C., ... & Birch, A. N. E. (2017). A functional overview of conservation biological control. *Crop Protection*, 97, 145-158.
- Benayas, J. M. R., Newton, A. C., Diaz, A., Bullock, J. M. 2009. Enhancement of Biodiversity and Ecosystem Services by Ecological Restoration: A Meta-Analysis. *Science*, 325, 1121–1124. DOI: 10.1126/science.1172460
- Bengtsson, J. 2015. Biological control as an ecosystem service: partitioning contributions of nature and human inputs to yield. *Ecological Entomology*, 40, 45–55. DOI: <https://doi.org/10.1111/een.12247>

- Berkvens, N., Landuyt, C., Deforce, K., Berkvens, D., Tirry, L., & De Clercq, P. (2010). Alternative foods for the multicoloured Asian lady beetle *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *European Journal of Entomology*, 107(2).
- Bianchi, F. J. J. A., Booij, C. J. H., Tschardtke, T. (2006). Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273, 1715–1727. DOI: <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3530>
- Bianchi, F. J., & van der Werf, W. (2004). Model evaluation of the function of prey in non-crop habitats for biological control by ladybeetles in agricultural landscapes. *Ecological modelling*, 171(1-2), 177-193.
- Blaauw, B. R., & Isaacs, R. (2015). Wildflower plantings enhance the abundance of natural enemies and their services in adjacent blueberry fields. *Biological Control*, 91, 94-103.
- Blubaugh, C. K., Asplund, J. S., Smith, O. M., & Snyder, W. E. (2021). Does the “Enemies Hypothesis” operate by enhancing natural enemy evenness?. *Biological Control*, 152, 104464.
- Borges, I., Soares, A. O., Magro, A., & Hemptinne, J. L. (2011). Prey availability in time and space is a driving force in life history evolution of predatory insects. *Evolutionary Ecology*, 25(6), 1307.
- Braendle, C., Davis, G. K., Brisson, J. A., & Stern, D. L. (2006). Wing dimorphism in aphids. *Heredity*, 97(3), 192-199.
- Brown, M. W. (2011). Importance of early arrival of adult *Harmonia axyridis* for control of *Aphis spiraeicola* on apple. *Biocontrol*, 56(1), 65-69.
- Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual review of Ecology and Systematics*, 31(1), 343-366.
- Cividanes, F. J. (2002). Impacto de inimigos naturais e de fatores meteorológicos sobre uma população de *Brevicoryne brassicae* (L.) (Hemiptera: Aphididae) em couve. *Neotropical entomology*, 31(2), 249-255.
- Comont, R. F., Roy, H. E., Harrington, R., Shortall, C. R., & Purse, B. V. (2014). Ecological correlates of local extinction and colonisation in the British ladybird beetles (Coleoptera: Coccinellidae). *Biological invasions*, 16(9), 1805-1817.

- Costamagna, A. C., McCornack, B. P., & Ragsdale, D. W. (2013). Alate immigration disrupts soybean aphid suppression by predators. *Journal of Applied Entomology*, 137(4), 317-320.
- Crawley, M. J. (2012). *The R book*. John Wiley & Sons.
- Crespo-Pérez, V., Kazakou, E., Roubik, D. W., & Cárdenas, R. E. (2020). The importance of insects on land and in water: a tropical view. *Current opinion in insect science*.
- Crowder, D. W., Northfeld, T. D., Strand, M. R., Snyder, W. E. 2010. Organic agriculture promotes evenness and natural pest control. *Nature*, 466, 109–113. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature09183>
- D'Ávila, V. A., Aguiar-Menezes, E. L., Gonçalves-Esteves, V., Mendonça, C. B. F., Pereira, R. N., & Santos, T. M. (2016). Morphological characterization of pollens from three Apiaceae species and their ingestion by twelve-spotted lady beetle (Coleoptera: Coccinellidae). *Brazilian Journal of Biology*, 76(3), 796-803.
- da Silva, F. A. M., Assad, E. D., Steinke, E. T., & Müller, A. G. (2008). Clima do bioma Cerrado. *Agricultura tropical: quatro décadas de inovações tecnológicas, institucionais e políticas*. ALBUQUERQUE, ACS, 93-148.
- Devee, A., Arvaniti, K., & Perdakis, D. (2018). Intraguild predation among three aphidophagous predators. *Bulletin of Insectology*, 71(1), 11-19.
- Dyer, L. A., Singer, M. S., Lill, J. T., Stireman, J. O., Gentry, G. L., Marquis, R. J., ... & Coley, P. D. (2007). Host specificity of Lepidoptera in tropical and temperate forests. *Nature*, 448(7154), 696-699.
- Evans, E. W. (2003). Searching and reproductive behaviour of female aphidophagous ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae): a review. *European Journal of Entomology*, 100(1), 1-10.
- Ferran, A., & Dixon, A. F. (1993). Foraging behaviour of ladybird larvae (Coleoptera: Coccinellidae). *EJE*, 90(4), 383-402.
- Ferreira, J., Pardini, R., Metzger, J. P., Fonseca, C. R., Pompeu, P. S., Sparovek, G., & Louzada, J. (2012). Towards environmentally sustainable agriculture in Brazil: challenges and opportunities for applied ecological research. *Journal of Applied Ecology*, 49(3), 535-541.

- Fiedler, A. K., & Landis, D. A. (2007). Attractiveness of Michigan native plants to arthropod natural enemies and herbivores. *Environmental entomology*, 36(4), 751-765.
- Fonseca, M. M., Lima, E., Lemos, F., Venzon, M., & Janssen, A. (2017). Non-crop plant to attract and conserve an aphid predator (Coleoptera: Coccinellidae) in tomato. *Biological Control*, 115, 129-134.
- Gao, Y., & Reitz, S. R. (2017). Emerging themes in our understanding of species displacements. *Annual review of entomology*, 62, 165-183.
- Gardarin, A., Plantegenest, M., Bischoff, A., & Valantin-Morison, M. (2018). Understanding plant–arthropod interactions in multitrophic communities to improve conservation biological control: useful traits and metrics. *Journal of pest science*, 91(3), 943-955.
- Gardiner, M. M., Landis, D. A., Gratton, C., DiFonzo, C. D., O'neal, M., Chacon, J. M., Wayo, M. T., Schmidt, N. P., Mueller, E. E., Heimpel, G. E. (2009). Landscape diversity enhances biological control of an introduced crop pest in the north-central USA. *Ecological applications*, 19, 143–154. DOI: <https://doi.org/10.1890/07-1265.1>
- Gardiner, M. M., O'Neal, M. E., & Landis, D. A. (2011). Intraguild predation and native lady beetle decline. *PLoS One*, 6(9), e23576.
- Gómez-Marco, F., Tena, A., Jaques, J. A., & García, A. U. (2016). Early arrival of predators controls *Aphis spiraecola* colonies in citrus clementines. *Journal of Pest Science*, 89(1), 69-79.
- Gontijo, L. M. (2019). Engineering natural enemy shelters to enhance conservation biological control in field crops. *Biological Control*, 130, 155-163.
- González-Chang, M., Wratten, S. D., Lefort, M. C., & Boyer, S. (2016). Food webs and biological control: A review of molecular tools used to reveal trophic interactions in agricultural systems. *Food Webs*, 9, 4-11.
- Gotelli, N. J., & Ellison, A. M. (2016). *Princípios de estatística em ecologia*. Artmed Editora.
- Hajek, A. E., & Eilenberg, J. (2018). *Natural enemies: an introduction to biological control*. Cambridge University Press.

- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., and P. D. Ryan, 2001. PAST: Paleontological Statistics
- Hart, S. P., Usinowicz, J., & Levine, J. M. (2017). The spatial scales of species coexistence. *Nature Ecology & Evolution*, 1(8), 1066-1073.
- Harterreiten-Souza, E. S., Togni, P. H. B.; Milane, P. V. G. N., Cavalcante, K. R., Medeiros, M. A., Pires, C. S. S., Sujii, E. R. 2012. Seasonal fluctuation in the population of *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera: Coccinellidae) and co-occurrence with other coccinellids in Federal District of Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 52, 133-139. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/S0031-10492012001100001>
- Harterreiten-Souza, E. S., Togni, P. H. B., Pires, C. S. S., & Sujii, E. R. (2014). The role of integrating agroforestry and vegetable planting in structuring communities of herbivorous insects and their natural enemies in the Neotropical region. *Agroforestry Systems*, 88(2), 205-219.
- He, X., & Sigsgaard, L. (2019). A floral diet increases the longevity of the coccinellid *Adalia bipunctata* but does not allow molting or reproduction. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7, 6.
- HilleRisLambers, J., Adler, P. B., Harpole, W. S., Levine, J. M., & Mayfield, M. M. (2012). Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 43, 227-248.
- Hodek, I., Honek, A., & Van Emden, H. F. (Eds.). (2012). *Ecology and behaviour of the ladybird beetles (Coccinellidae)*. John Wiley & Sons.
- Hodgson, E. W., Venette, R. C., Abrahamson, M., & Ragsdale, D. W. (2005). Alate production of soybean aphid (Homoptera: Aphididae) in Minnesota. *Environmental Entomology*, 34(6), 1456-1463.
- Holt, R. D. (1977). Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theoretical population biology*, 12(2), 197-229.
- Honek, A., Dixon, A. F., Soares, A. O., Skuhrovec, J., & Martinkova, Z. (2017). Spatial and temporal changes in the abundance and composition of ladybird (Coleoptera: Coccinellidae) communities. *Current opinion in insect science*, 20, 61-67.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 425-427.

- Ives, A. R., Cardinale, B. J., & Snyder, W. E. (2005). A synthesis of subdisciplines: predator–prey interactions, and biodiversity and ecosystem functioning. *Ecology Letters*, 8(1), 102-116.
- Jactel, H., Verheggen, F., Thiéry, D., Escobar-Gutiérrez, A. J., Gachet, E., Desneux, N., & Neonicotinoids Working Group. (2019). Alternatives to neonicotinoids. *Environment international*, 129, 423-429.
- Janssen, A., & Sabelis, M. W. (2015). Alternative food and biological control by generalist predatory mites: the case of *Amblyseius swirskii*.
- Janssen, A., Sabelis, M. W., Magalhães, S., Montserrat, M., & Van der Hammen, T. (2007). Habitat structure affects intraguild predation. *Ecology*, 88(11), 2713-2719.
- Jiao, S., Yang, Y., Xu, Y., Zhang, J., & Lu, Y. (2020). Balance between community assembly processes mediates species coexistence in agricultural soil microbiomes across eastern China. *The ISME journal*, 14(1), 202-216.
- Kindlmann, P., & Dixon, A. F. (1993). Optimal foraging in ladybird beetles (Coleoptera: Coccinellidae) and its consequences for their use in biological control. *European Journal of Entomology*, 90(4), 443-450.
- Klink, C. A., & Machado, R. B. (2005). Conservation of the Brazilian cerrado. *Conservation biology*, 19(3), 707-713.
- Krebs, C. J. (1999). *Ecological methodology* (No. 574.5072 K7).
- Landis, D. A., & Van der Werf, W. (1997). Early-season predation impacts the establishment of aphids and spread of beet yellows virus in sugar beet. *Entomophaga*, 42(4), 499-516.
- Landis, D. A., Wratten, S. D., & Gurr, G. M. (2000). Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual review of entomology*, 45(1), 175-201.
- Letourneau, D. K., Armbrrecht, I., Rivera, B. S., Lerma, J. M., Carmona, E. J., Daza, M. C., ... & Trujillo, A. R. (2011). Does plant diversity benefit agroecosystems? A synthetic review. *Ecological applications*, 21(1), 9-21.

- Levine, J. M., Bascompte, J., Adler, P. B., & Allesina, S. (2017). Beyond pairwise mechanisms of species coexistence in complex communities. *Nature*, 546(7656), 56-64.
- Lu, Z. X., Zhu, P. Y., Gurr, G. M., Zheng, X. S., Read, D. M., Heong, K. L., ... & Xu, H. X. (2014). Mechanisms for flowering plants to benefit arthropod natural enemies of insect pests: prospects for enhanced use in agriculture. *Insect science*, 21(1), 1-12.
- Lucas, É., Coderre, D., & Brodeur, J. (2000). Selection of molting and pupation sites by *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae): avoidance of intraguild predation. *Environmental Entomology*, 29(3), 454-459.
- Lundgren, J. G. (2009). Nutritional aspects of non-prey foods in the life histories of predaceous Coccinellidae. *Biological Control*, 51, 294–305. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2009.05.016
- Lundgren, J. G., & Seagraves, M. P. (2011). Physiological benefits of nectar feeding by a predatory beetle. *Biological Journal of the Linnean Society*, 104(3), 661-669.
- Macfadyen, S., Craze, P. G., Polaszek, A., van Achterberg, K., & Memmott, J. (2011). Parasitoid diversity reduces the variability in pest control services across time on farms. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1723), 3387-3394.
- Masetti, A., Magagnoli, S., Lami, F., Lanzoni, A., & Burgio, G. (2018). Long term changes in the communities of native ladybirds in Northern Italy: impact of the invasive species *Harmonia axyridis* (Pallas). *BioControl*, 63(5), 665-675.
- Medeiros, M. A. D., Ribeiro, P. D. A., Morais, H. C. D., Castelo Branco, M., Sujii, E. R., & Salgado-Laboriau, M. L. (2010). Identification of plant families associated with the predators *Chrysoperla externa* (Hagen) (Neuroptera: Chrysopidae) and *Hippodamia convergens* Guérin-Ménéville (Coleoptera: Coccinellidae) using pollen grain as a natural marker. *Brazilian Journal of Biology*, 70(2), 293-300.
- Medeiros, M. A., Sujii, E. R., & Morais, H. C. (2009). Effect of plant diversification on abundance of South American tomato pinworm and predators in two cropping systems. *Horticultura Brasileira*, 27(3), 300-306.

