

COMPETIÇÃO APARENTE MEDIADA PELO PREDADOR *Amblyseius largoensis* MUMA
(ACARI: PHYTOSEIIDAE): EFEITO DA INTRODUÇÃO DO ÁCARO EXÓTICO *Raoiella*
indica HIRST (ACARI: TENUIPALPIDAE) NO ÁCARO NATIVO *Oligonychus pratensis*
(BANKS) (ACARI: TETRANYCHIDAE)

por

ÉRICA COSTA CALVET

(Sob Orientação do Professor MANOEL GUEDES CORRÊA GONDIM JR. – UFRPE)

RESUMO

A introdução de organismos exóticos pode ocorrer de forma natural, através dos processos de dispersão ou pelo trânsito de material promovido pelo homem. Os efeitos dos organismos invasores no novo ambiente são difíceis de mensurar, de forma que por muito tempo apenas se quantificou perdas econômicas em culturas agrícolas. Entretanto, a introdução de uma espécie exótica tem efeitos ambientais podendo alterar relações ecológicas estabelecidas, passando a competir com a fauna e/ou flora nativa, causando deslocamento ou extinção de espécies. No hemisfério ocidental, há quase 20 anos, ocorreu a introdução de um ácaro exótico *Raoiella indica*. Esta espécie é apontada como importante praga agrícola de coqueiro e bananeira, duas culturas extensivamente cultivadas em diversos países americanos. O coqueiro possui uma rica acarofauna, e estudos sugerem redução drástica da riqueza de espécies após a introdução de *R. indica*. Com o objetivo de estudar o efeito que *R. indica* pode potencialmente interferir nas interações ecológicas existentes no coqueiro foi selecionado um ácaro herbívoro nativo *Oligonychus pratensis* e um predador *Amblyseius largoensis* para realização de diversos experimentos de interação entre espécies. Os resultados apontam que *R. indica* e *O. pratensis* são

negativamente e assimetricamente afetados pela competição por recurso (folíolo). No entanto, há indícios que *R. indica* se beneficia da presença de *O. pratensis* quando não há limitação de recurso. *Raoiella indica* tem preferência em permanecer em local com coocorência de *O. pratensis* e apresenta melhor taxa intrínseca de crescimento na interação com *O. pratensis*. *Amblyseius largoensis* tem preferência de se alimentar da presa nativa nas mais diversas situações a que foi exposto. *Raoiella indica* é capaz de reconhecer pistas de *A. largoensis* além de apresentar comportamento antipredação na presença de pistas de *A. largoensis*. Portanto, o risco de deslocamento de *O. pratensis* é suportado pelos dados gerados neste trabalho.

PALAVRAS-CHAVE: Invasor, Antipredação, Predação, Interspecífica, Deslocamento.

APPARENT COMPETITION MEDIATED BY THE PREDATOR *Amblyseius largoensis*
MUMA (ACARI: PHYTOSEIIDAE): EFFECT OF THE INTRODUCTION OF THE EXOTIC
MITE *Raoiella indica* HIRST (ACARI: TENUIPALPIDAE) ON THE NATIVE MITE
Oligonychus pratensis (BANKS) (ACARI: TETRANYCHIDAE)

by

ÉRICA COSTA CALVET

(Under orientation by Professor MANOEL GUEDES CORRÊA GONDIM JR. – UFRPE)

ABSTRACT

The introduction of exotic organisms can occur naturally, through the processes of dispersion or through the transit of material promoted by the anthropic trade. The effects of invading organisms in the new environment are difficult to measure, so for a long time it was quantified economic losses in agricultural crops. However, the introduction of an exotic species has environmental effects that can alter established ecological relationships, starting to compete with native fauna and/or flora, modifying ecosystems, causing displacement or extinction of species. In the western hemisphere, almost 20 years ago, an exotic mite *Raoiella indica* was introduced, this mite is considered an important agricultural pest of coconut and banana, two crops extensively cultivated in the countries of the Americas. The coconut tree has a rich mite fauna, and studies show a drastic reduction in species richness after the introduction of *R. indica*. In order to study the effect that *R. indica* may have on the ecological interactions existing in the coconut tree, a native herbivorous mite *Oligonychus pratensis* and a predator *Amblyseius largoensis* were selected to carry out several interaction experiments between species. The results show that *R. indica* and *O. pratensis* are negatively and asymmetrically affected competition for resource (leaflet). However,

there are indications that *R. indica* benefits from the presence of *O. pratensis* when there is no resource limitation. *Raoiella indica* prefers to remain at the site with co-occurrence by *O. pratensis* and has a better intrinsic growth rate when interacting with *O. pratensis*. *Amblyseius largoensis* prefers to feed on native prey in the most diverse situations to which it has been exposed. *Raoiella indica* is able to recognize *A. largoensis* clues in addition to showing antipredation behavior in the presence of *A. largoensis* clues. Therefore, the risk of displacement of *O. pratensis* is supported by the data generated in this work.

KEY WORDS: Invader, Antipredation, Predation, Interspecific, Displacement.

COMPETIÇÃO APARENTE MEDIADA PELO PREDADOR *Amblyseius largoensis* MUMA
(ACARI: PHYTOSEIIDAE): EFEITO DA INTRODUÇÃO DO ÁCARO EXÓTICO *Raoiella*
indica HIRST (ACARI: TENUIPALPIDAE) NO ÁCARO NATIVO *Oligonychus pratensis*
(BANKS) (ACARI: TETRANYCHIDAE)

por

ÉRICA COSTA CALVET

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Entomologia, da Universidade Federal Rural
de Pernambuco, como parte dos requisitos para obtenção do grau de Doutora em Entomologia.

RECIFE - PE

Março – 2022

COMPETIÇÃO APARENTE MEDIADA PELO PREDADOR *Amblyseius largoensis* MUMA
(ACARI: PHYTOSEIIDAE): EFEITO DA INTRODUÇÃO DO ÁCARO EXÓTICO *Raoiella*
indica HIRST (ACARI: TENUIPALPIDAE) NO ÁCARO NATIVO *Oligonychus pratensis*
(BANKS) (ACARI: TETRANYCHIDAE)

por

ÉRICA COSTA CALVET

Comitê de Orientação:

Manoel Guedes Corrêa Gondim Jr – UFRPE

José Wagner da Silva Melo – UFC

Debora Barbosa de Lima - UFPE

COMPETIÇÃO APARENTE MEDIADA PELO PREDADOR *Amblyseius largoensis* MUMA
(ACARI: PHYTOSEIIDAE): EFEITO DA INTRODUÇÃO DO ÁCARO EXÓTICO *Raoiella*
indica HIRST (ACARI: TENUIPALPIDAE) NO ÁCARO NATIVO *Oligonychus pratensis*
(BANKS) (ACARI: TETRANYCHIDAE)

por

ÉRICA COSTA CALVET

Banca Examinadora:

Manoel Guedes Corrêa Gondim Jr – UFRPE

José Wagner da Silva Melo – UFC

Alberto Belo Esteves Filho – IFPE

Paulo Fellipe Cristaldo – UFRPE

Vaneska Barbosa Monteiro – UFRPE

Érica Costa Calvet
Doutora em Entomologia

Prof. Manoel Guedes Corrêa Gondim Jr
– UFRPE

Dados Internacionais de Catalogação
na Publicação Universidade Federal
Rural de Pernambuco
Sistema Integrado de Bibliotecas
Gerada automaticamente, mediante os dados
fornecidos pelo(a) autor(a)

E68c Calvet, Érica
COMPETIÇÃO APARENTE MEDIADA PELO PREDADOR *Amblyseius largoensis*
MUMA (ACARI: PHYTOSEIIDAE): EFEITO DA INTRODUÇÃO DO ÁCARO
EXÓTICO *Raoiella indica* HIRST (ACARI: TENUIPALPIDAE) NO ÁCARO NATIVO
Oligonychus pratensis (BANKS) (ACARI: TETRANYCHIDAE) / Érica
Calvet. - 2022.
110 f. : il.

Orientador: Manoel Guedes Correa
Gondim Jr. Coorientador: Jose
Wagner da Silva Melo.
Inclui referências.

Tese (Doutorado) - Universidade Federal Rural de Pernambuco, Programa de Pós-
Graduação em Entomologia Agrícola, Recife, 2022.

1. Invasor. 2. Antipredação. 3. Predação. 4. Interespecífica. 5. Deslocamento. I. Jr,
Manoel Guedes Correa Gondim, orient. II. Melo, Jose Wagner da Silva, coorient. III.
Título

CDD 632.7

DEDICATÓRIA

Dedico todo meu esforço, meu trabalho e minha tese às mulheres que dedicaram suas vidas em abrir caminhos. Desde as que foram queimadas por reterem conhecimento às que não tiveram a oportunidade de estudar, mas que proporcionaram condições para que as próximas mulheres pudessem estudar. Dedico também às que conquistaram o ensino e tiveram a coragem de serem pioneiras nas salas de aula, àquelas que tiveram que conduzir seu trabalho no anonimato e serviram de inspiração e coragem às que bateram o pé para serem reconhecidas, às que entraram nos laboratórios, às que deram sua vida pela pesquisa. Um passo de vocês é um empurrão para nós! Um salve a todo o conhecimento mantido pelas mulheres!

As pesquisadoras que me servem de inspiração Dra Katarzyna Michalska, Dra Anna Skoracka, Dra Denise Navia, Dra Madelaine Venzon.

À minha família, que reúne as mentes mais extraordinária que tive o prazer de conhecer e certamente formaram meu senso crítico e poder de argumentação, Carla, Carlos, Lia, Ana e João vocês dão sentido a tudo.

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Universidade Federal Rural de Pernambuco, ao Programa de Pós-graduação em Entomologia pela oportunidade me desenvolver intelectualmente e conduzir o trabalho de Tese aqui defendido. A toda equipe de funcionários que proporcionam o ambiente universitário da limpeza e alimentação (saudades R.U.). A Capes pela concessão da bolsa de doutorado sem a qual não seria possível a realização desta Tese. Ao povo brasileiro por financiar nosso trabalho.

Ao meu orientador Prof. Manoel Guedes Corrêa Gondim Jr. por me orientar, acreditar e topar todas as ideias que inventei ao longo desses anos. O senhor sem dúvida é uma inspiração para mim, ao longo desses anos pude ver toda a sua dedicação, honestidade e compromisso com a educação e a ciência, eu não poderia ter melhor exemplo a seguir. Aos co-orientadores Prof. Wagner Melo e Prof^a Debora Melo que desde de 2015 me orientam, é um prazer trabalhar com vocês!

Aos amigos cientistas pelas boas discussões, troca de experiência, ajuda e motivação para trabalhar, Dr. Antonio de Almeida Paz Neto, Dra. Vaneska Barbosa, Dra. Girleide Franca, Msc. Adria Azevedo, Msc. Tamara Carvalho, Msc. André Melo, Msc. Lídia, e aos 49 min do segundo tempo, Malu, que já conquistou meu coraçãozinho. A Msc. Nataly De La Pava, o que o café uniu o homem não separa, sou grata pela nossa parceria, admiro a profissional que você é, e desejo vida longa ao nosso trabalho.

As centenas de cientistas que com seus trabalhos me proporcionaram o conhecimento e fundamentos necessários para esta tese.

SUMÁRIO

	Página
DEDICATÓRIA	viii
AGRADECIMENTOS	ix
CAPÍTULOS	
1 INTRODUÇÃO	1
Interação competitiva	2
Introdução de organismos exóticos, um caso das Américas	5
LITERATURA CITADA.....	9
2 THE EXPANSION OF INVASIVE MITE <i>Raoiella indica</i> CAN BE IMPROVED BY COEXISTENCE WITH <i>Oligonychus pratensis</i>	16
ABSTRACT	17
RESUMO	18
INTRODUCTION.....	20
MATERIAL AND METHODS	21
RESULTS.....	27
DISCUSSION	29
BIBLIOGRAPHY	35
3 A ASSOCIAÇÃO ENTRE A ESPÉCIE EXÓTICA <i>Raoiella indica</i> E O PREDADOR <i>Amblyseius largoensis</i> PODE CAUSAR DESLOCAMENTO DA ESPÉCIE NATIVA <i>Oligonychus pratensis</i>	48
RESUMO	49

	ABSTRACT	50
	INTRODUÇÃO	51
	MATERIAL E MÉTODOS	53
	RESULTADOS.....	57
	DISCUSSÃO.....	59
	AGRADECIMENTOS.....	64
	LITERATURA CITADA.....	64
4	PREDATION RISK AFFECTS THE BEHAVIOUR AND REPRODUCTION OF <i>Raoiella indica</i> HIRST	75
	ABSTRACT	76
	RESUMO	77
	INTRODUCTION.....	78
	METHODS.....	80
	RESULTS.....	84
	DISCUSSION	87
	ACKNOWLEDGMENT	91
	REFERENCE	91
5	CONSIDERAÇÕES FINAIS	100

CAPÍTULO 1

INTRODUÇÃO

A introdução de organismos exóticos em um novo ambiente é naturalmente modelada pela capacidade de mobilidade e dispersão dos organismos, fazendo parte de um processo natural de conquista de novos ambientes (Bush & Whittaker 1991, Mack 2004). Entretanto, a domesticação de animais e plantas pelos humanos levou a um intenso intercâmbio de material biológico, acompanhando o desenvolvimento civilizatório e sendo acelerado pela globalização (facilidade de transporte e comercialização) (Crosby 1986, Shigesada & Kwaski 1997, Cohen & Carlton 1998, Mack *et al.* 2000, Gaston *et al.* 2003, Lockwood *et al.* 2007a). Embora ocorram introduções intencionais e não intencionais (quando não houve detecção do organismo) de espécies exóticas, estima-se que apenas 1% dos organismos invasores consiga efetivamente se estabelecer em um novo ambiente (Williamson 1996).

Apesar do percentual baixo, tais organismos quando estabelecidos podem causar prejuízos ecológicos (redução de riqueza e abundância nas interações ecológicas) (Pimentel *et al.* 2001, Gurevitch & Padilla 2004, Hulme 2009, Kenis *et al.* 2009, Roques *et al.* 2009, Richardson *et al.* 2011, Vilà *et al.* 2011) e impactos econômicos (Pimentel *et al.* 2001, Pimentel *et al.* 2005, Kenis *et al.* 2009) que podem chegar a cifras superiores a 100 bilhões de dólares por ano. (Pimentel *et al.* 2005). Nas últimas quatro décadas, tem-se dado maior atenção aos impactos ecológicos causados pela intensa invasão de espécies exóticas (Richardson *et al.* 2011). Um exemplo de impacto da introdução de inseto exótico muito bem documentado é de *Adelges tsugae* Annand (Heteroptera: Adelgidae) que tem efeito letal em três árvores, na região florestal do leste da América do Norte,

em particular, de uma espécie endêmica *Tsuga caroliniana* Engelm (Smith & Nicholas 2000, Jenkins 2003, Small *et al.* 2005, Weckel *et al.* 2006, Kenis *et al.* 2009).

Um organismo exótico enfrenta barreiras até conseguir se estabelecer em um novo ambiente. A primeira trata da legislação do local e da fiscalização (fiscalização fitossanitária), sendo uma importante barreira (FAO 2017; Ramírez *et al.* 2020), contudo dependendo da natureza deste organismo (tamanho, formas de detecção, etc) este processo pode ser dificultado. A segunda é a barreira ecológica, através da qual o organismo tem que interagir com a fauna e flora local, podendo ser eliminado, além de fatores abióticos que podem desfavorecer o organismo exótico (Williamson 1996, Lonsdale 1999, Lockwood *et al.* 2007b). No processo de estabelecimento no novo território, normalmente, a espécie exótica acaba modificando o ambiente, podendo causar redução da riqueza ou abundância de espécies (Crystal-Ornelas & Lockwood 2020). A redução da riqueza é normalmente em decorrência a alta população dos invasores, que pode ser atribuída a ausência inicial de fatores reguladores como competidores heteroespecíficos, menor defesa do hospedeiro (regulação bottom-up) (Gandhi & Herms 2010) ou ausência de predadores especializados (regulação top-down), também chamados de “Enemy Free Space” (Liebhold *et al.* 1995, Davis 2003).

Interação competitiva:

O estudo da interação entre os organismos se dá pela qualificação destas relações em positivas, negativas ou neutras, e através da quantificação dos efeitos (ganhos e perdas) nos envolvidos. Estas interações podem ser de vários tipos a exemplo de competitiva, mutualística, amensalística, dentre outras (Begon *et al.* 2006, Price *et al.* 2011). Tais relações são complexas, ocorrendo de forma simultânea, envolvendo diferentes níveis tróficos no ambiente, e são assimétricas (os indivíduos não são afetados na mesma magnitude) (Price *et al.* 2011). A

competição é uma importante interação que promove a estruturação das comunidades (Grinnell 1917, Volterra 1926, Lotka 1932, Gause 1934, Nicholson & Bailey 1935, Kaplan & Denno 2007).

Um dos primeiros teóricos a estudar a interação competitiva foi Volterra (1926), que aborda a competição de forma teórica como uma relação de exclusão (competição por exclusão), onde prediz que duas espécies que exploram o mesmo nicho não podem coexistir, levando a extinção de uma das espécies. Posteriormente, Gause (1934) utilizando os preceitos desenvolvidos por Volterra estudou a competição entre duas espécies de protozoários do gênero *Paramecium*, sob regime de limitação de recurso, confirmando a hipótese da competição por exclusão. Entretanto, no ambiente a limitação de recurso não é algo comum, principalmente no contexto de artrópodes herbívoros. Hairston *et al.* (1960) questiona o papel da competição na estruturação da comunidade de artrópodes fitófagos, e estes autores argumentam que não é observada uma limitação de recurso (planta) no ambiente, e que a influência de inimigos naturais é mais preponderante para manutenção de uma baixa densidade populacional no segundo nível trófico. Outros autores adicionam a existência de nichos vagos, os quais estes artrópodes poderiam ocupar (Lawton & Strong 1981, Jermy 1985). Posteriormente, com o desenvolvimento de melhores metodologias de estudo e inclusão de outras variáveis ambientais, constatou-se que os herbívoros competem entre si (intraespecífica) e com outras espécies fitófagas (interespecíficas) (Faeth 1987, Crawley & Patrasudhi 1988, Denno *et al.* 1995), expandindo a teoria de competição. Portanto, embora Volterra (1926) e Gause (1934) tenham dado os primeiros passos para o vasto conhecimento das interações competitivas, o resultado destes experimentos não tem a devida aplicação no ambiente, pois dificilmente haverá um contexto de limitação de recurso, e de impedimento de dispersão dos organismos, além de ser necessário considerar a influência dos outros organismos que compõem o ecossistema. Assim, cerca de 80 anos depois, a ideia sobre a interação competitiva foi modificada de forma a abranger outras variáveis.

A competição na qual os indivíduos interagem indiretamente um com o outro, explorando um mesmo recurso, mas em local distinto é denominada exploratória (Tilman 1982). Na competição por interferência, os indivíduos interagem diretamente no mesmo local (Begon *et al.* 2006). A competição aparente é definida como a interação onde indivíduos que exploram o mesmo recurso (e.g. alimento, parceiro sexual), influenciam negativamente um ao outro, e tendo redução do *fitness*, sendo mediada por outros fatores regulatórios (clima, inimigos naturais e qualidade do alimento) (Holt 1977, Begon *et al.* 2006). Em situações como essa, o aumento na densidade da espécie “A” pode fazer com que o inimigo natural opte pela presa mais abundante, aumentando assim a densidade populacional do predador e, conseqüentemente levar a uma redução na mortalidade da espécie “B”, pelo menos no curto prazo. Estes conceitos abordam de forma mais ampla e realista as relações competitivas, pois consideram a influência dos fatores regulatórios, tais como: a mediação da planta (no caso de herbívoros), com indução de defesas e modificação da qualidade nutricional; atração de inimigos naturais; capacidade exploratória e de dispersão dos envolvidos; além da ação antrópica.

A competição está enquadrada nas relações de efeito negativo, contudo diversos autores discutem sobre os benefícios desta relação para o ecossistema de forma a promover a coexistência estável das espécies (Hanski 1981, Tilman & Pacalas 1993). Um dos principais benefícios é a capacidade de regulação populacional de uma espécie sobre outra no processo coevolutivo, ou até da mesma espécie, o que permite a existência de um maior número de espécies, formando assim um ambiente diverso (Chesson 2000). A coexistência das espécies é possível em função tanto da regulação populacional pelo efeito deletério que uma causa sobre a outra, quanto pelas suas diferentes habilidades competitivas relacionadas as características biológicas de cada espécie. Além de promover a coexistência das espécies, existe a hipótese de que a competição influencie sobre os processos de especiação, onde a competição atua na necessidade de adaptação (evolução)

das espécies e na necessidade de modificar seu nicho, levando a processos de especiação (Lankau 2011).

Na literatura são definidos os tipos de competidores de acordo com os modelos estudados. No modelo proposto por Tilman (1982) (competição por exploração), em situação de limitação de recurso, o competidor dominante é a espécie que consegue se manter a uma menor densidade do que aquela suportável para a outra espécie acaba eliminando a outra espécie. Já no modelo de competição aparente proposto por Holt (1977), o competidor dominante é aquele capaz de manter o predador em maior densidade de equilíbrio, promovendo a exclusão da outra espécie pelo efeito da predação (Holt & Lawton 1993).

Introdução de organismos exóticos, um dos casos das Américas:

No continente americano foi introduzido um ácaro exótico, *Raoiella indica* Hirst (Acari: Tenuipalpidae) (Flechtmann & Etienne 2004, Vásquez *et al.* 2008, NAPPO 2009). *Raoiella indica* é um ácaro oriundo do hemisfério oriental (Welbourn 2009, Dowling *et al.* 2012), após introdução no ocidente este ácaro é reportado até o momento em 23 países entre América do Norte, Central e Sul (CABI 2021). No Brasil, *R. indica* foi detectado pela primeira vez em Boa Vista (RR) em 2009 (Navia *et al.* 2011) e em 12 anos, encontra-se registro da presença em 17 Estados brasileiros e provavelmente em todo o território nacional (Melo *et al.* 2018, CABI 2020). *Raoiella indica* se destaca por sua alta capacidade dispersão e adaptação a novos hospedeiros, favorecendo a rápida distribuição territorial da espécie (Chandra & Channabasavanna 1984, Hoy *et al.* 2006, Peña *et al.* 2006, Navia *et al.* 2015). Notoriamente após a introdução nas Américas, *R. indica* passou a ser reportada em cerca de 91 espécies de monocotiledôneas pertencentes às famílias: Arecaceae, Cannaceae, Cicadaceae, Heliconiaceae, Musaceae, Strelitziaceae, Zingiberaceae e Pandanaceae (Carrillo *et al.* 2012a, Gondim Jr. *et al.* 2012). Outro fator que pode conferir sucesso no processo de invasão desta espécie é a inicial ausência de inimigos naturais especializados à alimentação da

espécie no novo local colonizado (Domingos *et al.* 2013). A maior parte dos estudos com *R. indica* são voltados a mensurar ou prever os danos causados a culturas agrícolas e paisagísticas. Entretanto, devem ser investigados também os impactos da introdução de um ácaro exótico na fauna nativa, seja em um contexto agrícola, quanto em um contexto ecológico.

Desde a introdução de *R. indica* no Brasil são realizados importantes trabalhos de monitoramento de espécie (avaliando riqueza e abundância) e prospecção de inimigos naturais para controle desta espécie (Peña *et al.* 2009, Carrillo *et al.* 2012b, Carrillo *et al.* 2014). Estudos de levantamento para prospecção de inimigos naturais para o controle de *R. indica*, indicaram o predador *Amblyseius largoensis* Muma (Acari: Phytoseiidae) como o mais frequentemente encontrado e o mais abundante predador associado a praga (Carrillo *et al.* 2012b; Vasqu ez & Moraes 2013, Barros *et al.* 2020). *Amblyseius largoensis* se enquadra no grupo de predadores com estilo de vida tipo III-b (McMurtry *et al.* 2013), por tanto,   um  caro predador generalista que se alimenta de diversas presas, al m de p len e n ctar, possuindo o h bito de forragear em ambiente n o abrigado. Al m do alto consumo de presas e por ser um  caro generalista, *A. largoensis*   apontado como um predador capaz de permanecer no ambiente pelo consumo de outras presas, conseguindo manter-se em fol olos de coqueiro mesmo sobre baixa densidade populacional de *R. indica* (Araujo *et al.* 2021).

No Brasil foram realizados trabalhos comparando  reas com e sem presen a de *R. indica*, e foi observado uma significativa altera  o tanto na riqueza, quanto na abund ncia das esp cies herb voras, al m de ser observado um aumento da popula  o de *A. largoensis* na  rea de presen a de *R. indica* (Barros *et al.* 2020). Estes resultados s o indicativos de que a introdu  o de *R. indica* possivelmente altere as rela  es preexistentes entre os  caros herb voros e predadores no ambiente nativo. *Raoiella indica* pode estabelecer rela  es de competi  o com  caros nativos seja

de forma direta pelo uso do mesmo recurso (competição por exploração ou interferência) ou pela interação com *A. largoensis* (competição aparente mediada por predador).

Com o objetivo de investigar como *R. indica* interfere na espécie nativa foi selecionado um ácaro herbívoro comumente encontrado nas Américas, *Oligonychus pratensis* (Banks) (Acari: Tetranychidea) (Jeppson *et al.* 1975, Ferreira *et al.* 2019, Montpellier 2020), e que tem pelo menos cinco hospedeiros em comum com *R. indica* além de compartilharem o mesmo inimigo natural *A. largoensis*. *Raoiella indica* e *O. pratensis* pertencentes a famílias distintas, que lhes conferem diferentes características. *Raoiella indica* é um tenuipalpídeo, cujo tempo de desenvolvimento é relativamente lento (14 dias a 30C°) (Gómez-Moya *et al.* 2017), de comprimento inferior (220-240 µm) (Kane *et al.* 2012), e que não produz teia. *Oligonychus pratensis* é um tetraniquídeo, cujo tempo de desenvolvimento é de aproximadamente cinco dias (Jeppson *et al.* 1975), comprimento maior (498 a 570 µm) (Li *et al.* 2018) e produtor de teia complexa (com estrutura irregular e tridimensional ou estratificada e densa) (Saito 1983). Devido a estas diferenças, hipotetiza-se que *O. pratensis* é um competidor dominante, por ter tempo de desenvolvimento menor (por tanto, crescimento populacional acelerado), e delimitação territorial por teia. Entretanto, ao longo do tempo, após a introdução de *R. indica*, ficou cada vez mais difícil encontrar *O. pratensis* em campo, por tanto, nos perguntamos quais fatores moldam a interação entre estas espécies. Assim, buscou-se estudar a interação entre o ácaro exótico *R. indica*, o ácaro nativo *O. pratensis* e o ácaro predador *A. largoensis*, tendo o coqueiro como planta hospedeira.

Literatura Citada

- Araujo Lira, V., L.O.V. Jumbo, G.S. de Freitas, A.S. Rêgo, A.S. Galvao & A.V. Teodoro. 2021.** Efficacy of *Amblyseius largoensis* (Muma) as a biocontrol agent of the red palm mite *Raoiella indica* (Acari: Tenuipalpidae). *Phytoparasitica* 49: 103-111.
- Barros, M.E.N., D.B. Lima, J.A. Mendes, M.C.G. Gondim Jr., J.W.S. Melo. 2020.** The establishment of an invasive pest mite, *Raoiella indica*, affects mite abundance and diversity on coconut plants. *Syst. Appl. Acarol.* 25: 881-894.
- Begon, M., C.R. Townsend & J.L. Harper. 2006.** Interspecific Competition, p. 227-265. In: M. Begon, C.R. Townsend & J.L. Harper (eds.), *Ecology: from individuals to ecosystems*, 4 ed. United Kingdom, Blackwell Publishing. 746 p.
- Bush, M.B. & R.J. Whittaker. 1991.** Krakatau: colonization patterns and hierarchies. *J. Biogeogr.* 18: 341-356.
- CABI. 2021.** Invasive species compendium. *Raoiella indica*. Disponível em: <<https://www.cabi.org/isc/datasheet/46792#>>. Acesso em: 16 julho 2021.
- Carrillo, D., D. Amalin, F. Hosein, A. Roda, R.E. Duncan & J.E. Peña. 2012a.** Host plant range of *Raoiella indica* (Acari: Tenuipalpidae) in areas of invasion of the New World. *Exp. Appl. Acarol.* 57: 271-289.
- Carrillo, D., J.H. Frank, J.C.V. Rodrigues & J.E. Peña. 2012b.** A review of the natural enemies of the red palm mite, *Raoiella indica* (Acari: Tenuipalpidae). *Exp. Appl. Acarol.* 57: 347-360.
- Carrillo, D., M.A. Hoy & J.E. Peña. 2014.** Effect of *Amblyseius largoensis* (Acari: Phytoseiidae) on *Raoiella indica* (Acari: Tenuipalpidae) by predator exclusion and predator release techniques. *Fla. Entomol.* 97: 256-261.
- Chandra, B.N. & G. Channabasavanna. 1984.** Development and ecology of *Raoiella indica* Hirst (Acari: Tenuipalpidae) on coconut. *Acarology* VI. 2: 785-790.
- Chesson, P. 2000.** Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31: 343-366.
- Cohen, A.N. & J.T. Carlton. 1998.** Accelerating invasion rate in a highly invaded estuary. *Science* 279: 555-558.
- Crawley, M.J. & P. Pattrasudhi. 1988.** Interspecific competition between insect herbivores: asymmetric competition between cinnabar moth and the ragwort seed-head fly. *Ecol. Entomol.* 13: 243-49.

