



Consórcio de Bio - Educação

Universidade Lúrio, Universidade Zambeze, Instituto Superior Politécnico de Manica
Parque Nacional da Gorongosa e Universidade de Lisboa

Programa de Mestrado em Biologia de Conservação

RIQUEZA ESPECÍFICA DE GAFANHOTOS E SEU PAPEL NAS SAVANAS DO PARQUE NACIONAL DA GORONGOSA

MÁRCIO MANUEL TOMÁS

Dissertação apresentada ao Programa de Mestrado em Biologia de Conservação como
requisito para a obtenção do título de Mestre em Biologia da Conservação

Supervisores: Prof^a Doutora Tara Joy Massad

Prof. Doutor Piotr Naskrecki

Chitengo, 2020



Consórcio de Bio -Educação

Universidade Lúrio, Universidade Zambeze, Instituto Superior Politécnico de Manica,
Parque Nacional da Gorongosa, Universidade de Lisboa

Programa de Mestrado em Biologia de Conservação

RIQUEZA ESPECÍFICA DE GAFANHOTOS E SEU PAPEL NAS SAVANAS DO PARQUE NACIONAL DA GORONGOSA

MÁRCIO MANUEL TOMÁS

Dissertação apresentada ao Programa de Mestrado em Biologia de Conservação como
requisito para a obtenção do título de Mestre em Biologia da Conservação

Aprovada por

(supervisor)

(co-supervisor)

_____ (Coordenador do Consórcio)

Parque Nacional da Gorongosa, 27 março 2020

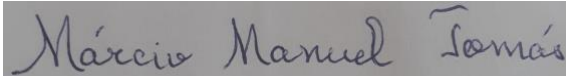
Declaração de Honra

Declaro, por minha honra, que o presente trabalho acadêmico foi elaborado por mim próprio. Não se recorreu a quaisquer outras fontes, para além das indicadas, e todas as formulações e conceitos usados, quer adotados literalmente ou adaptados a partir das suas ocorrências originais (em fontes impressas, não impressas ou na internet), se encontram adequadamente identificados e citados, com observância das convenções do trabalho académico em vigor.

Mais declaro que esta tese não foi apresentada, para efeitos de avaliação, a qualquer outra entidade ou instituição, para além das directamente envolvidas na sua elaboração, e que os conteúdos das versões impressa e eletrónica são inteiramente coincidentes.

Declaro, finalmente, encontrar-me ciente de que a inclusão, neste texto, de qualquer falsa declaração terá consequências legais.

Márcio Manuel Tomás



Dedicatória

Dedico este trabalho primeiramente a Deus, por ser Onnipotente e Onnipresente, dono do meu ser, meu guia e meu consolo em todos momentos da minha humilde vida.

Dedico aos meus pais Manuel Mapanta Tomás e Cilda da Conceição Tomás e minha esposa Evangelina de Fátima, que de forma clara e firme demonstraram total apoio, não medindo quaisquer esforços para que eu engrenasse por esta jornada que hoje termina.

Dedico ainda este trabalho a minha filha Marlícia da Conceição Marmato, aos meus irmãos Inês da Conceição e Maxwell da Conceição, bem como aos restantes membros da família que pretendam trilhar pelos mesmos caminhos, que usem este trabalho como fonte de inspiração e desafiem-se a alcançar “voos mais altos.”

Agradecimentos

Como diria um ditado: “não há sucesso sem sacrifício”!

Ao longo dos últimos meses vários desafios foram experimentados, aliados a perseverança e crença melhoraram o meu sentido da vida e com isso foi possível alcançar a glória.

Dito isto, resta-me agradecer:

À Professora Doutora Tara Massad, pelos ensinamentos e sugestões exímias, a roçar a perfeição de tão exigentes. Desde a concepção da pesquisa, passando pelos incentivos nas caminhadas sobre o sol intenso da planície de inundação, pela confiança na orientação ao longo de todo o processo que permitiram ultrapassar os diversos obstáculos que surgiam ao longo da jornada, aqui vai o meu MUITO OBRIGADO!

Ao Professor Doutor Piotr Naskrecki, para mim um génio da conservação, pela facilidade e afinco na qual trata todos assuntos inerentes a biodiversidade, especialmente os insectos, pela sua total disponibilidade em apoiar tanto na orientação bem como nas metodologias de campo, dando sempre sugestões úteis para a realização de uma melhor pesquisa. Não deixando de lado o apoio inestimável (a paciência em analisar cada um dos mais de 400 espécimens) na identificação dos gafanhotos por mim colectados. Foi magnífico trabalhar consigo!

Ao Professor Marc Stalmans, pela sua enorme paciência e disponibilidade em apoiar tanto na identificação de gramíneas como na estimativa de cobertura das áreas de pastagens no Parque.

A primeira turma de mestrado em Biologia de Conservação, autodenominada G12, pela relação de companheirismo, amizade e irmandade demonstrados ao longo dos dois anos do Programa.

Aos membros da “Coalition”, pela cumplicidade e apoio incondicional em todos os momentos, de modo particular ao Victor Américo (Irmão para a vida), Clotilde Nhancale e Camilo António sempre disponíveis e verdadeiros companheiros de trincheira fazendo valer a célebre frase:

“No man left behind”, a vós o meu ETERNO RESPEITO E CONSIDERAÇÃO.

Ao Parque Nacional da Gorongosa, pela incrível oportunidade de fazer parte do grupo pioneiro de um mestrado dentro de uma área de conservação e poder interagir com a flora e fauna local, bem como com o enorme Staff que compõe cada sector de trabalho.

Aos técnicos do Departamento científico e corpo de fiscalização, que incansavelmente apoiaram tanto na realização dos trabalhos de campo bem como na assistência técnica nos diversos sectores de actividade. Agradecimento especial aos técnicos do laboratório zoológico Norina Vicente e Ricardo Guta, pelo imensurável apoio tanto no laboratório como no campo. Igualmente aos técnicos Laura Macamo, pelo apoio com o uso da balança de precisão e pela disponibilização de uma das salas de laboratório molecular para fins de concentração na escrita. Ana Gledis, Celina Dias e Tongai Castigo, pelo trabalho de campo e na identificação das espécies de gramíneas, bem como a Margarida Victor no apoio técnico na concepção de mapas. À todos que directa e/ou directamente fizeram com que fosse possível alcançar mais uma meta preciosa em minha vida, endereço o meu **MUITO OBRIGADO** do fundo do meu coração!

| Índice | Pág. |
|---|-------------|
| Declaração de Honra..... | iii |
| Dedicatória..... | iv |
| Agradecimentos | v |
| Capítulo I..... | 1 |
| 1. Introdução Geral | 1 |
| 1.1. Importância dos ortópteros nos ecossistemas | 1 |
| 1.2. A ecologia dos gafanhotos nas savanas | 4 |
| 1.3. Diversidade e padrões alimentares dos gafanhotos | 7 |
| 1.4. Análise da dieta e herbivoria dos gafanhotos | 10 |
| Capítulo II..... | 13 |
| Riqueza específica de gafanhotos e seu papel nas savanas do Parque Nacional da Gorongosa | 13 |
| 2.1. Introdução | 13 |
| 2.2. Metodologia | 16 |
| 2.2.1. Área de estudo..... | 16 |
| 2.2.2. Amostragem..... | 17 |
| 2.2.2.1. Riqueza de espécie de gafanhotos em quatro habitats de savana no PNG | 17 |
| 2.2.2.2. Densidade de gafanhotos no matagal aberto e na planície de inundação | 18 |
| 2.2.3. Identificação..... | 18 |
| 2.2.4. Comparação comunitária de gafanhotos nos quatro habitats..... | 18 |
| 2.2.5. Determinação de consumo por gafanhotos e o seu impacto como herbívoros nas savanas do PNG..... | 19 |
| 2.2.6. Consumo por comunidade de plantas | 22 |
| 2.3. Resultados | 23 |
| 2.3.1. Riqueza de gafanhotos em quatro habitats de savana no PNG..... | 23 |
| 2.3.2. Comparação comunitária de gafanhotos nos quatro habitats..... | 23 |
| 2.3.3. Densidade de gafanhotos nas paisagens do PNG | 23 |

| | | |
|--------|---|----|
| 2.3.4. | Quantidade de vegetação consumida por gafanhotos | 24 |
| 2.3.5. | Estimativa de consumo de gafanhotos por unidade de área | 25 |
| 2.4. | Discussão | 26 |
| 2.4.2. | Riqueza de espécies de gafanhotos em diferentes tipos de savana | 28 |
| 2.4.3. | Consumo de biomassa por gafanhotos nas savanas do PNG..... | 30 |
| 3. | Conclusões e Perspectivas | 32 |
| 4. | Bibliografia..... | 44 |