- Michaud, J. P. (2002). Invasion of the Florida citrus ecosystem by *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) and asymmetric competition with a native species, *Cycloneda sanguinea*. *Environmental Entomology*, 31(5), 827-835.
- Michaud, J. P., & Jyoti, J. L. (2007). Repellency of conspecific and heterospecific larval residues to *Hippodamia convergens* (Coleoptera: Coccinellidae) ovipositing on sorghum plants. *European Journal of Entomology*, 104(3).
- Moran, N. A. (1986). Morphological adaptation to host plants in *Uroleucon* (Homoptera: Aphididae). *Evolution*, 40(5), 1044-1050.
- Müller, C. B., Williams, I. S., & Hardie, J. (2001). The role of nutrition, crowding and interspecific interactions in the development of winged aphids. *Ecological Entomology*, 26(3), 330-340.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853-858.
- Noppe, C., Michaud, J. P., & De Clercq, P. (2012). Intraguild predation between lady beetles and lacewings: outcomes and consequences vary with focal prey and arena of interaction. *Annals of the Entomological Society of America*, 105(4), 562-571.
- Omkar, G., Mishra, G., & Singh, K. (2005). Effects of different wavelengths of light on the life attributes of two aphidophagous ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae). *European Journal of Entomology*, 102(1), 33-37.
- Pringle, R. M., Kartzinel, T. R., Palmer, T. M., Thurman, T. J., Fox-Dobbs, K., Xu, C. C., ... & Barrett, R. D. (2019). Predator-induced collapse of niche structure and species coexistence. *Nature*, 570(7759), 58-64.
- R Core Team (2019). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Ramsden, M. W., Menéndez, R., Leather, S. R., & Wäckers, F. (2015). Optimizing field margins for biocontrol services: the relative role of aphid abundance, annual floral resources, and overwinter habitat in enhancing aphid natural enemies. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 199, 94-104.

- Rocca, M., Rizzo, E., Greco, N.; Sánchez, N. (2017). Intra- and interespecific interactions between aphidophagous ladybirds: the role of prey in predator coexistence. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 162, 284-292. DOI: <https://doi.org/10.1111/eea.12527>
- Rosenzweig, M. L., & MacArthur, R. H. (1963). Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions. *The American Naturalist*, 97(895), 209-223.
- Rutledge, C. E., O'Neil, R. J., Fox, T. B., & Landis, D. A. (2004). Soybean aphid predators and their use in integrated pest management. *Annals of the Entomological Society of America*, 97(2), 240-248.
- Sicsú, P. R., Macedo, R. H., & Sujii, E. R. (2020). Lady beetle oviposition site choices: maternal effects on offspring performance. *Florida Entomologist*, 103(2), 228-235.
- Sicsú, P. R., Macedo, R. H., Sujii, E. R. (2015). Oviposition site selection structures niche partitioning among coccinellid species in a tropical ecosystem. *Neotropical Entomology*, 44, 430-438. DOI: 10.1007/s13744-015-0313-6
- Singh, S., & Mishra, G. (2019). Oviposition in aphidophagous ladybirds: effect of prey availability and conspecific egg presence. *International Journal of Tropical Insect Science*, 39(2), 107-114.
- Sivinski, J., Wahl, D., Holler, T., Al Dobai, S., & Sivinski, R. (2011). Conserving natural enemies with flowering plants: estimating floral attractiveness to parasitic Hymenoptera and attraction's relationship to flower and plant morphology. *Biological Control*, 58(3), 208-214.
- Snyder, W. E. (2019). Give predators a complement: Conserving natural enemy biodiversity to improve biocontrol. *Biological control*, 135, 73-82.
- Straub, C. S., & Snyder, W. E. (2006). Species identity dominates the relationship between predator biodiversity and herbivore suppression. *Ecology*, 87(2), 277-282.
- Sujii, E. R., Beserra, V. A., Ribeiro, P. H., da Silva-Santos, P. V., Pires, C. S. S., Schmidt, F. G. V., ... & Laumann, R. A. (2007). Comunidade de inimigos naturais e controle biológico natural do pulgão, *Aphis gossypii* Glover (Hemiptera: Aphididae) e do curuquerê, *Alabama argillacea* Hübner (Lepidoptera: Noctuidae) na cultura do

algodoeiro no Distrito Federal. *Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia-Artigo em periódico indexado (ALICE)*.

- Togni, P. H. B., Venzon, M., Souza, L. M., Santos, J. P. C. R., Sujii, E. R. (2019a). Biodiversity provides whitefly biological control based on farm management. *Journal of Pest Science*, 92, 393–403.
- Togni, P. H., Venzon, M., Muniz, C. A., Martins, E. F., Pallini, A., & Sujii, E. R. (2016). Mechanisms underlying the innate attraction of an aphidophagous coccinellid to coriander plants: Implications for conservation biological control. *Biological Control*, 92, 77-84.
- Togni, P. H., Venzon, M., Souza, L. M., Sousa, A. A., Harterreiten-Souza, É. S., Pires, C. S., & Sujii, E. R. (2019b). Dynamics of predatory and herbivorous insects at the farm scale: the role of cropped and noncropped habitats. *Agricultural and Forest Entomology*, 21(4), 351-362.
- Tylianakis, J. M., Tscharntke, T., & Klein, A. M. (2006). Diversity, ecosystem function, and stability of parasitoid–host interactions across a tropical habitat gradient. *Ecology*, 87(12), 3047-3057.
- Van Emden, H. F., & Harrington, R. (Eds.). (2017). *Aphids as crop pests*. Cabi.
- van Rijn, P. C., & Wäckers, F. L. (2016). Nectar accessibility determines fitness, flower choice and abundance of hoverflies that provide natural pest control. *Journal of Applied Ecology*, 53(3), 925-933.
- Venzon, M., Amaral, D. S. S. L., Togni, P. H. B., & Chiguachi, J. A. M. (2019). Interactions of Natural Enemies with Non-cultivated Plants. In *Natural Enemies of Insect Pests in Neotropical Agroecosystems* (pp. 15-26). Springer, Cham.
- Volkl, W., Mackauer, M., Pell, J. K., Brodeur, J. (2007). Predators, parasitoids and pathogens. Em: van Emden, H. F., Harrington, R. (Ed.). *Aphids as Crop Pests*. CAB International, Cambridge, Massachusetts.
- Wäckers, F. L., van Rijn, P. C. J., & Bruin, J. (Eds.). (2005). *Plant-provided food for carnivorous insects: a protective mutualism and its applications*. Cambridge University Press.

- Wiedenmann, R. N., & Smith Jr, J. W. (1997). Attributes of natural enemies in ephemeral crop habitats. *Biological control*, 10(1), 16-22.
- Yang, L., Xu, L., Liu, B., Zhang, Q., Pan, Y., Li, Q., ... & Lu, Y. (2019). Non-crop habitats promote the abundance of predatory ladybeetles in maize fields in the agricultural landscape of northern China. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 277, 44-52.
- Yoo, H. J. S., & O'Neil, R. J. (2009). Temporal relationships between the generalist predator, *Orius insidiosus*, and its two major prey in soybean. *Biological Control*, 48(2), 168-180.

CHAPTER 2

Intraguild predation of immatures and habitat structure modulates the oviposition behavior of aphidophagous predators*

* Manuscrito submetido ao periódico Ecological Entomology e formatado de acordo com as normas do periódico.

Abstract

1. Structurally complex habitats affect intraguild predation's strength, allowing the coexistence of competing species sharing similar resources in aphidophagous guilds. Nevertheless, the outcome of intraguild predation may affect the behavioral responses of adults regarding oviposition site selection.

2. We investigated how habitat structure affects the intraguild predation of aphidophagous insects and its consequences in adults' oviposition site selection. We used the species *Cycloneda sanguinea* (Coleoptera: Coccinellidae) and *Chrysoperla externa* (Neuroptera: Chrysopidae) and collards planted in association with coriander (complex habitat) or only collards (simple habitat), as models.

3. *Chrysoperla externa* was the most frequent intraguild predator during the larval stage and interfered in the predation and foraging behavior of *C. sanguinea* larvae, affecting predators impacts in the population of a shared prey (aphids). Habitat complexity reduced the occurrence of intraguild predation through time and increased predator impact on their prey.

4. The intraguild prey avoided laying eggs when the intraguild predator was present in simple habitats, while they tend to lay their eggs in more sheltered areas when in complex habitats. Conversely, the intraguild predator increased their reproduction in the presence of intraguild prey, regardless of habitat type.

5. Our findings suggest that habitat structural complexity modulates antagonistic interactions during the immature stages of intraguild predator and prey, mediating the adult oviposition behavior. These behaviors should be highly adaptative to species on both sides of the interaction.

Key words. Coccinellidae, Chrysopidae, intercropping, competition, oviposition site selection, shelter.

1. Introduction

Intraguild predation is well documented for generalist predatory insects, affecting the population of interacting species sharing similar resources in food webs (Polis & McCormick 1987; Lucas, 2005; Ingram *et al.*, 2012; Devee *et al.*, 2018). Theory predicts that strong intraguild predation effects can exclude the intraguild prey by the intraguild predator in simple habitats (Holt & Polis, 1997; Marques *et al.*, 2018). However, structurally complex habitats may allow competing species' coexistence foraging in the same habitat, since the intraguild prey can be displaced and not excluded by its intraguild predator (Polis *et al.*, 1989). In such complex habitats the intraguild prey can forage in distinct patches within the same habitat, possibly reducing niche overlap among species (e.g., Venzon *et al.*, 2001; Ingram *et al.*, 2012). Nevertheless, the outcomes of intraguild predation occurring during the immature stages in distinct habitats affect individual's survival and the reproduction success of females (Lucas & Brodeur, 1999; Smith *et al.*, 2000; Yoshioka *et al.*, 2012; Ayabe *et al.*, 2017), mediated by habitat structure (Togni *et al.*, 2016).

When preying a heterospecific, the immature intraguild predator benefits from the nutritional value of its prey (Pell *et al.*, 2008; Fonseca *et al.*, 2017a), reduce the competition and increase their access to the shared resource, ultimately increasing their survival (Gagnon *et al.*, 2011). The occurrence frequency of intraguild predation depends on the diet breadth of both species (Lucas *et al.*, 1998; Schausberger & Croft, 2000a), prey density (Lucas & Rosenheim, 2011; Mirande *et al.*, 2015), and habitat structure (Schmidt & Rypstra, 2010; Yu *et al.*, 2019). When prey is scarce, immature generalist predators are likely to engage in intraguild interactions due to nutritional constraints (Coll, 2009; Michalko *et al.*, 2020). This is more likely to occur in simple habitats because the chances of predator encounters are high (Ritchie & Johnson, 2009; Pozzebon *et al.*, 2015). In structurally complex habitats (e.g., habitats with higher vegetational diversity), the prey is usually sparser, and there are more possibilities for foraging reducing the encounter rate between immatures and decrease intraguild predation (Roda *et al.*, 2000; Janssen *et al.*, 2007; Gontijo, 2019).

Intraguild predation during the immature stages can also act as a selective filter towards the oviposition site selection by adults in distinct habitats (Lucas & Brodeur, 1999). Females can reduce the number of eggs laid or avoid ovipositing in patches with signals or the presence of potential intraguild predators of their eggs and progeny (Taylor *et al.*, 1998; Putra *et al.*, 2009; Choh *et al.*, 2010). The risk of intraguild predation also interacts with food availability

for generalist insects so that egg masses of competing species are spatially distributed within the habitat according to the costs and benefits of each oviposition site (Sicsú *et al.*, 2015).

In aphidophagous coccinellids (Coleoptera: Coccinellidae), the intraguild predation of larvae and eggs is common, especially in phylogenetically close species (Giorgi *et al.*, 2009). Aphidophagous coccinellids usually lay their eggs near prey patches (Schellhorn & Andow, 1999; Griffin *et al.*, 2002). Therefore, many species explore similar resources simultaneously, increasing the occurrence of competing and intraguild interactions (Hodek *et al.*, 2012, Noppe *et al.*, 2012). However, habitat structure (complexity) and quality (resource availability) are also relevant factors mediating these interactions (Seagraves, 2009; Hodek *et al.*, 2012; Amaral *et al.*, 2013; Togni *et al.*, 2016). Habitat structural complexity may increase the possibilities of oviposition sites and larvae foraging opportunities (Denno *et al.*, 2005), reducing egg predation and increasing larval survival (Amaral *et al.*, 2015). Depending on habitat composition in structurally complex habitats, there is an increase in food (essential, supplementary, and alternative) availability and suitable microclimatic conditions for larvae, adults, and eggs (Langellotto & Denno 2004; Letourneau *et al.*, 2011). Therefore, oviposition site selection by coccinellids is an important life-history trait that modulates adults' foraging behavior in distinct habitat types (Phoofolo & Obrycki, 1998; Seagraves, 2009).

In agroecosystems, coccinellids are found in monocultures (structurally simple habitats), but many species are more abundant in diversified crops (structurally complex habitats), where they interact with several aphidophagous predators (Medeiros *et al.*, 2009; Resende *et al.*, 2011). Thus, agricultural systems are good models to understand intraguild interactions in distinct habitats in simple food webs. On this matter, *Cycloneda sanguinea* L. (Coleoptera: Coccinellidae) and *Chrysoperla externa* (Hagen) (Neuroptera: Chrysopidae) are common aphid predators in Brazilian agroecosystems that coexist in similar habitats (Medeiros *et al.*, 2009; Togni *et al.*, 2009; Resende, 2010). Adults and larvae of *C. sanguinea* are predators (Togni *et al.*, 2016), and their eggs have no protection against predation so, the maternal choice for suitable oviposition sites is an adaptative behavior (Sicsú *et al.*, 2020). However, adults of *C. externa* feed on pollen, nectar, and honeydew of hemipterans (especially aphids) (Villenave *et al.*, 2006), the larvae are predators, and their eggs present a pedicel that confers protection against predation to some insects (Růžička, 1997). Although only the larvae of both species can engage in intraguild predation, both species' adults oviposit in similar patches because prey requirements for progeny are similar.