- Crosby, A.W. 1986.** Ecological imperialism: the biological expansion of Europe, 900–1900. Cambridge University Press, Cambridge, 408p.
- Crystal-Ornelas, R. & J.L. Lockwood. 2020.** Cumulative meta-analysis identifies declining but negative impacts of invasive species on richness after 20 yr. *Ecology* 101: e03082.
- Davis, M.A. 2003.** Biotic globalization: does competition from introduced species threaten biodiversity? *Bioscience* 53: 481-489.
- Denno, R., M. McClure & J. Ott. 1995.** Interspecific interactions in phytophagous insects: competition reexamined and resurrected. *Annu. Rev. Entomol.* 40: 297-331.
- Domingos, C.A., L.O. Oliveira, E.G.F. Morais, D. Navia, G.J. Moraes & M.G.C. Gondim Jr. 2013.** Comparison of two populations of the pantropical predator *Amblyseius largoensis* (Acari: Phytoseiidae) for biological control of *Raoiella indica* (Acari: Tenuipalpidae). *Exp. Appl. Acarol.* 60: 83-93.
- Dowling, A.P.G., R. Ochoa, J.J. Beard, W.C. Welbourn & E.A. Ueckermann. 2012.** Phylogenetic investigation of the genus *Raoiella* (Prostigmata: Tenuipalpidae): diversity, distribution, and world invasions. *Exp. Appl. Acarol.* 57: 257-269.
- Faeth, S. 1987.** Community structure and folivorous insect outbreaks: the role of vertical and horizontal interactions. p. 135-171. In: P. Barbosa & J.C. Schultz (eds), *Insect Outbreaks*. New York, Academic Press, 578p.
- FAO.** Recommendations: LMOs, biosecurity and alien invasive species. 2017. Disponível em: www.ippc.int/en/core-activities/governance/cpm/cpmrecommendations-1/cpm-recommendations/. Acesso em: 21/05/2020.
- Ferreira, J.M.S., E.A.S.F. Melo, A.R. Oliveira, M.G.C. Gondim Jr., A.V. Teodoro & D. Navia. 2019.** Ocorrência e sintomas de ataque dos ácaros *Oligonychus pratensis* (Banks) e *Tetranychus neocaledonicus* André (Acari: Tetranychidae) em coqueiro-anão-verde no Brasil – Aracaju: Embrapa Tabuleiros Costeiros, 2019. 22 p. (Documentos / Embrapa Tabuleiros Costeiros, ISSN 1678-1953; 228).
- Flechtmann, C.H.W. & J. Etienne. 2004.** The red palm mite, *Raoiella indica* Hirst, a threat to palms in the Americas (Acari: Prostigmata: Tenuipalpidae). *Syst. Appl. Acarol.* 9: 109-110.
- Gandhi, K.J. & D.A. Herms. 2010.** Direct and indirect effects of alien insect herbivores on ecological processes and interactions in forests of eastern North America. *Biol. Invasions* 12: 389-405.
- Gaston, K.J., A.G. Jones, C. Hanel & S.L. Chown. 2003.** Rates of species introduction to a remote oceanic island. *Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 270: 1091-1098.
- Gause, G.F. 1934.** Experimental analysis of Vito Volterra's mathematical theory of the struggle for existence. *Science* 79: 16-17.

- Gómez-Moya, C.A., T.P. Lima, E.G. Morais, M.G.C. Gondim Jr. & G.J. Moraes 2017.** Hosts of *Raoiella indica* Hirst (Acari: Tenuipalpidae) native to the Brazilian Amazon. *J. Agric. Sci.* 9: 86-94.
- Gondim Jr., M.G.C., T.M.M.G. Castro, A.L. Marsaro Jr., D. Navia, J.W.S. Melo, P.R. Demite & G.J. Moraes. 2012.** Can the red palm mite threaten the Amazon vegetation? *Syst. Biodivers.* 10: 527-535.
- Grinnell, J. 1917.** Field tests of theories concerning distributional control. *Am. Nat.* 51: 115-128.
- Gurevitch, J. & D.K. Padilla. 2004.** Are invasive species a major cause of extinctions? *Trend. Ecol. Evol.* 19: 470-474.
- Hairston, N.G., F. Smith & L.B. Siobodkin. 1960.** Community structure, population control, and competition. *Am. Nat.* 4: 421 -25.
- Hanski, I. 1981.** Coexistence of competitors in patchy environment with and without predation. *Oikos* 37: 306-312.
- Holt, R.D. 1977.** Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theor. Popul. Biol.* 12: 197-229.
- Holt, R.D. & J.H. Lawton. 1993.** Apparent competition and enemy-free space in insect host parasitoid communities. *Am. Nat.* 142: 623-645.
- Hoy, M.A., J. Peña & R. Nguyen. 2006.** The red palm mite. Featured creatures. http://entnemdept.ifas.ufl.edu/creatures/orn/palms/red_palm_mite.htm. Acesso em: 15/07/2018.
- Hulme, P.E. 2009.** Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways in an era of globalization. *J. Appl. Ecol.* 46:10-18.
- Jenkins, M.A. 2003.** Impact of the balsam woolly adelgid (*Adelges piceae* Ratz.) on an *Abies fraseri* (Pursh) Poir. dominated stand near the summit of Mount LeConte, Tennessee. *Castanea* 68:109-118.
- Jeppson, L.R., H.H. Keifer & E.W. Baker. 1975.** Mites injurious to economic plants. California, University Press, 614 p.
- Jermey, T. 1985.** Is there interspecific competition between phytophagous insects? *Syst. J. Zool. Syst. Evol. Res.* 23: 275-85.
- Kane, E.C., R. Ochoa, G. Mathurin, E.F. Erbe & J.J. Beard. 2012.** *Raoiella indica* (Acari: Tenuipalpidae): an exploding mite pest in the neotropics. *Exp. Appl. Acarol.* 57: 215-225.

- Kaplan, I. & R.F. Denno. 2007.** Interspecific interactions in phytophagous insects revisited: a quantitative assessment of competition theory. *Ecol. Lett.* 10:977-994.
- Kenis, M., M.-A. Auger-Rozenberg, A. Roques, L. Timms, C. Péré, M.J.W. Cock, J. Settele, S. Augustin & C. Lopez-Vaamonde. 2009.** Ecological effects of invasive alien insects. *Biol. Invasions* 11: 21-45.
- Lankau, R.A. 2011.** Rapid evolutionary change and the coexistence of Species. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 42: 335-354.
- Lawton, J.H. & D.R. Strong. 1981.** Community patterns and competition in folivorous insects. *Am. Nat.* 118: 317-338.
- Li, J., T.C. Yi, J.J. Guo & D.C. Jin. 2018.** Ontogenetic development and redescription of *Oligonychus pratensis* (Banks, 1912) (Acari: Tetranychidae). *Zootaxa* 4486: 349-375.
- Liebhold, A.M., W.L. MacDonald, D. Bergdahl & V.C. Mastro. 1995.** Invasion by exotic forest pests: a threat to forest ecosystems. *For. Sci.* 30: 1-49.
- Lockwood, J.L.V., M.F. Hoopes & M.P. Marchetti. 2007a.** Transport vectors and pathways, p. 18 – 37. In: J.L. Lockwood, M.F. Hoopes & M.P. Marchetti (eds.) *Invasion ecology*. Oxford, Blackwell Publishing Ltd. 299p.
- Lockwood, J.L.V., M.F. Hoopes, M.P. Marchetti. 2007b.** Establishment success: the influence of biotic interactions, p. 1107-131. In: J.L. Lockwood, M.F. Hoopes & M.P. Marchetti (eds.). *Invasion ecology*. Oxford, Blackwell Publishing Ltd. 299p.
- Lonsdale, W.M. 1999.** Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology* 80: 1522-1536.
- Lotka, A.J. 1932.** The growth of mixed populations: Two species competing for a common food supply. *J. Wash. Acad. Sci.* 22: 461-469.
- Mack, R.N. 2004.** Global plant dispersal, naturalization, and invasion: pathways, modes and circumstances. p. 3-30. In: G.M. Ruiz & J.T. Carlton (eds.). *Invasive species: vectors and management strategies*. Washington, DC, Island Press, 520p.
- Mack, R.N., D. Simberloff, W.M. Lonsdale, H. Evans, M. Clout & F.A. Bazzaz. 2000.** Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecol. Appl.* 10: 689-710.
- McMurtry, J.A., G.J. Moraes & N.F. Sourassou. 2013.** Revision of the lifestyles of phytoseiid mites (Acari: Phytoseiidae) and implications for biological control strategies. *Syst. Appl. Acarol.* 18:297-320.
- Melo, J.W.S., D. Navia, J.A. Mendes, R.M.C. Filgueiras, A.V. Teodoro, J.M.S. Ferreira, E.C. Guzzo, I.V. de Souza, R.S. Mendonça, E.C. Calvet, A.A. Paz Neto, M.G.C. Gondim Jr., E.G.F. de Moraes, M.S. Godoy, J.R. dos Santos, R.I.R. Silva, V.B. da Silva, R.F.**

- Norte, A.B. Oliva, R.D.P. dos Santos & C.A. Domingos. 2018.** The invasive red palm mite, *Raoiella indica* Hirst (Acari: Tenuipalpidae), in Brazil: range extension and arrival into the most threatened area, the Northeast Region. *Int. J. Acarol.* 44:146-149.
- Montpellier.** <https://www1.montpellier.inra.fr/CBGP/spmweb/notespecies.php?id=613#hosts>
Acesso: 03/12/2020.
- NAPPO-North American Plant Protection Organization. 2009.** Phytosanitary alert system: detection of the red palm mite (*Raoiella indica*) in Cancun and Isla Mujeres. Quintana Roo, Mexico, Disponível em: <www.pestalert.org/oprDetail.cfm?oprID=406>. Acesso em: 15 jul. 2018.
- Navia, D., A.L. Marsaro Jr., F.R. Silva, M.G.C. Gondim Jr. & G.J. Moraes. 2011.** First report of the red palm mite, *Raoiella indica* Hirst (Acari: Tenuipalpidae), in Brazil. *Neotrop. Entomol.* 40: 409-411.
- Navia, D., G.F. Morais, R.S. Mendonça & M.G.C. Gondim Jr. 2015.** Acaro-vermelho-das-palmeiras, *Raoiella indica* Hirst (Prostigmata: Tenuipalpidae), p. 399-433. In: Ilela, E.F. & R.A. Zucchi (eds.). *Pragas Introduzidas: Insetos e Ácaros*, 2nd ed. São Paulo, FEALQ, 908p.
- Nicholson, A. & V. Bailey. 1935.** The balance of animal populations. Part I. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 105: 551-598.
- Peña, J.E., C. Mannion, F. Howard & M. Hoy. 2006.** *Raoiella indica* (Prostigmata: Tenuipalpidae): The red palm mite: A potential invasive pest of palms and bananas and other tropical crops in Florida. University of Florida IFAS Extension. 387:1-8.
- Peña, J.E., J.C.V. Rodrigues, A. Roda, D. Carrillo & L.S. Osborne. 2009.** Predator-prey dynamics and strategies for control of the red palm mite (*Raoiella indica*) (Acari: Tenuipalpidae) in areas of invasion in the Neotropics. *IOBC/wprs Bulletin* 50:69-79.
- Pimentel, D., R. Zuniga & D. Morrison. 2005.** Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecol. Econ.* 52: 273-288.
- Pimentel, D., S. McNair, J. Janecka, J. Wightman, C. Simmonds, C. O'Connell, E. Wong, L. Russel, J. Zern, T. Aquino & T. Tsomondo. 2001.** Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasions. *Agric. Ecosyst. & Environ.* 84: 1-20.
- Price, P.W., R.F. Denno, M.D. Eubanks, D.L. Finke & I. Kaplan. 2011.** Lateral interactions: competition, amensalism and facilitation, p. 184-223. In: P.W. Price, R.F. Denno, M.D. Eubanks, D.L. Finke & I. Kaplan (eds.). *Insect ecology: behavior, populations and communities*. Cambridge, University Press, 578p.

- Ramírez, M.B., H.J. Sarubbi, O. Arias, L.H. Azevedo & C.H.W. Flechtmann. 2020.** First report of *Raoiella indica* Hirst (Acari: Tenuipalpidae) in Paraguay. *J. Plant Dis. Prot.* 127:715-717.
- Richardson, D.M., P. Pyšek & J. Carlton. 2011.** A compendium of essential concepts and terminology in invasion ecology, p. 409-420. In: D.M. Richardson (ed.). *Fifty years of invasion ecology: the legacy of Charles Elton*. Oxford: John Wiley & Sons Ltd, 466p.
- Roques, A., W. Rabitsch, J.-Y. Rasplus, C. Lopez-Vaamonde, W. Nentwig & M. Kenis. 2009.** Alien terrestrial invertebrates of Europe, p. 63-79. In: A. Roques, W. Rabitsch, J.-Y. Rasplus, C. Lopez-Vaamonde, W. Nentwig, & M. Kenis (eds.). *Handbook of alien species in Europe*. Dordrecht, Springer Netherlands, 399p.
- Saito, Y. 1983.** The concept of life types in Tetranychinae. An attempt to classify the spinning behaviour of Tetranychinae. *Acarologia* 24: 377-391.
- Shigesada, N. & K. Kawasaki. 1997.** *Biological invasions: theory and practice*. New York, Oxford University Press, 201p.
- Small, M.J., C.J. Small & G.D. Dreyer. 2005.** Changes in a hemlock-dominated forest following woolly adelgid infestation in southern New England. *J. Torrey Bot. Soc.* 132: 458- 470.
- Smith, G.F. & N.S. Nicholas. 2000.** Size- and age-class distributions of Fraser fir following balsam woolly adelgid infestation. *Can. J. For. Res.* 30: 948-957.
- Tilman, D. 1982.** *Resource Competition and Community Structure*. Princeton, Princeton University Press, 296 p.
- Tilman, D. & S. Pacala. 1993.** The maintenance of species richness in plant communities, p 557-569. In: R.E. Ricklefs & D.C. Schluter (eds.). *Species diversity in ecological communities*. Chicago, The University of Chicago Press VL, 414p.
- Vásquez, C. & G.J. Moraes. 2013.** Geographic distribution and host plants of *Raoiella indica* and associated mite species in northern Venezuela. *Exp. Appl. Acarol.* 60: 73-82.
- Vásquez, C., M.G. Quirós, O. Aponte & D.M.F. Sandoval. 2008.** First report of *Raoiella indica* Hirst (Acari: Tenuipalpidae) in South America. *Neotrop. Entomol.* 37: 739-740.
- Vilà, M., J.L. Espinar, M. Hejda, P.E. Hulme, V. Jarošík, J.L. Maron, J. Pergl, U. Schaffner, Y. Sun & P. Pyšek. 2011.** Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecol. Lett.* 14: 702-708.
- Volterra, V. 1926.** Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature* 118: 558-560.

Weckel, M., J.M. Tirpak, C. Nagy & R. Christie. 2006. Structural and compositional change in an old-growth eastern hemlock *Tsuga canadensis* forest, 1965-2004. *For. Ecol. Manage.* 231: 114-118.

Welbourn, C. 2009. Pest alert: red palm mite, *Raoiella indica* Hirst (Acari: Tenuipalpidae). Disponível em: https://www.freshfromflorida.com/content/download/66454/1601562/Pest_Alert_-_Raoiella_indica,_Red_palm_mite.pdf acesso 15/07/2018.

Williamson, M. 1996. The origins and the success and failure of invasion, p. 28-52. In: M. Williamson (ed) *Biological Invasions*, 1st edn. London, Chapman and Hall, 244p.

CAPÍTULO 2

THE EXPANSION OF INVASIVE MITE *Raoiella indica* CAN BE IMPROVED BY COEXISTENCE WITH *Oligonychus pratensis*.¹

ÉRICA C. CALVET¹, DEBORA B.L. MELO², JOSÉ W.S. MELO³ E MANOEL G.C.G. JR¹.

¹Department of Agronomy – Entomology, Rural Federal University of Pernambuco, Av. Dom Manoel de Medeiros s/n, Dois Irmãos, 52171-900 Recife, PE, Brazil;* email: ericacalvet@yahoo.com.br.

²Department of Zoology - Center for Biological Sciences, Federal University of Pernambuco, Av. Moraes Rego, 1235 Iputinga 50670901 - Recife, PE - Brazil.

³Department of Phytotechnics, Federal University of Ceará, Fortaleza, CE, Brazil

¹Calvet, E.C., Melo, D.B., Melo, J.W.S, Gondim, M.G.C. Jr.: The expansion of invasive mite *Raoiella indica* can be improved by coexistence with *Oligonychus pratensis*. *Annals of Applied Biology*. **Accepted**

ABSTRACT - Every year exotic species are introduced into the environment worldwide; some species succeed, and others do not manage to establish themselves in the new environment. The introduction of exotic organisms affects ecological relationships, mainly by acting as potential competitors with native species. In 2004, an exotic mite from America, *Raoiella indica*, was detected and has consequently experienced rapid territorial expansion having a high population density. To understand the effects of the introduction of *R. indica* on the native mites, we selected the native mite web producing mite *Oligonychus pratensis* and evaluated the competition between exotic (*R. indica*) and native mites (*O. pratensis*). Four experiments were conducted to evaluate the effect of competition on oviposition rate, intrinsic growth rate, behavioral choice of colonization site, and distributional behavior on plants. The presence of the heterospecific mites had a negative effect on both species, reducing the oviposition rate. *R. indica* preferred sites previously colonized by *O. pratensis*, but *O. pratensis* did not prefer sites with or without *R. indica* colonization. *R. indica* exhibited a higher growth rate with some interactions with *O. pratensis*. The species altered its distribution pattern on plants when in the presence of the heterospecific mite. In our study, *R. indica* appeared to benefit from previous colonization by *O. pratensis*, which could contribute to its territorial expansion.

KEY-WORDS: Invader, alien, competition, interspecific, displacement.

A EXPANSÃO DO ÁCARO INVASIVO *Raoiella indica* PODE SER MELHORADA PELA
COEXISTÊNCIA COM *Oligonychus pratensis*

RESUMO – Todos os anos espécies exóticas são introduzidas no meio ambiente em todo o mundo; algumas espécies são bem-sucedidas e outras não conseguem se estabelecer no novo ambiente. A introdução de organismos exóticos afeta as relações ecológicas, principalmente por atuarem como potenciais competidores com espécies nativas. Em 2004 foi detectado um ácaro exótico na América, *Raoiella indica*, apresentou uma rápida expansão territorial e com alta densidade populacional. Para entender os efeitos da introdução de *R. indica* sobre os ácaros nativos, selecionamos o ácaro produtor de teias de ácaros nativos *Oligonychus pratensis* e avaliamos a competição entre ácaros exóticos (*R. indica*) e nativos (*O. pratensis*). Quatro experimentos foram conduzidos para avaliar o efeito da competição na taxa de oviposição, taxa intrínseca de crescimento, escolha comportamental do local de colonização e comportamento de distribuição nas plantas. A presença dos ácaros heteroespecíficos teve efeito negativo em ambas espécies, reduzindo a taxa de oviposição. *Raoiella indica* preferiu locais previamente colonizados por *O. pratensis*, mas *O. pratensis* não apresentou preferência por locais com ou sem colonização de *R. indica*. *Raoiella indica* apresentou maior taxa de crescimento com algumas interações com *O. pratensis*. A espécie alterou seu padrão de distribuição nas plantas quando na presença do ácaro heteroespecífico. Em nosso estudo, *R. indica* pareceu se beneficiar da colonização anterior por *O. pratensis*, o que poderia contribuir para sua expansão territorial.

PALAVRAS-CHAVE: Invasor, alienígena, competição, interespecífico, deslocamento.

Introduction

The introduction of exotic organisms into the environment is a naturally occurring event that could happen by air or sea currents, or even through association with vectors (Bush, 1991; Mack, 2004). However, the frequency of introduction has been strongly intensified by anthropic action (Cohen & Carlton, 1998; Mack & Lonsdale 2001; Gaston *et al.*, 2003; Lockwood *et al.*, 2007a).

In the invasion process, the exotic organisms pass through several barriers until they can establish themselves in new places and usually have outbreaks populations. These barriers could be anthropic, sanitary inspection (FAO 2017; Ramírez *et al.*, 2020), or ecological barriers (Williamson, 1996; Lockwood *et al.*, 2007b). Ecological barriers cover several factors, such as climatic adaptation to new environments, adaptation, detection of new host/food, finding mates, and/or attaining dispersal capacity (Elton, 1958; Crawley, 1986; Sakai *et al.*, 2001; Lockwood *et al.*, 2007b). After the establishment of the exotic organisms, population outbreaks are expected because of the ample food supply, the possible absence of plant defenses (bottom-up regulation) against herbivorous organisms (Gandhi & Herms, 2010), the initial absence of natural enemy specialists (top-down regulation) (Connell, 1970; Lawton & Brown, 1986; Hanks & Denno 1993 Liebhold *et al.*, 1995; Davis, 2003), fewer competitors, and/or a low population density of native species (Holmes & Wilson 1998).

The impacts of exotic organisms can be evidenced in the short and long time on native populations (Mooney & Cleland, 2001; Gandhi & Herms, 2010). The displacement of native species by resource competition (Johnson *et al.*, 2018) and the extinction of native species by increasing the number of predators (Noonburg & Byers, 2005) are examples of effects caused by invasive species. The interactions between native and exotic species do not always result in the advancement of the exotic species (Simberloff *et al.*, 2002; Green *et al.*, 2004; Paine *et al.*, 2008;

Ward-Fear *et al.*, 2009; Radville *et al.*, 2014) or have harmful effects on the ecosystem (Ewel & Putz 2004; Hoddle, 2004; Schlaepfer *et al.*, 2011).

The study and monitoring of exotic species are essential to clearly explain how these species interact with native organisms. To evaluate the effects of the introduction of an exotic mite on a native species, we used the exotic species *Raoiella indica* Hirst (Acari: Tenuipalpidae) as a model invasive species and *Oligonychus pratensis* (Banks) (Acari: Tetranychidae) as a native species of America (Jeppson *et al.*, 1975).

Raoiella indica is a native species of the eastern hemisphere (Hirst 1924; Dowling *et al.*, 2008; Dowling *et al.*, 2012), which was detected in the west in 2004 (Flechtmann & Etienne, 2004; Vásquez *et al.*, 2008; Nappo 2009; Welbourn, 2009). After the first report in the Martinique archipelago, *R. indica* already occurred in 21 other American countries (Cabi 2020). In these areas, *R. indica* has attracted the attention of researchers because of its rapid expansion and the increase in the number of its hosts; however, the coconut tree remains the primary host of *R. indica* (Carrillo *et al.*, 2011; Navia *et al.*, 2015; Otero-Colina *et al.*, 2016; Gómez-Moya *et al.*, 2017; Souza *et al.*, 2020). High populations density of *R. indica* have been reported on coconut plants in countries recently invaded by this species, a typical characteristic of the invasion of exotic species (Davis, 2003). *Oligonychus pratensis* is a typical web-producing mite, the web is used to protect against predation, environmental factors and is a special colony delimiting (Helle & Sabelis, 1985). Besides this, *O. pratensis* has at least five hosts in common with *R. indica*, among which is the coconut tree (*Cocos nucifera* L.) (Jeppson *et al.*, 1975; Ferreira *et al.*, 2019; Cabi, 2020; Montpellier, 2020).

In a recent study in Brazil, Barros *et al.*, (2020) compared two coconut tree areas, one already infested by *R. indica* and another without infestation. These authors showed that the presence of *R. indica* could alter both the diversity and abundance of the mite fauna on the

coconut trees. In the area without infestation of *R. indica* the species *O. pratensis* corresponded to 35% of the individuals collected, in the area infested with *R. indica*, *O. pratensis* corresponded to 2.10 % and *R. indica* 97.81 % of the species collected respectively. To understand the effects and competitive potential of *R. indica* on native species, the interaction between *R. indica* and *O. pratensis* was evaluated through biological and behavioral parameters. Therefore, the following hypotheses were formulated: (i) the exotic species *R. indica* competes for space, negatively affecting *O. pratensis*; (ii) *O. pratensis* and *R. indica* compete for space on the leaflets, avoiding heterospecific colonization sites; (iii) the feeding of *O. pratensis* on the leaflets may favor the establishment of *R. indica* populations; and (iv) competition for space between *R. indica* and *O. pratensis* leads to the displacement of *O. pratensis*.

Material and Methods

Plants and mites.

Coconut tree seedlings, approximately 2 years old and cultivated in 30l pots, were purchased from a local market and kept in a greenhouse. To ensure that the seedlings were healthy, without infestation by any arthropods, the seedlings were visually inspected daily, and all leaflets from all seedlings were cleaned with a soap and water solution (1%) on cotton. In the experimentation, only seedlings with three fully open leaves were used. *Raoiella indica* and *O. pratensis* were collected on the campus of the Federal Rural University of Pernambuco (UFRPE; 8°01'S, 34°56'E) and were transferred to seedlings with the aid of a brush. *Raoiella indica* and *O. pratensis* were reared separately in the greenhouse, where each seedling (*R. indica* or *O. pratensis*) was inside a cage (1.5 m × 1 m × 1 m) covered by voil. A fragment of the leaflet containing a small colony from each rearing was collected and taken to the Acarology Laboratory. Females were removed from the colony in the quiescent female deutonymphs stage with their respective males (pre-copulatory guarding behavior exists in males of both species (Cone, 1985;

Kane *et al.*, 2012)). The couples were left in confinement, and after the emergence of the adult female, they were left for 48 h to ensure fertilization.

Competition Experiments:

Four bioassays were performed, wherein mite species (*R. indica* and *O. pratensis*) were subjected to two biological assessments and two behavioral assessments. All tests were conducted in the greenhouse while monitoring temperature and relative humidity (RH) with a Data Logger Graph © (30 ± 2.4 °C and $71.9 \pm 5.87\%$ RH).

Direct effects of interspecific competition for the resource:

Experimental unit: The experimental unit consisted of an area of 10 cm² delimited on a leaflet 3 cm from the proximal part of the rachis (Figure 1a). The delimitation of the experimental unit was conducted using a mixture of entomological glue (ISCA PEGA®, ISCA Pest Management Tools and Solutions, Rio Grande do Sul, Brazil) and azadiractin (Azamax®, 12 g a.i./L, emulsifiable concentrate, DAV Agro, Ituverava, SP, Brazil) (2:1) to prevent mites from escaping from the experimental unit. Azadiractin was added to repel the mites and prevent them from adhering to the entomological glue. A brush was used to apply this mixture. The choice of area and number of mites to be released were established through pre-tests.

Treatments: Three treatments were used: (1) *R. indica*, where *R. indica* females were transferred to the experimental unit and remained alone; (2) *O. pratensis*, where females of *O. pratensis* were transferred to the experimental unit and remained alone; and (3) Interaction, where females of *R. indica* and *O. pratensis* were deposited in the same experimental unit simultaneously.

Bioassay: For each treatment, 10 leaflets from the median region of a fully open leaf of two coconut seedlings were selected. Each leaflet received only one repetition, and these repetitions were mounted on the same day (to avoid the plant's response to herbivory). After delimiting the experimental unit, females were transferred to the respective experimental units with a brush. The

R. indica treatment received five females to colonize the experimental unit alone. The same was completed for the *O. pratensis* treatment. The interaction treatment consisted of simultaneously depositing five females of each species (*R. indica* and *O. pratensis*) in the experimental unit. The experimental units were evaluated daily by quantifying the number of eggs deposited, and the evaluations continued for 6 d. Each experimental unit represented one repetition, with 20 repetitions per treatment. At the end of the experiment, a photographic record of the experimental unit was taken to compare the injury promoted by each species (complementary material).

Effects of heterospecific mite colonization clues on coconut tree leaflets:

Experimental unit: The experimental units consisted of two circular areas with a diameter of 3 mm connected by a passage (Figure 1b). The units were delimited with double-sided tape (3M Scotch®). Circular areas were made with the aid of a perforator, and the passage was cut with a scalpel, allowing a connection between the areas. One side of the tape face was fixed on the leaflet, and on the other side of the tape, micro-perforated plastic was fixed, allowing gas exchange and preventing condensation of water vapor in the experimental unit (Figure 1b).