Lista de Tabelas

| | |
|---|----|
| Tabela 2.1. Média de número de indivíduos por réplica e número de réplicas por fase de desenvolvimento por cada espécie no estudo de consumo | 34 |
| Tabela 2.2. Espécies de gafanhotos encontrados nos quatro habitats de savana estudados no PNG. Savana aberta arbustiva (SA), savana aberta com solos sódicos (SS), matagal aberto e planície de inundação (PI) | 35 |
| Tabela 2.3. Similaridade estimada em pares de habitats com base no índice de Morisita. Savana aberta arbustiva (SA), savana com solos sódicos (SS), matagal aberto (MA) e planície de inundação (PI)..... | 37 |
| Tabela 2.4. Densidade de gafanhotos na planície de inundação (PI) e noutras paisagens (OP) | 38 |
| Tabela 2.5. Média de consumo por gafanhotos nos diferentes habitats: matagal aberto (MA), savana aberta arbustiva (SA), savana com solos sódicos (SS) e planície de inundação (PI). . | 39 |
| Tabela 2.6. Consumo estimado para o ciclo de vida de seis espécies de gafanhoto. | 40 |
| Tabela 2.7. Densidades médias de ninfas e adultos e estimativa de biomassa consumida | 41 |

Lista de Figuras

| | |
|---|----|
| Figura 2.1. Localização da área de estudo. | 42 |
| Figura 2.2. Gaiolas usadas no estudo de dieta dos gafanhotos. | 43 |

Lista de Abreviatura

% – Percentagem

°C – Graus centigrados

cm – Centímetro

g – Gramas

ha – Hectare

kg – Quilograma

m² – Metros quadrados

MA – Matagal Aberto

PI – Planície de Inundação

PNG – Parque Nacional da Gorongosa

SA – Savana Aberta Arbustiva

SS – Savana com Solos Sódicos

ton – Toneladas

Resumo

Os gafanhotos são diversos e altamente funcionais nos ecossistemas herbáceos, contribuindo para a produtividade dos ecossistemas como consumidor e como fonte de alimento para os níveis superiores das cadeias tróficas. Não obstante a importância dos gafanhotos como herbívoros, estudos sobre herbivoria em savanas africanas estão maioritariamente focados em mamíferos herbívoros. Com o actual declínio acentuado de ungulados, busca-se perceber se outros herbívoros são capazes de realizar as funções ecossistémicas por estes desempenhadas. O presente estudo buscou medir o consumo de gafanhotos dominantes numa savana e analisá-lo em relação ao consumo dos mamíferos. Além de precisar entender o papel ecológico de gafanhotos, igualmente escasseiam estudos que documentam a sua biodiversidade. O presente trabalho representa somente o segundo estudo ligado a riqueza de gafanhotos em Moçambique, e tinha como objectivo conhecer as espécies que ocorrem nas savanas do Parque Nacional da Gorongosa (PNG). Para tal, foram realizadas amostras gerais em quatro tipos de savana e colectas sistemáticas no matagal aberto e na planície de inundaç o. Os resultados apontaram para similaridades em tr s tipos de savana, de acordo com estrutura da vegeta o e composi o flor stica. Foram encontradas quatro fam lias, com 49 esp cies das quais duas s o novos registos para o PNG. Medidas de consumo foram baseados num estudo de dieta para ninfas e adultos de 16 esp cies alimentadas de *Urochloa mosambicensis* e *Echinochloa colona*. Os resultados obtidos demonstram que os gafanhotos possuem um papel importante na herbivoria das savanas e n o podem ser ignorados quando se busca entender o funcionamento de um ecossistema.

Palavras chave: biodiversidade, consumo, cria o, habitat, ecossistemas, insectos herb voros, ort ptera, savana, vegeta o

Abstract

Grasshoppers are a diverse group and play important roles in herbaceous ecosystems, contributing to productivity as consumers and as a food source for higher trophic levels. In spite of the importance of grasshoppers as herbivores, studies of herbivory in African savannas are largely focused on herbivorous mammals. Due to the present drastic decline in African ungulate populations, we need to understand if other herbivores are able to perform similar functions in ecosystems. We therefore undertook a controlled study of grasshopper consumption to compare the top-down effects of grasshoppers and mammalian herbivores. In addition to the need to understand the ecological role of grasshoppers, there is a need to better document their biodiversity. This work therefore also documents the diversity of grasshoppers in Gorongosa National Park and represents only the second study of grasshopper's richness in Mozambique. Grasshoppers were collected in four types of savannas in the park, and systematic collections were conducted in an area of open savanna and on the park's floodplain. Four families and 49 species were collected, two of which were new records for Gorongosa. Savannas similar in vegetation housed similar communities of grasshoppers. Consumption data were based on a diet study of nymphs and adults of 16 species fed on *Urochloa mosambicensis* and *Echinochloa colona*. Our results show that grasshoppers are important herbivores in savannas and cannot be ignored when trying to understand ecosystem functioning.

Keywords: biodiversity, consumption, rearing, habitat, ecosystem, insect herbivore, Orthoptera, savanna, vegetation

Capítulo I.

1. Introdução Geral

1.1. Importância dos ortópteros nos ecossistemas

Os ortópteros constituem um importante componente biológico nos ecossistemas de pastagens em todo o mundo (Gandar 1982; Kati et al. 2003; Gardiner 2018). Embora considerados herbívoros desperdiçadores (Gardiner 2018), consomem entre 0.3% e 8.0% da produção primária disponível em ecossistemas herbáceos (Köhler et al. 1987), apresentando padrões de alimentação que podem ter impactos importantes na abundância e estrutura comunitária das plantas (Thompson et al. 1996; Belovsky & Slade 2000).

A ordem Ortóptera é a mais diversa dentre as linhagens de insectos polineópteros, insectos com desenvolvimento hemimetabólico, aparelho bucal do tipo mastigador triturador e com numerosas veias anais na asa anterior (Song et al. 2015, 2016). Há 28,436 espécies descritas das quais 5,250 estão em África (Cigliano et al. 2019) e 184 em Moçambique (Ferreira 1964; Naskrecki & Guta 2019). A ordem Ortóptera é constituída pelas subordens Ensifera (grilos e esperanças ou camarão voador) e Caelifera (gafanhotos verdadeiros), distintas pela estrutura do ovipositor, número de segmentos das antenas e localização de órgãos auditivos, quando presentes (Braga et al. 2017; Footitt et al. 2018). Os ortópteros se diversificaram em numerosas linhagens que ocupam todos os habitats terrestres concebíveis fora das regiões polares (Uvarov 1966; Song et al. 2018).

Crescentes evidências apontam que o consumo de folhagem viva por insectos herbívoros, dentre eles ortópteros, tem impactos significativos nos processos de produtividade, decomposição, ciclagem de nutrientes e alteração das taxas de fecundidade e mortalidade de algumas espécies de plantas (Thompson et al. 1996; Belovsky 2000; Belovsky & Slade

2000; Hunter 2001; Weisser & Siemann 2004). Neste contexto, os ortópteros herbívoros podem impulsionar a fertilidade dos solos, reciclagem de nutrientes através do consumo e subsequente deposição de fezes ricas em nutrientes em solos ou sedimentos (Greenslade 1992; Belovsky & Slade 2000; Nitschke et al. 2014; Krumins et al. 2015), que, devido ao seu tamanho e facilidade de fragmentação são diluídas e exportadas, em taxas mais altas que as partículas detríticas, melhorando deste modo a decomposição da matéria orgânica (Seastedt & Crossley 1984; Montemayor et al. 2018). De igual modo, a pressão exercida pelos insectos herbívoros às plantas for alta, pode limitar o crescimento das plantas através da redução da fecundidade e incremento da mortalidade, tendo efeitos menos deletérios se a herbivoria moderada conduzir a um crescimento compensatório das plantas (McNaughton 1983; Thompson et al. 1996).