Both predators are more abundant in crops (tomato and collards) intercropped with coriander *Coriandrum sativum* L. (Apiaceae) than in monocultures (Medeiros *et al.*, 2009;

Togni *et al.*, 2009; Resende *et al.*, 2010). During the vegetative stage, coriander plants do not offer any direct resources to predators. In previous studies, females of *C. sanguinea* exhibited an innate attraction to coriander volatiles because females use coriander plants as oviposition sites free of competitors (Togni *et al.*, 2016). Similarly, *C. externa* is also attracted by coriander volatiles (Resende *et al.*, 2015). Probably, the innate attraction of *C. sanguinea* and *C. externa* adults to coriander volatiles during the vegetative stage may be the result of evolutive responses to assess habitat quality to benefit larval survival mediated by the risk of intraguild predation the adults can assess.

We, therefore, aimed to understand how habitat structure affects the intraguild predation of generalist predatory insects and its consequences in the oviposition site selection by adults. We used the species *C. sanguinea* and *C. externa* in collards planted alone (simple habitats) or with coriander (complex habitats) as models to answer this question. We hypothesize that: 1. Larvae of predators will exert a greater pressure over the population of a shared prey in complex habitats because the intraguild predation will be less frequent than in simple habitats; 2. The intraguild predator's presence will change the foraging behavior of the larvae of the intraguild prey, but predators will coexist longer foraging in complex habitats because they encounter each other less frequently; 3. The lower encounter rate between predators in complex habitats will allow predators' coexistence in lower densities of their prey; 4. The outcome of intraguild predation during the larval stage influences adults' oviposition behavior in both simple and complex habitats. As aphidophagous predators are subject to competition and intraguild predation frequently, we predict that the parental choices for oviposition sites may be an evolutive consequence of progeny survival in simple and complex habitats.

2. Material and Methods

2.1 Insects and plants

Adults of *C. sanguinea* were collected in commercial crops of collards in the Brazilian Federal District (15° 46' 48" South, 47° 55' 45" West). Field collected adults were separated into couples and kept in plastic pots (500 ml) in a controlled room, where most of the experiments occurred (26 ± 2 °C, UR 70% ± 20%, 12h of light). The couples were fed three times per week with the aphids *Myzus persicae* (Sulzer) and *Lipaphis pseudobrassicae* (Davis) (both Hemiptera: Aphididae), honey, and water. The aphids were collected weekly in the field. Three times per week, the eggs were separated from the adults to avoid cannibalism After egg

hatching, the larvae were kept individually inside plastic pots (130 ml) and fed with the same diet provided to the adults. When the adults emerged, new couples of similar ages were formed.

The individuals of *C. externa* were obtained from a mass rearing in the laboratory. This species was maintained in the same climatic conditions as *C. sanguinea*. Adults were kept inside PVC cages (4.7 l) (approximately 20 adults per cage). Each end of the cage was covered with a fine mesh. The adults were fed with an artificial diet of yeast and honey (1:1), replaced twice per week (Carvalho & Souza 2000). The cage was internally covered with germination paper, where the females oviposited. Twice a week, we removed the germination paper with eggs and kept it inside plastic pots (1 l) until the larvae hatch. After that, larvae were kept individually inside plastic pots (130 ml) and fed with *Anagasta kuehniella* (Zeller) (Lepidoptera: Pyralidae) eggs.

We used the aphid *M. persicae* in all experiments as the shared prey of *C. sanguinea* and *C. externa* (Van Emden *et al.*, 1969; Albuquerque *et al.*, 1994). Field collected aphids were kept in collard leaves maintained with their petioles inside a plastic pot filled with water (250 ml). Each plastic pot contained three leaves with aphid colonies. Twice a week, the old leaves were replaced by new ones. The aphid rearing was also kept inside wooden framed cages in the controlled room (26 ± 2 °C, UR $70\% \pm 20\%$, 12h of light). Parasitized aphids were manually removed from the rearing to ensure that we only used healthy individuals in the experiments.

We also planted collard plants *Brassica oleracea* L. (Brassicaceae) cv. “Manteiga” to be used in the experiments. Seedlings of collards were cultivated in a greenhouse (27 ± 4 °C) inside plastic vessels (0.25 – 0.5 ml depending on the experiment) and kept inside wooden framed cages to avoid colonization by other phytophagous insects. We used plants with approximately 15 days after emergence in the experiments. Seeds of coriander *Coriandrum sativum* L. (Apiaceae) cv. “Verdão” were sown directly in the soil immediately after planting the collards, with 20 – 30 seeds sown in the center of the plastic vessel (Togni *et al.*, 2016). After the emergence of coriander seedlings, one collard seedling was transplanted into the middle of the coriander clump. Coriander plants used in the experiments reached two-thirds of the collard plants' height in all experiments.

2.2 Predator effect on the population growth of aphids

To evaluate how habitat structure affects the predation rates of aphids when both predators are together in simple and complex habitats, we calculated the population growth of

aphids when predators were present or absent. This experiment was performed in a greenhouse ($26 \pm 4\text{C}$) with aphid-infested collards (20 – 30 days after planting). Each plant was infested with 150 *M. persicae* of different ages three days before the beginning of the experiment and kept inside a wooden framed cage. After that, the number of aphids per plant was counted, maintaining at least 150 – 200 aphids per plant. Just collards planted with (complex habitat) or without coriander (simple habitat) were placed in plastic vessels filled with soil (0.5 L), as described above. When the plants were ready to be used in the experiments, we transferred them to a plastic cage (6 L) (one plant per cage) with an opening at the top covered with a fine mesh, as described in Sujii *et al.* (2008). The plants' soil in the plastic vessels was covered with Styrofoam to prevent prey and predators from escaping. Third instar larvae of both species were released individually or in heterospecific pairs in each plant inside the cages. Each cage corresponded to the experimental unit in this experiment. All larvae were fed one day before the beginning of the experiment.

In total, we established the following six treatments with aphid-infested plants ($n = 30$ replicates per treatment): 1) Simple habitat + *C. sanguinea* larva; 2) Simple habitat + *C. externa* larva; 3) Simple habitat + *C. sanguinea* larva + *C. externa* larva; 4) Complex habitat + *C. sanguinea* larva; 5) Complex habitat + *C. externa* larva and 6) Complex habitat + *C. sanguinea* larva + *C. externa* larva. Aphid infested collards composed the control group without predator. When alone, each predator's larvae were released at the top of the collard plant with a fine brush. When together, each heterospecific larvae was released in opposite leaves at the top of the collard plants simultaneously. We used third instar larvae with similar sizes to avoid any bias related to predator size. After five days, we measured the number of aphids lasting in each treatment and the control group, and then we calculated the Instantaneous Rate of Population Increase (*ri*) in each treatment as described in Walthall and Stark (1997).

To evaluate the foraging patterns of predators in different habitat types, we registered the plant's sites the individuals were foraging in each treatment. Collard plants were divided into upper, middle, and lower third. In the treatments with coriander, we also evaluated whether the larvae were foraging on this plant. These evaluations were made three times per day after the first day of larvae release inside the cages, until the experiment's ending. This data was used to calculate the proportion of individuals found in specific parts of the plant in each treatment.

2.3 Intraguild predation

To explicitly evaluate the occurrence of intraguild predation and how habitat structure could affect its occurrence, we made a second experiment using a similar experimental setup from the previous experiment. Unlike the previous experiment, we reduced the size of the plastic cages to 1 L to reduce the area available for predator foraging and increase the probability of encounters between predators. In this experiment, the seedlings of collards and coriander were sown in smaller plastic vessels filled with soil (0.25 ml). In a climate-controlled room (26 ± 2 °C, UR $70\% \pm 20\%$, 12h of light) we established two treatments (n = 30 replicates per treatment) with different levels of habitat structural complexity (simple and complex habitats). Collard plants were infested with 100 *M. persicae* each, as described previously. Two third instar larvae (one of each predator species) were released in opposite leaves at the top of the collard plants in each treatment. Larvae were starved 24h before the beginning of the experiment. We used only larvae with similar sizes.

On the next day of larvae releasing, we gently opened the cages to evaluate whether the intraguild predation has occurred in each replicate. When intraguild predation occurred, we measured the aphid density inside the pots. We repeated this procedure three times per day with a four-hour interval between observations, for three days, or until intraguild predation occurred. This resulted in a maximum of nine evaluations between 24h and 80h after predator release. In each observation, we determined which species acted as intraguild predator and prey. We considered that intraguild predation occurred when we found one larva dead and with signals of sucking (predation by *C. externa*) or chewed (predation by *C. sanguinea*) or when we explicitly observed them preying each other. All dead larvae were examined under a stereoscopic microscope. Using this approach, we were able to determine the symmetry of intraguild predation, how habitat structure affects its frequency, and how prey density affects the occurrence of intraguild predation in different habitats through time.

2.4 Oviposition patterns

To evaluate the selection of oviposition sites by females of *C. sanguinea* and *C. externa* in different habitat types, we conducted a no-choice experiment in a microcosm. The microcosm arena (48 x 41,5 x 38 cm) had four LED fluorescent light tubes at the top (10 watts each) in a climate-controlled room (26 ± 2 °C, UR $70\% \pm 20\%$, 12h of light). In each arena, we

positioned a plastic tray (40 x 27 x 7 cm) filled with soil. Each one contained collards seedlings (simple habitat) or collards seedlings in association with coriander (complex habitat). In simple habitat treatments, six collard seedlings (45 days old) were transplanted into each tray. Each tray contained three rows of collards ~5 cm apart. In complex habitat treatments, coriander seeds were sown 10 days before the collard seedling transplantation, in the same row. Coriander seeds were sown in following the densities used by Resende *et al.* (2010) in the field, which was similar to the coriander densities we used in the previous experiments. One day before the experiment beginning each collard plant was infested with 50 *M. persicae*. During the experiment, the aphids were replaced daily to ensure that females of both predators would have enough stimuli to lay their eggs (Togni *et al.*, 2016).

We released six predator females in simple habitats or in complex habitats. To evaluate each predator's oviposition patterns separately, we released six mated females of the same species in simple habitats or complex habitats plots. However, to evaluate both predators' oviposition patterns together in different habitats, we released three *C. sanguinea* mated females, and three *C. externa* mated females in simple habitats or in complex habitats plots. Each replicate for each treatment (simple or complex habitats with heterospecific or conspecific predators) consisted in a plastic tray with aphid infested collard plants and six mated females (n = 90 individuals per species observed in total).

Four days after the female's emergence, we formed couples of each species separately and kept each female mating with one male for 24h before their release in the microcosm arena. The next day we released the females in the arena and started the observations a day after that. During three consecutive days, we evaluated the total number of eggs per species, the number of egg masses per species, and the local where each species laid their eggs (collard plant, coriander, soil, or cage). We considered egg masses as the group of eggs laid close to each other in the same place (e.g., a leaf). This experiment allowed us to investigate whether the oviposition pattern of both species change when both species are together and the role of habitat structure in the female's choice for oviposition sites.

2.5 Statistical analyses

To evaluate whether predators alone or with their heterospecific in different habitat types (simple or complex habitats) affected aphids' population growth, we fitted a Generalized Linear Model (GLM) with a Poisson distribution. In this model, we used the *ri* values as

response variables, and habitat type (simple or complex habitats) and its interaction with predator identity (alone or with a heterospecific) as explanatory variables. When any explanatory variable did not affect the response variable, it was removed from the model and a new model was fitted. The new model was compared with the full model by an F-test. If no differences were found, we accepted the simplest model. We repeated this procedure until we found the simplest model (Crawley, 2012). We then assessed the significance of the variables using an F-test, and the differences among factor levels by a model contrast analysis (Crawley, 2012). Residual analysis was performed with the final model.

To evaluate larvae's foraging pattern from both species in different habitats alone and with the heterospecific larva, we fitted a GLM with a binomial distribution (Crawley, 2012). In this model, we used the proportion of larvae observed foraging in different places (upper, middle, and lower third of collards and coriander) as response variables and the interaction between habitat type (simple or complex habitats) and its interaction with predator identity (alone or with a heterospecific) as explanatory variables. We followed the same procedure from the previous analysis with a Poisson distribution. We performed a separate analysis for each species. We also fitted a GLM with a binomial distribution to assess which species was the most frequent intraguild predator and whether the predation exerted by each species differed in each habitat type. To do this, we fitted three GLMs. The first analysis compared the frequency of occurrence of intraguild predation between the two species regardless of habitat type. The other two analyses consisted of evaluating separately whether the frequency of intraguild predation by *C. sanguinea* or *C. externa* differed between habitat types.

In the second experiment, we investigate how the intraguild predation of larvae, independent of their species, was affected by habitat type, time, and prey density by fitting a GLM with a Poisson distribution. In this analysis, we considered the number of intraguild predation cases in each treatment as a response variable, and the interaction among time interval (24h to 80h after the experiment beginning), number of aphids per plant in each treatment, and habitat type (simple or complex habitats) as explanatory variables. Using a GLM with a binomial distribution, we investigated where each species lay their eggs together with conspecifics and heterospecific in each treatment. We performed a separate analysis for each species. The proportion of eggs per species was used as a response variable, and the site where the egg was deposited (collard plant, coriander, soil, or cage) and its interaction with habitat type as response variables. We also fitted a GLM with a negative binomial distribution for overdispersed data to evaluate how the average number of eggs per species and the number of

egg masses per species (response variables) were affected by treatment (explanatory variable). All analyses were performed using the software R (R Core Team, 2019).

3. Results

3.1 Habitat structure affect the predation and the foraging behavior of predators

According to the GLM results, aphid population growth (*ri* values) was affected by the presence of predators ($F = 12.34$, d.f. = 3, $P < 0.0001$), habitat type ($F = 8.46$, d.f. = 1, $P = 0.004$), but not by the interaction between these variables ($F = 0.11$, d.f. = 2, $P = 0.8871$). Both predators negatively affected aphids' population growth, but these effects were more prominent in complex habitats because we only observed a reduction in aphid population growth in this treatment (Fig. 1). However, predators had interfered with each other's predation in both habitat types (simple or complex habitats) since the population growth of aphids was similar when larvae of each species were alone or with a heterospecific larva in each habitat type (Fig. 1). Besides, there were intraguild predation cases in 17.5% of the treatments in which the predators were together. In simple habitats, intraguild predation occurred in 30% of the cases, while in complex habitats, only 5% cases were recorded. This motivated the next experiment, described below.