Treatments: The following treatments were used: (1) preference of *R. indica*, where one of the circular areas of the experimental unit contained colonization clues of *O. pratensis* with the permanence of the web; (2) preference of *R. indica*, where one of the circular areas of the experimental unit contained colonization clues of *O. pratensis* with the removal of the web; and (3) preference of *O. pratensis*, where one of the circular areas of the experimental unit contained colonization clues of *R. indica*.

Bioassay: For each treatment, 10 leaflets from the median region of a fully open leaf of two coconut seedlings were selected. Each leaflet received only one repetition, and these repetitions were mounted on the same day (to avoid the plant's response to herbivory). For the production of colonization clues (chemical and physical clues), five females of one species were transferred to

one of the circular areas of the experimental unit and left to colonize the leaflets for 3 d. After 3 d, the females were removed, and the passage was opened, allowing the connection of the two circular areas of the unit (area with and without clues) of the experimental unit. After the production of the clues and formation of the passage connecting the areas, a heterospecific female was transferred to the passage of the experimental unit (Figure 1b) and left for 24 h to choose between the colonization side with or without the clues. After 24 h, the side of the experimental unit that the female settled was considered a colonization site (therefore, the female choice). Each female constituted one replicate, totaling 20 repetitions per treatment. To guarantee the impartiality of the experimental unit, a validation test of the experimental unit was conducted with both species (*R. indica* and *O. pratensis*) in areas with no heterospecific clues.

Effect of indirect competition on the instantaneous growth rate (ri) of R. indica:

Experimental unit: The experimental unit was similar to that used in the bioassay " *Direct effects of interspecific competition by for the resource.*" The experimental unit was composed of a 10 cm² area delimitation 3 cm from the proximal part of the rachis (Figure 1c).

Treatments: The following treatments were performed: (1) *R. indica*, where *R. indica* females were transferred separately in the experimental unit; (2) Simultaneous colonization, where the two species (*R. indica* and *O. pratensis*; Ri + Op) were transferred simultaneously to the leaflet; and (3) Colonization of *R. indica* after previous colonization by *O. pratensis* (Ri-A-Op) (Figure 1c).

Bioassay: After the delimitation of the experimental unit, in the *R. indica* treatment, five females of *R. indica* were transferred and maintained for 21 d in the experimental unit. In the Simultaneous treatment (Ri + Op), two experimental units next to each other (separated by a mixture of entomological glue and azadiractin) were demarcated, and five females of *R. indica* were transferred to one area and five females of *O. pratensis* to another area of the experimental unit and confined for 21 d (Figure 1c). For the Colonization treatment, *R. indica* colonization

occurred after that of *O. pratensis* (Ri-A-Op); 10 females of *O. pratensis* were transferred and allowed to colonize the experimental unit for 3 d. After which, all females of *O. pratensis*, eggs, and webs produced were removed (constituting a previous colonization of the leaflet), then five females of *R. indica* were transferred to the experimental unit and confined for 21 d. Each experimental unit was considered a repetition. The assessment was conducted by counting the number of individuals (all active life stages) of *R. indica* at 7, 14, and 21 d after confinement. The instantaneous growth rate (ri) was calculated according to the formula proposed by Hall (1964), $ri = \ln(N_f/N_i) / \Delta t$, where N_f is the final number of mites, N_i is the initial number of mites, and Δt is the time from the confinement of the mites to the evaluation:

Effects of the presence of heterospecifics on colonization behavior on the leaflet:

Experimental unit: Two contiguous leaflets were isolated with entomological glue and azadiractin (2:1) in the rachis region to allow free movement of the mites on the two leaflets. Each leaflet was subdivided into three regions (basal, median, and apical, for evaluation purposes), each region consisted of one-third of the total length of the leaflet (Figure 1d).

Treatments: Three treatments were performed, namely: (1) *R. indica*, where *R. indica* females were transferred separately to the experimental unit; (2) *O. pratensis*, where the females of *O. pratensis* were transferred separately to the experimental unit; (3) interaction, where both mites (*R. indica* and *O. pratensis*) were transferred simultaneously to the experimental unit.

Bioassay: After selecting the leaflets and isolating the experimental units, the mites were transferred with a brush to the basal region of the right leaflet. For the treatments with *R. indica* and *O. pratensis*, five females of each species (*R. indica* or *O. pratensis*) were transferred to the experimental unit and kept isolated. In the Interaction treatment, five females of each species (*R. indica* and *O. pratensis*) were transferred to the experimental unit. Evaluations were conducted

every 5 d for 15 d and consisted of observing the presence or absence of mites of each species in each region (basal, median, and apical regions).

Statistical analysis:

The daily oviposition data of the direct effects of interspecific competition by resource were analyzed using the generalized linear model mixed (glmm) poisson distribution, link: log. The data from the test of the effects of heterospecific mite clues on the colonization of coconut palm leaflets were analyzed using the generalized linear models (glm) binomial distribution, link: logit. The test data for the effect of indirect competition on the instantaneous growth rate in *R. indica* were collected, and the instantaneous growth rate (ri) was calculated. The formula $ri = \ln(Nf/Ni) / \Delta t$ was applied and subsequently were analyzed using the generalized linear models (glm) using the gaussian distribution, link: identity, and the levels were separated with contrast analyzed. The data from the effect of heterospecific tests on the distribution behavior on the leaflet were analyzed using the generalized linear models (glm) using the quasibinomial distribution, link: logit. Was used the distribution data from the last evaluation performed. For all analyses the significance of the variables were obtained as follows: first, we compared models complex with the simplest obtained by combining variable levels; if the simplification did not cause significant changes, we accept the simplest models, maintaining the principle of thrift (Crawley, 2012). All analyses were performed using the R DEVELOPMENT CORE TEAM. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2020.

Results

Direct effects of interspecific competition for the resource:

The oviposition of both species was significantly affected by the presence of the heterospecific mite.

Oligonychus pratensis, when in the presence of *R. indica*, had a 23% reduction in oviposition ($\chi^2_{(2,38)} = 6.9$; $P < 0.008$). *Raoiella indica*, when in the presence of *O. pratensis*, reduced its

oviposition rate by 55% ($\chi^2_{(2,38)} = 61.991$; $P < 0.052$) (Figure 2). At the end of the experiment, the difference in food resource use was evident. *Oligonychus pratensis* presented web and chlorosis production at the feeding site (Figure 5a¹, Complementary material). *Raoiella indica* did not present visually detectable injury to the leaflet (Figure 5a², Complementary material)

Effects of heterospecific mite colonization clues on coconut tree leaflets:

In the area of validation tests for both species, there was no preference for any area of the experimental unit, indicating impartiality for the experimental unit in the behavior of the mites ($\chi^2_{(2,38)} = 55.051$; $P = 0.52$) (Figure 3a). The preference behavior of *O. pratensis* was not affected by the presence of the *R. indica* clues ($\chi^2_{(2,38)} = 1$; $P = 0.52$). *Raoiella indica* showed a preference for the side previously colonized by *O. pratensis*, regardless of the presence of a web produced by *O. pratensis*: without web ($\chi^2_{(2,38)} = 40.032$; $P = 0.0001$) and with web ($\chi^2_{(2,38)} = 9$; $P = 0.055$) (Figure 3b).

Effect of indirect competition on the instantaneous growth rate (ri) in R. indica:

The instantaneous growth rate (*ri*) of *R. indica* was affected by the presence of *O. pratensis*, whether it was simultaneous or previous occupancy ($F_{(2,148)} = 4.0601$; $P < 0.0192$) and in the days of evaluation ($F_{(2,148)} = 776.6950$; $P < 0.0001$) (Table 1). The indirect interaction between *R. indica* and *O. pratensis* was positive for the *ri* of *R. indica*, whereas at 7 d of evaluation, there was growth in the Simultaneous treatment (Ri + Op) (0.1345103 ± 0.0323), which remained zero for the other treatments (C and Ri-A-Op) ($F_{(2,48)} = 42.817$; $P < 0.0001$). At 14 d after confinement, *R. indica* had a lower *ri* in the treatment wherein the leaflet was colonized in isolation (0.4790 ± 0.01065) compared to the simultaneous colonization treatments (0.5671 ± 0.0072) and after previous colonization by *O. pratensis* (0.5753 ± 0.0065 ; $F_{(2,48)} = 83.423$; $P < 0.0001$). The effect of the interaction was also observed at 21 d after confinement. In the control treatment and the which previous colonization by *O. pratensis* (Ri-A-Op) were a higher *ri* value occurred ($0.5410 \pm$

0.01200 and 0.5351 ± 0.01627 respectively) compared to that the simultaneous colonization (Ri + Op) (0.4431 ± 0.0087 ; $F_{(2,48)} = 16.1441$; $P < 0.0001$).

Effects of the presence of the heterospecific mite on the colonization behavior on the leaflet:

When released in isolation in the coconut leaflet, females of *R. indica* showed a tendency of colonized the median region of the leaflet (50.8% and 25.83% of probability of finding the species in the basal, median, and apical regions, respectively $\chi^2_{(2,57)} = 9.617$; df: 57; $P = 0.002$) (Figure 4).

Oligonychus pratensis when colonizing the leaflet alone, it did not exhibit a distribution that differed from random was regularly distributed in the leaflet (22.5%, 22.5% and 52.5% of probability of finding the species in the basal, median, and apical regions, respectively; $F_{(2,57)} = 4.7843$; df: 57; $P = 0.012$). In the interaction treatment the distribution of both species when compared to the control treatment with the interaction maintained the colonization trend ($F_{(2,57)} = 573.7$; df: 57; $P = 1$), changing the intensity that colonized the foliole regions. In which the mites were confined simultaneously in the experimental units, *O. pratensis* was affected by the heterospecific presence change the distribution in the leaflet showing 64.1%, 19.1% and 16.6% of probability of finding the species in the basal, median, and apical regions, respectively ($F_{(2,57)} = 13.074$; df: 57; $P = 0.0004$). *Raoiella indica* exhibited a change in distribution from that of the colonization pattern, with 31.6%, 54.16% and 14.1% of probability of the individuals stay distributed in the basal, median, and apical regions, respectively ($\chi^2_{(2,57)} = 10.415$; df: 57; $P = 0.0001$).

Discussion

In this paper, we report that when *R. indica* and *O. pratensis* share the same space, with the condition of spatial limitation, (1) both mites showed an decrease in oviposition rate. (2) Although both species exerted deleterious effects, neither *R. indica* nor *O. pratensis* exhibited an avoidance behavior toward the heterospecific species, and (3) *R. indica* showed a preference for colonizing the site with clues from *O. pratensis* regardless of the presence of a web. (4) *Raoiella indica* had a

better intrinsic growth rate at 7, 14, and 21 d after confinement when colonizing a leaflet with interaction with *O. pratensis* when compared with the control treatment. When space was not limited (5), the distribution behavior of both species when they interacted with the presence of the heterospecific, the distribution of mites was affected. The mites showed a higher concentration of species in the basal region of the leaflet.

Oviposition rates of both species were negatively and asymmetrically affected (reduction of approximately 55% for *R. indica* and 23% for *O. pratensis*) because of the heterospecific mite presence (Figure 2). A competitive interaction is evidenced when the fitness of the organisms is affected (Begon *et al.*, 2006); thus, the reduction of oviposition in both species (*R. indica* and *O. pratensis*) was expected, and it is a clear sign of competition. The reduction in the oviposition rate for the species may have been caused by direct (a physical impediment to feeding and behavior) and/or indirect (interference with nutritional quality) effects. A physical impediment may be related, in part, to the production of a web by *O. pratensis*. *Oligonychus pratensis* has the characteristic habit of weaving a web that works as a shelter for the colony against predation and adverse climatic conditions (Helle & Sabelis, 1985). Sarmiento *et al.*, (2011) documented an increase in web production by *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) when *Tetranychusevansi* Baker & Pritchard (Acari: Tetranychidae) was feeding nearby, and the increase in web production served as a barrier, making it difficult to enter the heterospecific area. Thus, the web produced by *O. pratensis* could make it difficult for *R. indica* to access the resources available under the web. The same is observed when there is co-occurrence of *Tuta absoluta* (Meyrick) with *Bemisia tabaci* Gennadius, the *T. absoluta* feeds on the leaf reducing the resource and extinguishing *B. tabaci*, that is, they compete for resource and there is a physical impediment for the other species to feed (Bompard *et al.* 2013). Additionally, after approximately 2 d of experimentation, the number of active individuals (those who could eat) of *O. pratensis* was

greater (because of the greater speed of development (Congdon & Logan, 1983)) than that of *R. indica* (González-Reyes & Ramos, 2010; Gómez-Moya *et al.*, 2017; Fidelis *et al.*, 2019). Therefore, in addition to the greater relative area occupied (delimitation by the web), *O. pratensis* also exerted greater pressure (number of individuals) in the colonized area, which could contribute to the prevalence of the species. The difference in the use of the resource (leaflet) may explain the negative effects on the oviposition rate of both species. *Oligonychus pratensis* promoted chlorosis of the leaflet (Figure 5a¹ Complementary material), whereas where *R. indica* was released, there was no apparent injury when feeding (Figure 5a² Complementary material). Because it was possible to detect different plant responses to the herbivory of each species, this may represent indirect interference in the competition of mites. Thus, both the difference in development time and the use of the resource associated with the spatial delimitation behavior of *O. pratensis* may affect *R. indica*, presenting a greater reduction in the oviposition rate in relation to that of *O. pratensis*.

Contrary to our hypothesis, the mites did not avoid each other, which was theoretically expected as a way of reducing competition. Even with the reduction in the oviposition rate of both species in the presence of the heterospecific, no species avoided a location with a heterospecific colonization clue (Figure 3). *Oligonychus pratensis* did not avoid a site colonized by *R. indica*, whereas *R. indica* showed an intriguing behavior in their preference for sites with previous colonization of *O. pratensis*. The preference of *R. indica* was observed in both treatments, with and without the web produced by *O. pratensis*, being observed 65 and 80% (treatment with web and without web, respectively) of the mites in the place that contained *O. pratensis* clues. The lower percentage of individuals in the treatment with the web may be related to the physical impediment exerted by the web. In the field, without experimental intervention, it was observed that when there was the co-occurrence of species on a leaflet, a spatial division of the colonies bounded by the web (Figure 5b³ Complementary material).

To investigate the reasons for the preference of *R. indica* for the site previously colonized by *O. pratensis*, we performed an instantaneous rate of growth (*ri*) test for *R. indica*. It was observed that in treatments in which there was some interaction with *O. pratensis* (Ri + Op or Ri-A-Op), *R. indica* exhibited a gain in fitness with an increase in the rate of *ri* as compared to the treatment of the isolated colony (Table 1). At 21 days of confinement, there was a reduction in the rate of *ri* in the treatments of interactions (Ri + Op and Ri-A-Op) probably related to the carrying capacity of the leaflet. Nevertheless, even under the competitive indirect interaction effect, the previous colonization treatment (Ri-A-Op) showed similar *ri* value to the control treatment. It has been reported that some species of Tetranychidae suppress plant defenses when feeding, and the species subsequently colonizing an area may benefit from the suppression of the host's defenses (Sarmiento *et al.*, 2011; Blaazer *et al.*, 2018). This has already been documented as the case in the relationship between *T. urticae* and *T. evansi*, where *T. evansi* benefits from the suppression of plant defense promoted by the herbivory of *T. urticae* on tomatoes, resulting in significant oviposition gains (Orsucci *et al.*, 2017; Schimmel *et al.*, 2017). Additionally, Barros *et al.*, (2019) conducted a survey of mite species in two areas of coconut trees with and without *R. indica* infestation. In the study, the authors concluded that in the area with *R. indica* infestation, a reduction in diversity and an increase in the abundance of some species were observed. However, in the area with *R. indica* infestation, 95% of the individuals collected were *R. indica*. Therefore, *R. indica* may benefit from the previous colonization of herbivores already present in the coconut trees, as appears to be the case in the present work. Although we did not study the suppression of defenses of the coconut tree, both the preference behavior of *R. indica* for the location with a colonization trail and the best rate of *ri* in the area previously colonized by *O. pratensis* appear to be evidence of the suppression of defenses, although this requires further investigation.

We performed a test to simulate the colonization pattern for 15 d for each species and to determine how each species reacted in the presence of the heterospecific species (Figure 4). In the absence of the heterospecific, *R. indica* showed a significant probability of colonized the median region of the leaflet, *O. pratensis* showed an equitable colonization in the three experimentally delimited regions. When the species were subjected to interaction with the heterospecific, *R. indica* didn't change your distribution on the leaf, and *O. pratensis* showed changes in their distribution pattern. Of the evaluated regions, the basal region increased from 40% to 90% in the concentration of *O. pratensis*. The existence of two mite colonies on the same leaflet may exert greater pressure for the use of food; therefore, the aggregation of mites in the basal region may indicate that this is a region of greater nutritional support because of the proximity of the rachis, which may allow the maintenance of the two mite species in the same area. The concentration of *O. pratensis* in the basal region doubled in the presence of *R. indica*. If *O. pratensis* had no preference regarding the colonization site for *R. indica*, this possibly indicated a physical delimitation of competition for space and a better food resource. The aggregation of species in the same region could be facilitated by the difference in the cellular region in which these mites feed. It has been reported that *R. indica* feeds on the stomata's guard cells (Rodrigues *et al.*, 2007; Roda *et al.*, 2008; Ochoa *et al.*, 2011; Beard *et al.*, 2012), whereas the Tetranychidae feed on epidermal cells (Helle & Sabelis, 1985). Consequently, although both colonized the leaflets, considering the microenvironment that mites feed on, these species could enjoy distinct cellular regions, and this may represent a form of niche partitioning that could reduce competition for food, leaving only competition for space. The premise used to verify that the organisms were under competition is provided by the interference of one species in the other generated by sharing a resource, which leads to a reduction in the fitness of those involved (Begon *et al.*, 2006). Of note is that the same effect that indicated competition promoted the coexistence of the species. Chesson (2000) discussed the stabilizing and regulating

factors for maintaining species diversity. One of the methods to maintain the coexistence of species is by reducing the fitness of individuals such that there is no depletion of the resource or through the presence of natural enemies, climate change, and niche partition (it can be temporal by individuals use the resource at different times and/or spatial when individuals specialize in different regions or by-products).

The study of the effects of the introduction of exotic organisms is difficult to measure; here, we discuss possible short-term evidence promoted by the interaction of *R. indica* with the native mite *O. pratensis* during the colonization of coconut trees in the context of environmental homogeneity (abiotic factors) and the absence of other regulatory factors (predation and dispersion). In this study, we verified the competitive interaction between the studied species, expressed in deleterious effects regarding reducing the oviposition rate in the presence of the heterospecific mite with resource limitation exerting a 55% reduction in oviposition on the exotic species, *R. indica* and *O. pratensis* being less affected with reduction of 23%. However, despite oviposition effects, when species interact without resource limitation, they do not avoid each other, and *R. indica* exhibited a preference for areas of *O. pratensis* use and an increased growth rate (*ri*) when interacting with *O. pratensis*. *Raoiella indica* had a slow development and was affected by the delimitation of space by *O. pratensis* (therefore, *R. indica* could be classified as a weak competitor).

The environment that species share is a complex of tritrophic interactions. Our results indicated that *R. indica* benefits from simultaneous colonization with *O. pratensis* when there was no spatial limitation (a true condition), in addition to feeding on the stoma guard cells, which could contribute to its ability to exist on the leaflet even under competitive pressure from another herbivore, these characteristics can contribute to its permanence and expansion in the field. In the field, high populations of *R. indica* and a reduction in the abundance of other herbivorous species have been observed (Barros et al 2019), therefore it is probable that other organisms are also involved in this

interaction contributing to the expansion of *R. indica*. Some studies have shown that when there is a high population density of *R. indica*, there is a high population of the generalist mite *Amblyseius largoensis* (Muma) (Acari: Phytoseiidae) (McMurtry *et al.*, 2013) associated with this species (Peña *et al.*, 2009; Barros *et al.*, 2020), and the influence of this species on native fauna is unknown. Therefore, it is necessary to continue monitoring *R. indica* and evaluate its effects on other native species incorporating the interaction relationships.

Bibliography

- Barros, M.E.N., Lima, D.B., Mendes, J.A., Gondim Jr., M.C.G., & Melo, J.W.D. (2020). The establishment of an invasive pest mite, *Raoiella indica*, affects mite abundance and diversity on coconut plants. *Systematic and Applied Acarology*, **25**, 881-894. <https://doi.org/10.11158/saa.25.5.9>.
- Beard, J.J., Ochoa, R , Bauchan, G R , Welbourn, W C , Pooley, C , & Dowling, A.P.G (2012). External mouthpart morphology in the Tenuipalpidae (Tetranychoida): *Raoiella* a case study. *Experimental and Applied Acarology*, **57**, 227-255. <https://doi.org/10.1007/s10493-012-9540-2>.
- Begon, M., Townsend, C.R., & Harper, J.L. (2006). Interspecific Competition, In: Ecology: from individuals to ecosystems, 4rd edn. pp. 227-265. Eds Begon, M., Townsend, C.R. & Harper, J.L. Blackwell Publishing.
- Blaazer, C.J.H., Villacis-Perez, E.A., Chafi, R., Van Leeuwen, T., Kant, M.R., & Schimmel, B.C. (2018). Why do herbivorous mites suppress plant defenses? *Frontiers in Plant Science*, **9**, 1-16. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01057>.
- Bush, M.B., & Whittaker, R.J. (1991). Krakatau: colonization patterns and hierarchies. *Journal of Biogeography*, **8**, 341-356. <https://doi.org/10.2307/2845404>.
- Bompard, A., Jaworski, C. C., Bearez, P., & Desneux, N. (2013). Sharing a predator: can an invasive alien pest affect the predation on a local pest? *Population Ecology*, **55**, 433-440.
- CABI (2020). Invasive species compendium. *Raoiella indica*. <https://www.cabi.org/isc/datasheet/46792#todistribution>. Accessed April/27/ 2020.
- Carrillo, D., Amalin, D., Hosein, F., Roda A., Duncan, R., & Peña, J.E. (2011). Host plant range of *Raoiella indica* (Acari: Tenuipalpidae) in areas of invasion of the New World. *Experimental and Applied Acarology*, **57**, 271-289. <https://doi.org/10.1007/s10493-011-9487-8>.

- Chesson, P. (2000). Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **31**, 343-366. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343>.
- Cohen, A.N., & Carlton, J.T. (1998). Accelerating invasion rate in a highly invaded estuary. *Science*, **279**, 555-558. [10.1126/science.279.5350.555](https://doi.org/10.1126/science.279.5350.555).
- Cone, W.W. (1985). Mating and chemical communication. In: Spider mites: their biology, natural enemies and control, vol 1A. pp 243-251. Eds Helle W., Sabelis M.W. Elsevier Amsterdam, The Netherlands.
- Congdon, B.D., & Logan, J.A. (1983). Temperature effects on development and fecundity of *Oligonychus pratensis* (Acari: Tetranychidae). *Environmental Entomology*, **12**, 359-362. <https://doi.org/10.1093/ee/12.2.359>.
- Connell, J.H. (1970). A predator-prey system in the marine intertidal region. I. *Balanus glandula* and several predatory species of *Thais*. *Ecological Monographs*, **40**, 49-78. <https://doi.org/10.2307/1942441>.
- Crawley, M.J. (1986). The population biology of invaders. *Philosophical Transactions of The Royal Society B Biological*, **314**, 711-729. <https://doi.org/10.1098/rstb.1986.0082>.
- Data Logger Graph, version 2.0 2012.8.15 Copy rights © 2011. All rights Reserved.
- Davis, M.A. (2003). Biotic Globalization: Does Competition from Introduced Species Threaten Biodiversity? *Bioscience*, **53**, 481-489. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2003\)053\[0481:BGDCFI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2003)053[0481:BGDCFI]2.0.CO;2).
- Dowling, A.P.G., Ochoa, R., & Beard, J.J. (2008). Preliminary results on phylogeographic patterns of the invasive red palm mite, *Raoiella indica* (Prostigmata: Tenuipalpidae). In: Proceedings of the 6th European congress of acarology, pp. 147-154.
- Dowling, A.P.G., Ochoa, R., Beard, J.J., Welbourn, W.C., & Ueckermann, E.A. (2012). Phylogenetic investigation of the genus *Raoiella* (Prostigmata: Tenuipalpidae): diversity, distribution, and world invasions. *Experimental and Applied Acarology*, **57**, 257-269. <https://doi.org/10.1007/s10493-011-9483-z>.
- Elton, C.S. (1958). The ecology of invasions by animals and plants. Methuen, London, UK. 196 p.
- Ewel, J.J., & Putz, F.E. (2004). A place for alien species in ecosystem restoration. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **2**, 354-360. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2004\)002\[0354:APFASI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2004)002[0354:APFASI]2.0.CO;2).
- FAO. Recommendations: LMOs, biosecurity and alien invasive species. 2017. www.ippc.int/en/core-activities/governance/cpm/cpmrecommendations-1/cpm-recommendations/. Accessed May/21/2020.
- Ferreira, J.M.S., Lima, M.F., Queiroz, D.L., Moura, J.I.L., & Souza, L.A. (1997). Pragas do coqueiro. Embrapa Tabuleiros Costeiros-Capítulo em livro científico (ALICE).

- Fidelis, E.G., Reis, M.A.S., Negrini, M., & Navia, D. (2019). Life table parameters of the red palm mite *Raoiella indica* (Acari: Tenuipalpidae) at various temperatures and for sexual and asexual reproduction. *Experimental and Applied Acarology*, **78**, 535-546. <https://doi.org/10.1007/s10493-019-00407-y>.
- Flechtmann, C.H.W., & Etienne, J. (2004). The red palm mite, *Raoiella indica* Hirst, a threat to palms in the Americas (Acari: Prostigmata: Tenuipalpidae). *Systematic and Applied Acarology*, **9**, 109-110. <https://doi.org/10.11158/saa.9.1.16>.
- Gandhi, K.J.K., & Herms, D.A. (2010). Direct and indirect effects of alien insect herbivores on ecological processes and interactions in forests of eastern North America. *Biological Invasions*, **12**, 389-405. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9627-9>.
- Gaston, K.J., Jones, A.G., Hanel, C., & Chown, S.L. (2003). Rates of species introduction to a remote oceanic island. *Proceedings of the Royal Society of London*, **270**, 1091-1098. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2332>.
- Gómez-Moya, C.A., Lima, T.P.S., de Moraes, E.G.F., Gondim Jr., M.G.C., & de Moraes, G.J. (2017). Hosts of *Raoiella indica* Hirst (Acari: Tenuipalpidae) native to the Brazilian Amazon. *The Journal of Agricultural Science*, **9**, 86-94. <https://doi.org/10.5539/jas.v9n4p86>.
- González-Reyes, A.I., & Ramos, M. (2010). Desarrollo y reproducción de *Raoiella indica* Hirst (Acari: Tenuipalpidae) en laboratorio. *Revista de Protección Vegetal*, **25**, 7-10.
- Green, P.T., Lake, P.S., & O'Dowd, D.J. (2004). Resistance of island rainforest to invasion by alien plants: influence of microhabitat and herbivory on seedling performance. *Biological Invasions*, **6**, 1-9. <https://doi.org/10.1023/B:BINV.0000010144.12808.cb>.
- Hall, D.J. (1964). An experimental approach to the dynamics of a natural population of *Daphnia galeata mendotae*. *Ecology*, **45**, 94-112. <https://doi.org/10.2307/1937111>.
- Hanks, L.M., & Denno, R.F. (1993). Natural enemies and plant water relations influence the distribution of an armored scale insect. *Ecology*, **74**, 1081-1091. <https://doi.org/10.2307/1940478>.
- Helle, W., & Sabelis, M.W. (1985). Spider mites: their biology, natural enemies and control. Amsterdam: Elsevier. 405 p.
- Hirst, S. (1924). LV.-On some new species of red spider. *Annals and Magazine of Natural History*, **14**, 522-527. <https://doi.org/10.1080/00222932408633151>.
- Hoddle, M.S. (2004). Restoring balance: using exotic species to control invasive exotic species. *Conservation Biology*, **18**, 38-49. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00249.x>.