Para além destas funções, os ortópteros herbívoros podem influenciar nas dinâmicas de competição entre plantas e modificar a dinâmica de espécies invasoras (Belovsky & Slade 2000; Beckerman 2015), como também servir como presas de insectívoros (Gardiner 2018), sendo eles importantes tanto para níveis mais baixos como para os mais altos das cadeias alimentares (Latchininsky et al. 2011). Por exemplo, a maioria das aves, incluindo as granívoras, depende de insectos como parte de sua dieta e alimentação de suas crias (Onsager 1987). Assim, o gerenciamento de recursos que colide com a dinâmica populacional do gafanhoto afecta potencialmente vários níveis tróficos (Capinera et al. 1997). Embora as avaliações de biodiversidade apontem que não sejam necessariamente um taxa guarda-chuva para os outros taxas (Lawton et al. 1998), alguns ortópteros são tidos como bons indicadores ecológicos da qualidade dos ecossistemas e medidores da eficácia das redes ecológicas (Bazelet 2011), desempenhando papéis importantes na conservação de áreas naturais e na preservação de habitats (Rentz & Weissman 1982). A sua abundância total pode reflectir o panorama geral ou a abundância regional (Kemp et

al. 1990), sendo que a sua abundância relativa pode ser um indicador sensível do uso da terra (Prendini et al. 1996; Lawton et al. 1998).

Os gafanhotos são os ortópteros predominantes em ecossistemas herbáceos em todo o mundo (Gangwere et al. 1997; Branson et al. 2006; Belovsky & Slade 2017). Em savanas tropicais, ecossistemas caracterizados por comunidades herbáceas semiáridas sazonalmente quentes e com vegetação reduzida (Andersen et al. 2000; Belovsky & Slade 2017), os seus padrões de alimentação podem ter impactos importantes na abundância local e na estrutura comunitária das plantas (Thompson et al. 1996; Belovsky & Slade 2000), podendo consumir entre 1-3 vezes mais que os herbívoros vertebrados em pradarias que geralmente albergam largas densidades de gafanhotos (Sinclair 1975; Belovsky 2000; Belovsky & Slade 2000).

As savanas, também conhecidas como pastagens tropicais (Scholes & Archer 1997), são o segundo maior ecossistema produtivo no mundo, apenas atrás das florestas tropicais em termos da sua contribuição para a produção primária terrestre (Atjay et al. 1987). São definidas como ecossistemas nos quais a produção primária é o resultado das contribuições tanto por plantas arbóreas quanto por gramíneas (Scholes & Archer 1997). Constituem a cobertura dominante no continente africano, ocupando cerca de 40% da superfície e 20% da superfície global, representando deste modo um importante bioma mundial (Scholes & Archer 1997). Os gafanhotos são provavelmente os insectos de pastagem mais importantes na maioria das savanas tropicais. Por exemplo, em Nylsvley, na África do Sul, os gafanhotos representam 76% da biomassa total de insectos fitófagos na savana de *Burkea* e 93% na savana de acácias (Gandar 1982). Em outras partes de África, verificou-se que os gafanhotos representam entre 40% e 50% da biomassa total de artrópodes na camada de grama (Gillon 1983).

1.2. A ecologia dos gafanhotos nas savanas

As savanas são ambientes altamente variáveis que experimentam diferenças dramáticas na produtividade e nutrição foliar em várias escalas espaciais que variam de paisagens a pequenas mudanças em escala na fertilidade do solo em dezenas de metros (Du Toit et al. 2004). Os herbívoros respondem a essa variação alterando suas atividades de pastagem para maximizar o consumo de energia, com seus efeitos na vegetação sendo igualmente dramáticos em escalas espaciais semelhantes (Olf & Ritchie 1998; Asner et al. 2009). No sul de África, os herbívoros vertebrados, especialmente os grandes ungulados, criam diversos mosaicos de vegetação (Samways & Kreuzinger 2001). Com esta acção, aumentam a diversidade de plantas (Olf & Ritchie 1998) e criam muitos micro-habitats para invertebrados, predominantemente pastando e compactando o solo com seus cascos (Belsky 1988; Rivers-Moore & Samways 1996).

Em savanas africanas os gafanhotos podem ocorrer em densidades médias de mais de 10 indivíduos m^{-2} , representando uma biomassa de 2.3 kg/ha (Gandar 1982), consumindo várias centenas de quilogramas de gramíneas por hectare a cada ano (Andersen & Lonsdale 1990). A partir de cálculos de taxas de crescimento, de respiração e eficiência de assimilação, foi determinado que gafanhotos consomem cerca de um terço do seu peso corporal por dia (Gandar 1982). Como os gafanhotos tendem a assimilar uma proporção tão pequena do que eles mastigam, é improvável que eles causem uma grande influência na estrutura ou na função do ecossistema através do efeito directo do armazenamento de energia ou nutrientes (Mitchell & Pfadt 1974), podendo ter um impacto directo com a desfoliação parcial que pode afectar a taxa fotossintética nas folhas restantes e consequente perda do potencial fotossintético das plantas (Detling et al. 1979; Aide 1993). Por outro lado, seu efeito indirecto ou mecanismo de criação de serapilheira, que tem influência na disponibilidade de recursos para a sustentabilidade de habitats e outra

biota (Curry 1994), mostra evidência de ser o principal papel dos gafanhotos em savanas (Gebeyehu & Samways 2003).

Entretanto, os factores abióticos tais como a precipitação, temperatura e solos são igualmente determinantes na produção primária de um ecossistema (Branson & Haferkamp 2014). Todavia, ser igualmente possível que as respostas positivas da herbivoria melhor influenciem a produção primária quando comparadas aos processos abióticos (Belovsky & Slade 2017). Um dos exemplos de respostas positivas encontra-se no crescimento compensatório das plantas em ecossistemas dominados por herbáceas (McNaughton 1983), que funciona como resposta das plantas à herbivoria moderada através de mecanismos intrínsecos, como mudanças no metabolismo da planta, e mecanismos extrínsecos, que envolvem uma modificação no ambiente da planta, que são favoráveis ao crescimento e rendimento da planta (Detling et al. 1979; McNaughton 1983). Num cenário de herbivoria moderada, efeitos como crescimento vegetativo estimulado, aumento do tamanho das sementes restantes e remoção da folhagem morta, que permite a penetração da luz, tendem a reduzir os efeitos da desfoliação e aumentam a aptidão das plantas (McNaughton 1983, 1985). Por exemplo, mesmo que a herbivoria reduza a biomassa de uma espécie de planta e essa biomassa perdida torne menos alimento disponível para outra espécie de herbívoro, é possível que a biomassa geral de plantas ou a produção primária do ecossistema possa aumentar (Pastor et al. 1988; Belovsky & Slade 2002). Isso pode ocorrer se o consumo do herbívoro aumentar a taxa de reciclagem de nutrientes, processo que limita o crescimento das plantas e, assim, aumenta a produtividade do ecossistema (McNaughton et al. 1988; Frank & McNaughton 1993). Por outro lado, se o herbívoro diminuir a taxa de reciclagem de nutrientes, a redução da biomassa vegetal pelo herbívoro, que é alimento para outros herbívoros, será ampliada (Pastor et al. 1988; Pastor & Naiman 1992).

A libertação de nutrientes dos excrementos e herbívoros mortos é denominada ciclo rápido (McNaughton et al. 1988), pois os detritos rapidamente se decompõem e liberam nutrientes para a absorção pelas plantas (Belovsky & Slade, 2002). Por outro lado, a libertação de nutrientes da serapilheira é denominada ciclo lento (McNaughton et al. 1988) porque esse detrito lentamente se decompõe e libera nutrientes para a absorção pelas plantas (Belovsky & Slade 2002, 2017). Entretanto, os herbívoros podem ter maiores impactos alterando a composição das espécies vegetais quando a abundância de plantas em decomposição lenta, reduz tanto a disponibilidade de nutrientes como a produção primária, decrescendo a herbivoria (Pastor et al. 1988; Belovsky & Slade 2017), ou quando a abundância de espécies de plantas em decomposição mais rápidas leva ao aumento da disponibilidade de nutrientes e produção primária, impulsionando deste modo a herbivoria (McNaughton et al. 1988; Belovsky & Slade 2017).