The proportion of *C. sanguinea* larvae per location was affected by plant site ($\chi^2 = 55.81$, d.f. = 3, $P < 0.0001$), habitat type ($\chi^2 = 25.77$, d.f. = 3, $P < 0.0001$), and by the interaction of both variables ($\chi^2 = 15.30$, d.f. = 7, $P = 0.0324$). *Cycloneda sanguinea* larvae were found foraging mainly in the middle and lower third of collard plants in simple habitats, and mostly in the coriander plants in complex habitats (Fig 2a). In the presence of heterospecific larvae, *C. sanguinea* larvae change their foraging behavior by foraging equally in all plant sites in simple habitats and they are found less frequently on coriander plants than when they are alone (Fig. 2a). Similarly, the proportion of *C. externa* larvae per location was affected by plant site ($\chi^2 = 147.03$, d.f. = 3, $P < 0.0001$) and habitat type ($\chi^2 = 56.72$, d.f. = 3, $P < 0.0001$). No interaction between plant site and habitat type was observed ($\chi^2 = 12.11$, d.f. = 7, $P = 0.0972$). The larvae of *C. externa* foraged in similar sites as *C. sanguinea* larvae, with a clear preference for coriander plants in complex habitats. Unlike *C. sanguinea*, *C. externa* did not change its

foraging behavior when the heterospecific larvae were present in distinct habitat types (Fig. 2b).

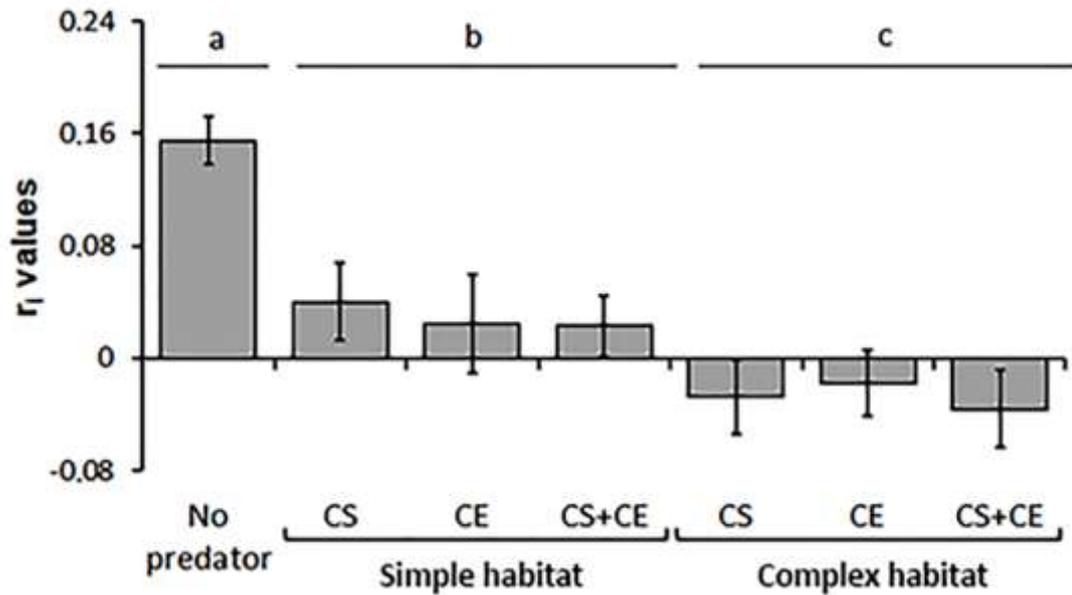


Fig. 1. Mean (\pm SE) instantaneous rate of population increase (r_i values) of aphid population when no predator was present (control), and where heterospecific larvae of predators were together or by themselves in simple habitats (only collards planted) or in complex habitats (collards in association with coriander). Same letters above the bars indicate no differences among the means of each treatment by model contrast analysis ($P > 0.05$). CS = *Cycloneda sanguinea*, CE = *Chrysoperla externa*.

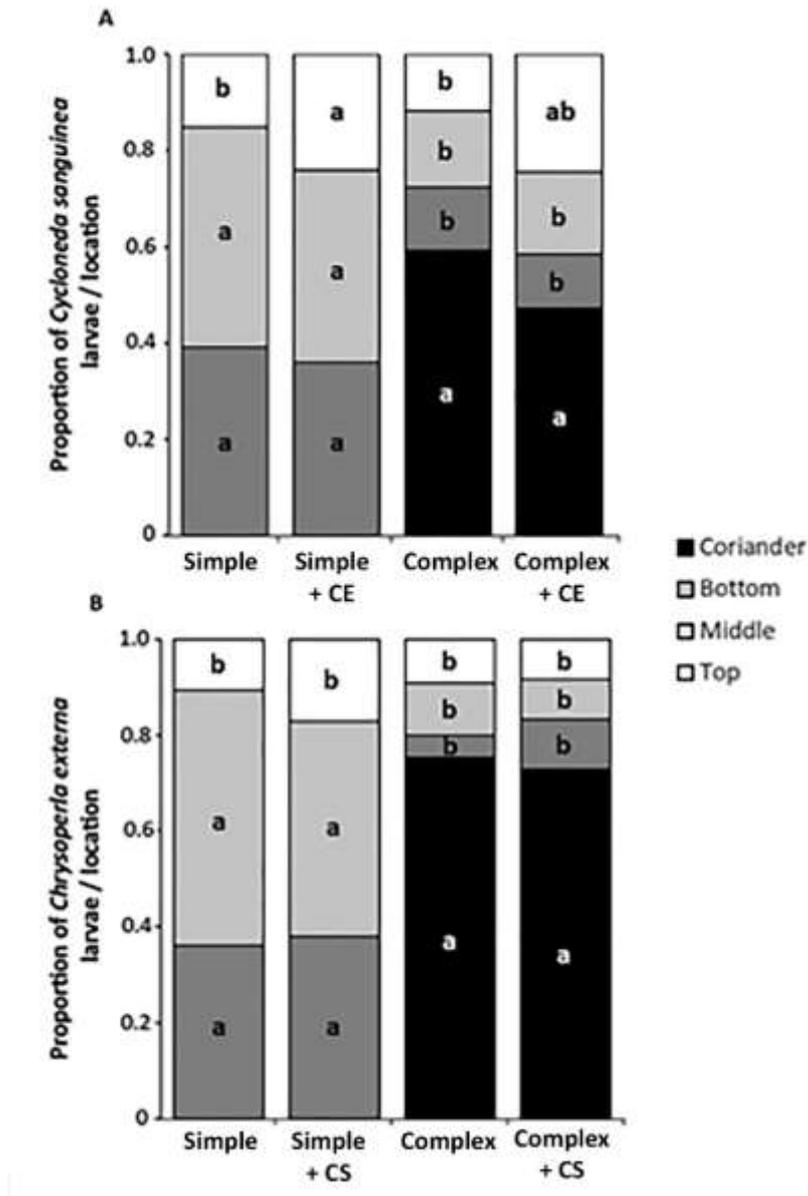


Fig. 2. Foraging pattern of *Cycloneda sanguinea* (A) and *Chrysoperla externa* (B) larvae at different sites in simple habitats (only collards planted) or in complex habitats (collards in association with coriander). The same letters within the bars indicate no differences among the proportion of individuals per site of each treatment by model contrast analysis ($P > 0.05$). CS = *Cycloneda sanguinea*, CE = *Chrysoperla externa*, Simple = Simple habitats, Complex = Complex habitats.

3.2 Habitat structure and prey density mediates intraguild predation

Chrysoperla externa larvae was more frequently found preying on *C. sanguinea* larvae (67.69%) than the opposite (22.00%) ($\chi^2 = 18,301$; d.f. = 1; $P < 0,0001$). Regardless of habitat type, in only 12.31% of the replications, intraguild predation was not observed. The predation

exerted by *C. sanguinea* on *C. externa* was similar between habitat types ($\chi^2 = 0.02$, d.f. = 1, $P = 0.9011$), as well as the predation of *C. externa* on *C. sanguinea* ($\chi^2 = 0.27$, d.f. = 1, $P = 0.6011$) (Fig. 3). Irrespective of predator species identity, the intraguild predation was affected by habitat type (Fig. 3). When considering the proportion of intraguild predation through time, habitat type, and the interaction among habitat type, time and prey density significantly affected intraguild predation (Fig. 4, Fig. 5, Table 1). The intraguild predation occurred more readily in simple habitats (42.0 ± 2.95 h – mean \pm SE) than in complex habitats (51.05 ± 5.1 h). The number of preys decreased through time in both habitats. However, on average (\pm SE), intraguild predation occurred with higher densities of aphids/plant in simple habitats (19.91 ± 2.86 aphids/plant) than in complex habitats (16.15 ± 3.73) (Fig. 5).

Table 1. Parameters used in the GLM analysis to investigate the factors affecting the occurrence of intraguild predation between larvae of *Chrysoperla externa* and *Cycloneda sanguinea* in different habitat types (simple and complex habitats) with distinct prey (aphids) densities through time.

Parameter	Chi	d.f.	P
Habitat type	7.35	16	0.0067
Time	0.29	15	0.5928
Prey density	0.71	14	0.3995
Habitat type : time	2.03	13	0.1543
Time : prey density	3.04	12	0.0811
Habitat type : prey density	0.71	11	0.3872
Habitat type : time : prey density	8.76	10	0.0031

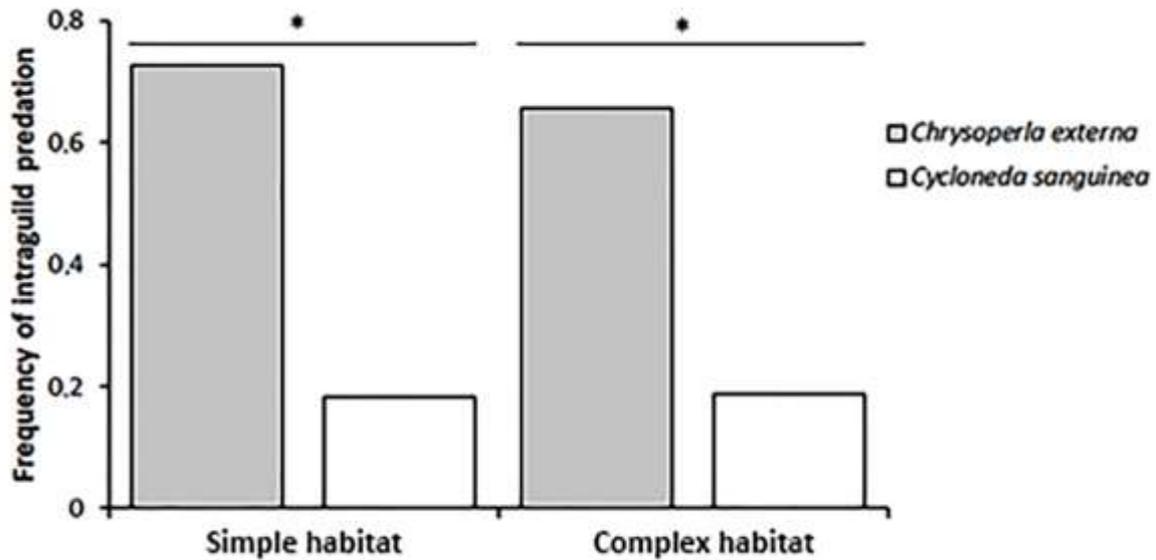


Fig.3. Frequency of *Chrysoperla externa* and *Cycloneda sanguinea* larvae acting as intraguild predator in simple habitats (only collards planted) or in complex habitats (collards in association with coriander). Asterisks indicate significant differences between the frequency of intraguild predation exerted by each species in different habitats, according to the model contrast analysis ($P < 0.05$).