- Holmes, E.E., & Wilson, H.B. (1998). Running from trouble: long distance dispersal and the competitive coexistence of inferior species. *The American Naturalist*, **6**, 578-586. <https://doi.org/10.1086/286143>.
- Jeppson, L.R., Keifer, H.H., & Baker, E.W. (1975). Mites injurious to economic plants. California: University Press.
- Johnson, K.M., Germain, R.R., Tarwater, C.E., Reid, J.M., Arcese, P. (2018). Demographic consequences of invasion by a native, controphic competitor to an insular bird population. *Oecologia*, **187**, 155-165. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4101-y>.
- Kane, E.C., Ochoa, R., Mathurin, G., Erbe, E.F., Beard, J.J. (2012). *Raoiella indica* (Acari: Tenuipalpidae): an exploding mite pest in the neotropics. *Experimental and Applied Acarology*, **57**, 215-225. <https://doi.org/10.1007/s10493-012-9541-1>.
- Lawton, J.H., & Brown, K.C. (1986). The population and community ecology of invading insects. *Philos Trans Proceedings of the Royal Society of London B*, **314**, 607-617. <https://doi.org/10.1098/rstb.1986.0076>.
- Liebholt, A.M., MacDonald, W.L., Bergdahl, D., & Mastro, V.C. (1995). Invasion by Exotic Forest Pests: A Threat to Forest Ecosystems. *Forest Science*, **30**, 1-49. <https://doi.org/10.1093/forestscience/41.s1.a0001>.
- Lima, M.R., Rodriguez, H., Gonzalez, A.I., & Gonzalez, M. (2011). Management strategy of *Raoiella indica* Hirst (Acari: Tenuipalpidae) in Cuba. *Zoosymposia*, **6**, 152-159. <https://doi.org/10.11646/zoosymposia.6.1.25>.
- Lockwood, J.L., Hoopes, M.F., & Marchetti, M.P. (2007)a. Transport Vectors and Pathways In: Invasion ecology. pp 18-37. Eds Lockwood J.L., Hoopes M.F., Marchetti M.P. John Wiley & Sons.
- Lockwood, J.L., Hoopes, M.F., & Marchetti, M.P. (2007)b. Establishment Success: The Influence of Biotic Interactions In: Invasion ecology. pp. 1107-131. Eds Lockwood J.L., Hoopes M.F., Marchetti M.P. John Wiley & Sons.
- Mack, R.N. (2004). Global plant dispersal, naturalization, and invasion: pathways, modes and circumstances. In: Invasive species: vectors and management strategies. pp. 3-30. Eds Ruiz, G.M., & Carlton, J.T. Washington, DC: Island Press.
- Mack, R.N., & Lonsdale, W.M. (2001). Humans as global plant dispersers: getting more than we bargained for. *BioScience*, **51**, 95-102. <https://doi.org/10.1641/0006-> Moraes, G.J., & Sourassou, N.F. (2013). Revision of the lifestyles of phytoseiid mites (Acari: Phytoseiidae) and implications for biological control strategies. *Systematic and Applied Acarology*, **18**, 297-320. <https://doi.org/10.11158/saa.18.4.1>.
- Montpellier-<https://www1.montpellier.inra.fr/CBGP/spmweb/notespecies.php?id=613#hosts>. Accessed April/12/2020.

- Mooney, H.A., & Cleland, E.E. (2001). The evolutionary impact of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **98**, 5446-5451. <https://doi.org/10.1073/pnas.091093398>.
- Nappo, North American Plant Protection Organization (2009). Phytosanitary alert system: detection of the red palm mite (*Raoiella indica*) in Cancun and Isla Mujeres. Quintana Roo, Mexico <www.pestalert.org/oprDetail.cfm?oprID=406>. Accessed July/15/2018.
- Navia, D., Morais, E.G.F., Mendonça, R.S., & Gondim Jr., M.G.C. (2015) Ácaro vermelho-das-palmeiras, *Raoiella indica* Hirst. In: Pragas introduzidas no Brasil: Insetos e ácaros. pp. 418-452. Eds Vilela, E.F., Zucchi, R.A. Piracicaba: ESALQ/USP.
- Noonburg, E.G., & Byers, J.E. (2005). More harm than good: when invader vulnerability to predators enhances impact on native species. *Ecology*, **86**, 2555-2560. <https://doi.org/10.1890/05-0143>.
- Ochoa, R., Beard, J.J., Bauchan, G.R., Kane, E.C., Dowling, A.P.G., & Erbe, E.F. (2011). Herbivore exploits chink in armor of Host. *American Entomologist*, **57**, 26-29. <https://doi.org/10.1093/ae/57.1.26>.
- Orsucci, M., Navajas, M., & Fellous, S. (2017). Genotype-specific interactions between parasitic arthropods. *Heredity*, **118**, 260-265. <https://doi.org/10.1038/hdy.2016.90>.
- Otero-Colina, G., González-Gómez, R., Martínez-Bolaños, L., Otero-Prevost, L.G., López-Buenfil, J.A., & Escobedo-Graciamedrano, R.M. (2016). Infestation of *Raoiella indica* Hirst (Trombidiformes: Tenuipalpidae) on host plants of high socio-economic importance for tropical America. *Neotropical entomology*, **45**, 300-309. <https://doi.org/10.1007/s13744-016-0368-z>.
- Paini, D.R., Funderburk, J.E., & Reitz, S.R. (2008). Competitive exclusion of a worldwide invasive pest by a native. Quantifying competition between two phytophagous insects on two host plant species. *Journal of Animal Ecology*, **77**, 184-190. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01324.x>.
- Peña, J.E., Bruin, J., & Sabelis, M.W. (2012). Biology and control of the red palm mite, *Raoiella indica*: an introduction. *Experimental and Applied Acarology*, **57**, 211-213. <https://doi.org/10.1007/s10493-012-9569-2>.
- Peña, J.E., Rodrigues, J.C.V., Roda, A., Carrillo, D., & Osborne, L.S. (2009). Predator-prey dynamics and strategies for control of the red palm mite (*Raoiella indica*) (Acari: Tenuipalpidae) in areas of invasion in the Neotropics. *IOBC/wprs Bulletin*, **50**, 69-79.
- Radville, L., Gonda-King, L., Gómez, S., Kaplan, I., & Preisser, E.L. (2014). Are exotic herbivores better competitors? A meta-analysis. *Ecology*, **95**, 30-36. <https://doi.org/10.1890/13-0728.1>.

- Ramírez, M.B., Sarubbi, H.J., Arias, O., Azevedo, L.H., & Flechtmann, C.H.W. (2020). First report of *Raoiella indica* Hirst (Acari: Tenuipalpidae) in Paraguay. *Journal of Plant Diseases and Protection*, **127**, 715-717. <https://doi.org/10.1007/s41348-020-00312-2>.
- Roda, A L., Dowling, A , Welbourn, C , Pena J E , Rodrigues, J C V , Hoy, M A , Ochoa, R., Duncan, R.A., & De Chi, W. (2008). Red palm mite situation in the Caribbean. Proceedings of the 44th annual meeting XLIV, 1 pp. 80-87.
- Rodrigues, J.C.V., Ochoa, R., & Kane, E. (2007). First report of *Raoiella indica* Hirst (Acari: Tenuipalpidae) and its damage to coconut palms in Puerto Rico and Culebra Island. *International Journal of Acarology*, **33**, 3-5. <https://doi.org/10.1080/01647950708684493>.
- Sakai, A.K., Allendorf, F.W., Holt, J.S., & et al. (2001). The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **32**, 305-332. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.32.081501.114037>.
- Sarmiento, R.A., Lemos, F., Dias, C.R., Kikuchi, W.T., Rodrigues, J.C., Pallini, A., & et al. (2011). A herbivorous mite down-regulates plant defence and produces web to exclude competitors. *PLoS ONE*, **6**, 1-7. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0023757>.
- SAS, Institute (2008) SAS/STAT user's guide, v.8.02, TS level 2 MO. SAS Institute, Cary.
- Schimmel, B.C., Ataide, L., Chafi, R., & et al. (2017). Overcompensation of herbivore reproduction through hypersuppression of plant defenses in response to competition. *New Phytologist*, **214**, 1688-1701. <https://doi.org/10.1111/nph.14543>.
- Schlaepfer, M.A., Sax, D.F., & Olden, J.D. (2011). The potential conservation value of non-native species. *Conservation Biology*, **25**, 428-437. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01646.x>.
- Simberloff, D., Relva, M.A., & Nuñez, M. (2002). Gringos en el bosque: introduced tree invasion in a native *Nothofagus/Austrocedrus* forest. *Biological Invasions*, **4**, 35-53. <https://doi.org/10.1023/A:1020576408884>.
- Souza, I.V., Lyra-Lemos, R.P., & Guzzo, E.C. (2020). Potential of native palm species in Northeast Brazil as hosts for the invasive mite *Raoiella indica* (Acari: Tenuipalpidae). *Experimental and Applied Acarology*, **80**, 509-520. <https://doi.org/10.1007/s10493-020-00484-4>.
- Vásquez, C., Quirós de, G.M., Aponte, O., & Sandoval, D.M.F. (2008). First report of *Raoiella indica* Hirst (Acari: Tenuipalpidae) in South America. *Neotropical entomology*, **37**, 739- 740. <http://dx.doi.org/10.1590/S1519-566X2008000600019>.
- Ward-Fear, G., Brown, G.P., Greenlees, M.J., & Shine, R. (2009). Maladaptive traits in invasive species: in Australia, cane toads are more vulnerable to predatory ants than are native frogs. *Functional Ecology*, **23**, 559-568. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01556.x>.

Welbourn, C. (2009). Pest alert: red palm mite, *Raoiella indica* Hirst (Acari: Tenuipalpidae).
https://www.freshfromflorida.com/content/download/66454/1601562/Pest_Alert_-_Raoiella_indica,_Red_palm_mite.pdf Accessed July/15/2020.

Table and Figures:Table 1 - Instantaneous growth rate in *Raoiella indica*

Treatment	Rep	N _i	Instantaneous growth rate (<i>ri</i>)		
			<i>Ri7</i>	<i>ri14</i>	<i>ri21</i>
<i>R indica</i> ¹	17	5	0 ^b	0.4790±0.0106 ^b	0.5451±0.01200 ^a
Ri+Op ²	15	5	0.1345±0.0323 ^a	0.5671±0.0072 ^a	0.4431±0.0087 ^b
Ri-A-Op ³	19	5	0 ^b	0.5753±0.00657 ^a	0.5351±0.01627 ^a

Rep: number of repetitions; N_i: initial number of individuals; *ri7*: instantaneous growth rate at 7 d after confinement *ri14*: instantaneous growth rate at 14 d after confinement; *ri21*: instantaneous growth rate at 21 d after confinement. ¹Treatment with *R. indica* alone. ²Treatment with simultaneous colonization of *R. indica* and *O. pratensis*. ³Treatment with the colonization of *R. indica* after previous colonization by *O. pratensis*. Averages followed by the same letter did not differ statistically. ($ri = \ln (Nf/Ni) / \Delta t$).

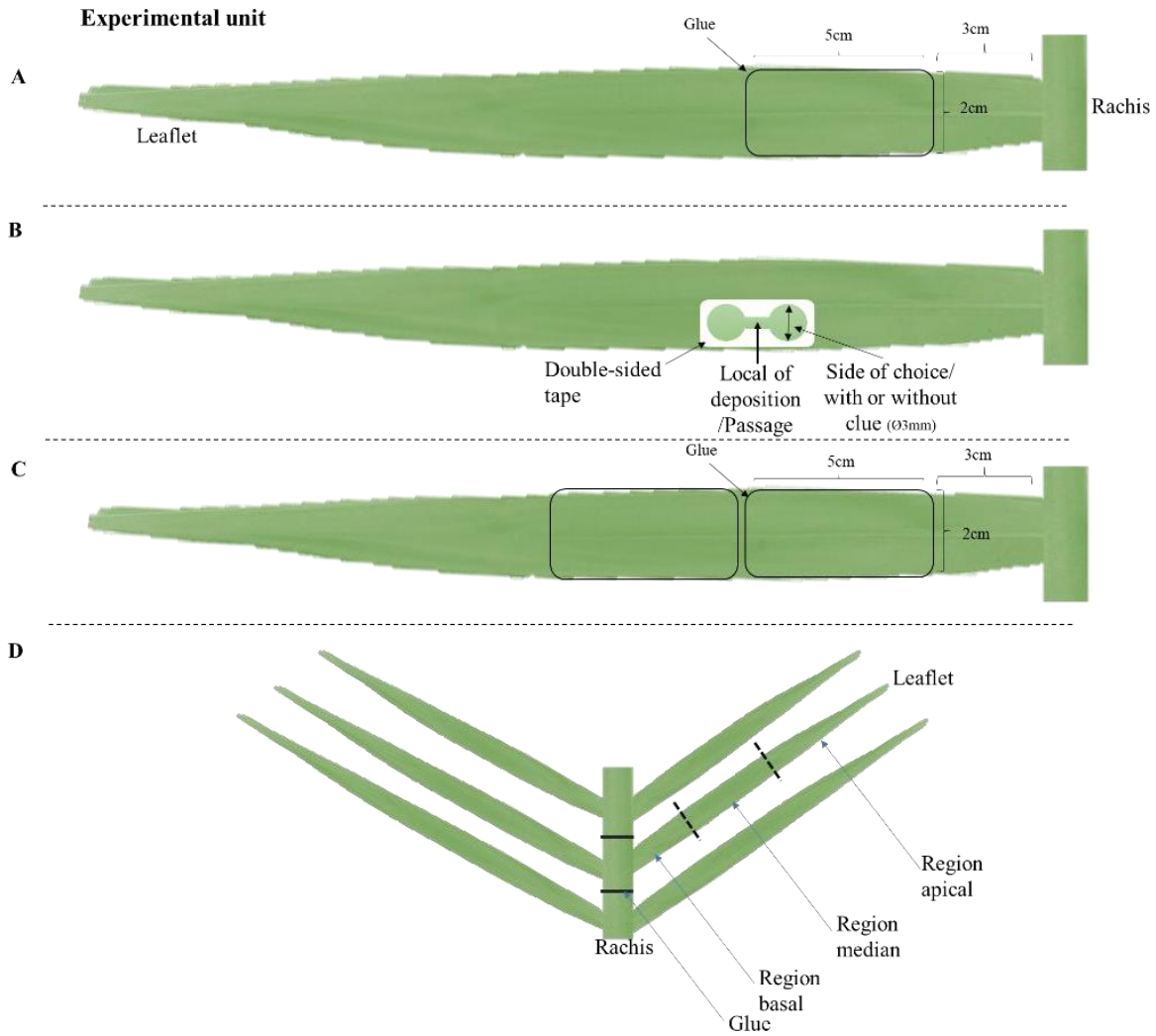


Figure 1. Schematic drawing of the experimental unit developed for the experiments. a: Experimental unit test "Direct effects of interspecific competition for the resource." b: Experimental unit test "Effects of heterospecific mite colonization clues on coconut tree leaflets," c: Experimental unit test "Effect of indirect competition on the instantaneous growth rate (r_i) of *R.indica*," d: Experimental unit test "Effects of the presence of the heterospecific mites on colonization behavior on the leaflet."

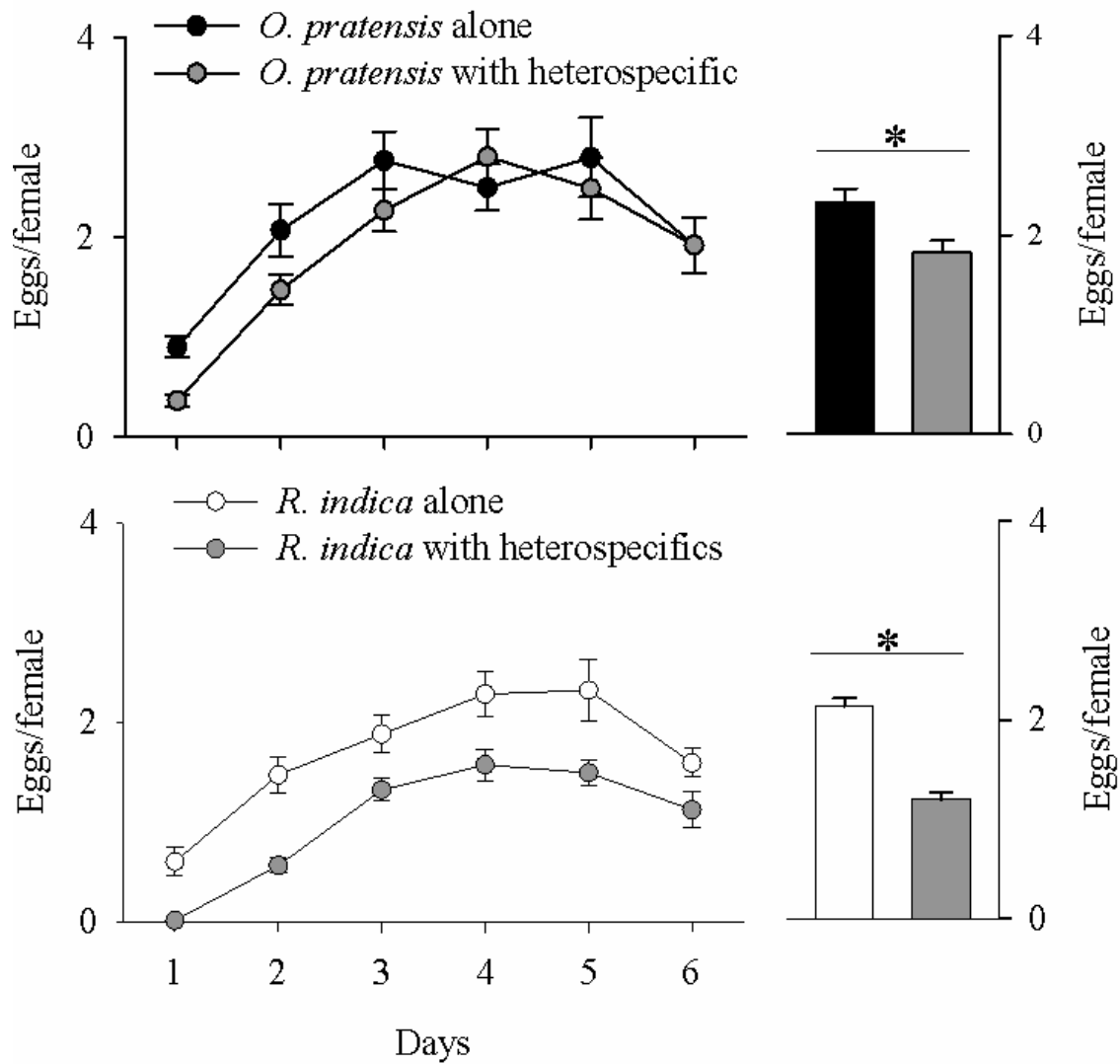


Figure 2. Effects of the presence of the heterospecific mite on oviposition. The lines refer to daily oviposition, the bars are the average of eggs/female/day. a: Results of *O. pratensis* oviposition. Black bar refers to the control treatment, gray bar to the interaction treatment (the two species together); b: Result of *R. indica* oviposition. White bar is the control treatment. Gray bar is the interaction treatment.

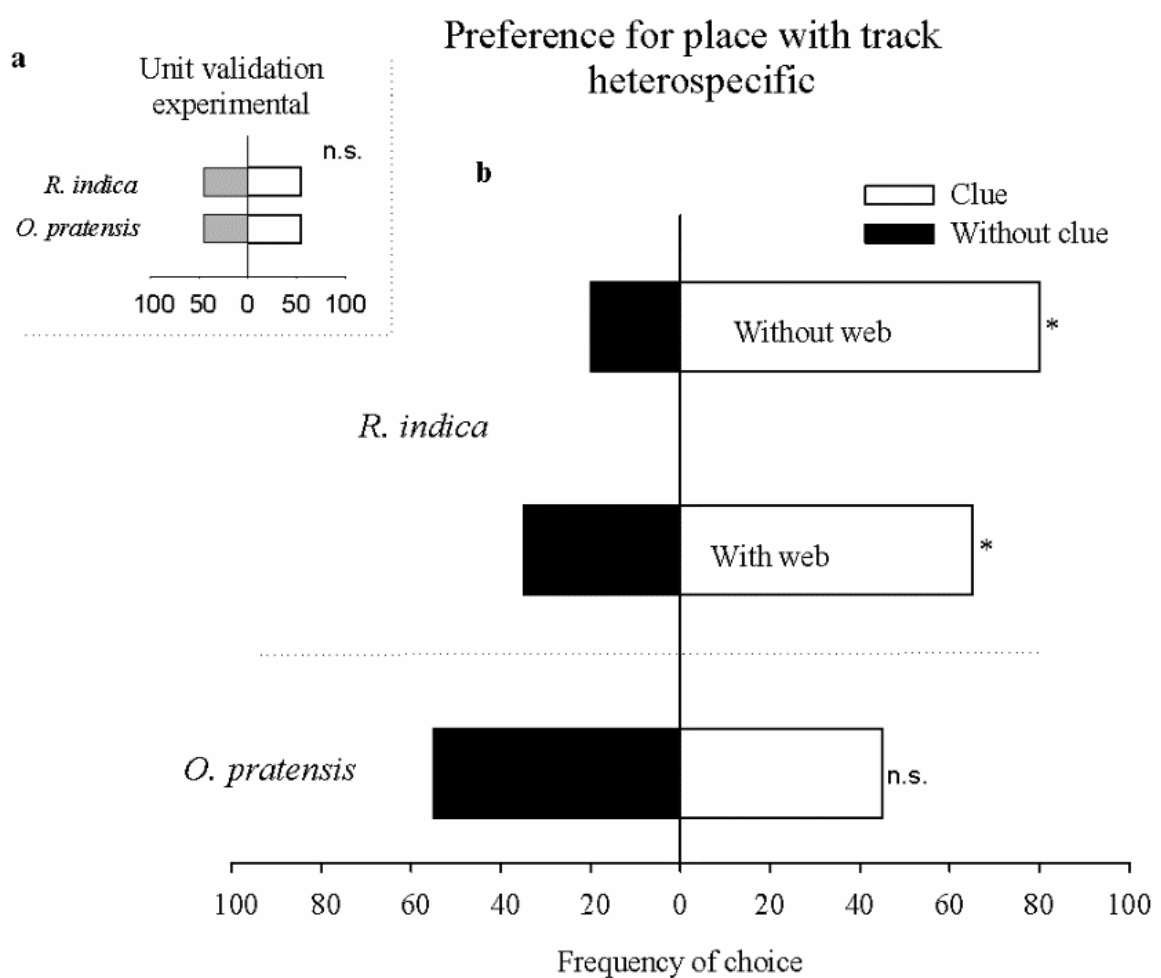


Figure 3. Preference for an area with heterospecific clues. a: Validation of the experimental unit, with no clues on either side to show the influence of the experimental area in the experiment. b: Preference of each species for the heterospecific clues, black bar without clues, white bar with heterospecific clues.

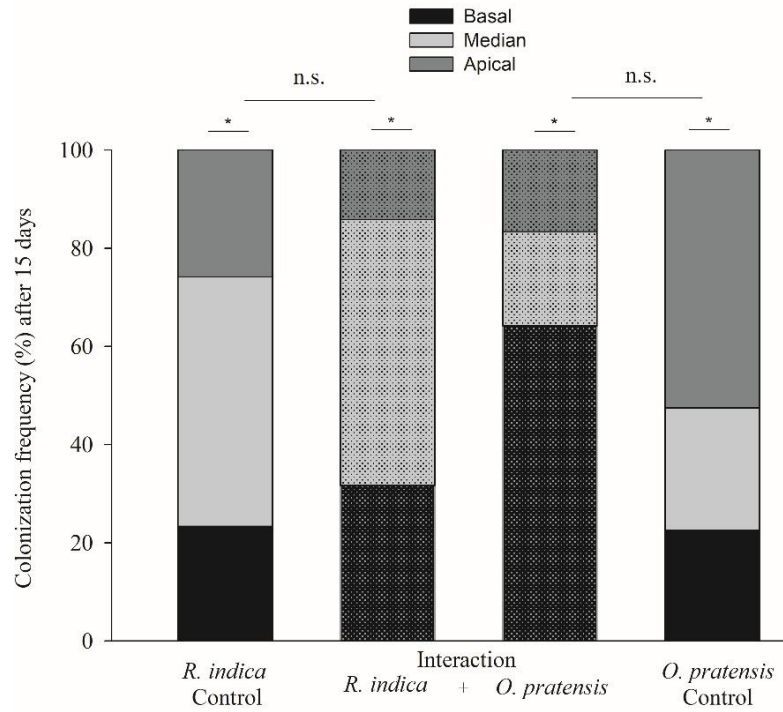


Figure 4. Distribution of mites during the colonization of the leaflet. The bars indicate the regions of foliole colonization, basal (black bar), median (light gray bar) and apical (dark gray bar). The means followed by * were significantly different.

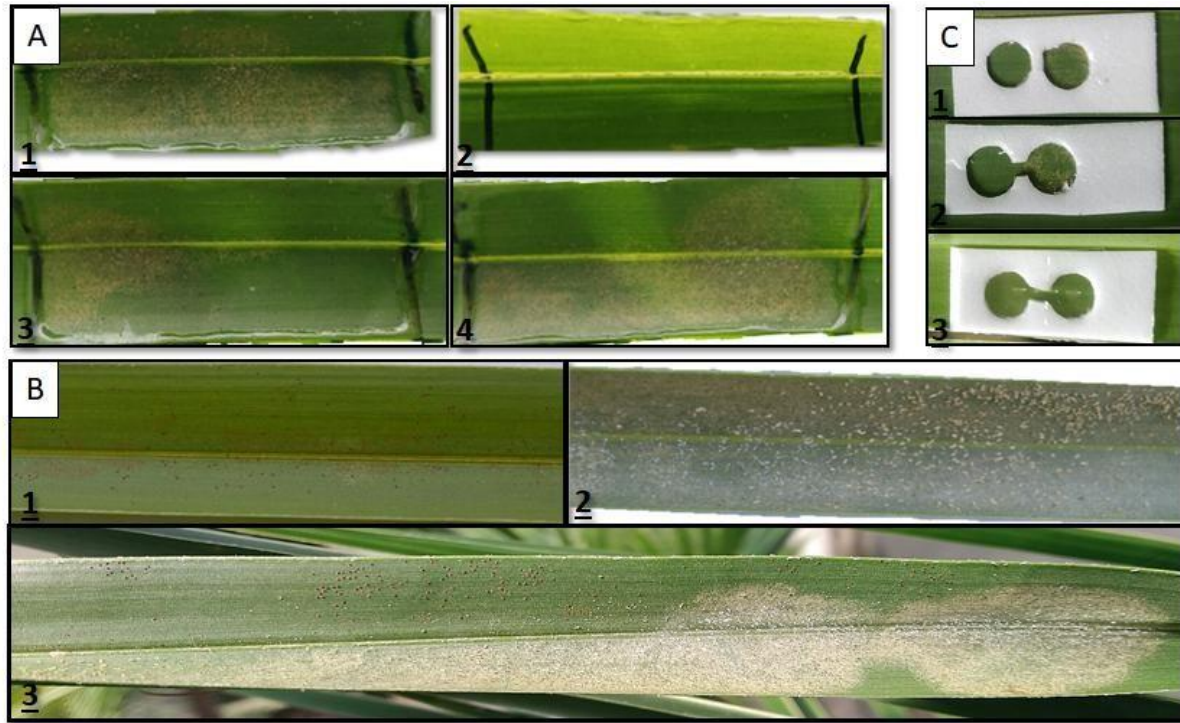


Figure 5. Complementary: Illustrative images – Complementary material. A: Image at the end of the six days of trial. A¹ Control treatment of *O. pratensis*. A² Treatment Control of *R. indica*. A^{3,4} Treatment with the interaction of the species *R. indica* and *O. pratensis*. B: Illustration of the distribution of mites studied without human intervention, B¹ Colony of *R. indica* colonizing leaflet alone. B² Colony of *O. pratensis* colonizing leaflet alone. B³ Foliolate with simultaneous colonization of *R. indica* and *O. pratensis*. C mites: Illustration of the experimental unit of the preference test. C¹ Formation of the colonization trail. C² Removal of mites and opening of the arena. C³ Deposition of micro-perforated plastic.

CAPÍTULO 3

ASSOCIAÇÃO ENTRE A ESPÉCIE EXÓTICA *Raoiella indica* E O PREDADOR *Amblyseius largoensis* PODE CAUSAR DESLOCAMENTO DA ESPÉCIE NATIVA *Oligonychus pratensis*²

ÉRICA C. CALVET¹, DEBORA B.L. MELO², JOSÉ W.S. MELO³ E MANOEL G.C.G. JR¹.

¹Department of Agronomy – Entomology, Rural Federal University of Pernambuco, Av. Dom Manoel de Medeiros s/n, Dois Irmãos, 52171-900 Recife, PE, Brazil;* email: ericacalvet@yahoo.com.br.

²Department of Zoology - Center for Biological Sciences, Federal University of Pernambuco, Av. Moraes Rego, 1235 Iputinga 50670901 - Recife, PE - Brazil.

³Department of Phytotechnics, Federal University of Ceará, Fortaleza, CE, Brazil

²Calvet, E.C., Melo, D.B., Melo, J.W.S, Gondim, M.G.C. Jr.: A associação entre espécie exótica *Raoiella indica* e o predador *Amblyseius largoensis* pode causar deslocamento da espécie nativa *Oligonychus pratensis*. A ser submetido na Ecology Letter.