Nas savanas, o nitrogénio (N) é o nutriente limitante para plantas e procurado pelos herbívoros. Os gafanhotos, com um ciclo de vida relativamente curto, fazem parte do grupo de herbívoros que fortemente afectam o ciclo e abundância de N em ecossistemas dominados por herbáceas (Belovsky & Slade 2017). Este grupo de insectos herbívoros são menos eficientes na digestão de plantas quando comparados com os mamíferos herbívoros (Belovsky & Slade 2000), produzindo grandes quantidades de excrementos que são depositados de maneira refinada no solo (Belovsky 2000). Os gafanhotos alternam os nutrientes mais rapidamente do que herbívoros com vida útil longa, que são digestores mais eficientes (McNaughton et al. 1988; Van Veen et al. 2005; Belovsky & Slade 2017). São considerados ambientalmente “macios”, uma vez que não compactam ou escavam os solos, sendo ainda muito abundantes, o que faz com que possam remover grandes proporções de vegetação em ecossistemas naturais herbáceos (Belovsky 2000).

De um modo geral, a herbivoria altera a estabilidade dos ecossistemas por meio de efeitos indiretos no equilíbrio dos tipos de vegetação (Langevelde et al. 2003). Modifica a estrutura da vegetação através do consumo direto (Asner et al. 2009). E, afecta as plantas tanto como a abundância e diversidade de animais (Olf & Ritchie 1998; Pringle et al. 2007). No entanto, os estudos que examinam a herbivoria e seus efeitos nos ecossistemas concentraram-se amplamente em grupos funcionais de herbívoros únicos (mamíferos ou insectos), com poucos estudos comparando os papéis relativos de cada grupo, bem como as interações entre ambos (Risch et al. 2015; Davies et al. 2016). Além disso, em savanas africanas, a maioria dos estudos que investigam os efeitos dos herbívoros se concentram em grandes mamíferos (Olf & Ritchie 1998; Keesing 2000; Pringle et al. 2006, 2010, 2011; Young et al. 2013; Doak et al. 2014; Keesing & Young 2014; van der Plas & Olf 2014; Fritz 2017). Por outro lado, muito mais numerosos, embora menores em tamanho, os herbívoros invertebrados são amplamente ignorados nos cálculos de herbivoria e controle do consumidor dos ecossistemas de savana (Davies et al. 2016). Isso apesar das funções fundamentais desempenhadas pelos invertebrados e da substancial contribuição que eles provavelmente dão à herbivoria, superando até a dos vertebrados em alguns sistemas (La Pierre et al. 2015; Davies et al. 2016), razão pela qual urge a necessidade de se conhecer o papel da herbivoria dos invertebrados como consumidor controlador dos ecossistemas em relação aos vertebrados (Andersen & Lonsdale 1990; Risch et al. 2015).

1.3. Diversidade e padrões alimentares dos gafanhotos

A distribuição e diversidade de animais entre paisagens são determinados por factores abióticos e bióticos (Masloski et al. 2014). Para os insectos, sua distribuição nas pastagens está frequentemente associada à composição de espécies de plantas e a estrutura do habitat (Kemp et al. 1990; Joern 2005; Branson 2010). Os habitats de insectos herbívoros geralmente diferem em qualidade, de modo que a sobrevivência e a reprodução dos

indivíduos variam entre os habitats (Franzke et al. 2010). Um componente importante da qualidade do habitat dos insectos herbívoros é a qualidade e a quantidade de plantas disponíveis (Joern 1986; Joern & Laws 2012). Ainda que um grande número de estudos demonstre que as diferenças na disponibilidade de plantas que servem de alimentos entre os habitats afectam o desempenho dos herbívoros (Joern 2004; Jonsson et al. 2010; Branson & Vermeire 2016), a maioria desses estudos foi realizada com herbívoros especialistas, onde a baixa qualidade das plantas usadas como alimento ou a falta de uma espécie de planta específica resulta, frequentemente, em uma severa diminuição na aptidão dos herbívoros (Futuyma & Peterson 1985; Bernays & Bright 1993; Singer & Thomas 1996; Hanski & Singer 2001; Mody et al. 2007). Por outro lado, insectos generalistas que se alimentam de uma ampla variedade de espécies de plantas podem sofrer menos com mudanças na composição de plantas (Franzke et al. 2010; Karpestam & Forsman 2013). Porém, estudos sobre o desempenho de insectos generalistas em diferentes habitats são raros (Tschardt et al. 2002). Um mecanismo proposto para os insectos generalistas lidarem com espécies de plantas de baixa qualidade é a mistura alimentar (Bernays & Bright 1993; Miura & Ohsaki 2004; Berner et al. 2005; Unsicker et al. 2008). Vários estudos mostraram que os herbívoros geralmente precisam equilibrar a ingestão de diferentes nutrientes para o desenvolvimento bem-sucedido (Behmer & Joern 1993; Lee et al. 2002; Berner et al. 2005).

A disponibilidade de alimentos apropriados é um factor crítico para determinar onde os organismos são encontrados e, portanto, pode estruturar comunidades inteiras (Huntzinger et al. 2008). Sendo este apenas um factor, outros factores como locais de nidificação e oviposição, competição interespecífica, espaço de fuga e ocorrência de predadores podem ser igualmente ou mais importantes na dinâmica e distribuição de espécies de gafanhotos (Belovsky et al. 1990; Bock et al. 1992; Joern 2004; Branson

2005). No entanto, embora os gafanhotos sejam frequentemente associados a pastagens, muitas espécies são encontradas em florestas tropicais, matagais, desertos, áreas húmidas e regiões alpinas em todo o mundo (Song et al. 2018). Por exemplo, a maioria dos membros da família Tetrigidae é encontrada em locais húmidos, onde se alimentam de algas e musgos (Bastow et al. 2002). Todavia, a repartição e uso de habitats por ortópteros é frequentemente correlacionada com a especialização alimentar (Behmer & Joern 2008; Johnston & Pietrewicz 2014; König & Krauss 2019).

Para os gafanhotos, foi observado que existem nichos alimentares únicos preenchidos por diferentes subfamílias de Acrididae (Joern 1979; Behmer & Joern 2008). Por exemplo, em África, áreas onde a composição florística é principalmente de gramíneas, pode-se esperar que haja uma maior abundância e densidade das subfamílias Acridinae e Gomphocerinae, que tendem a ser especialistas em gramíneas, possuindo faixas de recursos alimentares relativamente restritas às variedades de capim (Joern 1979; Chapman 1990; Andersen et al. 2000; Masloski et al. 2014). Por outro lado, na América do Norte, em áreas onde a composição da vegetação é principalmente herbácea e arbórea, pode-se esperar que haja uma maior densidade e abundância de Melanoplinae que são geralmente polífagas. De igual modo, no continente Africano, e em áreas com composição vegetal mista, são comuns as subfamílias Catantopinae e Oedipodinae, normalmente polífagas e com uma largura de nicho mais ampla (Joern 1979; Behmer & Joern 2008; Hemp 2009; Masloski et al. 2014).