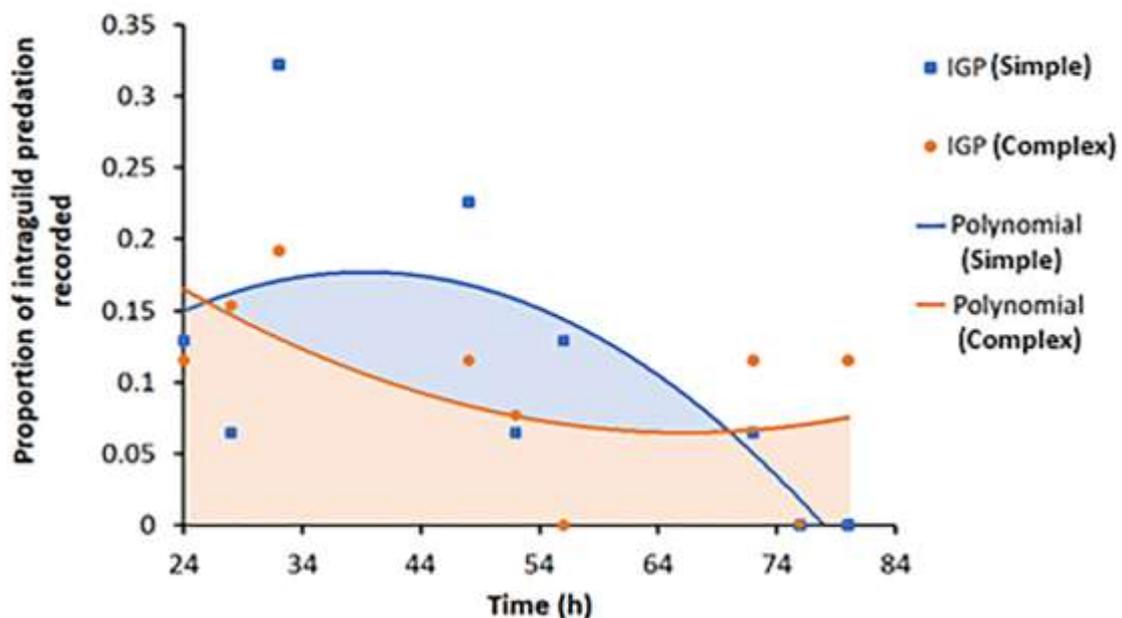


Fig. 4. Relationship between the proportion of intraguild predation cases registered between the predators *Chrysoperla externa* e *Cycloneda sanguinea* over time in simple habitats (only collards planted) or in complex habitats (collards in association with coriander). Simple = Simple habitats, Complex = Complex habitats

3.3 Oviposition site selection by heterospecific in different habitats

The presence of heterospecific adults affected the oviposition pattern of predators in both habitats (Fig 5). The proportion of eggs laid per location for both species varied among microcosm sites (*C. sanguinea* - $\chi^2 = 20.408$, d.f. = 3, $P < 0.0001$; *C. externa* - $\chi^2 = 189.01$, d.f. = 3, $P < 0.0001$), but did not varied between habitats (*C. sanguinea* - $\chi^2 = 1.51$, d.f. = 3, $P < 0.6912$; *C. externa* - $\chi^2 = 7.72$, d.f. = 3, $P = 0.0522$), although there is an interaction between microcosm sites and habitat type (*C. sanguinea* - $\chi^2 = 95.81$, d.f. = 7, $P < 0.0001$; *C. externa* - $\chi^2 = 20.09$, d.f. = 7, $P = 0.0054$). *Cycloneda sanguinea* oviposited mostly on collard plants infested with aphids in the simple habitats, and their eggs were more scattered within the complex habitats. In the presence of the heterospecific, *C. sanguinea* changes its oviposition pattern. Although females prefer to lay their eggs on collards in simple habitats and scattered in complex habitats, a great proportion of eggs were found in the soil, especially in complex habitats (Fig. 6a). *Chrysoperla externa* deposited most of its eggs in the cage where the trays with the plants were stored, this shows that this specie tend to lay their eggs more distant from aphids, in both habitats, and the presence of heterospecific did not affect this pattern significantly (Fig. 6b).

Although the proportion of eggs varied among sites for both predators (Fig. 6), the number of egg masses was similar in both habitats (*C. sanguinea* - $\chi^2 = 2.90$, d.f. = 3, $P = 0.4075$; *C. externa* - $\chi^2 = 4.62$, d.f. = 3, $P = 0.2021$). Regarding the total number of eggs observed, on average (\pm SE), *C. sanguinea* oviposited 32.05 ± 8.67 eggs per replication and *C. externa* oviposited $26,45 \pm 5.18$ eggs per replication. While *C. sanguinea* significantly oviposited more when the heterospecific was not present ($\chi^2 = 212.94$, d.f. = 3, $P < 0.0001$), *C. externa* oviposited more eggs only in the simple habitat when the heterospecific was present ($\chi^2 = 155.56$, d.f. = 3, $P < 0.0001$) (Fig. 7).

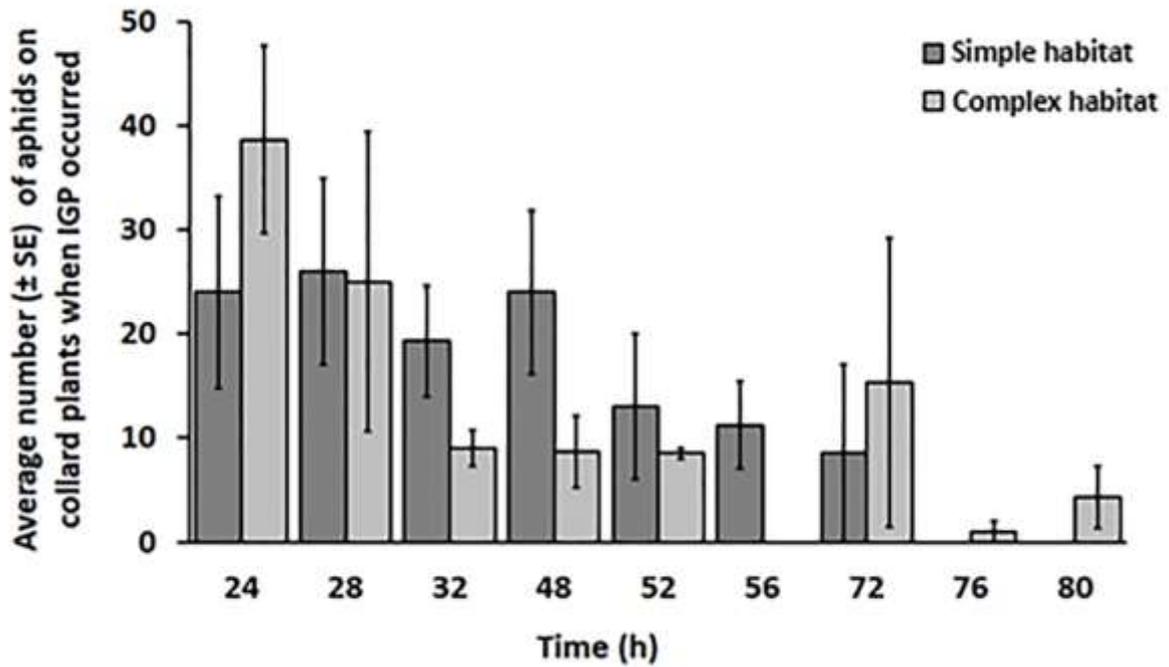


Fig. 5. Average number (\pm SE) of aphids that were in the collard plants when cases of intraguild predation occurred in simple habitats (only collards planted) or in complex habitats (collards in association with coriander). IGP = Intraguild Predation.

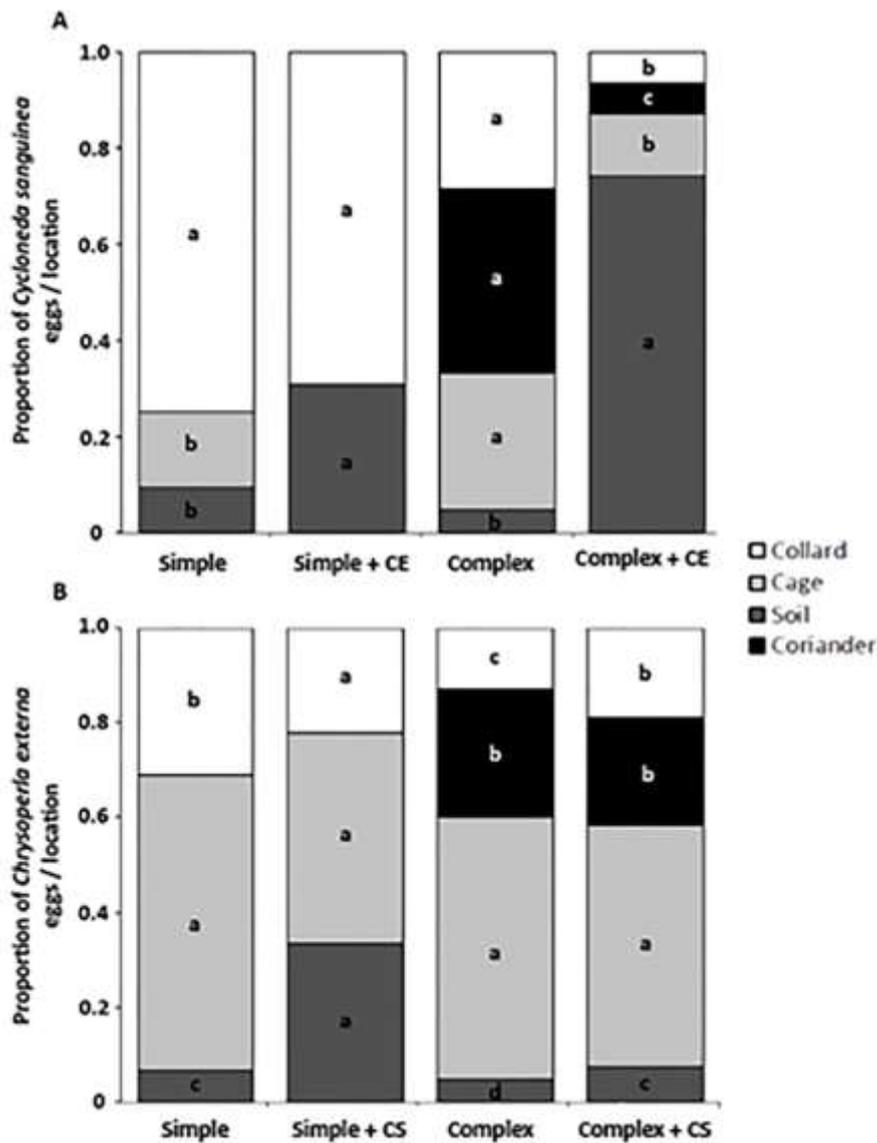


Fig. 6. The proportion of egg masses per location of *Cycloneda sanguinea* (A) and *Chrysoperla externa* (B) females at different sites in collards planted in simple habitats (only collards planted) or in complex habitats (collards in association with coriander). The same letters within the bars indicate no differences among the proportion of individuals per site of each treatment by model contrast analysis ($P > 0.05$). CS = *Cycloneda sanguinea*, CE = *Chrysoperla externa*, Simple = Simple habitats, Complex = Complex habitats.

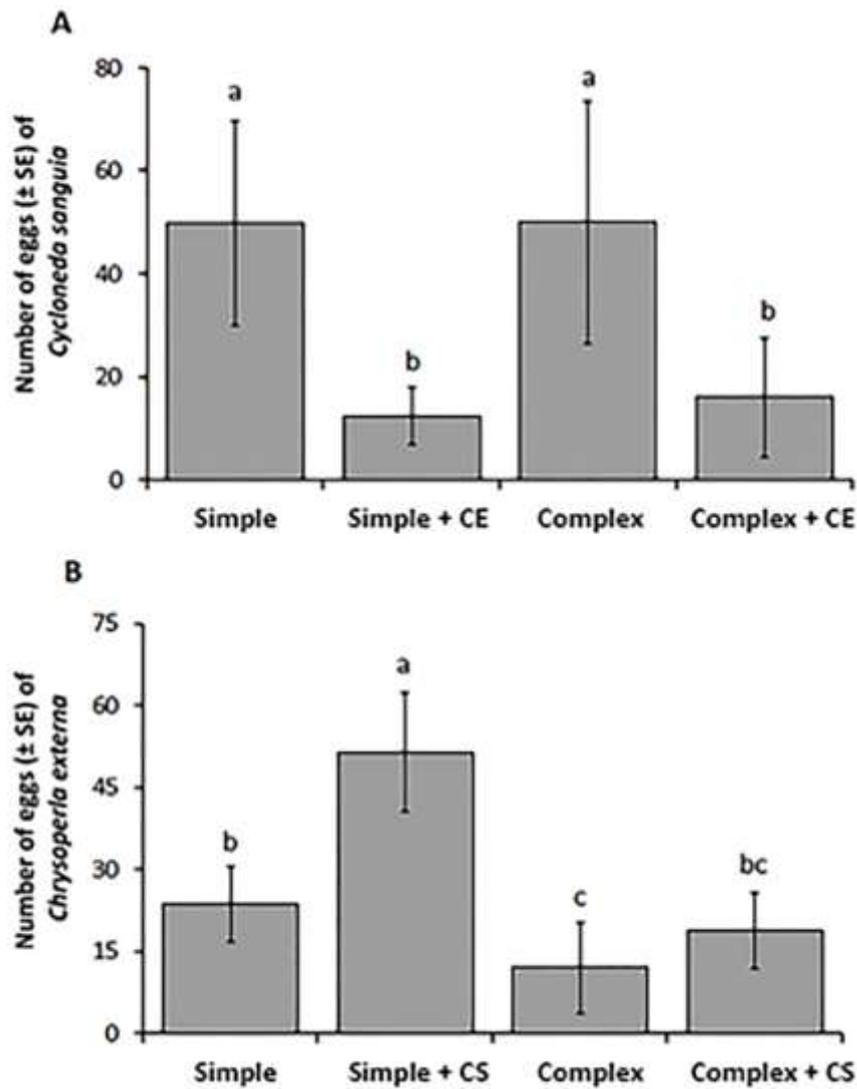


Fig. 7. Mean (\pm SE) number of eggs laid by *Cycloneda sanguinea* (A) and *Chrysoperla externa* (B) females when heterospecific adults were together or by themselves in simple habitats (only collards planted) or in complex habitats (collards in association with coriander). The same letters above the bars indicate no differences among the means of each treatment by model contrast analysis ($P > 0.05$). CS = *Cycloneda sanguinea*, CE = *Chrysoperla externa*, Simple = Simple habitats, Complex = Complex habitats.

4. Discussion

We demonstrated that habitat structural complexity interferes in the intraguild predation between the larvae of two competing species and affect adult's perception of habitat quality for their offspring. The adult's oviposition site selection is modulated by the outcome of intraguild interactions during the immature stages (Lima & Dill, 1990; Seiter & Schausberger, 2015) in distinct habitat types (Janssen *et al.*, 2007). Structurally complex habitats and prey availability through time reduced the strength of negative interactions between *C. sanguinea* and *C. externa* larvae allowing more individuals to coexist longer than in simple habitats and increased their impact on the shared prey population. That is because complex habitats reduce the encounters between predators and the occurrence of intraguild predation, even in lower densities of prey (Finke & Denno, 2002; Pozzebon *et al.*, 2015). Therefore, the ability to respond to the presence of interspecific competitors or the risk of intraguild interaction to the offspring is an adaptative life-history trait influencing mothers' choice for oviposition sites in aphidophagous insects.