RESUMO - Estudos demonstram que após a introdução do herbívoro *Raoiella indica* (exótico) nas Américas ocorreu um aumento populacional do predador *Amblyseius largoensis*. No presente estudo foi investigada como o predador *A. largoensis* pode modular a interação competitiva entre a presa exótica (*R. indica*) e nativa *Oligonychus pratensis* que compartilham o mesmo hospedeiro (*Cocos nucifera*). Duas populações de *A. largoensis* foram estabelecidas, uma criada com a presa exótica e outra com a presa nativa. Para cada população de *A. largoensis* foram avaliados: tempo de desenvolvimento dos imaturos, a oviposição, e a eficiência de conversão alimentar (ECA) das fêmeas. Além disso, foram conduzidos testes de preferência, e avaliado o tempo para o primeiro ataque e escolha do local de oviposição. A espécie de presa ofertada não afetou o tempo de desenvolvimento dos imaturos nem a oviposição das fêmeas. *Amblyseius largoensis* apresentou ECA superior (11,4) quando alimentado com presa exótica comparando com a nativa (3,9). A população de *A. largoensis* criado com presa exótica apresentou preferência por ovos da presa nativa e menor tempo para o primeiro ataque. A população de *A. largoensis* criada com presa nativa apresentou preferência por ovos da mesma presa e maior tempo para primeiro ataque. Portanto, a presença de *R. indica* como fonte de alimento para *A. largoensis* pode afetar espécies nativas não só pelo aumento populacional do predador, mas também, pela preferência em se alimentar da presa nativa, sendo um efetivo risco de deslocamento de *O. pratensis*.

Palavras-chave: Invasora, Phytoseiidae, espécie alien, predação, competição aparente.

ASSOCIATION BETWEEN THE EXOTIC SPECIES *Raoiella indica* AND THE PREDATOR
Amblyseius largoensis MAY CAUSE DISPLACEMENT OF THE NATIVE SPECIES

Oligonychus pratensis

ABSTRACT – After the introduction of the herbivore *Raoiella indica* (exotic) in the Americas, there was an increase in the population of the predator *Amblyseius largoensis*. In this study, was investigated how the predator *A. largoensis* can modulate the competitive interaction between the exotic prey (*R. indica*) and the native herbivore *Oligonychus pratensis* that share the same host (*Cocos nucifera*) was investigated. Two populations of *A. largoensis* were established, one reared with the exotic prey and the other with the native prey. For each *A. largoensis* populations was evaluated: development time of immature, the oviposition and feed conversion efficiency (FCE) of females. In addition, preference tests were conducted, and the time to first attack and choice of oviposition site were evaluated. The species of prey offered did not affect the development time of the immature or the rate of oviposition of the females. *Amblyseius largoensis* presented a superior FCE (11.4) with exotic when compared native prey (3.9). The population of *A. largoensis* reared with exotic prey showed a preference for eggs from native prey and a shorter time to first attack. The population of *A. largoensis* reared with native prey showed a preference for eggs from the native prey and longer time to first attack. Therefore, the presence of *R. indica* as a food source for *A. largoensis* can affect native species not only because of the predator's population increase, but also because of the preference to feed on native prey, which is an effective risk of *O. pratensis* displacement.

KEY WORDS: Invasive, Phytoseiidae, alien species, predation, apparent competition

Introdução

A maior parte das introduções de espécies exóticas no ambiente é reconhecidamente deletéria, acarretando não só prejuízos para a economia, mas também alterações ecológicas nos ecossistemas (Mack *et al.* 2000, Asner & Vitousek 2005, Desneux *et al.* 2010, Ehrenfeld 2011, Ragsdale *et al.* 2011, Simberloff 2011). O organismo exótico ao chegar a um novo ambiente precisará superar as barreiras antrópicas (fiscalização fitossanitária) e ecológicas, adaptando-se as diferentes condições bióticas e abióticas para conseguir se estabelecer (Lonsdale 1999). Uma importante barreira ecológica do ambiente é a “resistência biótica”, que compreende a interação entre o organismo exótico e os nativos (Simberloff 1981, Pimm 1989), envolvendo desde a competição por exploração (Herbold & Moyle 1986, Baltz & Moyle 1993), a resistência que o recurso alimentar pode apresentar (defesas diretas intrínsecas aos organismos) (Strauss *et al.* 2006, Godinho *et al.* 2016) e principalmente a ação de inimigos naturais (Robinson & Wellborn 1988, Baltz & Moyle 1993, Reusch 1998, Byers 2002, De Rivera *et al.* 2005).

Os organismos exóticos também interagem com espécies nativas, através da competição aparente que é uma forma de interação indireta, na qual os organismos compartilham um mesmo inimigo natural (Holt 1977, Holt & Lawton 1994). Assim, a presença de um organismo exótico pode servir de fonte adicional de alimento para o predador, proporcionando o crescimento populacional deste inimigo natural, impactando negativamente as populações das demais presas nativas compartilhadas (Settle & Wilson 1990, Rand & Louda 2004, Noonburg & Byers 2005, White *et al.* 2006). Após a entrada do organismo exótico três desfechos são possíveis, sendo eles: (i) o organismo exótico não consegue se estabelecer; (ii) ele pode alcançar equilíbrio populacional com as espécies nativas; ou (iii) causar redução das populações nativas.

Um caso recente de introdução de uma espécie nas Américas é *Raoiella indica* Hirst (Acari: Tenuipalpidae), um ácaro oriundo do hemisfério oriental (Dowling *et al.* 2012), relatado pela

primeira vez no ocidente em 2004 no arquipélago de Martinica (Flechtmann & Etienne 2004). *Raoiella indica* coloniza diversas monocotiledôneas, principalmente palmeiras, dentre elas o coqueiro (*Cocos nucifera* L.) que é seu principal hospedeiro (Carrillo *et al.* 2011, Navia *et al.* 2015, Otero-Colina *et al.* 2016, Gómez-Moya *et al.* 2017, Souza *et al.* 2020). *Raoiella indica* tem se destacado pela alta capacidade de dispersão, estando até o momento presente em 23 países da América do Norte, Central e Sul (CABI 2020). No Brasil, o primeiro relato desse ácaro foi em 2009 (Navia *et al.* 2011), e apesar dos esforços de sua contenção através de barreiras sanitárias (MAPA 2007, Instituto Biológico 2010, Navia *et al.* 2015), *R. indica* está presente em pelo menos 16 Estados brasileiros (Melo *et al.* 2018; CABI 2020). Após mais de dez anos de sua introdução na América, pouco se sabe sobre os efeitos desse ácaro sobre a fauna nativa.

Diversos pesquisadores têm considerado *Amblyseius largoensis* (Muma) (Acari: Phytoseiidae) o principal predador de *R. indica*, e um promissor agente de controle biológico na América com base na sua associação, coocorrência e predação sobre esta presa em coqueiro (Carrillo *et al.* 2010, Gondim Jr. *et al.* 2012, Moraes *et al.* 2012, Peña *et al.* 2012, Domingos *et al.* 2013, Mendes *et al.* 2018, Lira *et al.* 2021). Além disso, alguns pesquisadores relataram a ocorrência de um aumento populacional deste fitoseiídeo em coqueiro após a introdução de *R. indica* na América, evidenciando a interação entre as espécies (Peña *et al.* 2009, Gondim Jr. *et al.* 2012, Barros *et al.* 2020). Entretanto, a associação entre *A. largoensis* e *R. indica* também é acompanhada de redução da presença de outros ácaros. Levantamentos da acarofauna em palmeiras mostram que *R. indica* correspondeu a pelo menos 90% dos herbívoros encontrados e verificou-se também que o predador mais abundante associado era *A. largoensis* (Gondim Jr. *et al.* 2012, Barros *et al.* 2020). Contudo, um levantamento onde *R. indica* não era a espécie dominante (apenas 1,7% dos herbívoros correspondendo a *R. indica*) sobre o mesmo hospedeiro não foi observado a presença de *A. largoensis* (Cruz *et al.* 2015). O presente estudo investigou se

a interação entre *A. largoensis* e *R. indica* pode interferir em um ácaro nativo. A acarofauna do coqueiro é muito bem documentada e possui uma alta diversidade de ácaros herbívoros (Lawson-Balagbo *et al.* 2008). Para estudar o efeito de *R. indica* em ácaro de coqueiro selecionamos *Oligonychus pratensis* (Banks), um ácaro herbívoro nativo da América, que tem pelo menos cinco hospedeiros em comum com *R. indica* (Montpellier 2020), e é comumente encontrado também em coqueiro (Jeppson *et al.* 1975, Ferreira *et al.* 2019).

Para investigar como e se o aumento populacional de *A. largoensis* após a introdução de *R. indica* pode interferir na população de *O. pratensis* foram formuladas as seguintes hipóteses, (1) As presas diferem qualitativamente quando avaliadas sobre o ponto de vista de fitness do predador; (2) A presa de melhor qualidade é a presa preferida em detrimento de ser nativa ou exótica. Portanto, foram realizados testes ofertando-se a presa nativa (*O. pratensis*) ou exótica (*R. indica*) para avaliar o tempo de desenvolvimento de *A. largoensis*, o consumo de presas, eficiência de conversão alimentar. Além disso, foram realizados testes comportamentais ofertando as duas presas simultaneamente para avaliar a: voracidade (tempo para o primeiro ataque) de ataque, preferência por presa e pelo local de oviposição.

Materiais e Métodos

Obtenção e criação dos ácaros: Todos os ácaros foram obtidos no campus da Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE) (8°01'S, 34°56'O). *Raoiella indica* e *A. largoensis* foram coletados de folíolos de coqueiro, enquanto que *O. pratensis*, em função da dificuldade de encontrar a espécie em coqueiro, enquanto foi coletado de *Pritchardia pacifica* Seemann & H. Wendl (Arecaceae). Os dois ácaros herbívoros (*R. indica* e *O. pratensis*) foram criados em mudas de coqueiro em casa de vegetação por quatro meses até serem usados na alimentação de *A. largoensis*. A criação do predador foi estabelecida em arenas constituídas por bandejas plásticas,

espuma de polietileno (1 cm de espessura) e policloreto de vinila (PVC preto), todos com aproximadamente 15 cm de diâmetro, sobrepostos na sequência em que foram mencionados. A borda do PVC foi contornada com algodão hidrofílico umedecido com água destilada. Sobre o algodão foi colocada uma fina camada de cola entomológica (ISCA PEGA®, ISCA Ferramentas e Soluções para Manejo de Pragas, Rio Grande do Sul, Brasil) para evitar a fuga dos ácaros. Duas criações de *A. largoensis* foram estabelecidas, uma alimentada com ovos de *R. indica* e outra com ovos de *O. pratensis*. *Amblyseius largoensis* é classificado na literatura como um predador generalista que se alimenta de diversos recursos (estilo de vida tipo III-b) (McMurtry *et al.* 2013). É natural que *A. largoensis* mantenha o hábito de dieta mista, se alimentando também de outras fontes de alimento. Portanto, buscou-se ofertar condições semelhantes às aquelas encontradas em campo, para um predador generalista, ofertando pólen de mamona (*Ricinus communis* L.) e solução açucarada (10%) nas duas criações. As criações foram mantidas em diferentes incubadoras para evitar contaminações, mantidas sobre 25,5°C, 70% RH e fotoperíodo de 12 h. No interior de cada estufa foi colocado um registrador de dados (Data Logger Graph©). As criações de *A. largoensis* foram mantidas por pelo menos três meses até o início da experimentação.

Unidade experimental: A unidade experimental foi semelhante a utilizada na criação, contudo com apenas 9 cm de diâmetro. A oferta de ovos da presa foi feita a partir da transferência de fragmentos de folíolo infestados com as respectivas presas, que também continham informações químio/físico sensorial de suas colônias.

Tratamentos: Dois tratamentos foram realizados: (1) *A. largoensis* alimentado com ovos de *R. indica*; (2) *A. largoensis* alimentado com ovos de *O. pratensis*.

1. Desenvolvimento de ovo a adulto de *A. largoensis*: Fêmeas de *A. largoensis* foram transferidas das criações para as unidades experimentais e deixadas para ovipositar. Após 24 h, a fêmea foi retirada, deixando-se apenas um ovo. As larvas obtidas foram criadas até a emergência do adulto.

Cada unidade experimental recebeu diariamente 20 ovos (*R. indica* ou *O. pratensis*), além de pólen de mamona e solução açucarada (10%). As avaliações foram realizadas diariamente, contabilizando o tempo desde a deposição dos ovos até a emergência dos adultos. Cada unidade experimental constituiu uma repetição, sendo realizadas 20 repetições para cada tratamento.

2. Consumo, oviposição e eficiência de conversão alimentar: Deutoninfas de *A. largoensis* foram retiradas das criações, isoladas nas unidades experimentais e acompanhadas até a emergência dos adultos. Fêmeas com até 24 h de emergência foram confinadas com machos da criação por um período de 48 h para o acasalamento. Em seguida, a fêmea foi transferida para outra unidade experimental. Durante 10 dias foi ofertado diariamente 60 ovos da presa (*R. indica* ou *O. pratensis*), pólen de mamona e solução açucarada (10%). A avaliação foi realizada diariamente, contabilizando-se os ovos consumidos (*R. indica* ou *O. pratensis*). Os ovos depositados pelas fêmeas de *A. largoensis* foram contabilizados e recolhidos para determinação de sua viabilidade. Cada fêmea constituiu uma repetição, sendo realizados 10 repetições para cada tratamento. Com base no consumo e oviposição foi calculada a eficiência de conversão alimentar (ECA) para cada

tratamento. A ECA foi calculada utilizando a fórmula $ECA = \frac{n^{\circ} \text{ovos produzidos} \times 100}{n^{\circ} \text{ovos consumidos}}$ descrita por

Waldbauer (1968). Adicionalmente, o tamanho do ovo de cada espécie de presa ofertada (*R. indica* e *O. pratensis*) foi mensurado para comparação. Um total de 50 ovos de cada espécie, selecionados aleatoriamente, foram medidos. As medições e o registro fotográfico foram realizados em um microscópio estereoscópio NIKON© AZ100 ao qual estava acoplada uma câmera de captura de imagem Jenoptik© ProgRes CT5. Os ovos das espécies são de formatos distintos (*O. pratensis* esférico e *R. indica* elíptico), portanto, para possibilitar a comparação dos ovos entre as espécies foi utilizado o volume do ovo como métrica comparativa. A comparação do tamanho dos ovos foi realizado através da média da medida de 50 ovos observados, utilizando as fórmulas para

estimativa de volumes com formatos elíptico $V_{Ri} = (1/6)\pi R^2 L$ e esférico $V_{Op} = 4/3\pi R^3$ para cada espécie (*R. indica* e *O. pratensis*, respectivamente) e calculado o fator de razão (R) entre as espécies $R = \text{Média}V_{Op} / \text{Média}V_{Ri}$, onde: V_{Ri} = volume ovo de *R. indica*, R=raio, L=comprimento, V_{Op} = Volume ovo *O. pratensis*.

3. Teste de voracidade, preferência alimentar e local de oviposição por *A. largoensis*: Fêmeas de *A. largoensis* foram retiradas das criações e isoladas em unidades experimentais para garantir um tempo de privação alimentar de 2 h. Em seguida, cada unidade experimental recebeu dois fragmentos de folíolo contendo 60 ovos de *R. indica* e 60 ovos de *O. pratensis*. Os fragmentos ofertados foram de mesmo tamanho afim de não haver efeito do tamanho do fragmento na escolha. A voracidade foi avaliada através da observação de ataque a presa durante os primeiros 15 min de confinamento, além de anotado a presa escolhida. A segunda avaliação foi realizada ao final de 24 h, contabilizando o consumo de ovos de cada espécie de presa, e anotando-se os locais escolhidos para oviposição. Cada fêmea constituiu uma repetição, no total foram realizadas 25 repetições de cada tratamento.

Análise estatística: A análise do tempo de desenvolvimento foi realizada pela Análise de Deviância, seguindo o modelo de Poisson (link: log). Para analisar o efeito da presa em que *A. largoensis* foi criado utilizou-se o modelo linear generalizado (GLM) com uma distribuição gaussiana do erro (link= identity) para as variáveis de consumo, taxa de oviposição e eficiência de conversão alimentar (ECA), tendo como variável explicativa a espécie com a qual o predador foi criado (*R. indica* ou *O. pratensis*).

O consumo de ovos, preferência por local de oviposição e preferência de escolha de presa foram analisados utilizando-se GLM com distribuição binomial do erro (link= logit), ajustando a distribuição do erro com a distribuição quasi-binomial quando necessário; e considerando como variáveis explicativas a presa (*R. indica* ou *O. pratensis*) em que foram criadas as populações do

predador e as espécies ofertadas como presas, tão quanto a interação destas duas variáveis. A significância das variáveis foi obtida da seguinte forma: primeiro, comparamos modelos complexos com os mais simples obtidos pela combinação de níveis das variáveis. Caso a simplificação não tenha provocado mudanças significativas, aceitamos os modelos mais simples, mantendo o princípio de parcimônia (Crawley, 2012). Em seguida, todos os modelos ajustados foram submetidos a uma Análise de Resíduos, para verificar a adequação da modelagem e a normalidade da distribuição do erro. Para todas as análises, foi considerado um $\alpha = 0,05$ para avaliar a significância estatística. Todas as análises estatísticas foram realizadas no software R (R Development Core Team, 2020).

Resultados

1. Desenvolvimento de ovo a adulto de *A. largoensis*: O tempo médio de desenvolvimento de ovo a adulto de *A. largoensis* não diferiu em relação a presa ofertada, sendo em média de $6,95 \pm 0,23$ e $7,20 \pm 0,23$ dias, quando alimentados com *O. pratensis* e *R. indica*, respectivamente ($\chi^2 = 6.10$, $df = 39$, $P = 0.76$).

2. Consumo, oviposição e eficiência de conversão alimentar: *Amblyseius largoensis* quando alimentado com ovos de *R. indica* consumiu em média 160 ovos/fêmea/10 dias, média inferior àquela obtida quando alimentado com *O. pratensis* que foi de 392 ovos/fêmea/10 dias ($\chi^2 = 919.14$ $df = 99$; $P < 0,001$) (Fig. 1A e 1B). A taxa de oviposição de *A. largoensis* não diferiu em função da presa ofertada, sendo em média de $13,6 \pm 0,15$ e $15,8 \pm 0,14$ ovo/fêmea/dia para os tratamentos *R. indica* e *O. pratensis*, respectivamente ($\chi^2 = 1.6432$, $df = 99$, $P = 0.1999$) (Fig. 2A e 2B). Os ovos de *A. largoensis* apresentaram 100% de viabilidade, independentemente da presa ofertada. A ECA de *A. largoensis* diferiu em função do alimento, sendo de 11,4 e 3,9, quando alimentado com ovos de *R. indica* e *O. pratensis*, respectivamente ($df = 99$, $F = 101.5204$, $P < 0,0001$) (Fig. 3A). O ovo

de *R. indica* apresentou em média $R= 42,07 \pm 0,08 \mu\text{m}$ e $L= 109,8 \pm 0,16 \mu\text{m}$, com volume de $4,05^5 \pm 1,35^3 \mu\text{l}^3$, enquanto o ovo de *O. pratensis* apresentou em média $R= 63,87 \pm 0,02 \mu\text{m}$, com volume de $1,09^6 \pm 1,36^4 \mu\text{l}^3$. A razão de volume do ovo de *O. pratensis* em relação ao ovo de *R. indica* foi de 2,67 vezes maior (Fig.3B).

3. Teste de voracidade, preferência alimentar e local de oviposição por *A. largoensis*: A voracidade de *A. largoensis* foi maior (menor tempo para o primeiro ataque) quando alimentado com ovos de *R. indica*, pois 70% dos indivíduos (18 dos 25 testados) realizaram o primeiro ataque antes de 10 min de confinamento e aproximadamente 95% destes (17 dos 18 indivíduos) escolheram *O. pratensis* para seu primeiro ataque (Fig. 4). A voracidade de *A. largoensis* foi menor quando alimentado com ovos de *O. pratensis*, pois apenas um indivíduo dos 25 testados fez o primeiro ataque até os primeiros 15 min iniciais de confinamento, tendo este optado por atacar esta mesma presa. *Amblyseius largoensis* de ambas as criações, consumiu significativamente mais ovos de *O. pratensis* ($\chi^2 = 15,244$; $df = 18$; $P < 0,001$ criado em *R. indica* e $\chi^2 = 31,837$; $df = 18$; $P < 0,0001$ criado em *O. pratensis*) (Fig. 5A) e preferiu ovipositar no fragmento de folíolo com ovos de *O. pratensis* ($\chi^2 = 17$; $df = 18$; $P < 0,001$ criado em *R. indica* e $\chi^2 = 17$; $df = 18$; $P < 0,001$ criado em *O. pratensis*) (Fig. 5B).

Discussão

Neste trabalho foi constatado que a duração do tempo de desenvolvimento de *A. largoensis* não foi afetado pela presa consumida. Os estágios imaturos de *A. largoensis* apresentam baixo consumo de presas, quando comparado com a fase adulta (Domingos *et al.* 2013, Lira *et al.* 2021), portanto a presa pode não ter tanta influência na velocidade de desenvolvimento dos estágios iniciais em comparação a outros parâmetros biológicos frequentemente avaliados na fase adulta. Sendo assim, os demais itens ofertados (além da presa) podem ter contribuído para que o

desenvolvimento dos estágios iniciais de *A. largoensis* fosse semelhante nos diferentes tratamentos (Mitchell 1981, Huang *et al.* 2013). Carrillo *et al.* (2010) verificaram que *A. largoensis* consegue completar a fase de larva, atingindo a fase de protoninfa, sem a presença de presas, apenas com o consumo de água, além de ser capaz de atingir a fase adulta apenas se alimentando de pólen. O baixo consumo de presas nos estágios iniciais de desenvolvimento pode conferir vantagens para a sobrevivência da espécie. Por exemplo, em ambientes com baixa densidade de presas, a redução da competição intraespecífica com o coespecífico adulto contribui para a permanência da espécie no ambiente (Lalonde *et al.* 1999, Castañé *et al.* 2009, Castañé *et al.* 2011).

O consumo de presas pelas fêmeas de *A. largoensis* foi significativamente afetado com a presa ofertada (Fig. 1A). *Amblyseius largoensis* consumiu aproximadamente 2,7 vezes mais ovos de *O. pratensis* em relação ao consumo de *R. indica* (Fig. 1A2). O menor consumo de ovos de *R. indica* torna-se ainda mais expressivo ao comparar o tamanho relativo do ovo de cada espécie, pois o ovo de *R. indica* é 2,67 vezes menor que o ovo de *O. pratensis* (Fig. 3B). Portanto, além de *A. largoensis* consumir um menor número de ovos, a ingestão de volume do alimento é menor (não foi contabilizada a ingestão de pólen e solução açucarada).

Apesar da diferença no consumo, a taxa de oviposição não foi afetada (Fig. 2A), ficando próximo ao observado por outros autores (Carrillo *et al.* 2010, Domingos *et al.* 2013) e com 100% dos ovos viáveis. A ECA do predador foi significativamente maior com o consumo de ovos de *R. indica* comparado quando com o consumo de ovos de *O. pratensis* (Fig. 3A). *A. largoensis* consome menos ovos de *R. indica* para produzir a mesma quantidade de descendentes com a mesma viabilidade se comparado a *O. pratensis*. Pouco se sabe sobre constituição nutricional de ovos de ácaros, e em particular nada se sabe sobre as características nutricionais das presas aqui estudadas. Um estudo realizado por Lv *et al.* (2016) discute que o maior aporte proteico no alimento de *Neoseiulus barkeri* Hughes ocasionou um maior consumo e uma melhor taxa de

oviposição. Portanto, o baixo consumo de ovos de *R. indica* em relação aos ovos de *O. pratensis*, pode ser em função de diferenças na quantidade e/ou qualidade de proteínas encontrados no ovo. Além de características nutricionais, a diferença na quantidade de ovos consumidos pode ter relação com alguma defesa constitutiva de cada espécie de ovo como estratégia de defesa antipredação (Eisner *et al.* 2000).

Todos os parâmetros comportamentais testados (voracidade, consumo e preferência por presa e local de oviposição) foram influenciados pela presa ofertada (Fig. 4 e 5). A população de *A. largoensis* criada com *O. pratensis* apresentou baixa taxa de ataque nos primeiros 15 min, pois apenas uma repetição teve ataque de presa nesse período (optou por ovo de *O. pratensis*) (Fig. 4). Esta população de *A. largoensis* apresentou preferência para ovipositar no fragmento de folíolo onde estava a colônia de *O. pratensis* e após 24 h apresentou maior consumo de ovos desta espécie (Fig. 5). Apesar de *A. largoensis* não ser um predador especializado em forrageio em ambiente protegido com teia, a preferência entre presa nativa (*O. pratensis*) e exótica (*R. indica*) pode ser em função da coevolução destas espécies. Já a população de *A. largoensis* alimentada com *R. indica* apresentou maior voracidade (menor tempo ao primeiro ataque) (Fig. 4), surpreendentemente tanto a primeira presa escolhida em 15 min, quanto o maior consumo nas 24 h foi de ovos foi de *O. pratensis* (Fig. 4 e 5). Além disso, o local escolhido de oviposição também foi na colônia da presa nativa (Fig. 4). Estes resultados divergem dos preceitos que o indivíduo escolhe o hospedeiro em que foi criado (Jaenike 1988) e mostram a influência da presa exótica, interferindo no comportamento de forrageamento de *A. largoensis*. Esta mudança comportamental pode estar relacionada ao processo de adaptação a presa exótica ou algum mecanismo de defesa desenvolvido por *R. indica*. Nos últimos anos, observações a respeito do local escolhido para oviposição por ácaros predadores vem sendo mais estudado, e já se avançou bastante em termos de elucidar comportamentos antipredação por coespecífico e heteroespecífico (Schausberger 2003, Choh *et al.*

2015). A escolha de ovipositar na colônia do tetraniquídeo, tanto pode se relacionar a processos coevolutivos das espécies, tendo em vista que *R. indica* é uma espécie recentemente introduzida, quanto a teia produzida por *O. pratensis* proporcionar uma proteção física contra predadores e intempéries ambientais (Okada & Yano 2021).

Na literatura são relatados mecanismos de defesa antipredação dos ovos, estágio mais vulnerável a ação de inimigos naturais (Eisner *et al.* 2000, Blum & Hilker 2003, Wong *et al.* 2013). É interessante observar que o baixo consumo de ovos de *R. indica* por *A. largoensis* também é baixo quando se compara com trabalhos já realizados por outros autores que gira em torno de 20 até 56 ovos/fêmea/dia (Carrillo *et al.* 2010, Domingos *et al.* 2013, Mendes *et al.* 2018). Os trabalhos encontrados na literatura avaliam, normalmente, o consumo de *A. largoensis* sobre dieta exclusiva (variados estágios de *R. indica*), além da oferta de presa ser realizada de forma manipulada, ou seja, retirando o ovo da colônia e depositando-o em área. Apesar do bom desempenho predatório de *A. largoensis* em laboratório, as épocas em que se verifica menores densidades populacionais de *R. indica* em campo estão correlacionadas com a ocorrência de fortes precipitações (Gondim Jr. *et al.* 2012). Lester & Harmsen (2002) apontam divergência na predação em condições de laboratório e ao que de fato ocorre no campo em função da complexidade de outros fatores envolvidos, como ambiente e organismos existentes. Portanto, em condições de campo com múltiplos fatores e diversidade de presas é possível que *A. largoensis* não mantenha um alto consumo de *R. indica*.

O tempo de incubação do ovo de *R. indica* é de aproximadamente sete dias, enquanto *O. pratensis* aproximadamente 2 dias (Observação pessoal; Nusantara *et al.* 2017). Percebe-se que sete dias de incubação para *R. indica* é um tempo relativamente longo de exposição a predação, e neste período pode-se ter todo o desenvolvimento de uma geração de *A. largoensis*. Apesar disso, *A. largoensis* mantém um alto consumo e preferência por ovos de *O. pratensis*, mesmo com a

presença da teia, que reconhecidamente funciona como proteção antipredação (Helle & Sabelis 1985, Lemos *et al.* 2010). Portanto, é possível que *R. indica* tenha desenvolvido ao longo de sua história evolutiva alguma defesa antipredação nos ovos, contribuindo para sua permanência no campo, mesmo com o maior tempo de exposição. Essa defesa pode ter efeito não apenas no comportamento, mas também em outro aspecto biológico nos predadores. *Raoiella indica* excreta uma “gotícula” na extremidade das setas dorsais (Di Palma *et al.* 2021), ainda não se sabe a função desta gota. Adicionalmente, em observação da oviposição de *R. indica*, foi observado que a fêmea deposita gotas no ovo, sendo possível que esta substância exerça efeito sobre o predador, sendo imperativo investigações.