Os gafanhotos generalistas são menos susceptíveis a mudanças na composição das plantas de seus habitats do que os especialistas pois, podem consumir uma variedade diversificada de plantas, não obstante exibam escolhas alimentares para equilibrar a sua ingestão nutricional para o crescimento e reprodução (Newbold et al. 2012; Yamamoto & Uchida 2018). No entanto, sob certas circunstâncias, a composição da comunidade de

plantas no habitat pode até afectar a aptidão dos herbívoros generalistas (Evans 1988; Branson & Sword 2009; Yamamoto & Uchida 2018). Por exemplo, da mesma forma que os insectos especialistas, uma população de insectos generalistas não pode persistir se a abundância geral de plantas hospedeiras em seu habitat for baixa. Isto é justificado pelo facto de que alguns insectos generalistas mostrarem preferência por certas plantas hospedeiras, embora possam consumir uma ampla variedade de espécies vegetais (Ibanez et al. 2013; Huang et al. 2016). Diferentemente da maioria dos insectos herbívoros, muitas espécies de gafanhotos tendem a ser de hábitos generalistas (Joern 1979). Como resultado, as interações entre as comunidades de plantas e as assembleias de gafanhotos podem ser fracas em ecossistemas dominados por gramíneas e com presença de gafanhotos com hábitos alimentares generalistas mistos (Unsicker et al. 2008; Branson 2010). Alguns estudos examinaram as relações entre a composição da comunidade de gafanhotos e os padrões de vegetação nos ecossistemas de pastagem em todo o mundo (Kemp et al. 1990; Torrusio et al. 2002; Joern 2005), sendo que os padrões de abundância e diversidade dos gafanhotos nos diferentes habitats continua sendo um desafio na ecologia dos ecossistemas de pastagens onde estes insectos estão amplamente distribuídos.

1.4. Análise da dieta e herbivoria dos gafanhotos

A análise da dieta é o primeiro passo no estudo da ecologia de um animal, porque reflecte o uso de recursos e pode fornecer informações sobre a utilização do habitat e as interações competitivas (Litvaitis, 2000). Os padrões alimentares dos insectos herbívoros são influenciados por factores físicos, químicos, climáticos e bióticos, mostrando-se directamente relevantes à ecologia dos diferentes ecossistemas (Otte & Joern 1976; Joern 1979). Os gafanhotos apresentam padrões alimentares distintos de acordo com o ambiente a sua volta (Joern 1979; Belovsky & Slade 2017), sendo abundante e impactante em

ecossistemas semiáridos sazonalmente quente, caracterizada por gramíneas curtas. e menos abundante e impactante em ecossistemas mais húmidos caracterizados por temperaturas baixas e gramíneas altas, porém de fraca qualidade nutricional e maior período de sombreamento para os insectos, limitante na digestão dos alimentos (Joern 1979; Prendini et al. 1996; Belovsky & Slade 2017). Os gafanhotos têm uma ampla gama de hábitos alimentares, variando de especialistas absolutos a generalistas amplos (McClenaghan et al. 2015). A compreensão da ecologia alimentar destes insectos pode fornecer informações importantes sobre a evolução da especialização da dieta (Karpestam & Forsman 2013) e a repartição de recursos entre espécies simpátricas (Behmer & Joern 2008; Masloski et al. 2014). Deste modo, as análises de dieta dos gafanhotos são feitas com base em métodos convencionais como a observação directa do comportamento alimentar, análise microscópica e análise de isótopos de carbono do conteúdo intestinal (Behmer & Joern 2008; Jonas & Joern 2008; Ibanez et al. 2013; Karpestam & Forsman 2013). Todavia, os gafanhotos podem variar na dieta porque diferem na capacidade de dispersão, exploração dos recursos irregulares e na taxa em que encontram diferentes tipos de alimentos (Karpestam & Forsman 2013). Ainda que, estudos com herbívoros especializados tenham demonstrado que as diferenças na disponibilidade de plantas afectam o seu desempenho (Singer & Thomas 1996; Hanski & Singer 2001; Franzke et al. 2010). Contrariamente aos herbívoros generalistas que menos sofrem com a mudança na composição vegetal, todavia são pouco estudados os seus efeitos em diferentes habitats (Tscharntke et al. 2002).

Para além disso vários estudos sobre o papel dos invertebrados nos ecossistemas (Gandar 1982; Gillon 1983; Jonsson et al. 2010; La Pierre et al. 2015; Risch et al. 2015; Davies et al. 2016), demonstraram que os gafanhotos possuem um papel importante como controlador dos ecossistemas, uma vez que são abundantes na camada de grama (Gillon

1983), apresentam taxas de consumo de um terço da sua massa corporal por dia (Gandar 1982). De igual modo, há um crescente corpo de evidências de que o consumo de folhagem viva por gafanhotos tem impactos significativos nos processos do ecossistema, como produtividade e decomposição (Belovsky 2000; Hunter 2001; Weisser & Siemann 2004). Por exemplo, o consumo de 7% da produção primária de herbáceas por gafanhotos resultou num aumento da produtividade em 9% do mesmo sistema, demonstrando que certas gramíneas podem ter um desempenho melhor sob pastagem de gafanhotos do que quando os mesmos são excluídos (Gandar 1982).

1.5. Ligação do estudo à conservação

As savanas são ambientes altamente variáveis que experimentam diferenças dramáticas na produtividade e nutrição foliar em várias escalas espaciais (du Toit et al. 2003). Com uma cobertura de aproximadamente metade da superfície africana e um quinto da superfície mundial, constituem um dos ecossistemas terrestres mais importantes, embora menos estudado (Scholes & Walker 1993). No entanto, no último século, os ecossistemas em todo o mundo vêm enfrentando declínios e extirpações na fauna de forma acentuada (Ceballos et al. 2015; Li et al. 2016) Nas últimas décadas, as savanas africanas tem registrado diminuições de quase 60% dos taxa, de modo particular os mamíferos (Dirzo et al. 2014) que são considerados engenheiros críticos do ecossistema (Ivie et al. 1983; Pringle et al. 2007, 2011; Valeix et al. 2011). Por outro lado, os ortópteros, mega abundantes e diversos são componentes significativos na biodiversidade das pastagens (Tscharrntke & Greiler 1995; Belovsky 2000). Deste modo, conhecer os valores ecológicos dos ortópteros pode constituir uma ótima ferramenta na conservação dos ecossistemas (Gebeyehu & Samways 2002).

Capítulo II

Riqueza específica de gafanhotos e seu papel nas savanas do Parque Nacional da Gorongosa

2.1. Introdução

Os ortópteros são um componente importante na biodiversidade das pastagens em todo o mundo (Gandar 1982; Hewitt & Onsager 1983; Belovsky 2000; Joern et al. 2012), sendo os gafanhotos, provavelmente os insectos herbívoros mais importantes na maior parte das savanas tropicais (Andersen & Lonsdale 1990; Kemp & Dennis 1993; Andersen et al. 2000). Gafanhotos são os principais consumidores primários (Gandar 1980, 1982; Köhler et al. 1987) e um recurso alimentar para outros níveis tróficos como aves, répteis, mamíferos e aracnídeos (Parr et al. 1997; Latchininsky et al. 2011; Gardiner 2018). Representam cerca de 40-50% da biomassa total de artrópodes acima do solo em algumas savanas de África (Gandar 1982; Gangwere et al. 1997; Green 1998). Seus padrões de alimentação podem ter impactos importantes na abundância local de plantas e na estrutura duma comunidade (Thompson et al. 1996; Belovsky 2000). A alta diversidade, importância funcional e sensibilidade dos gafanhotos, combinada com a facilidade com que podem ser amostrados, levou à sugestão de que os gafanhotos sejam excelentes bioindicadores para uso em avaliações de mudanças ecológicas associadas ao uso da terra (Rivers-Moore & Samways 1996; Armstrong & Van Hensbergen 1999; Andersen et al. 2001).

Em ecologia de pastagens, o papel dos herbívoros no controle da riqueza de espécies vegetais é uma questão crítica na conservação e no manejo da biodiversidade (Olf & Ritchie 1998). Não obstante a importância dos insectos herbívoros, de um modo geral, os estudos de herbivoria nas savanas africanas estão focados nos grandes mamíferos

herbívoros (Keesing 2000; Pringle et al. 2006, 2011; van der Plas & Olf 2014; Wigley et al. 2014). Além disso, estima-se que os ungulados consumam cerca de metade da produção vegetal em ecossistemas herbáceos semiáridos (McNaughton 1985; Gebeyehu & Samways 2003), influenciando directamente, através da competição forrageira, ou indirectamente através da alteração da heterogeneidade e estrutura da vegetação nos diferentes habitats (Olf & Ritchie 1998; Bakker et al. 2006; Spalinger et al. 2011), a abundância e diversidade de invertebrados que habitam no mesmo ecossistema (Belsky 1988; Rivers-Moore & Samways 1996; Suominen et al. 1999; Suominen & Danell 2006).