Larvae of *C. sanguinea* and *C. externa* interfered with each other's predation because there was no additive effect on prey suppression when both predators were in the same habitat. Interference between predators from the same guild is expected to occur due to similar habitat requirements, similar use of resources, and an increase in competition (e.g., N6ia *et al.*, 2008; Brown *et al.*, 2015; Castro-Guedes *et al.*, 2020). However, in structured habitats, such as in intercrops, species from the same guild can negatively affect the shared prey population (Janssen *et al.*, 2007, Amaral *et al.*, 2016), as we observed here. The combined effects of both predators in the population of aphids were always similar to each predator's effects alone, independent of habitat structure. The negative effects on prey population observed in complex habitats may be a consequence of changes in the foraging behavior caused by habitat features (Finke & Denno, 2003; Langellotto & Denno, 2004).

Coccinellids and lacewings larvae usually avoid interacting with species from the same guild by foraging in different patches in the same habitat (Lorenzetti *et al.*, 1997; Lucas, 2012). Although we observed a certain degree of spatialization in habitat use by both predators' larvae, they overlapped in several sites, and their foraging patterns were different in simple and complex habitats. Predators had more area to forage in complex habitats, increasing their mobility and the effects on prey suppression due to habitat structure (Griffen & Byers, 2006; Grabowski *et al.*, 2008). Nevertheless, *C. sanguinea* was more sensitive to the presence of the heterospecific than *C. externa*. Antagonistic interactions (e.g., competition and intraguild predation) may result in the differences in the foraging patterns we observed as the superior

competitor induces a behavioral response in the inferior competitor and reduce the effects on prey suppression from the latter (Moran *et al.*, 1996; Meisner *et al.*, 2011).

The intraguild predation that we observed in the first experiment on prey suppression was proven to be asymmetrical towards *C. externa* in the second experiment. In aphidophagous predators, intraguild predation increases when aphid density is low (Yu *et al.*, 2019; Ranjbar *et al.*, 2020), but when predators share the same prey, intraguild predation can release prey from top-down control (Diehl, 1993; Vance-Chalcraft 2007). This may depend on the strength of the intraguild predation (Chang & Cardinale, 2020). Conversely, habitat structural complexity can reduce intraguild predation occurrence without releasing the shared prey from predator control (Finke & Denno, 2006). Even in structurally complex habitats, *C. externa* will exert most of the predation observed because the intraguild prey (*C. sanguinea*) will suffer from the combined effects of interference competition, high habitat occupancy cost, and intraguild predation (Janssen *et al.*, 2007). We argue the effects of habitat complexity (e.g., Janssen *et al.*, 2007; Amaral *et al.*, 2015; Togni *et al.*, 2016) and prey density (e.g., Lucas *et al.*, 1998; Ranjbar *et al.*, 2020) are not independent factors and that time should also be considered to evaluate intraguild predation properly. Intraguild predation will be diluted through time in structurally complex habitats, allowing predators to coexist longer in the same habitat with lower prey densities. Habitat structure will then create a time window where some *C. sanguinea* larvae will escape from intraguild predation and complete their larval cycle (Marques *et al.*, 2018). This time window for scaping from intraguild predation can explain why there are more individuals of both predators in crops intercropped with coriander in the field (Togni *et al.*, 2009; Resende *et al.*, 2010; Silva *et al.*, 2016). In this sense, intraguild interactions during the larval stage are affected by the combined effects of prey density through time, which is directly affected by habitat structure and indirectly increases adult recruitment due to higher survival of the intraguild prey.

Habitat structural complexity increases larval survival and females' reproduction success by reducing or diluting the negative interactions through time, depending on species life-history traits (Amaral *et al.*, 2015). Eggs from *C. externa* have a pedicel that confers some protections against predation (Růžička, 1997), and their larvae are intraguild predators. These traits probably made *C. externa* females less responsive to habitat structure and the presence of heterospecific females and eggs than *C. sanguinea* females. Coriander plants only increase the number of sites available to lay their eggs but do not necessarily act as a shelter to this species (Resende, 2010; Salamanca *et al.*, 2015). Habitat complexity possibly represents a higher energetic cost for oviposition site selection to *C. externa* than in simple habitats, mostly because

habitat complexity difficult prey finding for their progeny (Denno & Finke, 2005; Saha *et al.*, 2009). Conversely, in the presence of heterospecific females and eggs, *C. sanguinea* females tend to lay their eggs more sheltered in sites such as the soil or more distant from the resource. Laying egg masses distant from prey in the presence of competitors is well documented for aphidophagous coccinellids (e.g., Michaud & Jyoti, 2007; Hemptinne & Magro, 2015; Sicsú *et al.*, 2015; Fonseca *et al.*, 2017b). Habitat structural complexity promoted by coriander plants seems to increase the protection of *C. sanguinea* (intraguild prey) progeny and adult performance. This also can explain the innate attraction to coriander volatiles previously reported by Togni *et al.* (2016), since these authors argue that larvae hatching on coriander plants can assess aphid colonies in plants nearby.

The number of eggs laid by each species can also be influenced by their position and role in the food web and the possible future outcomes for their progeny (Sadeh *et al.*, 2009). The intraguild predator (*C. externa*) increased the number of eggs in the presence of heterospecific females or eggs. Intraguild predators can develop more readily than their prey to increase their nutritional gains (Schausberger & Croft, 2000b; Michalko *et al.*, 2020). As intraguild predation is size and stage-dependent (Polis *et al.*, 1989; Montserrat *et al.*, 2012), the presence of *C. sanguinea* eggs could represent positive feedback for *C. externa* females when evaluating habitat suitability. *Chrysoperla externa* females may possibly interpret eggs or future *C. sanguinea* larvae as potential prey for their progeny and increase their nutritional gains, especially in simple habitats where they can find their prey (intraguild or shared) easier. We hypothesize that this behavior was selected to increase the progeny success of *C. externa* because their larvae are a strong intraguild predator. For *C. sanguinea* adults, *C. externa*'s behavior may increase the risk of intraguild predation to their progeny, and females tend to retain their eggs in the presence of heterospecific, as documented to other Coccinellidae species (e.g., Douthett *et al.*, 1998; Hemptinne *et al.*, 2001; Agarwala *et al.*, 2003). That is because the costs to oviposit larger numbers of eggs in simple habitats are high (Refsnider & Janzen, 2010). Due to the costs of laying eggs faced by *C. sanguinea*, females will limit egg production on habitats with higher predation risk (Hodek & Evans, 2012). They will prefer laying more eggs on safer sites that reduce the intraguild predation risk and increase their reproduction success (Rosenheim, 2001), such as in complex habitats. We were able to demonstrate that a sort of behaviors previously described to increase the reproduction success of phylogenetically close competing species, as coccinellids (Giorgi *et al.*, 2009), can be a convergent trait in more distantly related species (e.g., coccinellids and lacewings) that frequently interact with each other.

In summary, habitat structural complexity reduced intraguild predation and increased the population regulation of a shared prey by two competing species. The mechanisms underlying such patterns are connected to predator behavior changes at different life stages and the density of resources through time. Intraguild predation can be considered an extreme case of competition acting as a selective filter on distinct behavioral responses to increasing intraguild predator and prey fitness (Lucas *et al.*, 1998). It has been suggested that resource limitation in predatory coccinellid assemblages may be one of the main factors governing habitat preference (Sloggett & Majerus, 2000). We argue that the intraguild predator (*C. externa*) may limit prey availability to the intraguild prey (*C. sanguinea*), simultaneously increasing the risk and costs of inhabiting simple habitats. Behaviors that reduce these costs, such as site selection for larvae foraging in microhabitats, oviposition site selection, and habitat quality assessment should be highly adaptative in the guild of aphidophagous predators. Our findings suggest that habitat structural complexity modulates the antagonistic interactions during the immature stages of intraguild predator and prey, mediating the adult oviposition behavior in both sides of the interaction.

References

- Agarwala, B. K., Yasuda, H., & Kajita, Y. (2003). Effect of conspecific and heterospecific feces on foraging and oviposition of two predatory ladybirds: role of fecal cues in predator avoidance. *Journal of Chemical Ecology*, **29**(2), 357-376.
- Albuquerque, G. S., Tauber, C. A., & Tauber, M. J. (1994). *Chrysoperla externa* (Neuroptera: Chrysopidae): life history and potential for biological control in Central and South America. *Biological Control*, **4**(1), 8-13.
- Amaral, D. S., Venzon, M., dos Santos, H. H., Sujii, E. R., Schmidt, J. M., & Harwood, J. D. (2016). Non-crop plant communities conserve spider populations in chili pepper agroecosystems. *Biological Control*, **103**, 69-77.
- Amaral, D. S., Venzon, M., Duarte, M. V., Sousa, F. F., Pallini, A., & Harwood, J. D. (2013). Non-crop vegetation associated with chili pepper agroecosystems promote the abundance and survival of aphid predators. *Biological Control*, **64**(3), 338-346.
- Amaral, D. S., Venzon, M., Perez, A. L., Schmidt, J. M., & Harwood, J. D. (2015). Coccinellid interactions mediated by vegetation heterogeneity. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **156**(2), 160-169.
- Ayabe, Y., Minoura, T., & Hijii, N. (2017). Oviposition site selection by a lepidopteran leafminer in response to heterogeneity of leaf surface conditions: structural traits and microclimates. *Ecological Entomology*, **42**(3), 294-305.
- Brown, P. M. J., Ingels, B., Wheatley, A., Rhule, E. L., De Clercq, P., Van Leeuwen, T., & Thomas, A. (2015). Intraguild predation by *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) on native insects in Europe: molecular detection from field samples. *Entomological science*, **18**(1), 130-133.
- Carvalho, C. F., & Souza, B. (2000). Métodos de criação e produção de crisopídeos. Controle biológico de pragas: produção massal e controle de qualidade. Lavras: UFLA, 91-109.
- Castro-Guedes, C. F. D., Almeida, L. M. D., & Moura, M. O. (2020). Asymmetric intraguild predation of *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera: Coccinellidae) on a native Coccinellidae guild. *Revista Brasileira de Entomologia*, **64**(1).
- Chang, F. H., & Cardinale, B. J. (2020). Intra-guild predation (IGP) can increase or decrease prey density depending on the strength of IGP. *Ecology*, **101**(7), e03012.

- Choh, Y., Van der Hammen, T., Sabelis, M. W., & Janssen, A. (2010). Cues of intraguild predators affect the distribution of intraguild prey. *Oecologia*, **163**(2), 335-340.
- Coll, M. (2009). Feeding on non-prey resources by natural enemies. Relationships of natural enemies and non-prey foods Dordrecht: *Springer Verlag*, pp. ix–xxiii.
- Crawley, M. J. (2012). The R book. *John Wiley & Sons*.
- Denno, R. F., Finke, D. L., & Langellotto, G. A. (2005). Direct and indirect effects of vegetation structure and habitat complexity on predator-prey and predator-predator interactions. *Ecology of predator-prey interactions*, 211-239.
- Devee, A., Arvaniti, K., & Perdikis, D. (2018). Intraguild predation among three aphidophagous predators. *Bulletin of Insectology*, **71**(1), 11-19.
- Diehl, S. (1993). Relative consumer sizes and the strengths of direct and indirect interactions in omnivorous feeding relationships. *Oikos*, 151-157.
- Doumbia, M., Hemptinne, J. L., & Dixon, A. F. G. (1998). Assessment of patch quality by ladybirds: role of larval tracks. *Oecologia*, **113**(2), 197-202.
- Finke, D. L., & Denno, R. F. (2002). Intraguild predation diminished in complex-structured vegetation: implications for prey suppression. *Ecology*, **83**(3), 643-652.
- Finke, D. L., & Denno, R. F. (2003). Intra-guild predation relaxes natural enemy impacts on herbivore populations. *Ecological Entomology*, **28**(1), 67-73.
- Finke, D. L., & Denno, R. F. (2006). Spatial refuge from intraguild predation: implications for prey suppression and trophic cascades. *Oecologia*, **149**(2), 265-275.
- Fonseca, M. M., Lima, E., Lemos, F., Venzon, M., & Janssen, A. (2017b). Non-crop plant to attract and conserve an aphid predator (Coleoptera: Coccinellidae) in tomato. *Biological Control*, **115**, 129-134.
- Fonseca, M. M., Montserrat, M., Guzmán, C., Torres-Campos, I., Pallini, A., & Janssen, A. (2017a). How to evaluate the potential occurrence of intraguild predation. *Experimental and Applied Acarology*, **72**(2), 103-114.
- Gagnon, A. È., Heimpel, G. E., & Brodeur, J. (2011). The ubiquity of intraguild predation among predatory arthropods. *PLoS One*, **6**(11), e28061.
- Giorgi, J. A., Vandenberg, N. J., McHugh, J. V., Forrester, J. A., Ślipiński, S. A., Miller, K. B., ... & Whiting, M. F. (2009). The evolution of food preferences in Coccinellidae. *Biological Control*, **51**(2), 215-231.
- Gontijo, L. M. (2019). Engineering natural enemy shelters to enhance conservation biological control in field crops. *Biological Control*, **130**, 155-163.