A diferença no consumo e seleção de presa por *A. largoensis* foi afetado pela introdução de *R. indica*. Portanto, é possível que este efeito impacte diretamente as populações de herbívoros nativos quando é relatado nos levantamentos de espécies a queda de riqueza e abundância de espécies na presença de *R. indica* (Gondim Jr. *et al.* 2012, Cruz *et al.* 2015 Barros *et al.* 2020). Noonburg & Byers (2005) elaboraram um modelo para prever o risco que uma espécie introduzida exerce sobre uma espécie nativa que compartilha o mesmo inimigo natural, aonde as principais forças exercidas são: 1) preferência do predador por presa; 2) eficiência de conversão do predador. Aqui evidenciamos que *A. largoensis* não consome grande quantidade de ovos de *R. indica* em campo, mesmo assim a disponibilidade de alimento proporciona aumento populacional de *A. largoensis* (apesar do baixo consumo, a conversão alimentar proporciona a mesma taxa de oviposição, conseguindo se manter no campo em alta densidade). Entretanto, mesmo após várias gerações de *A. largoensis* alimentando-se com a presa exótica *R. indica*, o predador mantém preferência por consumo da presa nativa (população de *A. largoensis* criada *R. indica*), e tem maior voracidade no ataque da presa (menor tempo para primeiro ataque). Portanto, a introdução de *R. indica* apresenta alto risco de deslocamento das espécies nativas. Além de ácaros tetraniquídeos, o

coqueiro abriga outras espécies, dentre as quais, algumas são mais vulneráveis a predação, como eriofiídeos e tarsonemídeos, que possuem dimensões bem menores que os tetraniquídeos (Lawson-Balagbo *et al.* 2008). No levantamento realizado em diferentes áreas de coqueiro por Barros *et al.* (2020), na área sem *R. indica*, os eriofiídeos correspondiam a 64,42% das espécies herbívoras, enquanto na área com *R. indica* não foram encontrados eriofiídeos. Gondim Jr. *et al.* (2012) realizaram levantamento de ácaros em 19 espécies de plantas e observaram que 94,4% das espécies correspondeu a ácaros herbívoros, e destes, 99,89% eram *R. indica*. *Raoiella indica* é apontada como espécie com potencial para causar danos econômicos em culturas agrícolas, sobretudo o coqueiro, porém, mais do que uma praga agrícola, este ácaro é potencialmente muito mais danoso a riqueza de espécies no ambiente. Apresentamos aqui fortes indícios do potencial de *R. indica* como deslocadora de espécies por competição aparente.

Agradecimentos

Este estudo foi financiado pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) - PROEX (Academic Excellence Program) 88882.183155/2018-0. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) (302604/2017-0) pelo financiamento da pesquisa.

Literatura Citada

- Asner, G.P. & P.M. Vitousek. 2005.** Remote analysis of biological invasion and biogeochemical 805 change. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 102: 4383-4386.
- Baltz, D.M. & P.B. Moyle. 1993.** Invasion resistance to introduced species by a native assemblage of California stream fishes. *Ecol. Appl.* 3:246-255.
- Barros, M.E.N., D.B. Lima, J.A. Mendes, M.C.G. Gondim Jr. & J.W.D Melo. 2020.** The establishment of an invasive pest mite, *Raoiella indica*, affects mite abundance and diversity on coconut plants. *Syst. Appl. Acarol.* 25: 881-894.

- Blum, M.S. & M. Hilker. 2003.** Chemical protection of insect eggs, p. 61-90. In: M. Hilker & T. Meiners (eds.), *Chemoecology of insect eggs and egg deposition*. Vienna, Blackwell, 384p.
- Byers, J.E. 2002.** Physical habitat attribute mediates biotic resistance. *Oecologia* 130: 146-156.
- CABI 2020.** Invasive species compendium. *Raoiella indica*. Disponível em: < <https://www.cabi.org/isc/datasheet/46792#todistribution> - Acesso em: 27 de abril 2020.
- Carrillo, D., D. Amalin, F. Hosein, A. Roda, R. Duncan & J.E. Peña. 2011.** Host plant range of *Raoiella indica* (Acari: Tenuipalpidae) in areas of invasion of the New World. *Exp. Appl. Acarol.* 57: 271-289.
- Carrillo, D., J.E. Peña, M.A. Hoy & J.H. Frank. 2010.** Development and reproduction of *Amblyseius largoensis* (Acari: Phytoseiidae) feeding on pollen, *Raoiella indica* (Acari: Tenuipalpidae), and other microarthropods inhabiting coconuts in Florida, USA. *Exp. Appl. Acarol.* 52: 119-129.
- Castañé, C., J. Arno, R. Gabarra & O. Alomaf. 2011.** Plant damage to vegetable crops by zoophytophagous mite predators. *Biol. Control.* 59: 22–29.
- Castañé, C., J. Riudavets & O. Alomar. 2009.** Effect of the generalist predator *Dicyphus tamaninii* on mixed populations of greenhouse whitefly and western flower thrips in greenhouse cucumbers. *Bol. Sanid. Veg. Plagas* 35: 29-37.
- Choh, Y., M.W. Sabelis & A. Janssen. 2015.** Distribution and oviposition site selection by predatory mites in the presence of intraguild predators. *Exp. Appl. Acarol.* 67: 477-491.
- Crawley, M.J. 2012.** *The R book*. Chichester, John Wiley & Sons, 1080p.
- Cruz, W.P., C. Krug, G.J.N. De Vasconcelos & G.J. Moraes. 2015.** Diversity of mites associated with *Raoiella indica* (Acari: Prostigmata) on coconut palms in the central region of the Brazilian Amazonia, with emphasis on the predaceous Phytoseiidae (Acari: Mesostigmata). *Syst. Appl. Acarol.* 20: 875-886.
- De Rivera, C.E., G.M. Ruiz, A.H. Hines & P. Jivoff. 2005.** Biotic resistance to invasion: native predator limits abundance and distribution of an introduced crab. *Ecology* 86: 3364-3376.
- Desneux, N., E. Wajnberg, K. Wyckhuys, G. Burgio, S. Arpaia, C. NarvaezVasquez, J. Gonzalez-Cabrera, D.R. Catalan, E. Tabone, J. Frandon, J. Pizzol, C. Poncet, T. Cabello & A. Urbaneja. 2010.** Biological invasion of European tomato crops by *Tuta absoluta*: ecology, geographic expansion and prospects for biological control. *J. Pest. Sci.* 83:197–215.
- Domingos, C.A., L.O. Oliveira, E.G. de Moraes, D. Navia, G.J. de Moraes & M.G.C. Gondim Jr. 2013.** Comparison of two populations of the pantropical predator *Amblyseius largoensis* (Acari: Phytoseiidae) for biological control of *Raoiella indica* (Acari: Tenuipalpidae). *Exp. Appl. Acarol.* 60: 83-93.

- Dowling, A.P.G., R. Ochoa, J.J. Beard, W.C. Welbourn & E.A. Ueckermann. 2012.** Phylogenetic investigation of the genus *Raoiella* (Prostigmata: Tenuipalpidae): diversity, distribution, and world invasions. *Exp. Appl. Acarol.* 57: 257-269.
- Ehrenfeld, J.D. 2011.** Ecosystem consequences of biological invasions. *Annu. Rev. Ecol. Evol.* 41: 59-80.
- Eisner, T., M. Eisner, C. Rossini, V.K. Iyengar, B.L. Roach, E. Benedikt & J. Meinwald. 2000.** Chemical defense against predation in an insect egg. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S.A.* 97: 1634-1639.
- Ferreira, J.M.S., E.A.S.F. Melo, A.R. Oliveira, M.G.C. Gondim Jr., A.V. Teodoro & D. Navia. 2019.** Ocorrência e sintomas de ataque dos ácaros *Oligonychus pratensis* (Banks) e *Tetranychus neocaledonicus* André (Acari: Tetranychidae) em coqueiro-anão-verde no Brasil – Aracaju: Embrapa Tabuleiros Costeiros, 2019. 22 p. (Documentos / Embrapa Tabuleiros Costeiros, ISSN 1678-1953; 228).
- Flechtmann, C.H.W. & J. Etienne. 2004.** The red palm mite, *Raoiella indica* Hirst, a threat to palms in the Americas (Acari: Prostigmata: Tenuipalpidae). *Syst. Appl. Acarol.* 9: 109-110.
- Godinho, D.P., A. Janssen, T. Dias, C. Cruz & S. Magalhães. 2016.** Down-regulation of plant defence in a resident spider mite species and its effect upon con-and heterospecifics. *Oecologia* 180: 161-167.
- Gómez-Moya, C.A., T.P.S. Lima, E.G.F. de Moraes, M.G.C. Gondim Jr. & de G.J. Moraes. 2017.** Hosts of *Raoiella indica* Hirst (Acari: Tenuipalpidae) native to the Brazilian Amazon. *J. Agric. Sci.* 9: 86-94.
- Gondim Jr., M.G.C., T.M. Castro, A.L. Marsaro Jr., D. Navia, J.W.S. Melo, P.R. Demite & G.J. de Moraes. 2012.** Can the red palm mite threaten the Amazon vegetation? *System. Biodivers.* 10: 527-535.
- Helle, W. & M.W. Sabelis. 1985.** Spider mites: their biology, natural enemies and control. Amsterdam, Elsevier, 458p.
- Herbold, B. & P.B. Moyle. 1986.** Introduced species and vacant niches. *Am. Nat.* 119: 751–760.
- Holt, R.D. & Lawton J.H. 1994.** The ecological consequences of shared natural enemies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 25:495–520.
- Holt, R.D. 1977.** Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theor. Popul. Biol.* 12: 197-229.
- Huang, H., X. Xu, J. Lv, G. Li, E. Wang & Y. Gao. 2013.** Impact of proteins and saccharides on mass production of *Tyrophagus putrescentiae* (Acari: Acaridae) and its predator *Neoseiulus barkeri* (Acari: Phytoseiidae). *Biocontrol. Sci. Technol.* 23: 1231-1244.

- Instituto biológico 2010.** O BIOLÓGICO – Relatório técnico. Disponível em: http://www.biologico.sp.gov.br/uploads/docs/bio/suplementos/v72_supl/relatorio_biologico.pdf pp 49. Acesso em: 07/10/2020.
- Jaenike, J. 1988.** Effects of early adult experience on host selection in insects: some experimental and theoretical results. *J. Insect Behav.* 1: 3-15.
- Jeppson, L.R., H.H. Keifer & E.W. Baker. 1975.** Mites injurious to economic plants. California, University Press, 614 p.
- Lalonde, R.G., R.R. McGregor & D.R. Gillespie. 1999.** Plant-feeding by arthropod predators contributes to the stability of predator-prey population dynamics. *Oikos* 87: 603-608.
- Lawson-Balagbo, L.M., M.G.C. Gondim Jr., G.J. Moraes, R. Hana & P. Schausberger. 2008.** Exploration of the acarine fauna on coconut palm in Brazil with emphasis on *Aceria guerreronis* (Acari: Eriophyidae) and its natural enemies. *Bull. Entomol. Res.* 98: 83-96.
- Lemos, F., R.A. Sarmento, A. Pallini, C.R. Dias, M.W. Sabelis & A. Janssen. 2010.** Spider mite web mediates anti-predator behaviour. *Exp. Appl. Acarol.* 52: 1-10.
- Lester, P.J. & R. Harmsen. 2002.** Functional and numerical responses do not always indicate the most effective predator for biological control: an analysis of two predators in a two-prey system. *J. Appl. Ecol.* 39: 455-468.
- Lira, A.V., L.O.V. Jumbo, G.S. de Freitas, A.S. Rêgo, A.S. Galvão & A.V. Teodoro. 2021.** Efficacy of *Amblyseius largoensis* (Muma) as a biocontrol agent of the red palm mite *Raoiella indica* (Acari: Tenuipalpidae). *Phytoparasitica* 49: 103-111.
- Lonsdale, W.M. 1999.** Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology* 80: 1522–1536.
- Lv, J., K. Yang, E. Wang & X. Xu 2016.** Prey diet quality affects predation, oviposition and conversion rate of the predatory mite *Neoseiulus barkeri* (Acari: Phytoseiidae). *Syst. Appl. Acarol.* 21: 279-287.
- Mack, R.N., D. Simberloff, W.M. Lonsdale, H. Evans, M. Clout & F.A. Bazzaz. 2000.** Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecol. Appl.* 10: 689-710.
- MAPA – Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. Instrução Normativa 52. Brasília, 2007.** Disponível em: <<https://www.gov.br/agricultura/pt-br/assuntos/insumos-agropecuarios/insumos-agricolas/semences-e-mudas/publicacoes-semences-e-mudas/INN52de20denovembrede2007.pdf>>. Acesso em: 07/10/2020.
- McMurtry, J.A., G.J. Moraes & N.F. Sourassou. 2013.** Revision of the lifestyles of phytoseiid mites (Acari: Phytoseiidae) and implications for biological control strategies. *Syst. Appl. Acarol.* 18: 297-320.

- Melo, J.W.S., D. Navia, J.A. Mendes, R.M.C. Filgueiras, A.V. Teodoro, J.M.S. Ferreira, E.C. Guzzo, I.V. de Souza, R.S.d. Mendonça, É.C. Calvet, A.A. Paz Neto, M.G.C. Gondim Jr, E.G.F. de Moraes, M.S. Godoy, J.R. dos Santos, R.I.R. Silva, V.B. da Silva, R.F. Norte, A.B. Oliva, R.D.P. dos Santos, & C.A. Domingos. 2018.** The invasive red palm mite, *Raoiella indica* Hirst (Acari: Tenuipalpidae), in Brazil: range extension and arrival into the most threatened area, the Northeast Region. *Int. J. Acarol.* 44: 1-4.
- Mendes, J.A., D.B. Lima, E.P.D.S. Neto, M.G.C. Gondim Jr. & J.W.S. Melo. 2018.** Functional response of *Amblyseius largoensis* to *Raoiella indica* eggs is mediated by previous feeding experience. *Syst. Appl. Acarol.* 23: 1907-1914.
- Mitchell, R. 1981.** Insect behavior, resource exploitation, and fitness. *Annu. Rev. Entomol.* 26: 373-396.
- Montpellier-**<https://www1.montpellier.inra.fr/CBGP/spmweb/notespecies.php?id=613#hosts>. Accessed April/12/2020.
- Moraes, G.J., T.M.M. de Castro, S. Kreiter, S. Quilici, M.G.C. Gondim Jr. & L.A.N. De Sà. 2012.** Search for natural enemies of *Raoiella indica* Hirst in La Réunion Island (Indian Ocean). *Acarologia* 52: 129-134.
- Navia, D., A.L. Marsaro Jr., F.R. Silva, M.G.C. Gondim Jr. & G.J. Moraes. 2011.** First report of the red palm mite, *Raoiella indica* Hirst (Acari: Tenuipalpidae), in Brazil. *Neotrop. Entomol.* 40: 409-411.
- Navia, D., G.F. Moraes, R.S. Mendonça & M.G.C. Gondim Jr. 2015.** Acaro-vermelho-das-palmeiras, *Raoiella indica* Hirst (Prostigmata: Tenuipalpidae), p. 399-433. In: E.F. Ilela & R.A. Zucchi (eds.). *Pragas Introduzidas: Insetos e Ácaros*, 2nd edn. São Paulo, FEALQ, 908p.
- Noonburg, E.G. & J.E. Byers. 2005.** More harm than good: when invader vulnerability to predators enhances impact on native species. *Ecology* 86: 2555-2560.
- Nusantara, A., Y.A. Trisyono, S. Suputa & E. Martono 2017.** Biology of Red Palm Mite, *Raoiella indica*, on different coconut varieties. *J. Per. Tan. Indo.* 21: 23-29.
- Okada, S. & S. Yano. 2021.** Oviposition-site shift in phytophagous mites reflects a trade-off between predator avoidance and rainstorm resistance. *Biol. Lett.* 17: 20200669.
- Otero-Colina, G., R. González-Gómez, L. Martínez-Bolaños, L.G. Otero-Prevost, J.A. López-Buenfil & R.M. Escobedo-Graciamedrano. 2016.** Infestation of *Raoiella indica* Hirst (Trombidiformes: Tenuipalpidae) on host plants of high socio-economic importance for tropical America. *Neotrop. Entomol.* 45: 300-309.
- Peña, J.E., J. Bruin & M.W. Sabelis 2012.** Biology and control of the red palm mite, *Raoiella indica*: an introduction. *Exp. Appl. Acarol.* 57: 211-213.

- Peña, J.E., J.C.V. Rodrigues, A. Roda, D. Carrillo & L.S. Osborne. 2009.** Predator-prey dynamics and strategies for control of the red palm mite (*Raoiella indica*) (Acari: Tenuipalpidae) in areas of invasion in the Neotropics. IOBC/wprs Bulletin. 50: 69-79.
- Pimm, S.L. 1989.** Theories predicting success and impact of introduced species. p. 351-365. In: J.A. Drake, H.A. Mooney, F. di Castri, R.H. Groves, F.J. Kruger, M. Rejmanek & M. Williamson (eds.). Biological invasions: a global perspective. Chichester, U.K., John Wiley and Sons, 352p.
- R Development Core Team. 2020.** RStudio: Integrated Development Environment for R. RStudio, PBC, Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/>.
- Ragsdale, D.W., D.A. Landis, J. Brodeur, G.E. Heimpel & N. Desneux. 2011.** Ecology and management of the soybean aphid in North America. Annu. Rev. Entomol. 56:375–399.
- Rand, T.A. & S.M. Louda. 2004.** Exotic weed invasion increases the susceptibility of native plants to attack by a biocontrol herbivore. Ecology 85: 1548-1554.
- Reusch, T.B.H. 1998.** Native predators contribute to invasion resistance to the non-indigenous bivalve *Musculista senhousia* in southern California, USA. Mar. Ecol. Prog. Ser. 170: 159-168.
- Robinson, J.V. & G.A. Wellborn. 1988.** Ecological resistance to the invasion of a freshwater clam, *Corbicula fluminea*: fish predation effects. Oecologia 77:445–452.
- Schausberger, P. 2003.** Cannibalism among phytoseiid mites: a review. Exp. Appl. Acarol. 29: 173-191.
- Settle, W.H. & L.T. Wilson. 1990.** Invasion by the variegated leafhopper and biotic interactions: parasitism, competition, and apparent competition. Ecology 71: 1461-1470.
- Simberloff, D. 1981.** Community effects of introduced species, p 53-81. In: M. Nitecki (ed.), Biotic crises in ecological and evolutionary time. Chicago, Academic press, 302p.
- Simberloff, D. 2011.** How common are invasion-induced ecosystem impacts? Biol. Invasions 13: 125–1268.
- Souza, I.V., R.P. Lyra-Lemos & E.C. Guzzo. 2020.** Potential of native palm species in Northeast Brazil as hosts for the invasive mite *Raoiella indica* (Acari: Tenuipalpidae). Exp. Appl. Acarol. 80: 509-520.
- Strauss, S.Y., J.A. Lau & S.P. Carroll. 2006.** Evolutionary responses of natives to introduced species: what do introductions tell us about natural communities? Ecol. Lett. 9: 357-374.
- Waldbauer, G.P. 1968.** The Consumption and Utilization of Food by Insects. Adv. Insect Physiol. 229-288.

White, E.M., J.C. Wilson & A.R. Clarke. 2006. Biotic indirect effects: a neglected concept in invasion biology. *Divers. Distrib.* 12: 443-455.

Wong, J.W., J. Meunier & M. Kölliker. 2013. The evolution of parental care in insects: the roles of ecology, life history and the social environment. *Ecol. Entomol.* 38: 123-137.

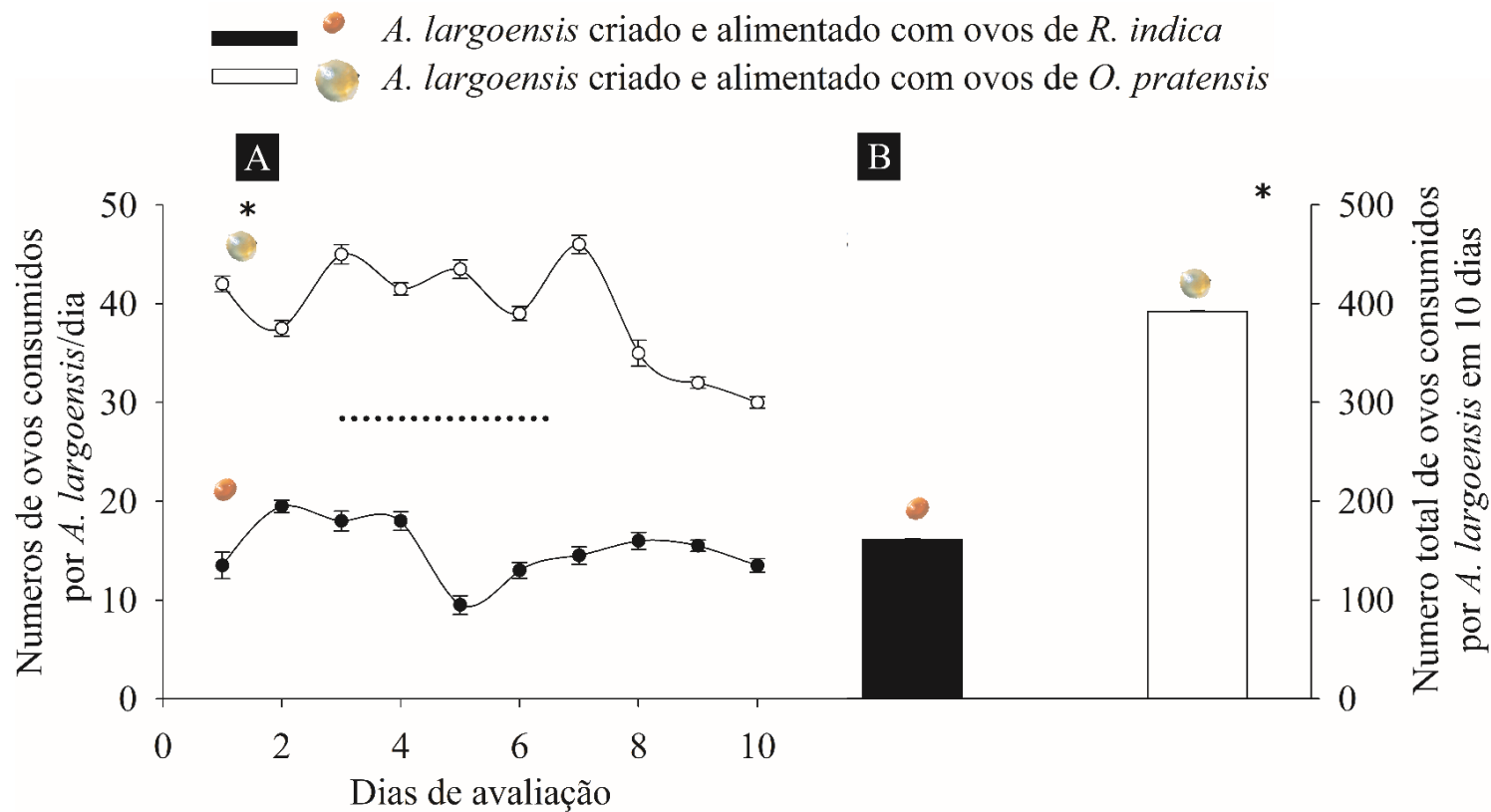


Figura 1. Taxa de consumo **A**: Consumo diário de ovos por *A. largoensis* fêmea/dia, círculo preto corresponde ao tratamento com ovos de *R. indica*, círculo branco corresponde ao tratamento com ovos de *O. pratensis*. **B**. Consumo médio de ovos durante os 10 dias/fêmea. Barra preta corresponde aos ovos de *R. indica*, barra branca corresponde aos ovos de *O. pratensis*.

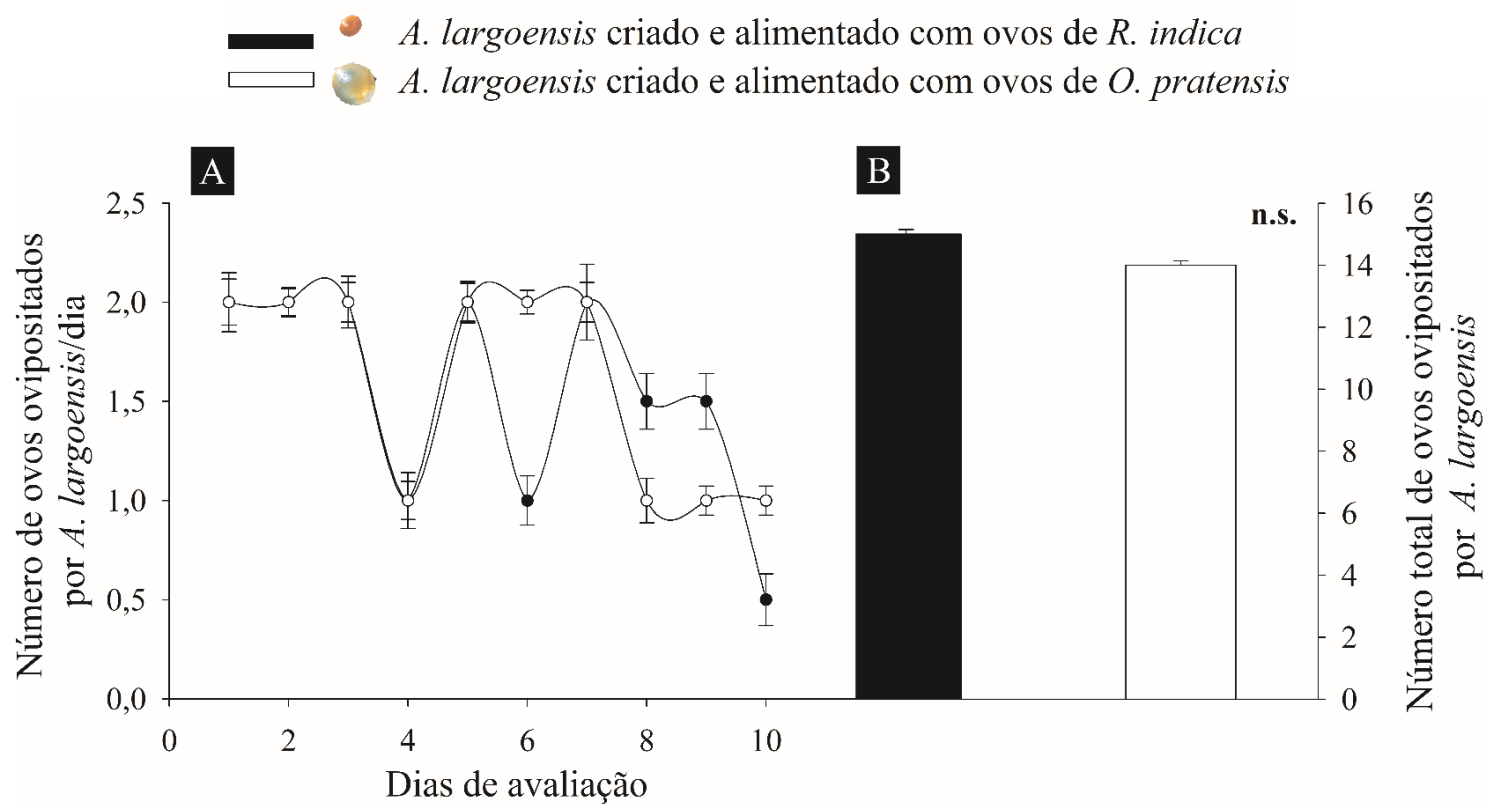


Figura 2. **A:** Oviposição diária de *A. largoensis*. Oviposição média fêmea/dia durante 10 dias, círculo preto corresponde ao tratamento com ovos de *R. indica*, círculo branco corresponde ao tratamento com ovos de *O. pratensis*. **B.** Produção média de ovos por fêmea de *A. largoensis* durante 10 dias, barra preta corresponde tratamento com ovos de *R. indica*, barra branca corresponde ao tratamento com ovos de *O. pratensis*.