A herbivoria das pastagens tropicais é dominada por mamíferos herbívoros (Tscharrntke 1995), resultando em taxas de consumo mais altas comparativamente aos invertebrados (Detling 1988). Todavia, o actual cenário de declínio acentuado dos mamíferos herbívoros (Ceballos et al. 2015; Li et al. 2016), associado a ocorrência de espécies de insectos herbívoros mega diversos, abundantes, é importante saber se os gafanhotos podem funcionar como agentes reguladores do funcionamento dos ecossistemas. Refira-se que o impacto desses declínios nos principais processos ecológicos depende do grau de redundância funcional entre os herbívoros simpátricos (Pringle et al. 2014). Além disso, se espécies diferentes desempenham papéis ecológicos semelhantes, seus efeitos podem ser amplamente substituíveis e respostas compensatórias podem amortecer os processos e propriedades do sistema chave após a extinção (Naeem & Li 1997).

Todavia, crescentes evidências apontam que o consumo de material vegetal por insectos herbívoros tem impactos significativos nos processos do ecossistema como a produtividade e decomposição (Belovsky & Slade 2000; Hunter 2001; Weisser & Siemann 2004). Apesar das funções desempenhadas, existem poucos estudos sobre a herbivoria dos insectos e seu papel como regulador dos ecossistemas de savana. Porém, foi demonstrado que os invertebrados têm um papel crucial na herbivoria de savanas, uma

vez que durante o período chuvoso, onde são mais activos, os invertebrados consomem maior quantidade de biomassa quando comparado com os mamíferos herbívoros (Davies et al. 2016). Outrossim, estudos realizados em pradarias norte-americanas, comprovaram que o consumo de vegetação por gafanhotos era 1,25-2,25 vezes maior que os mamíferos herbívoros (Belovsky 2000; Belovsky & Slade 2000).

Para além da falta de estudos sobre o papel ecológico dos gafanhotos nos ecossistemas, há um fraco conhecimento sobre ortópteros em Moçambique. Entretanto, desde 1964, não houve outra tentativa de catalogar sistematicamente a biodiversidade de gafanhotos no País (Ferreira 1964). Refira-se que o catálogo foi baseado em elementos bibliográficos existentes na época, onde foram documentadas 174 espécies e 118 géneros de ortópteros por todo o País.

Para responder as lacunas no conhecimento sobre a ecologia de insectos herbívoros em savanas, foi conduzido o presente estudo que visa saber sobre a riqueza dos gafanhotos em quatro habitats, a sua densidade e quantidade de material vegetal por estes removida. Deste modo, o estudo divide-se em duas partes: a primeira no campo com a elaboração de um levantamento de gafanhotos com base em colectas com uso de uma rede e a segunda, em laboratório onde gafanhotos foram criados em cativeiro, por forma a melhor entender o papel regulador destes insectos herbívoros nas savanas.

Objectivos

- Determinar a riqueza específica de gafanhotos nos quatro habitats
- Estimar a densidade média de gafanhotos em dois habitats
- Estimar o consumo das espécies de gafanhotos dominantes nos quatro habitats

Hipótese: A riqueza específica de gafanhotos irá variar de acordo com o tipo de savana:

Predição A: Habitats homogêneos caracterizados pela ocorrência de gramíneas atraem mais espécies de gafanhotos

Predição B: Habitats heterogêneos caracterizados pela ocorrência de gramíneas e espécies arbóreas tendem a atrair mais e diferentes espécies de gafanhotos

2.2. Metodologia

2.2.1. Área de estudo

O estudo foi realizado no Parque Nacional da Gorongosa (PNG), área de conservação que abrange 3,674 km² da Província de Sofala, centro de Moçambique, no extremo sul do Grande Vale do Rift (Figura 2.1). O Vale do Rift é a característica geológica saliente da área, com uma precipitação média anual entre 700 a 900 mm, sendo a maior registrada nas margens do vale entre os meses de Novembro e Abril, originando extensas áreas sazonais de planícies de inundação ao redor do Lago Urema, no centro do Parque (Tinley 1977; Stalmans et al. 2019). O PNG apresenta 15 tipos de paisagem, sendo as pradarias de várzea e savana de acácia e *Combretum* predominantes no Vale do Rift e florestas de miombo ocorrendo em elevações mais altas à este e oeste (Stalmans & Beilfuss 2008).

Historicamente, nos anos 1960, o PNG foi um dos principais pontos de observação de vida selvagem de África, mas perdeu cerca de 90% dos seus grandes mamíferos devido a caça severa durante o período prolongado de guerra civil (1977-1992) (Stalmans et al. 2019). Esta defaunação dos grandes mamíferos resultou em alterações na cobertura vegetal (Daskin et al. 2016). Em 2004, deu-se o início do projecto de restauração da Gorongosa (GRP), e desde então as populações de mamíferos vertebrados vêm crescendo de forma assinalável (Stalmans et al. 2019).

A área de estudo compreendeu quatro habitats (Figura 2.1). O primeiro foi matagal aberto, caracterizado por uma vegetação mista arbórea e herbácea onde as espécies de gramínea, *Heteropogon contortus* (L.) P. Beauv. ex Roem. & Schult., *Digitaria eriantha* (Steud.) e *Urochloa mosambicensis* (Hack.) Dandy, são abundantes. O segundo habitat foi a savana aberta arbustiva, maioritariamente arbórea, predominada por *Combretum adenogonium* Steud. ex A. Rich. e gramíneas como *Sporobolus ioclados* (Nees ex Trin.) Nees, *Panicum maximum* Jacq. e *U. mosambicensis*. O terceiro habitat foi a savana arbustiva com solos sódicos. Habitat que apresenta uma mistura de gramíneas, sendo predominantes a *U. mosambicensis*, *Chloris virgata* Sw. e *P. maximum*. Por fim, a planície de inundação foi o quarto habitat de estudo. Encontra-se situada dentro do Grande Vale do Rift, e é caracterizada por uma vegetação tipicamente herbácea, maioritariamente composta por *Cynodon dactylon* (L.) Pers., 1805, *Digitaria swazilandensis* Stent e *Echinochloa colona* (L.) Link, cobrindo aproximadamente 1,900 ha (Stalmans & Beilfuss 2008).

2.2.2. Amostragem

2.2.2.1. Riqueza de espécie de gafanhotos em quatro habitats de savana no PNG

Para documentar a biodiversidade de gafanhotos nos quatro habitats, realizaram-se colectas entre Junho e Novembro de 2019. Durante este período foram realizadas amostragens gerais e colectas sistemáticas. Nas amostragens gerais, os gafanhotos adultos foram coletados com uma rede entomológica, uma vez por mês em cada habitat, durante duas horas e meia, entre 8:30 – 11:00, numa área de 0,4 ha por habitat. Para tal, foram feitas amostragens em três pontos na planície de inundação e em dois pontos nos restantes habitats. No entanto, o matagal aberto e a planície de inundação foram amostradas durante

todos os meses do estudo (6), sendo que os restantes dois habitats foram feitas quatro amostragens.

2.2.2.2. Densidade de gafanhotos no matagal aberto e na planície de inundação

Coletas sistemáticas, baseadas no uso de cinco transectos de 5 m x 100 m por habitat, com um intervalo de 20 m entre transectos, foram feitas para conhecer a abundância de gafanhotos por unidade de área (Burnham et al. 1980) no matagal aberto e na planície de inundação. Refira-se que os transectos foram estabelecidos em três pontos aleatórios de cada habitat, entre os meses de Setembro e Novembro de 2019. Os gafanhotos, adultos e ninfas, foram colectados uma vez por mês entre 8:30 e 10:00.

2.2.3. Identificação

A identificação dos gafanhotos foi feita com base em aspectos morfológicos dos espécimes associados ao tipo de habitat onde foram encontrados, sendo que a confirmação das mesmas foi consoante o uso de chaves de identificação (Dirsh 1965; Johnsen 1982). Dr. Piotr Naskrecki, entomologista e Director do Laboratório de Biodiversidade E.O Wilson, ajudou na identificação dos espécimes para além de ter dado, juntamente com outros técnicos, dicas de como trabalhar com a colecção entomológica do PNG.