- Grabowski, J. H., Hughes, A. R., & Kimbro, D. L. (2008). Habitat complexity influences cascading effects of multiple predators. *Ecology*, **89**(12), 3413-3422.
- Griffen, B. D., & Byers, J. E. (2006). Partitioning mechanisms of predator interference in different habitats. *Oecologia*, **146**(4), 608-614.
- Griffin, M. L., & Yeargan, K. V. (2002). Factors potentially affecting oviposition site selection by the lady beetle *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Environmental Entomology*, **31**(1), 112-119.
- Hemptinne J-L., & Magro A., 2015. Role of larval tracks in reducing competition between aphid predators and the consequences for biological control. *Acta Societatis Zoologicae Bohemoslovacaе*, **79**, 73–82.
- Hemptinne, J. L., Lognay, G., Doumbia, M., & Dixon, A. F. G. (2001). Chemical nature and persistence of the oviposition deterring pheromone in the tracks of the larvae of the two spot ladybird, *Adalia bipunctata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Chemoecology*, **11**(1), 43-47.
- Hodek, I., & Evans, E. W. (2012). Food relationships, 141–274. Ecology and behaviour of the ladybird beetles (Coccinellidae). *Blackwell Publishing Ltd.*, Oxford, United Kingdom.
- Hodek, I., Honek, A., & Van Emden, H. F. (Eds.). (2012). Ecology and behaviour of the ladybird beetles (Coccinellidae). *Wiley-Blackwell*, Oxford, UK.
- Holt, R. D., & Polis, G. A. (1997). A theoretical framework for intraguild predation. *The American Naturalist*, **149**(4), 745-764.
- Ingram, T., Svanbäck, R., Kraft, N. J., Kratina, P., Southcott, L., & Schluter, D. (2012). Intraguild predation drives evolutionary niche shift in threespine stickleback. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, **66**(6), 1819-1832.
- Janssen, A., Sabelis, M. W., Magalhães, S., Montserrat, M., & Van der Hammen, T. (2007). Habitat structure affects intraguild predation. *Ecology*, **88**(11), 2713-2719.
- Langellotto, G. A., & Denno, R. F. (2004). Responses of invertebrate natural enemies to complex-structured habitats: a meta-analytical synthesis. *Oecologia*, **139**(1), 1-10.
- Letourneau, D. K., Armbrecht, I., Rivera, B. S., Lerma, J. M., Carmona, E. J., Daza, M. C., ... & Mejía, J. L. (2011). Does plant diversity benefit agroecosystems? A synthetic review. *Ecological applications*, **21**(1), 9-21.
- Lima, S. L., & Dill, L. M. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian journal of zoology*, **68**(4), 619-640.
- Lorenzetti, F., Arnason, J. T., Philogene, B. J. R., & Hamilton, R. I. (1997). Evidence for spatial niche partitioning in predaceous aphidophaga: use of plant colour as a cue. *Entomophaga*, **42**(1-2), 49.

- Lucas, É. (2005). Intraguild predation among aphidophagous predators. *European Journal of Entomology*, **102**(3), 351-364.
- Lucas, É. (2012). Intraguild interactions. Ecology and behaviour of the ladybird beetles (Coccinellidae). *Wiley-Blackwell*, Oxford, UK, 343-374.
- Lucas, É., & Brodeur, J. (1999). Oviposition site selection by the predatory midge *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae). *Environmental Entomology*, **28**(4), 622-627.
- Lucas, É., & Rosenheim, J. A. (2011). Influence of extraguild prey density on intraguild predation by heteropteran predators: A review of the evidence and a case study. *Biological Control*, **59**(1), 61-67.
- Lucas, É., Coderre, D., & Brodeur, J. (1998). Intraguild predation among aphid predators: characterization and influence of extraguild prey density. *Ecology*, **79**(3), 1084-1092.
- Marques, R. V., Sarmiento, R. A., Oliveira, A. G., Rodrigues, D. D. M., Venzon, M., Pedro-Neto, M., ... & Janssen, A. (2018). Reciprocal intraguild predation and predator coexistence. *Ecology and evolution*, **8**(14), 6952-6964.
- Medeiros, M. A., Sujii, E. R., & Morais, H. C. (2009). Effect of plant diversification on abundance of South American tomato pinworm and predators in two cropping systems. *Horticultura Brasileira*, **27**(3), 300-306.
- Meisner, M., Harmon, J. P., Harvey, C. T., & Ives, A. R. (2011). Intraguild predation on the parasitoid *Aphidius ervi* by the generalist predator *Harmonia axyridis*: the threat and its avoidance. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **138**(3), 193-201.
- Michalko, R., Uhrinec, M., Khum, W., & Sentenská, L. (2020). The benefits of intraguild predation for a top predator spider. *Ecological Entomology*.
- Michaud, J. P., & Jyoti, J. L. (2007). Repellency of conspecific and heterospecific larval residues to *Hippodamia convergens* (Coleoptera: Coccinellidae) ovipositing on sorghum plants. *European Journal of Entomology*, **104**(3).
- Mirande, L., Desneux, N., Haramboure, M., & Schneider, M. I. (2015). Intraguild predation between an exotic and a native coccinellid in Argentina: the role of prey density. *Journal of Pest Science*, **88**(1), 155-162.
- Montserrat, M., Magalhaes, S., Sabelis, M. W., De Roos, A. M., & Janssen, A. (2012). Invasion success in communities with reciprocal intraguild predation depends on the stage structure of the resident population. *Oikos*, **121**(1), 67-76.
- Moran, M. D., Rooney, T. P., & Hurd, L. E. (1996). Top-down cascade from a bitrophic predator in an old-field community. *Ecology*, **77**(7), 2219-2227.

- Nóia, M., Borges, I., & Soares, A. O. (2008). Intraguild predation between the aphidophagous ladybird beetles *Harmonia axyridis* and *Coccinella undecimpunctata* (Coleoptera: Coccinellidae): the role of intra and extraguild prey densities. *Biological Control*, **46**(2), 140-146.
- Noppe, C., Michaud, J. P., & De Clercq, P. (2012). Intraguild predation between lady beetles and lacewings: outcomes and consequences vary with focal prey and arena of interaction. *Annals of the Entomological Society of America*, **105**(4), 562-571.
- Pell, J. K., Baverstock, J., Roy, H. E., Ware, R. L., & Majerus, M. E. (2008). Intraguild predation involving *Harmonia axyridis*: a review of current knowledge and future perspectives. *BioControl*, **53**(1), 147-168.
- Phoofolo, M. W., & Obrycki, J. J. (1998). Potential for intraguild predation and competition among predatory Coccinellidae and Chrysopidae. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **89**(1), 47-55.
- Polis, G. A., & McCormick, S. J. (1987). Intraguild predation and competition among desert scorpions. *Ecology*, **68**(2), 332-343.
- Polis, G. A., Myers, C. A., & Holt, R. D. (1989). The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Annual review of ecology and systematics*, **20**(1), 297-330.
- Pozzebon, A., Loeb, G. M., & Duso, C. (2015). Role of supplemental foods and habitat structural complexity in persistence and coexistence of generalist predatory mites. *Scientific reports*, **5**(1), 1-13.
- Putra, N. S., Yasuda, H., & Sato, S. (2009). Oviposition preference of two hoverfly species in response to risk of intraguild predation. *Applied entomology and zoology*, **44**(1), 29-36.
- R Core Team (2019). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Ranjbar, F., Michaud, J. P., Jalali, M. A., & Ziaaddini, M. (2020). Intraguild predation between two lady beetle predators is more sensitive to density than species of extraguild prey. *BioControl*, **65**(6), 713-725.
- Refsnider, J. M., & Janzen, F. J. (2010). Putting eggs in one basket: ecological and evolutionary hypotheses for variation in oviposition-site choice. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **41**, 39-57.

- Resende, A. L. S., Ferreira, R. B., & Souza, B. (2015). Atratividade de adultos de *Chrysoperla externa* (Hagen, 1861) aos compostos voláteis de coentro, endro e erva-doce (Apiaceae) em condições de laboratório. *Revista Ceres*, **62**(1), 37-43.
- Resende, A. L. S., Lixa, A. T., Santos, C. M. A. D., Souza, S. A. D. S., Guerra, J. G. M., & Aguiar-Menezes, E. D. L. (2011). Comunidade de joaninhas (Coleoptera: Coccinellidae) em consórcio de couve (*Brassica oleraceae* var. *acephala*) com coentro (*Coriandrum sativum*) sob manejo orgânico. *Revista brasileira de agroecologia*, **6**(1), 81-89.
- Resende, A. L. S., Viana, A. J. D. S., Oliveira, R. J., Aguiar-Menezes, E. D. L., Ribeiro, R. D. L., Ricci, M. D. S., & Guerra, J. G. M. (2010). Consórcio couve-coentro em cultivo orgânico e sua influência nas populações de joaninhas. *Horticultura brasileira*, **28**(1), 41-46.
- Ritchie, E. G., & Johnson, C. N. (2009). Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecology letters*, **12**(9), 982-998.
- Roda, A., Nyrop, J., Dicke, M., & English-Loeb, G. (2000). Trichomes and spider-mite webbing protect predatory mite eggs from intraguild predation. *Oecologia*, **125**(3), 428-435.
- Rosenheim, J. A. (2001). Source–sink dynamics for a generalist insect predator in habitats with strong higher-order predation. *Ecological Monographs*, **71**(1), 93-116.
- Růžička, Z. (1997). Protective role of the egg stalk in Chrysopidae (Neuroptera). *European Journal of Entomology*, **93**, 161-166.
- Sadeh, A., Mangel, M., & Blaustein, L. (2009). Context-dependent reproductive habitat selection: the interactive roles of structural complexity and cannibalistic conspecifics. *Ecology Letters*, **12**(11), 1158-1164.
- Saha, N., Aditya, G., & Saha, G. K. (2009). Habitat complexity reduces prey vulnerability: an experimental analysis using aquatic insect predators and immature dipteran prey. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, **12**(4), 233-239.
- Salamanca, J., Pareja, M., Rodriguez-Saona, C., Resende, A. L. S., & Souza, B. (2015). Behavioral responses of adult lacewings, *Chrysoperla externa*, to a rose–aphid–coriander complex. *Biological Control*, **80**, 103-112.
- Schausberger, P., & Croft, B. A. (2000a). Cannibalism and intraguild predation among phytoseiid mites: are aggressiveness and prey preference related to diet specialization?. *Experimental & applied acarology*, **24**(9), 709-725.
- Schausberger, P., & Croft, B. A. (2000b). Nutritional benefits of intraguild predation and cannibalism among generalist and specialist phytoseiid mites. *Ecological Entomology*, **25**(4), 473-480.

- Schellhorn, N. A., & Andow, D. A. (1999). Cannibalism and interspecific predation: role of oviposition behavior. *Ecological Applications*, **9**(2), 418-428.
- Schmidt, J. M., & Rypstra, A. L. (2010). Opportunistic predator prefers habitat complexity that exposes prey while reducing cannibalism and intraguild encounters. *Oecologia*, **164**(4), 899-910.
- Seagraves, M. P. (2009). Lady beetle oviposition behavior in response to the trophic environment. *Biological Control*, **51**(2), 313-322.
- Seiter, M., & Schausberger, P. (2015). Maternal intraguild predation risk affects offspring anti-predator behavior and learning in mites. *Scientific reports*, **5**, 15046.
- Sicsú, P. R., Macedo, R. H., & Sujii, E. R. (2015). Oviposition site selection structures niche partitioning among coccinellid species in a tropical ecosystem. *Neotropical entomology*, **44**(5), 430-438.
- Sicsú, P. R., Macedo, R. H., & Sujii, E. R. (2020). Lady beetle oviposition site choices: maternal effects on offspring performance. *Florida Entomologist*, **103**(2), 228-235.
- Silva, V. I. F. D., Silveira, L. I. C. A. P., dos Santos, A., dos Santos, A. J. N., & Tomazella, V. B. (2016). Companion plants associated with kale increase the abundance and species richness of the natural-enemies of *Lipaphis erysimi* (Kaltenbach) (Hemiptera: Aphididae). *African Journal of Agricultural Research*, **11**(29), 2630-2639.
- Sloggett, J. J., & Majerus, M. E. (2000). Habitat preferences and diet in the predatory Coccinellidae (Coleoptera): an evolutionary perspective. *Biological Journal of the Linnean Society*, **70**(1), 63-88.
- Smith, C., Reynolds, J. D., & Sutherland, W. J. (2000). Population consequences of reproductive decisions. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **267**(1450), 1327-1334.
- Sujii, E. R., Togni, P. H. B., Nakasu, E. Y. T., Pires, C. S. S., Paula, D. P. D., & Fontes, E. M. G. (2008). Impact of Bt cotton on the population dynamics of the cotton aphid in greenhouse. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, **43**(10), 1251-1256.
- Taylor, A. J., Müller, C. B., & Godfray, H. C. J. (1998). Effect of aphid predators on oviposition behavior of aphid parasitoids. *Journal of Insect Behavior*, **11**(2), 297-302.
- Togni, P. H., Frizzas, M. R., de Medeiros, M. A., Nakasu, E. Y., Pires, C. S., & Sujii, E. R. (2009). Dinâmica populacional de *Bemisia tabaci* biótipo B em tomate monocultivo e consorciado com coentro sob cultivo orgânico e convencional. *Horticultura Brasileira*, **27**(2), 183-188.

- Togni, P. H., Venzon, M., Muniz, C. A., Martins, E. F., Pallini, A., & Sujii, E. R. (2016). Mechanisms underlying the innate attraction of an aphidophagous coccinellid to coriander plants: Implications for conservation biological control. *Biological control*, **92**, 77-84.
- Van Emden, H. F., Eastop, V. F., Hughes, R. D., & Way, M. J. (1969). The ecology of *Myzus persicae*. *Annual review of entomology*, **14**(1), 197-270.
- Vance-Chalcraft, H. D., Rosenheim, J. A., Vonesh, J. R., Osenberg, C. W., & Sih, A. (2007). The influence of intraguild predation on prey suppression and prey release: a meta-analysis. *Ecology*, **88**(11), 2689-2696.
- Venzon, M., Pallini, A., & Janssen, A. (2001). Interactions mediated by predators in arthropod food webs. *Neotropical Entomology*, **30**(1), 1-9.
- Villeneuve, J., Deutsch, B., Lode, T., & Rat-Morris, E. (2006). Pollen preference of the *Chrysoperla* species (Neuroptera: Chrysopidae) occurring in the crop environment in western France. *European Journal of Entomology*, **103**(4), 771.
- Walthall, W. K., & Stark, J. D. (1997). Comparison of two population-level ecotoxicological endpoints: The intrinsic (rm) and instantaneous (ri) rates of increase. *Environmental Toxicology and Chemistry: An International Journal*, **16**(5), 1068-1073.
- Yoshioka, M., Couret, J., Kim, F., McMillan, J., Burkot, T. R., Dotson, E. M., ... & Vazquez-Prokopec, G. M. (2012). Diet and density dependent competition affect larval performance and oviposition site selection in the mosquito species *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae). *Parasites & vectors*, **5**(1), 225.
- Yu, X. L., Feng, Y., Fu, W. Y., Sun, Y. X., & Liu, T. X. (2019). Intraguild predation between *Harmonia axyridis* and *Aphidius gifuensis*: effects of starvation period, plant dimension and extraguild prey density. *BioControl*, **64**(1), 55-64.