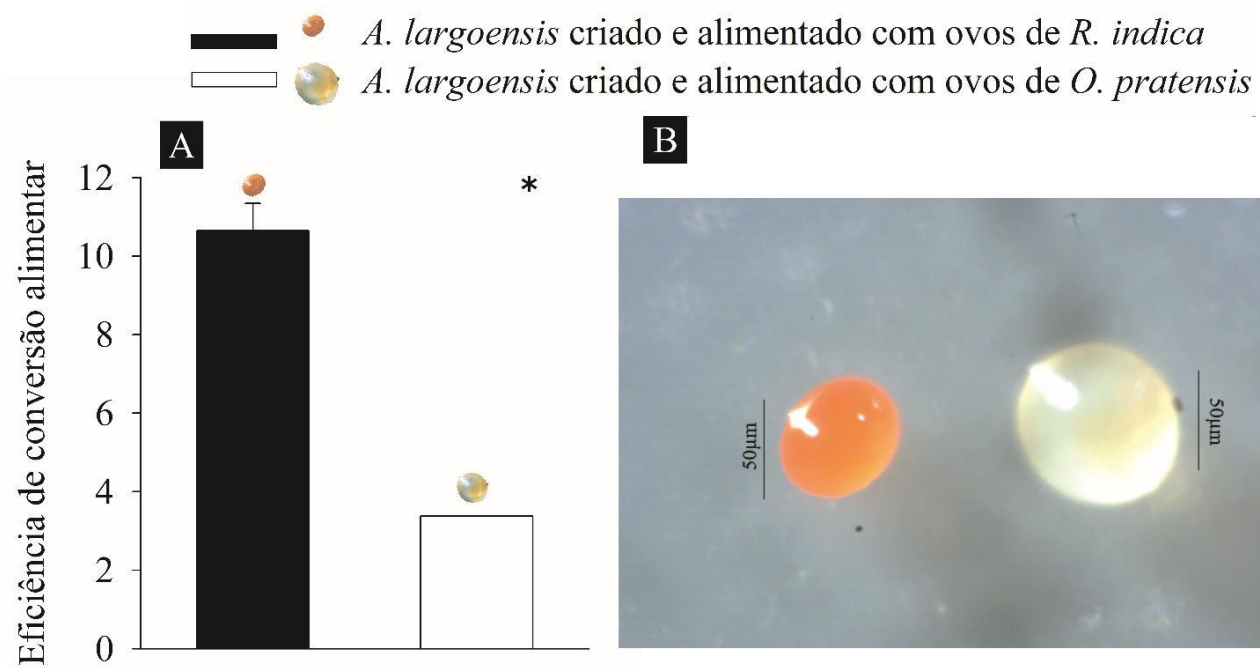


Figura 3. **A:** Eficiência de conversão alimentar (ECA), barra preta corresponde tratamento com ovos de *R. indica*, barra branca corresponde ao tratamento com ovos de *O. pratensis*. **B:** Registro fotográfico para comparação dos ovos de cada espécie. A esquerda de coloração vermelha corresponde a espécie *R. indica*, a direita de coloração esbranquiçada corresponde a espécie *O. pratensis*.

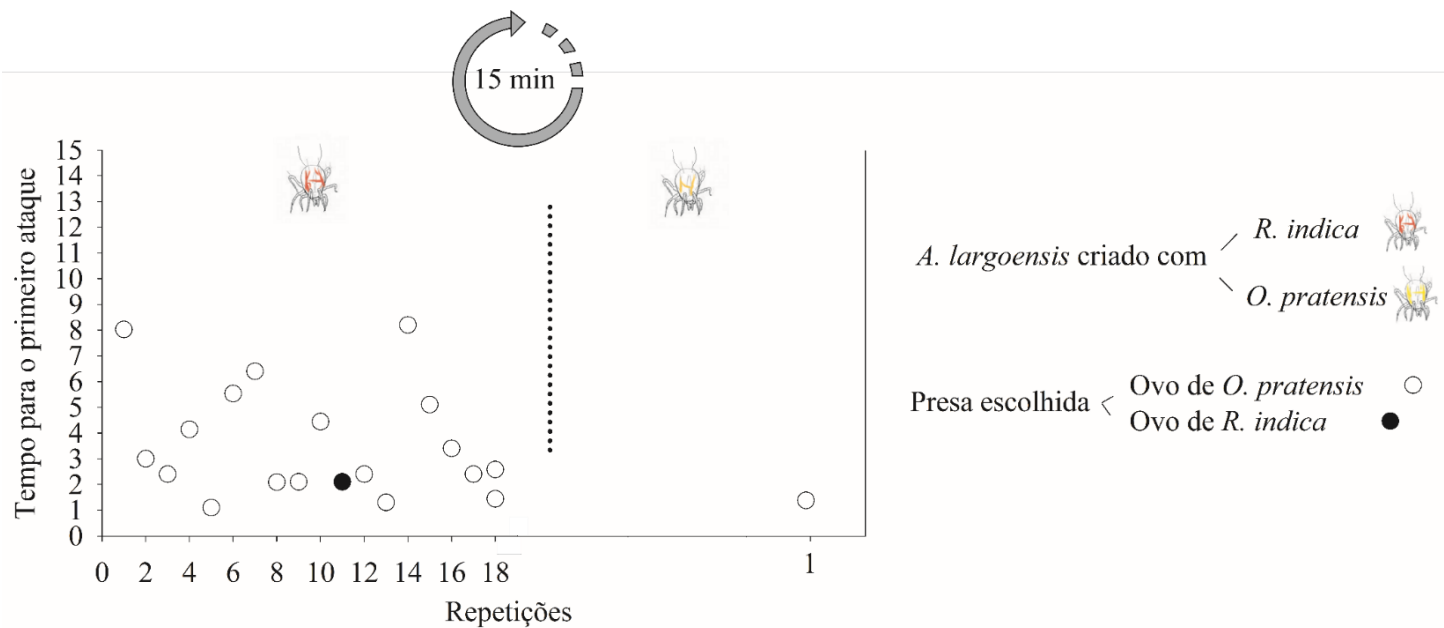


Figura 4. Avaliação dos primeiros 15min de confinamento. Tempo para o primeiro ataque e escolha da primeira presa, a esquerda *A. largoensis* proveniente da criação com *R. indica*, a direita *A. largoensis* proveniente da criação com *O. pratensis*. Cada círculo branco corresponde a uma repetição que escolheu *O. pratensis* como presa, enquanto o círculo preto corresponde a uma repetição que escolheu *R. indica* como presa.

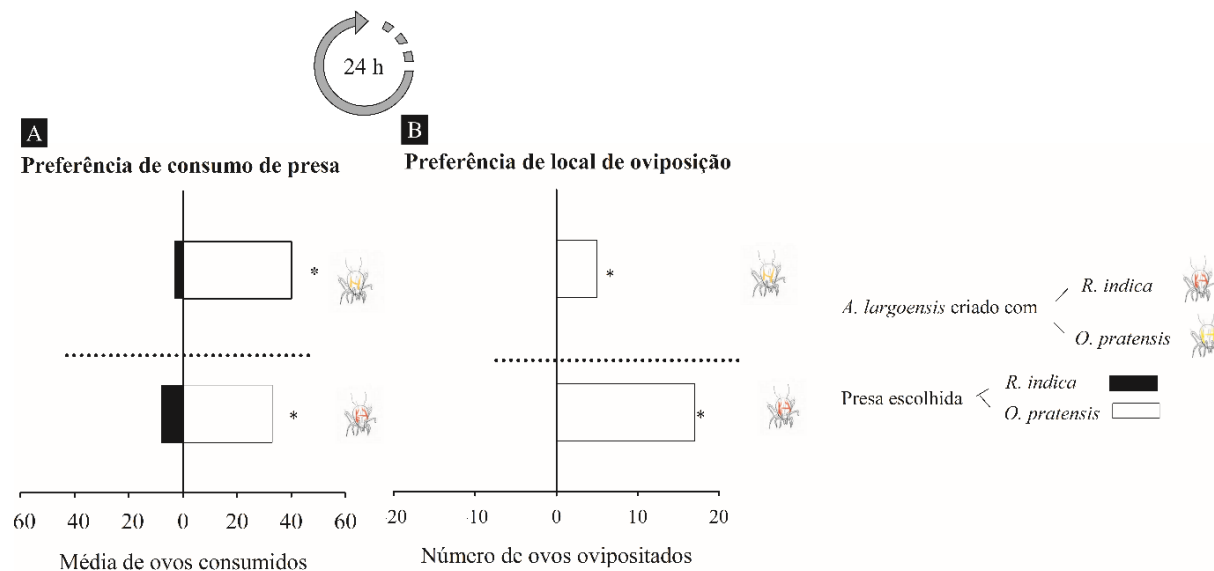


Figura 5. **A:** Preferência de consumo de ovos após 24h, barra branca corresponde a ovos de *O. pratensis* e barra preta a ovos de *R. indica*. Barra acima da linha pontilhada corresponde a população de *A. largoensis* criada com ovos de *O. pratensis*, barra abaixo da linha pontilhada corresponde a população de *A. largoensis* criada com ovos de *R. indica*. **B:** Preferência de local de oviposição, barra branca corresponde a colônia de *O. pratensis*, barra preta corresponde a colônia de *R. indica*, barra preta a ovos de *R. indica*. Barra acima da linha pontilhada corresponde a população de *A. largoensis* criada com ovos de *O. pratensis*, barra abaixo da linha pontilhada corresponde a população de *A. largoensis* criada com ovos de *R. indica*. * Indica significância estatística a 95%.

CAPÍTULO 4

PREDATION RISK AFFECTS THE BEHAVIOUR AND REPRODUCTION OF *Raoiella indica* HIRST³

ÉRICA C. CALVET¹, VINICIUS B DA SILVA², JOSÉ W.S. MELO³ E MANOEL G.C.G. JR¹. DEBORA B.

LIMA³

¹Department of Agronomy – Entomology, Rural Federal University of Pernambuco, Av. Dom Manoel de Medeiros s/n, Dois Irmãos, 52171-900 Recife, PE, Brazil;* email: ericacalvet@yahoo.com.br.

²Department of Agronomy – Entomology and Acarology, Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba, SP, Brasil.

³Department of Zoology - Center for Biological Sciences, Federal University of Pernambuco, Av. Moraes Rego, 1235 Iputinga 50670901 - Recife, PE - Brazil.

³Calvet, E.C., Silva, V.B., Melo, J.W.S, Gondim, M.G.C. Jr. & Lima, D.B.: Predation risk affects the behaviour and reproduction of *Raoiella indica* Hirst. Experimental and Applied Acarology. **Accepted**

Abstract

Predator-prey interactions are experienced by all organisms in the environment. The ability of an organism to defend itself and protect its offspring is closely related to the evolutionary success of the species. This interaction is shaped by processes of adaptation and selection. In this study, we examined the responses of *Raoiella indica* to predation risk using indirect cues from the predator *Amblyseius largoensis*. We evaluated the effects of predation risk on oviposition rates and, behavioral parameters of walking (distance walked, resting time, average speed, and residence time) of *R. indica* using choice and no-choice tests in arenas. In no-choice oviposition tests, the presence of predator cues reduced the oviposition rate of *R. indica* by half. In the choice oviposition test, the presence of cues did not change the number of eggs deposited initially (24 h); however, over time, more eggs were deposited in the area without cues. The walking behavior of *R. indica* was altered by the presence of predator cues, with a predominance of residence in areas without predator cues. No behavioral changes were observed in the no-choice test. Based on our results, *R. indica* identified the cues of the predator *A. largoensis* and changed its behavior to reduce the risk of predation on its offspring. We clearly evidenced anti-predation behavior of *R. indica* to *A. largoensis*, the predator most associated with *R. indica*.

Keywords: predator cues, oviposition rate, recognition cues, anti-predator.

RESUMO - As interações predador-presa são experimentadas por todos os organismos no ambiente. A capacidade de um organismo de se defender e proteger sua prole está intimamente relacionada ao sucesso evolutivo da espécie. Essa interação é moldada por processos de adaptação e seleção. Neste estudo, examinamos as respostas de *Raoiella indica* ao risco de predação usando pistas indiretas do predador *Amblyseius largoensis*. Avaliamos os efeitos do risco de predação nas taxas de oviposição (por 96 h) e parâmetros comportamentais da caminhada (distância percorrida, tempo de repouso, velocidade média e tempo de residência) de *R. indica* usando testes com e sem chance de escolha em arenas. Nos testes de oviposição sem chance de escolha, a presença de pistas de predadores reduziu pela metade a taxa de oviposição de *R. indica*. No teste de oviposição com escolha, a presença de pistas não alterou o número de ovos depositados inicialmente (24 h); no entanto, ao longo do tempo, mais ovos foram depositados na área sem pistas. O comportamento de caminhada de *R. indica* foi alterado pela presença de pistas de predadores, com predominância de residência em áreas sem pistas de predadores. Não foram observadas alterações comportamentais no teste sem escolha. Com base em nossos resultados, *R. indica* identificou as pistas do predador *A. largoensis* e mudou seu comportamento para reduzir o risco de predação em sua prole. Evidenciamos claramente o comportamento anti-predação de *R. indica* para *A. largoensis*, o predador mais associado a *R. indica*.

Palavras-chave: pistas de predador, taxa de oviposição, pistas de reconhecimento, anti-predador.

Introduction

The maintenance of a species in the environment depends on its ability to survive and its strategies to resist and overcome environmental challenges. Challenges such as climate change, competition for food, and predation are part of the life cycle of species and act as pressures for the selection of traits that help organisms adapt to adversities (Fox and Vasseur 2008; Hoffmann and Sgrò 2011). An example of these adaptations is seen in the predator-prey evolutionary process, with more efficient predation and antipredation strategies being selected. Strategies for predation and antipredation involve energy costs (Magnhagen 1991); therefore, it is natural that organisms adapt to assess the cost benefit and the level of risk to which they are exposed. For example, it is common for predators to opt for resources that require less energy (e.g., preference for consuming eggs over active stages) (Carrillo and Peña 2012a). On the other hand, prey adapt to assess the level of risk, thus, the stronger and clear the predation signal, the more energy the prey will expend to avoid predation (Helfman 1989; Lima and Bednekoff 1999).

Prey reduces the chances of being preyed upon by employing mechanisms that prevent encounters with predators and/or the continuation of predation (Brodie et al. 1991; Lindstedt et al. 2019; Sugiura 2020). Therefore, it is expected that the prey can recognize various signs of the presence of predators, such as excretions (Calvet et al. 2018), odors (Grostal and Dicke 1999; Ferrari et al. 2007), and remains of predation (Oku et al. 2003), which can alert about the presence of the predator. Prey avoid encounters with predators by using confined areas/shelters that limit/impair the predator's access (Michalska 2003; Oku and Yano 2007; Lima et al. 2012; Calvet et al. 2018) or by migrating (Grostal and Dicke 1999; Magalhães et al. 2002) and escaping (Humphreys and Ruxton 2019) to locations where they are less likely to encounter predators.

Apart from self-preservation, organisms have developed a series of care strategies for their offspring to ensure genetic continuity (Tallamy 1984; Wong et al. 2013). These strategies can be

expressed in the biological processes of reproduction, e.g., production of unviable eggs (Tigeros et al. 2017), extraction of chemical compounds from the host to protect oviposition (Eisner et al. 1996; Narberhaus et al. 2005; Opitz and Muller 2009), aggregation of eggs (Ruxton and Sherratt 2004), and the choice of place of oviposition, opting for places with lower predation risk (Stav et al. 1999; Lemos et al. 2010).

Several studies on tetranychids have been carried out in recent years, contributing to the understanding of predator-prey interactions in mites. In addition to being able to recognize predators through visual, vibratory, and chemosensory cues (Pallini et al. 1999; Azandémè-Hounmalon et al. 2016), these organisms can also differentiate between specialist and generalist predators (Pallini et al. 1999; Calvet et al. 2018). Associated with the ability to detect predators, anti-predation strategies used by these organisms have been reported, for example, migration to hosts with lower risk of predation (Magalhães et al. 2002; Choh and Takabayashi 2007), increased web production (Oku et al. 2003), and increased oviposition on the web (Horita et al. 2004; Lemos et al. 2010; Okada and Yano 2021). In addition, the aggregation behaviors of individuals result in a reduction in predation (Dittmann and Schausberger 2017). Studies on other groups of mites are still scarce, due to greater difficulty in handling and multiplying these organisms. Michalska (2003) studied eriophyids and observed a climbing behavior in trichomes by *Rhinophytoptus concinnus* Liro (Acari: Diptilomiopidae) which helps reduce the risk of predation in the quiescent phase. Calvet et al. (2018) observed a higher tendency of *Aceria guerreronis* Keifer (Acari: Eriophyidae) to seek shelter on coconut bracts when exposed to predator cues. Sudo and Osakabe (2013) reported an association between *Brevipalpus obovatus* Donnadieu (Acari: Tenuipalpidae) with trichomes of *Viburnum erosum* var. *punctatum* Franch. et Sav. to reduce the risk of egg predation.

In the present study, we evaluated the antipredation response of the herbivorous mite *Raoiella indica* Hirst (Acari: Tenuipalpidae), an important pest of palm trees (Melo et al. 2018; CABI 2020), on the predator cues of *Amblyseius largoensis* (Muma) (Acari: Phytoseiidae). This predator was used because of its frequent association with *R. indica* in several tropical regions of the world (Rodrigues et al. 2007; Peña et al. 2009; Carrillo et al. 2010; Carrillo et al. 2012b; Moraes et al. 2012; Peña et al. 2012; Carrillo et al. 2014; Barros et al. 2020). Antipredation responses were investigated by assessing the responses of *R. indica* to indirect cues from the predator *A. largoensis* in terms of oviposition rates for 96 h and choice of location with and without cues to oviposit. In addition, behavioral parameters of walking (distance walked, resting time, average speed, and residence time) in areas with and without predator cues were assessed.

Methods

Mite collection

Females of *R. indica* in the teliochrysalis stage (confirmed by the presence of the male in pre-copulatory guard behavior, in which the male guards the female until the moment of emergence to ensure copulation; Kane et al. 2012) as well as males were collected from *Roystonea oleracea* (Jacq.) O.F. Cook plants and confined in experimental units until female emergence and fertilization. The females were used in the experiment after their first oviposition (less than 24 h after oviposition). Initially, approximately 100 *A. largoensis* individuals were collected from coconut leaflets. After collection, the mites were reared in rearing units according to the methodology described by Galvão et al. (2007).

Oviposition of *R. indica* in the presence and absence of cues from the predator *A. largoensis*

Experimental unit: The experimental units consisted of a leaflet fragment of *R. oleracea* (2×2 cm), placed on foam (8 cm in diameter and 1 cm thick), which was placed in Petri dishes (9 cm in

diameter). The margins of the leaflets were covered with wet hydrophilic cotton to prevent mites from escaping (Fig. 1a).

Treatments: (1) control: arenas without cues by *A. largoensis*; (2) No-choice bioassay: arenas with cues by *A. largoensis*; (3) Choice bioassay (hemispheres with and without predator cues): arenas with cues by *A. largoensis*).

No-choice bioassay: In each experimental unit, 25 predators were deposited and left for 4 h for the deposition of cues (excretions and secretions). After 4 h, all predators were removed from the experimental unit. Subsequently, a fertilized *R. indica* female was released in the center of each experimental unit. A fragment of leaflet without cues from predator was used as control treatment. The oviposition of *R. indica* was evaluated 24 h, 48 h, 72 h, and 96 h after its release in the experimental unit. After each evaluation, the eggs were removed. Each female *R. indica* was considered one repetition, and a total of 20 repetitions were performed.

Choice Bioassay: The experimental unit was divided in half with a strip of wet hydrophilic cotton (Fig. 1b). Twenty-five predators were transferred and kept in one of the hemispheres for 4 h for cue deposition. After 4 h, the predators were removed carefully. Then, the cotton strip from the center was removed, and a fertilized adult *R. indica* female was released in the center of the experimental unit. The number of eggs laid by *R. indica* in each hemisphere (with or without cues) was evaluated at 24 h, 48 h, 72 h, and 96 h after confinement. After each evaluation, the eggs were removed. Each female constituted one repetition, with 24 repetitions performed.

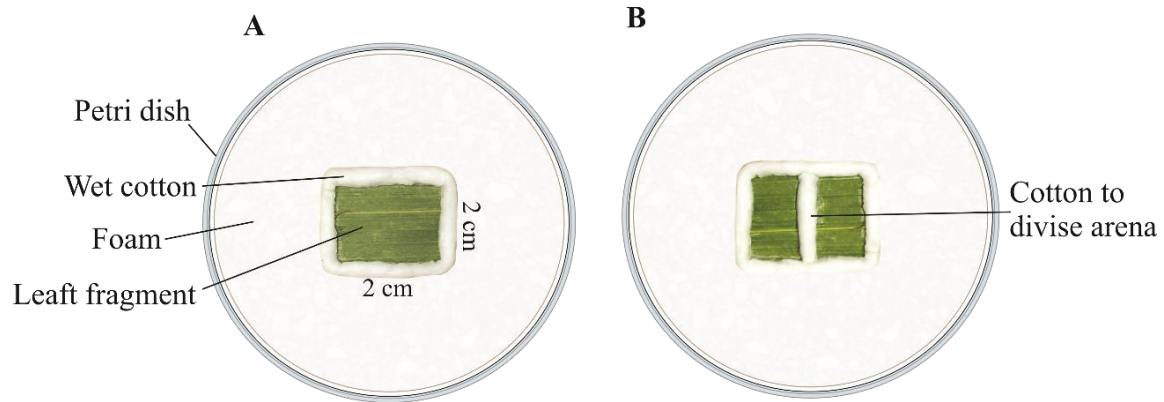


Fig. 1 Experimental unit “Oviposition of *R. indica* in the presence and absence of cues from the predator *A. largoensis*.” **A:** Experimental unit with no choice. **B:** Experimental unit with choice

Walking behavior of *R. indica* in the presence and absence of cues by the predator *A. largoensis*

Experimental unit: The experimental unit was adapted from Calvet et al. (2018) and consisted of a glass unit (18×18 mm), on which a ring formed by 3.5% agar water was deposited, delimiting a circular area of 13 mm in diameter (Fig. 2a).

Treatments: (1) control: arenas without cues by *A. largoensis*; (2) No-choice bioassay: arenas with cues by *A. largoensis*; (3) Choice bioassay (hemispheres with and without predator cues): arenas with cues by *A. largoensis*).

No-choice bioassay: The deposition of the cues was carried out by releasing and confining 20 predators on the glass (18×18 mm) for 4 h. After 4 h, all the predators were removed. Glass was used to confect the experimental units. After the deposition of the cues, the experimental unit was placed under a video recording system connected to a computer (ViewPoint Life Sciences, Montreal, Quebec, Canada), and one *R. indica* female was released in the center of the experimental unit. A glass without *A. largoensis* cues was used for the control treatment. Walking

behavior was recorded for 10 min, and the parameters recorded for each mite were distance traveled (mm), resting time (s), and average walking speed (mm/s). Each female constituted one repetition, and 20 repetitions were performed per treatment.

Choice bioassay: The center of the experimental unit was divided into two hemispheres using a strip of wet hydrophilic cotton (Fig. 2b). Twenty predators were transferred and kept in one of the hemispheres for 4 h for cue deposition. After 4 h, all predators and the cotton that divided the arena were removed. The experimental procedure was similar to that of the no-choice bioassay. Each female constituted one repetition, with 20 repetitions per treatment.

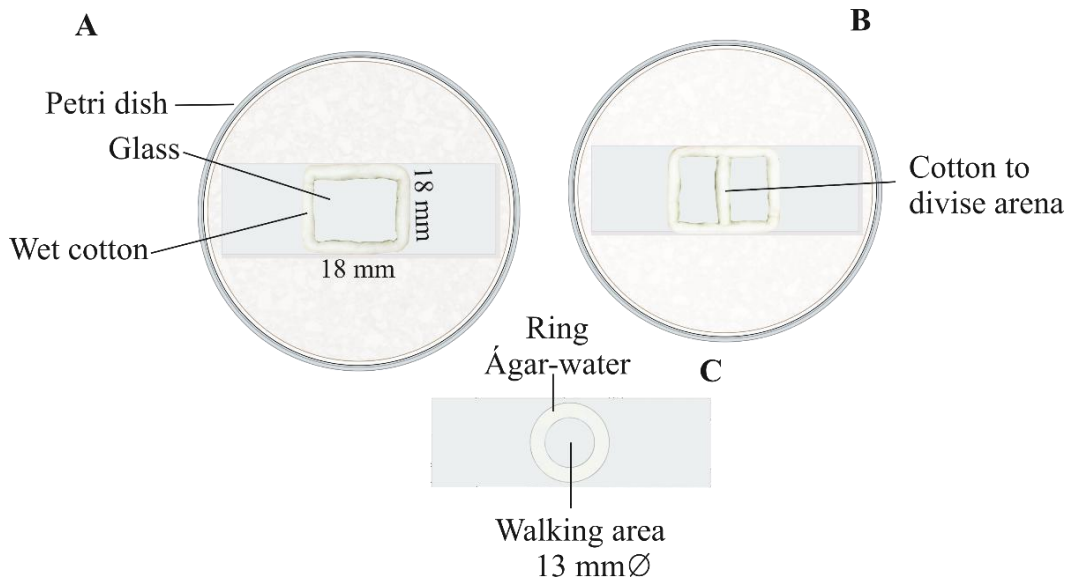


Fig. 2 Experimental unit “Walking behavior of *R. indica* in the presence of cues of the predator *A. largoensis*.” **A**: production of No-choice bioassay. **B**: production of Choice bioassay. **C**: experimental unit that was brought to the Viewpoint

Statistical analysis

The number of eggs per *R. indica* female on each evaluation day in the presence and absence of predator cues in the no-choice and choice bioassays were analyzed using generalized linear

models with Wilks' lambda indicator for both isolated factors (effect of the presence of cues and time) and for the interaction between factors (SAS Institute 2008).

Behavioral parameters (total walking distance, resting time, and average walking speed) evaluated in the no-choice bioassay in the presence and absence of predator cues were analyzed using multivariate analysis of variance (Proc MANOVA, SAS Institute 2008). The residence time of *R. indica* in each region of the arena (with or without predator cues) in the choice experiment was compared using a chi-squared bioassay.

Results

In the no-choice bioassay, the cues affected the oviposition of *R. indica* ($F_{1,38} = 42.17$; $P < 0.001$) with increased oviposition in the absence of predator cues throughout the evaluation period ($F_{3,114} = 97.33$; $P < 0.0001$) (Fig. 3A). In the choice bioassay, no difference was initially detected in the number of eggs deposited in the areas with and without cues. However, over time, the number of eggs increased in both areas ($F_{3,138} = 17.98$; $P < 0.0001$), being more expressive in the area without cues; thus, in the last evaluation, an increased number of eggs was detected (more than double) ($F_{1,46} = 9.85$; $P = 0.003$) (Fig. 3B).

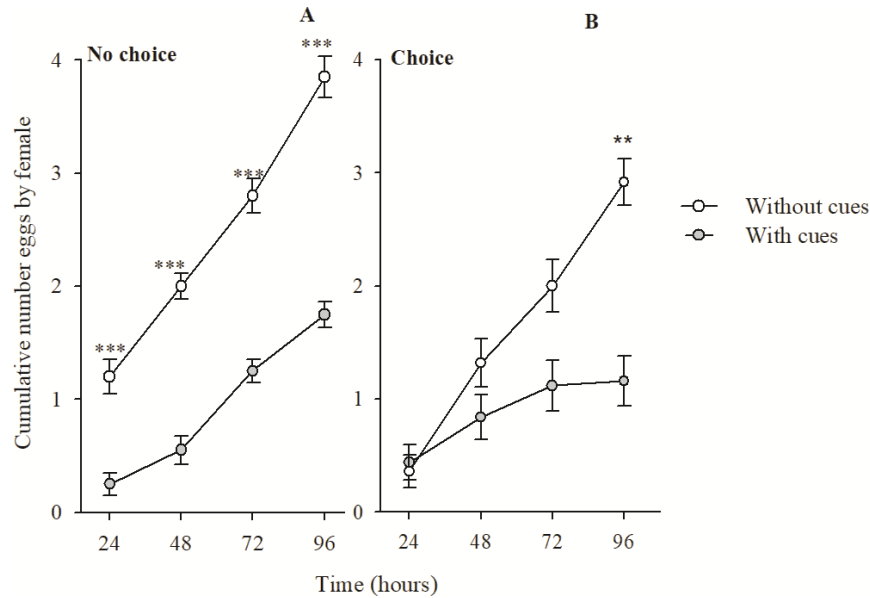
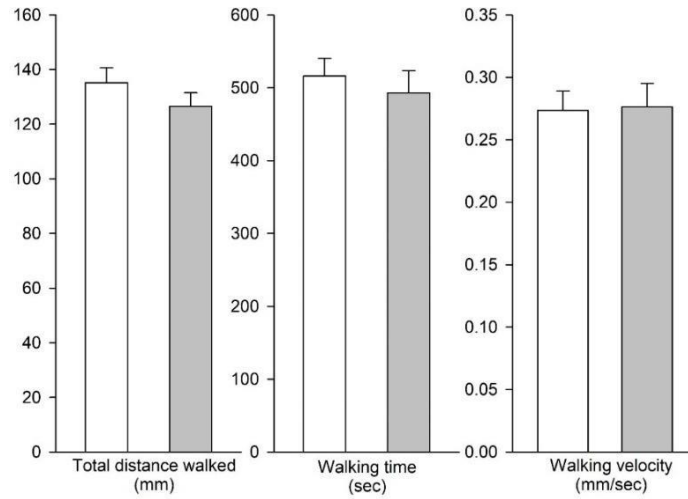


Fig. 3 Number of eggs produced by *R. indica* in areas with and without *A. largoensis* cues in four evaluations occurring at 24, 48, 72 and 96 h. **A:** No-choice oviposition bioassay: the white circle represents the untracked treatment of *A. largoensis* and the gray circle represents the cued treatment of *A. largoensis*. **B:** chance-of-choice oviposition bioassay: the white circle represents the untracked treatment of *A. largoensis* and the gray circle represents the cued treatment of *A. largoensis*. *** P < 0.0001, **P < 0.05

The behavioral parameters of walking (total walking distance, walking duration, and average walking speed) of *R. indica* were not affected by the presence or absence of predator cues when subjected to no-choice treatments (Wilks' lambda = 0.91; $F = 1.10$, $df = 3.36$; $P = 0.36$) (Fig. 4A). In the choice treatment, *R. indica* remained longer in the hemisphere without predator cues than in the region with predator cues ($\chi^2 = 15.92$, $df = 1$, $P < 0.001$) (Fig. 4B).