2.2.4. Comparação comunitária de gafanhotos nos quatro habitats

Os dados de biodiversidade dos quatro habitats foram usados para calcular o índice de similaridade de Morisita (Chao et al. 2008), usando o pacote estatístico SpadeR (Chao et al. 2016). Como a colecta não foi padronizada entre as quatro áreas, calculou-se o índice de similaridade usando a opção ‘incidence_raw’ ou presença/ausência de espécies em cada habitat. Os dados foram reamostrados (bootstrapped) 200 vezes.

2.2.5. Determinação de consumo por gafanhotos e o seu impacto como herbívoros nas savanas do PNG

Para se estimar a quantidade de biomassa consumida pelas principais espécies de gafanhotos no matagal aberto, savana aberta arbustiva e na planície de inundação, foi conduzido um estudo de dieta que consistia na criação de gafanhotos em cativeiro. Foram colectadas ninfas de 16 espécies que representam as espécies mais abundantes de gafanhotos nos três habitats. Foram criadas no laboratório em gaiolas feitas de tijelas plásticas de 25 x 15 x 10 cm, cobertas com uma rede de sombrite de 40% ou em sacos plásticos (Ziplocks) com 17 cm x 20 cm (Figura 2.2). As gaiolas e os ziplocks, denominadas réplicas, foram colocadas numa sala com temperatura e humidade relativamente constantes. De igual modo, foram usados candeeiros que serviram para manter temperatura constante.

As espécies *Acrida confusa* (Dirsh, 1954), *Dnopherula* sp.1, *Dnopherula crassipes* (Uvarov, 1921), *Platypternodes brevipes* (Stål, 1876), *Oedaleus carvalhoi* (Bolívar, 1889), *Orthochtha dasyncnemis* (Gerstaecker, 1869) e *Tristria marginicosta* (Karsch, 1896) foram colectadas na savana aberta arbustiva e no matagal aberto. As espécies *Aiolopus thalassinus* (Fabricius, 1781), *Coryphosima stenoptera* (Schaum, 1853), *Machaeridia conspersa* Bolívar, 1889, *Morphacris fasciata* (Thunberg, 1815), *Oedipodinae* sp., *Oxya hyla* Serville, 1831, *Trilophidia conturbata* (Walker, F., 1870) e *Paracinema tricolor* (Thunberg, 1815) foram colectadas na planície de inundação. Os gafanhotos dos habitats savana aberta arbustiva e matagal aberto foram criados com base no consumo de *U. mosambicensis*; os da planície de inundação foram criados com *E. colona*.

A gaiola ou saco plástico foi usada como réplica, sendo que cada réplica conteve cinco indivíduos da mesma espécie (as variações devido a mortes e mudanças da fase ninfal para a fase adulta foram registradas). As espécies do matagal aberto e a savana aberta arbustiva foram criados em gaiolas, e as da planície criados em sacos plásticos por conta da rápida desidratação da *E. colona* (Tabela 2.1)

As folhas de *U. mosambicensis* foram recortadas a 1,5 g, colocadas em recipientes de vidro contendo 30-50 ml de água e introduzidos em cada uma das gaiolas. Depois de três dias, as folhas eram substituídas e as velhas pesadas para medir o consumo. Um controle foi montado, onde quatro recipientes de 30-50 ml contendo água e 1,5 g de *U. mosambicensis* foram colocados fora das gaiolas e igualmente medida a mudança na biomassa das folhas.

Os gafanhotos criados em réplicas contendo *E. colona* eram alimentados de 2,0 g de folhas. Em cada réplica foram adicionados pedaços de papel humedecido para evitar o superaquecimento no seu interior. Depois de três dias, as folhas eram igualmente pesadas e substituídas. O controle se baseou na introdução de folhas de *E. colona* em sacos plásticos com as mesmas condições do experimento, somente sem gafanhotos e, igualmente medida a mudança da biomassa após o período estimado.

Para calcular o consumo por indivíduo, a biomassa removida em cada réplica, foi dividida pelo número de gafanhotos existente em cada (Equação 1).

Equação 1. Quantidade de biomassa consumida por indivíduo de uma espécie

$$\text{Consumo por indivíduo} = \frac{\text{vegetação consumida}}{\text{número de gafanhotos}}$$

Pelo facto do número do número de gafanhotos por réplica não ser igual, usou-se uma medida de correção baseada na biomassa perdida por evaporação, também denominada

controle. Assim, o consumo por espécie corrigido foi determinado pela proporção entre a diferença entre o consumo na réplica e o consumo no controle dividido pelo número de indivíduos na réplica (Equação 2).

Equação 2. Quantidade de biomassa removida por espécie

$$\text{Consumo por espécie} = \frac{(\text{Consumo na gaiola} - \text{Consumo controle})}{\text{nr de indivíduos por gaiola}}$$

Seguiram-se os cálculos dos consumos diários por indivíduo que foram baseados no consumo de espécie corrigido pelo número de dias de troca da vegetação (três), sendo que em seguida foram feitas as médias de consumo diários por réplica. Com este dado efectuou-se a média de consumo por espécie, que foi o somatório dos consumos diários por réplica pelo número de réplicas de cada espécie.

Para calcular o consumo anual, usou-se a média de consumo diário por espécie, se multiplicou pela densidade média de gafanhotos de uma dada espécie por fim, multiplicou-se pelo número de dias de um ano 365 (Equação 3)

Equação 3: Cálculo de consumo anual por espécie

$$\text{Consumo anual por espécie} = \text{consumo diário por espécie} \times \text{densidade por hectare} \times 365 \text{ dias}$$

À medida que os gafanhotos atingiam a fase adulta eram isolados das ninfas de modo que se pudesse estimar o consumo nas duas fases. Aqui, os adultos eram criados por mais 10 dias em novas gaiolas por forma a se obter o total de consumo da espécie baseado somatório do consumo das semanas na fase ninfal e da semana na fase adulta. As espécies *O. carvalhoi*, *A. acuminata* e *C. stenoptera* não atingiram a fase adulta em cativeiro. Para obter medidas de consumo da sua fase adulta, foram colectados indivíduos adultos e igualmente criados em separado por 10 dias, sendo depois congelados -40°C para efeitos

de identificação. De um modo geral, os 10 dias, que são uma estimativa bastante conservadora tendo em conta que os gafanhotos podem viver mais, representam uma semana de consumo, pois tipicamente, durante a fase de transição de ninfa para adulto os gafanhotos ficam sem comer por três dias.

Todo o estudo durou 173 dias. O experimento das espécies da savana aberta arbustiva e matagal grosso levou cerca de 168 dias. Por conta da acessibilidade ao local de estudo, o experimento das espécies da planície de inundação durou 86 dias.

2.2.6. Consumo por comunidade de plantas

Para estimar o consumo por habitat foram usados dados de densidade de gafanhotos dos transectos feitos no matagal aberto e na planície de inundação e relacionados aos dados de consumo por espécie criadas em laboratório proveniente dos dois habitats. Entretanto, foram estimados consumos por comunidade de plantas para as espécies que foram encontradas tanto nos transectos como nas gaiolas e em seguida extrapolado para as diferentes paisagens que compõem o PNG usando a Equação 4.