CONCLUSÃO GERAL

O manejo do habitat com o intuito de aumentar a diversidade vegetal é uma das estratégias utilizadas para o controle biológico conservativo de pragas na agricultura, por promover uma maior abundância e diversidade de predadores nas áreas cultivadas. Esse trabalho esclareceu alguns dos mecanismos pelo qual a diversidade vegetal aumenta a abundância e diversidade de coccinelídeos e com isso promove o controle biológico de afídeos em cultivos de brássicas. A diversidade vegetal atuou aumentando a disponibilidade de recursos e presas alternativas, ao mesmo tempo em que mudou a estrutura e complexidade do habitat. Isso permitiu sustentar maiores abundâncias de coccinelídeos no cultivo, além de prover refúgio contra predadores intraguilda. É notável a quantidade e complexidade de interações que emergem nos agroecossistemas a partir da introdução de plantas, com potenciais efeitos benéficos para a provisão do serviço ecossistêmico de controle biológico.

As plantas espontâneas forneceram afídeos que não são encontrados no cultivo de brássicas. Entre esses afídeos, estava *Uroleucon* sp. que é uma espécie adequada para o desenvolvimento de *C. sanguinea*. Possivelmente esse é um dos motivos para essa espécie ter sido mais abundante nas plantas espontâneas. Ao longo dos anos, essa espécie tem sido cada vez menos presente nos agroecossistemas e a presença de plantas e presas nativas pode permitir sua coexistência em habitats adjacentes aos cultivos. Por outro lado, *H. convergens* foi muito abundante dentro e fora do cultivo. Essa espécie possivelmente se beneficia do fato de se desenvolver bem consumindo *B. brassicae* e também *Uroleucon* sp.. Isso porque esses dois afídeos foram muito abundantes nas brássicas (*B. brassicae*), e também nas plantas espontâneas (*Uroleucon* sp.), disponibilizando presas suficientes para *H. convergens* se manter em altas densidades tanto dentro quanto fora do cultivo. Então, as plantas espontâneas são capazes de beneficiar tanto os melhores quanto os piores competidores, dando oportunidade para que ambos consigam se manter dentro do mesmo habitat, inclusive com a espécie exótica invasora *H. axyridis*, que neste estudo não causou efeitos negativos nas comunidades de coccinelídeos avaliadas. Habitats mais diversificados não só promoveram a coexistência entre os coccinelídeos, mas também entre coccinelídeos e crisopídeos, que são filogeneticamente distantes. Os experimentos em laboratório foram capazes de mostrar que a diversidade vegetal, através do consórcio de culturas, permite diminuir a ocorrência da predação intraguilda entre *C. sanguinea* e *C. externa*, resultando em uma maior supressão populacional dos afídeos ao longo do tempo. O consórcio de culturas é uma boa forma de promover a diversidade vegetal e beneficiar os inimigos naturais presentes nos cultivos. Mas, como vimos no capítulo 2, para

que seja possível alcançar o sucesso do controle biológico, é importante levar em consideração o comportamento dos inimigos naturais.

Os coccinelídeos não foram capazes de reduzir o crescimento dos afídeos quando esses atingiam uma certa densidade nas plantas. Isso mostra que existe um limite no qual as populações de coccinelídeos podem controlar os afídeos, e a partir daí o controle biológico pode ser prejudicado, levando a surtos populacionais da praga. O aumento na abundância de coccinelídeos nos cultivos pode ter sido responsável por aumentar as interações negativas com outros inimigos naturais de afídeos. É possível que esses inimigos naturais sejam prejudicados quando os coccinelídeos atingem altas densidades, e com isso liberam os afídeos da predação. Nesse caso, os coccinelídeos sozinhos não seriam capazes de controlar o crescimento dos afídeos. Assim, ao pensar a diversificação vegetal do habitat é preciso levar em consideração a existência de uma ampla diversidade de inimigos naturais, que podem interagir entre si e influenciar o sucesso do controle biológico.

Independente da estratégia utilizada (plantas espontâneas ou consórcio de culturas), a manutenção da diversidade vegetal além de uma simples monocultura parece favorecer a ocorrência de espécies e a provisão do controle biológico. Contudo, a relação entre conservação da biodiversidade e o controle biológico parece ser mediada por distintas interações dentro da teia trófica. Algumas dessas interações foram abordadas nos dois capítulos dessa dissertação. Pode haver um incremento de recursos e condições, como visto no capítulo 1, que favorece diretamente as espécies e indiretamente o controle biológico, até um certo limite. Mas é importante considerar o comportamento das diferentes espécies em relação ao uso do habitat. Primeiro porque as espécies usam o habitat de forma distinta (como visto nos capítulos 1 e 2) e segundo porque a presença de plantas além da monocultura também altera o comportamento dos predadores da mesma guilda. Essas alterações comportamentais levam a interações complexas, como a predação intraguilda.

Portanto, esse trabalho demonstrou que a diversidade vegetal, seja ela através da manutenção de plantas espontâneas ou pelo uso de sistemas de cultivo consorciados, pode reduzir as interações negativas que ocorrem entre os inimigos naturais em agroecossistemas, desde que as interações ecológicas sejam devidamente compreendidas. Uma forma de fazer isso, é fornecendo recursos alternativos, e com isso diminuindo a competição, ou reduzindo a força da predação intraguilda e fornecendo sítios adicionais para oviposição. Tudo isso ajuda a manter as populações de coccinelídeos em maiores densidades no campo, além de permitir que as espécies possam coexistir, podendo aumentar a diversidade funcional do sistema. Conclui-se que promover a coexistência das espécies, através da diminuição das interações negativas

entre elas, possivelmente é o principal mecanismo pelo qual a diversidade vegetal pode atuar sobre o controle biológico de pragas.

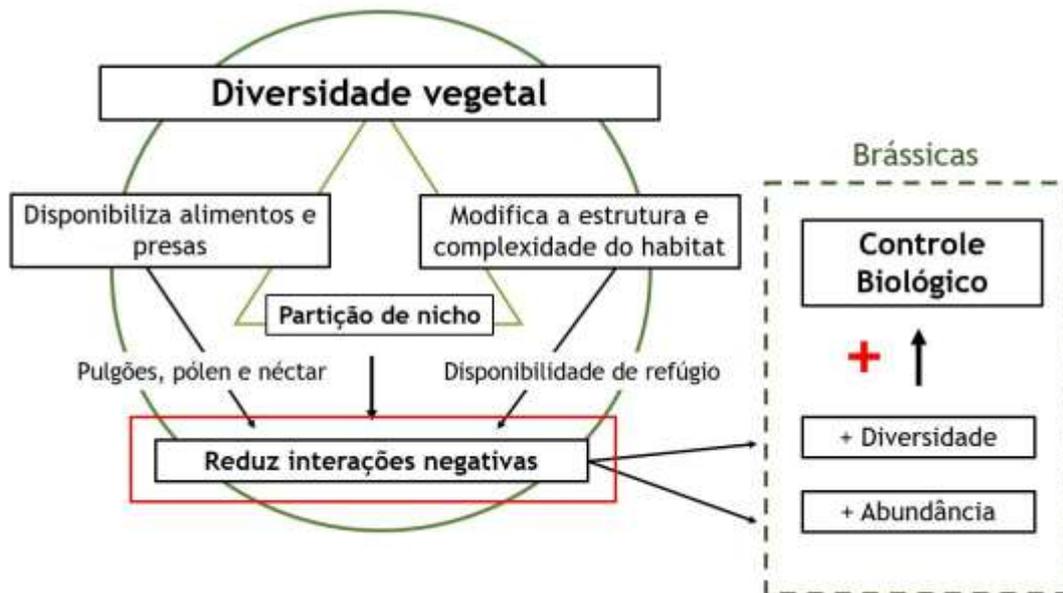


Fig. 10. Fluxograma com as principais conclusões relacionadas a essa dissertação.

ANEXOS

Tabela 2. Loadings da Análise Discriminante Linear (LDA) sobre a separação espacial em relação ao uso de plantas espontâneas pelas espécies de coccinelídeos mais abundantes (*Cycloneda sanguinea*, *Eriopis connexa*, *Harmonia axyridis* e *Hippodamia convergens*).

	Axis 1	Axis 2	Axis 3
A1	-0.47317	-0.78745	25.315
Am	4.884	-63.878	17.571
A2	55.301	-0.14518	-54.584
AC	31.124	-14.628	-0.78244
AS	0.45634	0.01434	-0.59523
AV	0.14506	0.1174	0.11018
B1	6.905	-59.497	-0.6716
BP	-0.006969	0.22299	-0.95333
BR	0	0	0
CR	0.24654	12.822	-0.11769
CS	12.407	-2.619	-12.282
F1	18.991	0.84049	23.981
GP	0.6684	11.228	0.74239
LS	-0.55215	0.94284	0.81385
NO	-0.39775	39.149	10.516
NP	11.184	55.396	-44.023
OL	-0.52333	-0.95244	10.749
PC	-75.727	31.573	86.774
PO	-65.298	0.43261	23.233
SO	0.2754	-0.21182	-0.89501



Imagem 1. Experimento para avaliar o efeito dos predadores *Cycloneda sanguinea* (Coccinellidae) e *Chrysoperla externa* (Chrysopidae) no crescimento populacional de afídeos em casa de vegetação.



Imagem 2. Experimento para avaliar a predação intraguilddia entre *Cycloneda sanguinea* (Coccinellidae) e *Chrysoperla externa* (Chrysopidae) em laboratório.



Imagem 3. Registro de ocorrência de predação intraguilda entre *Cycloneda sanguinea* (Coccinellidae) e *Chrysoperla externa* (Chrysopidae).



Imagem 4. Experimento para avaliar os padrões de oviposição de *Cycloneda sanguinea* (Coccinellidae) e *Chrysoperla externa* (Chrysopidae) em laboratório.



Imagem 5. Postura de *Cycloneda sanguinea* (Coccinellidae) registradas em *Coriandrum sativum* (Apiaceae) durante o experimento que avaliou os padrões de oviposição de *C. sanguinea* e *Chrysoperla externa* (Chrysopidae) em laboratório.



Imagem 6. Postura de *Chrysoperla externa* (Chrysopidae) registradas em *Coriandrum sativum* (Apiaceae) durante o experimento que avaliou os padrões de oviposição de *Cycloneda sanguinea* e *C. externa* em laboratório.

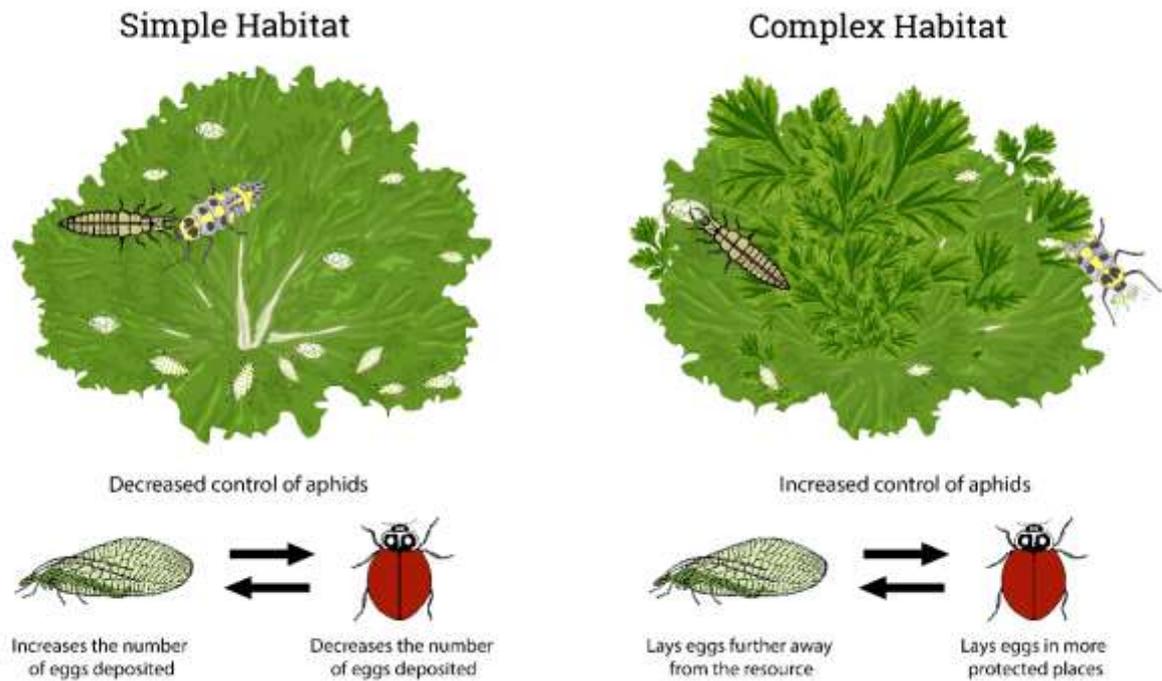


Fig. 8. Interações que ocorreram entre larvas e adultos de *Chrysoperla externa* (Chrysopidae) e *Cycloneda sanguinea* (Coccinellidae) e o efeito dessas interações sobre controle biológico de afídeos, quando os predadores estava juntos em habitats simples ou em habitats complexos.



Imagem 7. Sacola de exclusão que foi utilizada no experimento que avaliou o serviço de controle biológico de afídeos em cultivos de orgânicos de brássicas no Distrito Federal.



Imagem 8. Postura de Coccinellidae em *Sonchus oleraceus* (Asteraceae) registrada próximo ao cultivo de brássicas no Distrito Federal.



Imagem 9. Postura de coccinelídeo em *Cyperus rotundus* (Cyperaceae) registrada entre o cultivo de brássicas no Distrito Federal.



Imagem 10. Larvas e pupa de coccinelídeos registradas em *Bidens pilosa* (Asteraceae) infestada com *Uroleucon* sp. (Hemiptera: Aphididae) próximo aos cultivos de brássicas no Distrito Federal.