A



B

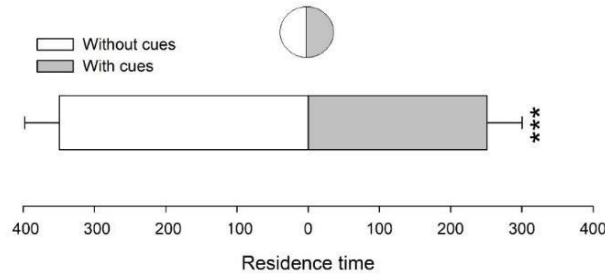


Fig. 4 Walking behavior of *R. indica* in the presence of *A. largoensis* predator cues. **A**: no-choice walking bioassay behavioral parameters. The white bar represents the trackless treatment of *A. largoensis* and the gray bar represents the tracked treatment of *A. largoensis*. **B**: choice of walking bioassay behavioral parameters. The white bar represents the trackless treatment of *A. largoensis* and the gray bar represents the tracked treatment of *A. largoensis*.

Discussion

Predator-prey interactions are among the main factors in the evolutionary process of species (Abrams 2000). Prey and predators are in a constant process of co-evolution, adaptation, and

selection of characteristics that contribute to their survival and the perpetuation of the species. In the present study, we investigated the response of *R. indica* to cues from the predator *A. largoensis*. Our results showed: (1) reduced oviposition of *R. indica* when exposed to predator cues; (2) *Raoiella indica* preferred oviposition in areas without *A. largoensis* cues; (3) no change in the mobility of *R. indica* (walking distance, duration, and speed) when exposed to predator cues in the no-choice bioassay; (4) reduction of the residence time of *R. indica* in areas with cues from the predator *A. largoensis*.

Antipredation strategies are an important mechanism for species to protect themselves from predators, and this response varies depending on the species and type of exposure. Studies have shown reduction in the oviposition rate (Ferrari and Schausberger 2013; Li and Zang 2019) or changes in the incubation duration of eggs (Montserrat et al. 2007; Sudo and Osakabe 2013). The response of *R. indica* to the risk of predation was expressed with a drastic reduction in the oviposition rate, particularly during the first 48 h of evaluation, both in the choice and no-choice treatments (Fig. 3).

In the no-choice treatment, when *R. indica* females were confined in arenas with predator cues, oviposition was severely affected over 96 h of experimentation. In the 96-h evaluation of the control treatment, females laid an average of 3.85 eggs, while in the treatment with *A. largoensis* cues they laid an average of 1.75 eggs (Fig. 3A). The *A. largoensis* cues affected the oviposition of *R. indica* significantly, thus suggesting that *R. indica* can identify cues that represent strong predation risk signals (no-choice bioassay), as the effect lasted for at least 96 h. In the no-choice bioassay, it was evident that the deposition of cues acted as an alert for the indirect presence of the predator; such cues may contain excreta (Calvet et al. 2018), odors (Grostal and Dicke 1999), and/or debris from predation (Oku et al. 2003). *Amblyseius largoensis* is the most reported predator species associated with *R. indica* in coconuts worldwide (Rodrigues et al. 2007; Peña et

al. 2009; Carrillo et al. 2010; Carrillo et al. 2012; Moraes et al. 2012; Peña et al. 2012; Carrillo et al. 2014; Barros et al. 2020). Several studies have shown different antipredation responses according to exposure to specialist and generalist predators. Jacobsen et al. (2016) showed a difference in the fecundity of *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) eggs in the presence of cues from generalist and specialist predators, with greater stress exhibited in response to cues from the latter. Therefore, with the strong association between *R. indica* and *A. largoensis*, besides this in the absence of a specialist predator, *A. largoensis*, a generalist, may represent a strong risk of predation for *R. indica*.

In the environment, predators and prey interact directly and indirectly; in the present study, the treatment involving predator cues in the arena, approaches natural scenarios, in which there are areas with greater or lesser risk of predation. The choice of the oviposition site is shaped by several factors, such as availability of food resources (Jenkins et al. 1992) and the presence of predators (Silberbush and Blaustein 2011). In our tests, the oviposition rate of *R. indica* was affected, and *R. indica* was able to distinguish between areas containing *A. largoensis* cues from those that did not, thus reducing oviposition in areas with predator cues (Fig. 3B). Choosing a site with the lowest risk of predation is a strategy used to avoid encountering the predator that has been documented extensively in arthropods (Grostal and Dicke 1999 2000; Walzer and Schausberger 2011; Ferrari and Schausberger 2013; Hackl and Schausberger 2014; Freinschlag and Schausberger 2016; Jacobsen et al. 2016). Avoidance behavior in response to predator cues is expressed not only through egg laying behavior, but also through immobile stages (chrysalis), as in eriophyids, which can spend their vulnerable quiescent stage on top of trichomes (Michalska 2003), and tetranychids where the chrysalides are on the web.

It is interesting that although the presence of a cue affected *R. indica*, the oviposition rate in the choice bioassay decreased significantly only in the first 24 h. After 24 h, the females started

laying eggs in a rate similar to that of the control treatment, opting to lay eggs in a location without *A. largoensis* cues. This result is quite consistent with field conditions, because even at risk, the organism will not stop reproducing, but will choose an area with lower risk for its offspring. Therefore, the strategy used is to oviposit in locations that provide greater security. This is the case reported by Lemos et al. (2010), who studied the behavior of *Tetranychus evansi* Baker and Pritchard (Acari: Tetranychidae) when exposed to the presence of the predator *Phytoseiulus longipes* Evans (Acari: Phytoseiidae) and observed an increase in the deposition of eggs suspended in the web, which reduced egg predation. It is more likely that organisms have more than one antipredation strategy and these are related to the type and duration of exposure to predation risk. In addition to choosing an area with less predation risk, it can be assumed that *R. indica* has more strategies to protect its eggs, which have a longer exposure to risks owing to the longer incubation time (~ 7 days, Nusantara et al. 2017) than the eggs of Tetranychids (~ 2 days, Puspitarini et al. 2021). *Raoiella indica* exhibits egg aggregation behavior, as the female lays eggs in an area where another female has already laid eggs (personal observation). Aggregation is considered an antipredation strategy in several species (Beauchamp 2013). In mites, it has been documented that egg aggregation by females reduces the attack odds and increases the predator detection odds, when compared with females that lay their eggs in isolation (Dittmann and Schausberger 2017). Moreover, *R. indica* excretes a droplet at the tip of the dorsal setae (Di Palma et al. 2021), and adult females deposit droplets on their eggs (personal observation). Some hypotheses have been suggested about the function of this droplet, e.g., that it may exert repellent effects on predators.

The cue detection by *R. indica* was also evidenced in the experiment to evaluate its mobility parameters in response to *A. largoensis* cues. The results showed that there was no behavioral change in mobility owing to the presence of predator cues (Fig. 4A). Despite this being

a test in confinement, it could be suggested that *R. indica* does not use walking as an escape mechanism. Otsuki and Yano (2014) showed an increase in the frequency of dispersion and in the greater distance traveled by *Tetranychus kanzawai* Kishida (Acari: Tetranychidae) when exposed to the predator *Neoseiulus womersleyi* (Schicha) (Acari: Phytoseiidae). The non-escape behavior of *R. indica* could be attributed to its lower walking capacity when compared to that of the predator; therefore, the presence of the predator may not constitute a predation risk that energetically compensates for an escape process, such as dispersal. Furthermore, the literature shows that predation of *R. indica* at the adult stage is low, whereas it is higher at egg and immature stages (Carrillo et al. 2012; Peña et al. 2012). Therefore, we suggest that, as the adult phase is less vulnerable and less mobile (compared to the predator), the investment in defense strategies with high energy cost, such as dispersion, will be lower. In the treatment where *R. indica* could choose between areas with and without predator cues, it remained longer, in terms of resting and walking, in the area with no *A. largoensis* cues (Fig. 4B). This result demonstrates the ability of *R. indica* to recognize cues accurately and in a relatively short period of time (10 min), and is in agreement with the results of the oviposition bioassay, where *R. indica* exhibited higher oviposition rates on the area that did not contain *A. largoensis* cues.

It is possible that *R. indica* can assess the risk of predation by considering the potential risk and exhibiting an antipredation response proportional to the risk. *Raoiella indica* has a relatively long-life cycle (Gómez-Moya et al. 2017), with very vulnerable stages, so it likely possesses more than one antipredation strategy. In this study, we showed that *R. indica* responded in two ways, depending on the risk to which it was exposed; it avoided oviposition (when it was not presented with an option to oviposit on a location without predators) and chose a location with lower predation risk (when presented with the option to do so). Although many studies have examined predation risk behavior using web-producing mites (Tetranychids), there is a gap in the literature

regarding the predation risk behavior of non-web-producing mites which are likely to employ additional antipredation strategies.

Acknowledgment

This study was financed in part by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) - PROEX (Academic Excellence Program) 88882.183155/2018-01. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) (302604/2017-0) pelo financiamento da pesquisa.

Reference

Abrams PA (2000) The evolution of predator-prey interactions: theory and evidence. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 31:79-105. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.79>

Azandémè-Hounmalon GY, Torto B, Fiaboe KKM, Subramanian S, Kreiter S, Martin T (2016) Visual, vibratory, and olfactory cues affect interactions between the red spider mite *Tetranychus evansi* and its predator *Phytoseiulus longipes*. *J Pest Sci* 89:137-152. <https://doi.org/10.1007/s10340-015-0682-y>

Barros MEN, Lima DB, Mendes JA, Gondim Jr MGC, Melo JWS (2020) The establishment of an invasive pest mite, *Raoiella indica*, affects mite abundance and diversity on coconut plants. *Syst Appl Acarol* 25:881-894. <https://doi.org/10.11158/saa.25.5.9>

Beauchamp G (2013) Antipredator Ploys. In: *Social predation: how group living benefits predators and prey*, 1rd edn. Elsevier, New York, pp 65-108.

Brodie Jr ED, Formanowicz Jr DR, Brodie ED (1991) Predator avoidance and antipredator mechanisms: distinct pathways to survival. *Ethol Ecol Evol* 3:73-77. <https://doi.org/10.1080/08927014.1991.9525390>

CABI (2020) Invasive species compendium. *Raoiella indica*. Available in: <
<https://www.cabi.org/isc/datasheet/46792#todistribution> - Accessed: September 03 2020.

Calvet ÉC, Lima DB, Melo JWS, Gondim Jr MGC (2018) Chemosensory cues of predators and competitors influence search for refuge in fruit by the coconut mite *Aceria guerreronis*. *Exp Appl Acarol* 74:249-259. 10.1007/s10493-018-0233-3

Carrillo D, Pena JE (2012)a Prey-stage preferences and functional and numerical responses of *Amblyseius largoensis* (Acari: Phytoseiidae) to *Raoiella indica* (Acari: Tenuipalpidae). *Exp Appl Acarol* 57:361-372. <https://doi.org/10.1007/s10493-011-9488-7>

Carrillo D, Amalin D, Hosein F, Roda A, Duncan RE, Pena JE (2012)b Host plant range of *Raoiella indica* (Acari: Tenuipalpidae) in areas of invasion of the New World. *Exp Appl Acarol* 57:271-289. <https://doi.org/10.1007/s10493-011-9487-8>

Carrillo D, Hoy MA, Peña JE (2014) Effect of *Amblyseius largoensis* (Acari:Phytoseiidae) on *Raoiella indica* (Acari: Tenuipalpidae) by predator exclusion and predator release techniques. *Fla Entomol* 97:256-261. <https://doi.org/10.1653/024.097.0134>

Carrillo D, Peña JE, Hoy MA, Frank JH (2010) Development and reproduction of *Amblyseius largoensis* (Acari: Phytoseiidae) feeding on pollen, *Raoiella indica* (Acari: Tenuipalpidae), and other microarthropods inhabiting coconuts in Florida, USA. *Exp Appl Acarol* 52:119-129. <https://doi.org/10.1007/s10493-010-9360-1>

Choh Y, Takabayashi J (2007) Predator avoidance in phytophagous mites: response to present danger depends on alternative host quality. *Oecologia* 151:262-267. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0590-1>

Choh Y, Uefune M, Takabayashi J (2010) Predation-related odours reduce oviposition in a herbivorous mite. *Exp Appl Acarol* 50:1-8. <https://doi.org/10.1007/s10493-009-9277-8>

Di Palma A, Beard JJ, Bauchan GR, Ochoa R, Seeman OD, Kitajima EW (2021) Dorsal setae in *Raoiella* (Acari: Tenuipalpidae): Their functional morphology and implication in fluid secretion. *Arthropod Struct Dev* 60:101023. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2020.101023>

Dittmann L, Schausberger P (2017) Adaptive aggregation by spider mites under predation risk. *Sci Rep* 7:10609. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-10819-8>

Eisner T, Attygalle AB, Conner WE, Eisner M, MacLeod E, Meinwald J (1996) Chemical egg defense in a green lacewing (*Ceraeochrysa smithi*). *Proc Natl Acad* 93:3280-3283. <https://doi.org/10.1073/pnas.93.8.3280>

Ferrari MCF, Schausberger P (2013) From repulsion to attraction: species-and spatial context-dependent threat sensitive response of the spider mite *Tetranychus urticae* to predatory mite cues. *Naturwissenschaften* 100:541-549. <https://doi.org/10.1007/s00114-013-1050-5>

Ferrari MC, Messier F, Chivers DP (2007) Variable predation risk and the dynamic nature of mosquito antipredator responses to chemical alarm cues. *Chemoecology* 17:223-229. <https://doi.org/10.1007/s00049-007-0380-1>

Freinschlag J, Schausberger P (2016) Predation risk-mediated maternal effects in the two-spotted spider mite, *Tetranychus urticae*. *Exp Appl Acarol* 69:35-47. <https://doi.org/10.1007/s10493-016-0014-9>

Fox JW, Vasseur DA (2008) Character convergence under competition for nutritionally essential resources. *The Am. Nat* 172:667-680. <https://doi.org/10.1086/591689>

Galvão AS, Gondim MGC, Moraes GJ, Oliveira JVD (2007) Biologia de *Amblyseius largoensis* (Muma) (Acari: Phytoseiidae), um potencial predador de *Aceria guerreronis* Keifer (Acari: Eriophyidae) em coqueiro. *Neo entom* 36:465-470. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2007000300016>

Gómez-Moya CA, Lima TP, Morais EG, Gondim MGC, Moraes GJ (2017) Hosts of *Raoiella indica* Hirst (Acari: Tenuipalpidae) native to the Brazilian Amazon. *J Agric Sci* 9:86-94. <https://doi.org/10.5539/jas.v9n4p86>

Grostal P, Dicke M (1999) Direct and indirect cues of predation risk influence behavior and reproduction of prey: a case for acarine interactions. *Behav Ecol* 10:422-427. <https://doi.org/10.1093/beheco/10.4.422>

Grostal P, Dicke M (2000) Recognising one's enemies: a functional approach to risk assessment by prey. *Behav Ecol Sociobiol* 47:258-264. <https://doi.org/10.1007/s002650050663>

Gyuris E, Szép E, Kontschán J, Hettyey A, Tóth Z (2017) Behavioural responses of two-spotted spider mites induced by predator-borne and prey-borne cues. *Behav processes* 144:100-106. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2017.09.002>

Hackl T, Schausberger P (2014) Learned predation risk management by spider mites. *Front Ecol Evol* 2:1-7. <https://doi.org/10.3389/fevo.2014.00058>

Helfman GS (1989) Threat-sensitive predator avoidance in damselfish-trumpetfish interactions. *Behav Ecol Sociobiol* 24:47-58. <https://doi.org/10.1007/BF00300117>

Horita M, Chittenden AR, Sato Y, Saito Y (2004) Function of the web box as an anti-predator barrier in the spider mite, *Schizotetranychus recki*. *J Ethol* 22:105-108. <https://doi.org/10.1007/s10164-003-0101-3>

Hoffmann AA, Sgrò CM (2011) Climate change and evolutionary adaptation. *Nature* 470:479-485. <https://doi.org/10.1038/nature09670>

Humphreys RK, Ruxton GD (2019) Dropping to escape: a review of an under-appreciated antipredator defence. *Bio Reviews* 94:575-589. <https://doi.org/10.1111/brv.12466>

Jacobsen SK, Alexakis I, Sigsgaard L (2016) Antipredator responses in *Tetranychus urticae* differ with predator specialization. *J Appl Entomol* 140:228-231. <https://doi.org/10.1111/jen.12275>

Janssens L, Stoks R (2013) Predation risk causes oxidative damage in prey. *Biol Lett* 9:20130350. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2013.0350>

Jenkins B, Kitching RL, Pimm SL (1992) Productivity, disturbance and food web structure at a local spatial scale in experimental container habitats. *Oikos* 65:249-255. <https://doi.org/10.2307/3545016>

Kane EC, Ochoa R, Mathurin G, Erbe EF, Beard JJ (2012) *Raoiella indica* (Acari: Tenuipalpidae): an exploding mite pest in the neotropics. *Exp Appl Acarol* 57:215-225. <https://doi.org/10.1007/s10493-012-9541-1>

Lemos F, Sarmiento RA, Pallini A, Dias CR, Sabelis MW, Janssen A (2010) Spider mite web mediates anti-predator behaviour. *Exp Appl Acarol*, 52:1-10. <https://doi.org/10.1007/s10493-010-9344-1>

Li GY, Zhang ZQ (2019) Development, lifespan and reproduction of spider mites exposed to predator-induced stress across generations. *Biogerontology* 20:871-882. <https://doi.org/10.1007/s10522-019-09835-0>

Lima DB, Melo JWS, Gondim Jr MGC, Moraes GJ (2012) Limitations of *Neoseiulus baraki* and *Proctolaelaps bickleyi* as control agents of *Aceria guerreronis*. *Exp Appl Acarol* 56:233-246. <https://doi.org/10.1007/s10493-012-9515-3>

Lima SL, Bednekoff PA (1999) Temporal variation in danger drives antipredator behavior: the predation risk allocation hypothesis. *Am Nat* 153:649-659. <https://doi.org/10.1086/303202>

Lindstedt C, Murphy L, Mappes J (2019) Antipredator strategies of pupae: how to avoid predation in an immobile life stage? *Philos Trans R Soc B* 374:20190069. <https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0069>

Magalhães S, Janssen A, Hanna R, Sabelis MW (2002) Flexible antipredator behaviour in herbivorous mites through vertical migration in a plant. *Oecologia* 132:143-149. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-0950-4>

Magnhagen C (1991) Predation risk as a cost of reproduction. *Trends Ecol Evol* 6:183- 186. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(91\)90210-O](https://doi.org/10.1016/0169-5347(91)90210-O)

Melo JWS, Navia D, Mendes JA, et al (2018) The invasive red palm mite, *Raoiella indica* Hirst (Acari: Tenuipalpidae), in Brazil: range extension and arrival into the most threatened area, the Northeast Region. *Int J Acarol* 44:146-149. <https://doi.org/10.1080/01647954.2018.1474945>

Michalska K (2003) Climbing of leaf trichomes by eriophyoid mites impedes their location by predators. *J Insect Behav* 16:833-844. <https://doi.org/10.1023/B:JOIR.0000018323.55232.31>

Montserrat M, Bas C, Magalhães S, Sabelis MW, Roos AM, Janssen A (2007) Predators induce egg retention in prey. *Oecologia* 150:699-705. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0527-8>

Moraes GJ, Castro TMM, Kreiter S, Quilici S, Gondim Jr MGC, De Sà LAN (2012) Search for natural enemies of *Raoiella indica* Hirst in La Réunion Island (Indian Ocean). *Acarologia* 52:129-134. <https://doi.org/10.1051/acarologia/20122043>

Narberhaus I, Zintgraf V, Dobler S (2005) Pyrrolizidine alkaloids on three trophic levels—evidence for toxic and deterrent effects on phytophages and predators. *Chemoecology* 15:121– 125. <https://doi.org/10.1007/s00049-005-0302-z>

Nusantara, A., Trisyono, Y. A., Suputa, S., & Martono, E. (2017). Biology of Red Palm Mite, *Raoiella indica*, on different coconut varieties. *Jurnal Perlindungan Tanaman Indonesia*, 21(1), 23-29. <https://doi.org/10.22146/jpti.16635>

Okada S, Yano S (2021) Oviposition-site shift in phytophagous mites reflects a trade-off between predator avoidance and rainstorm resistance. *Bio Lett* 17:20200669. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2020.0669>

Oku K, Yano S (2007) Spider mites (Acari: Tetranychidae) deform their host plant leaves: an investigation from the viewpoint of predator avoidance. *Ann Entomol Soc Am* 100:69-72. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2007\)100\[69:SMATDT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2007)100[69:SMATDT]2.0.CO;2)

Oku K, Yano S, Osakabe M, Takafuji A (2003) Spider mites assess predation risk by using the odor of injured conspecifics. *J Chem Ecol* 29:2609-2613. <https://doi.org/10.1023/A:1026395311664>

Opitz SE, Müller C (2009) Plant chemistry and insect sequestration. *Chemoecology* 19:117. <https://doi.org/10.1007/s00049-009-0018-6>

Otsuki H, Yano S (2014) Predation risk increases dispersal distance in prey. *Naturwissenschaften* 101:513-516. <https://doi.org/10.1007/s00114-014-1181-3>

Pallini A, Janssen A, Sabelis MW (1999) Spider mites avoid plants with predators. *Exp Appl Acarol* 23:803-815. <https://doi.org/10.1023/A:1006266232714>

Peña JE, Rodrigues JCV, Roda A, Carrillo D, Osborne LS (2009) Predator-prey dynamics and strategies for control of the red palm mite (*Raoiella indica*) (Acari: Tenuipalpidae) in areas of invasion in the Neotropics. *Proceedings of the 2nd Meeting of IOBC/WPRS, Work Group Integrated Control of Plant Feeding Mites. Florence, Italy 9-12 March 2009. pp 69–79*

Peña JE, Bruin J, Sabelis MW (2012) Biology and control of the red palm mite, *Raoiella indica*: an introduction. *Exp Appl Acarol* 57:211-213. <https://doi.org/10.1007/s10493-012-9569-2>

Puspitarini, R. D., Fernando, I., Rachmawati, R., Hadi, M. S., & Rizali, A. (2021). Host plant variability affects the development and reproduction of *Tetranychus urticae*. *International Journal of Acarology*, 47(5), 381-386. <https://doi.org/10.1080/01647954.2021.1915377>

Rodrigues JCV, Ochoa R, Kane EC (2007) First report of *Raoiella indica* Hirst (Acari: Tenuipalpidae) and its damage to coconut palms in Puerto Rico and Culebra Island. *Int J Acarol* 33:3-5. <https://doi.org/10.1080/01647950708684493>

Ruxton GD, Sherratt T, Speed MP (2004) Avoiding Attack after detection. In: Ruxton GD, Sherratt T, Speed MP (eds) *Avoiding Attack: The Evolutionary Ecology of Crypsis, Warning Signals, and Mimicry*, 1rd edn. Oxford University Press, Oxford pp 51-68

Silberbush A, Blaustein L (2011) Mosquito females quantify risk of predation to their progeny when selecting an oviposition site. *Funct Ecol* 25:1091-1095. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2011.01873.x>

Stav G, Blaustein L, Margalith J (1999) Experimental evidence for predation risk sensitive oviposition by a mosquito, *Culiseta longiareolata*. *Ecol Entomol* 24:202-207. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.1999.00183.x>

Sudo M, Osakabe M (2013) Stellate hairs on leaves of a deciduous shrub *Viburnum erosum* var. *punctatum* (Adoxaceae) effectively protect *Brevipalpus obovatus* (Acari: Tenuipalpidae) eggs from the predator *Phytoseius nipponicus* (Acari: Phytoseiidae). *Exp Appl Acarol* 60:299-311. <https://doi.org/10.1007/s10493-012-9648-4>

Sugiura S (2020) Predators as drivers of insect defenses. *Entomol Sci* 23:316-337. <https://doi.org/10.1111/ens.12423>

Tallamy DW (1984) Insect parental care. *BioScience* 34:20-24. <https://doi.org/10.2307/1309421>

Tigreros N, Norris RH, Wang EH, Thaler JS (2017) Maternally induced intraclutch cannibalism: an adaptive response to predation risk? *Ecol Lett* 20:487-494.
<https://doi.org/10.1111/ele.12752>

Walzer A, Schausberger P (2011) Threat-sensitive anti-intraguild predation behaviour: maternal strategies to reduce offspring predation risk in mites. *Anim Behav* 81:177-184.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.09.031>

Wong JW, Meunier J, Koelliker M (2013) The evolution of parental care in insects: the roles of ecology, life history and the social environment. *Ecol Entomol* 38:123-137.
<https://doi.org/10.1111/een.12000>

CAPITULO 5

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Na natureza, as fronteiras não são puramente um espaço geográfico delimitado em um mapa, mas sim ecossistemas que envolvem o nicho explorado por cada espécie, abrangendo o espaço que esta necessita para alimentação, reprodução e suas interações. A movimentação das espécies no ambiente é motivada e frejada por diversos fatores ambientais (bióticos e abióticos), portanto a capacidade de adaptação à novos ambientes é inerente aos indivíduos bem como a resistência que o ambiente apresenta a inserção de novos organismos. A ação antrópica transcende esses fenômenos naturais de mobilidade dos organismos pois a decisão por dispersar e a escolha do local passa a ser motivada não pela procura de alimento, parceiros ou por melhor condições ambientais, mas sim pelo movimento humano. A introdução de organismos exóticos vem sendo objeto de estudos nas últimas décadas com observações e quantificação dos impactos ecológicos e financeiros com a introdução de espécies pragas.

Nesta tese foi estudado o efeito da introdução do um ácaro exótico *R. indica* na América, através de diversas observações de campo, formulando-se a hipótese de que *R. indica* poderia deslocar espécies nativas em função das elevadas populações verificadas no continente americano em relação a o hemisfério oriental e pela simultânea dificuldade de encontrar uma espécie nativa da América (*O. pratensis*) que era comum em coqueiro. Ao fazer uma breve análise das espécies supracitadas, *O. pratensis* é uma espécie competidora dominante, por ter superioridade na sua capacidade reprodutiva, delimitação territorial pela produção de teia, maior tamanho corporal, maior mobilidade, entretanto, *R. indica* é a espécie mais abundante atualmente em coqueiro. Portanto, testamos se as espécies competem por alimento, se tem a reprodução afetada pela

presença da outra. Os resultados mostraram que apesar de *R. indica* se beneficiar da presença de *O. pratensis*, este mantém suas características, sendo menos afetado na competição por recurso. Isto nos levou a pensar como essas espécies interagem na presença de uma terceira, ou seja, um predador. Assim, foi testado como as três espécies interagem através da predação. Nossos dados mostram que o predador *Amblyseius largoensis* mantém suas características biológicas com ambas as presas, entretanto, mesmo se alimentando de *R. indica* mantém preferência pela presa nativa *O. pratensis* (diferente do proposto pelo condicionamento pre-imaginal).

Os dados gerados nesta tese dão suporte ao observado em campo e aos trabalhos de levantamento que mostram que na presença de *R. indica* tem aumento da população de *A.largoensis* e redução da abundância e riqueza de outras espécies de ácaros. Concluimos que *R. indica* é uma espécie dominante, com alto risco de deslocamento das espécies nativas da América. A introdução de *R. indica* foi primeiramente relatada em 2004 na Martinica, e passados quase 20 anos desta introdução seria interessante novas pesquisas na região para constatar os efeitos de longo prazo e como está a regulação das espécies no local. Neste trabalho foram respondidas as perguntas propostas, e mais outras foram levantadas.