Equação 4. Consumo de biomassa por habitat por espécie

$$\text{Consumo por habitat} = \text{densidade média por espécie} \times \text{consumo médio por espécie} \times \text{área por hectare}$$

Para extrapolar o consumo das diferentes espécies por ano foram usados as médias de dias de criação em laboratório, multiplicadas pelo consumo diário da espécie na fase ninfa e adicionadas a multiplicação da média de dias que um gafanhoto adulto vive (Pfadt 1994) pelo consumo diário na fase adulta como ilustra a equação 5.

$$\text{Consumo ciclo de vida} = \text{consumo diario ninfa} \times \text{dias na fase ninfa} + \text{consumo diario adulto} \times \text{dias na fase adulto}$$

2.3. Resultados

2.3.1. Riqueza de gafanhotos em quatro habitats de savana no PNG

Foram encontradas 49 espécies de gafanhotos pertencentes a quatro famílias, durante os cinco meses de amostragem (Tabela 2.2). Destas, 43 pertencem a família Acrididae ou gafanhotos verdadeiros, quatro são da Tettigoniidae, uma da Tetrigidae e um da Pyrgomorphidae. Foram encontradas 32 espécies no matagal aberto, 28 na savana arbustiva com solos sódicos, 26 na planície de inundação e 25 na savana aberta arbustiva. (Figura 1). Paralelamente a este cenário, foram documentadas as espécies *Petamella prosternalis* (Karny, 1907) e *Jasomenia sansibara* (Karsch, 1896), que ocorre igualmente na planície de inundação, e que constituem novos registros para o PNG.

Das 32 espécies que ocorrem no matagal aberto, seis foram encontradas somente neste habitat, dentre elas a *Cannula gracilis* (Burmeister, 1838), *Leptacris monteiroi* (Bolívar, 1890) e *Clonia wahlbergi* Stål, 1855. (Tettigoniidae).

2.3.2. Comparação comunitária de gafanhotos nos quatro habitats

As comunidades de gafanhotos foram bastante parecidas entre habitats (índice de similaridade de Morisita 0.78 ± 0.09). Os habitats de savanas com solos sódicos e o matagal aberto tiveram 20 espécies compartilhadas, seguido dos habitats savana aberta arbustiva e savanas com solos sódicos com 19 compartilhadas. A savana aberta arbustiva e a planície de inundação compartilham somente 10 espécies (Tabela 2.3).

2.3.3. Densidade de gafanhotos nas paisagens do PNG

As principais espécies de gafanhotos encontrados na planície de inundação foram *A. thalassinus* e *C. stenoptera* com densidades médias de 860.8 e 553.6 indivíduos por ha, respectivamente. O matagal aberto, outra área amostrada, teve como principais espécies

a *P. brevipes* e *M. gracilipes* com densidades médias de 678.4 e 444.8 indivíduos por ha respectivamente (Tabela 2.4).

De acordo com os cálculos de densidade, sem contar com outros aspectos que possam influenciar na dinâmica da população de gafanhotos, a planície pode conter até 1,635,520 indivíduos da espécie *A. thalassinus* e 1,051,840 pertencentes a *C. stenoptera*. Estima-se que de acordo com enorme proporção ocupada por outras áreas de pastagens, sem contar com a planície, os números de gafanhotos variam de 45,190,938 indivíduos de *P. brevipes* e 31,761,555 indivíduos de *O. Carvalhoi* (Tabela 2.4).

2.3.4. Quantidade de vegetação consumida por gafanhotos

No experimento de consumo de *U. mosambicensis* verificou-se que os adultos de certas espécies consomem quase o triplo da vegetação consumida pelas ninfas. A ninfa da espécie *O. dasyncnemis* consumiu uma média de 0.05g +/-0.01 em 12.7 semanas, sendo que na fase adulta consumiu cerca de 0.16 g/dia +/- 0.03.

Por outro lado, em alguns casos, houve uma tendência de equilíbrio entre o consumo por ninfas e adultos. A ninfa da espécie *P. tricolor* consumiu diariamente cerca de 0.06 g +/- 0.05, sendo que o adulto consumiu em média 0.1g +/-0.03 de *E. colona*. A espécie *O. hyla* que durante a fase ninfal consumiu em média 0.12g +/-0.05 diários durante as 4.4 semanas em cativeiro, quantidade relativamente maior que a consumida na sua fase adulta onde consumiu cerca de 0.11g +/-0.04.

Mesmo com um consumo diário na fase ninfal idêntico a de outras espécies, as espécies *T. conturbata*, com média de 0.06g +/- 0.09 em 33 dias de criação e *O. carvalhoi*, com média diária de 0.05g +/- 0.01 de *U. mosambicensis* consumidos em 61 dias de criação não conseguiram atingir a fase adulta. Para este caso foram colectados indivíduos adultos

e criados durante 10 dias tendo estes tido médias de consumo de 0.14 g +/- 0.10 para *T. conturbata* e 0.06 g +/- 0.01 para *O. carvalhoi* (Tabela 2.5).

2.3.5. Estimativa de consumo de gafanhotos por unidade de área

Tendo em conta a biomassa diária removida por ninfas e adultos, estima-se que a espécie *A. thalassinus*, com uma densidade média de 860 indivíduos, entre 422 ninfas e 438 adultos por hectare, remova cerca de 55.87 g/ha/dia, consumindo cerca de 2.64 kg/ha de vegetação durante o seu ciclo de vida de aproximadamente 95 dias na planície de inundação (Tabela 2.6). Refira-se que a maior densidade de adultos está associada ao facto de o estudo ter sido realizado no período coincidente a fase final de desenvolvimento desta espécie.

Por outro lado, a espécie *C. stenoptera*, que apresenta uma média de 554 indivíduos que consomem cerca de 22.3 g/ha/dia, remova 0.98 kg/ha de vegetação na PI em aproximadamente 82 dias de ciclo de vida.

No que tange ao consumo por indivíduo constatou-se que as ninfas da *A. thalassinus* consomem relativamente mais vegetação (3.08 g em 44 dias) comparativamente a fase adulta (3.06 em 51 dias), embora esta última seja a mais longa. Sendo que a espécie *C. stenoptera* apresentam maiores consumos diários por indivíduo na fase adulta, quando removem 2.55 g em 51 dias, comparativamente aos 0.93 g consumidos em 31 dias (Tabela 2.7).

No matagal aberto, as espécies *P. brevipes* e *O. carvalhoi* cohabitam e removem quantidades distintas de vegetação de acordo com a densidade e fase de desenvolvimento. Assim, estima-se que a espécie *P. brevipes* com uma densidade média de 678 indivíduos dos quais 345 ninfas e 333 adultos por hectare, consuma cerca de 3.41 kg/ha durante o seu ciclo de vida de 126 dias repartidos em 1.04 kg/ha na fase ninfa e 2.37 kg/ha

consumidos na fase adulta. De igual modo, e para uma espécie que apresenta consumo diário de ninfas e adultos similar ($\approx 0.05 \text{ g} \pm 0.01$), estima-se que os 477 ind/ha da espécie *O. carvalhoi* removam 26.46 g/ha/dia, equivalentes a cerca de 1.46 kg/ha consumidos durante os seus 112 dias de ciclo de vida. (Tabela 2.6). De salientar que um indivíduo adulto da espécie *P. brevipes* consome em média mais do que o dobro do consumido por uma ninfa: 7.14g para 3.0 g (Tabela 2.7).

De um modo geral, constatou-se que as seis espécies de gafanhotos removem uma média de 7.01 g/indivíduo ao longo dos respectivos ciclos de vida. De modo particular, na planície de inundação, um indivíduo da espécie *A. thalassinus* consome 6.14 g de vegetação em 95 dias do ciclo de vida, sendo que um indivíduo da espécie *C. stenoptera* remove 3.48 g ao longo do ciclo de vida de aproximadamente 82 dias (Tabela 2.7). Para as espécies do Matagal aberto constatou-se que um a *P. brevipes* consome 10.14 g de vegetação em 126 dias do ciclo de vida. De igual modo, um indivíduo da espécie *O. carvalhoi* tende a remover 6.11 g de vegetação em 112 dias de ciclo de vida (Tabela 2.7).

2.4. Discussão

2.4.1. Diversidade de gafanhotos no PNG

Os resultados do levantamento realizado indicam uma grande diversidade de gafanhotos de acordo com as características dos diferentes habitats. Muitos gafanhotos foram encontrados em habitats heterogêneos comparativamente a áreas homogêneas como a planície de inundação. Alguns factores podem estar por detrás deste cenário, como a maior disponibilidade e variedade de fontes de alimentos, abrigo e condições para oviposição, factor determinante na escolha de um habitat (Uvarov 1966; Prendini et al. 1996). Outro factor não menos importante é a ocorrência de ervas não palatáveis como a

Heliotropium ovalifolium na planície de inundação, que ao ocupar mais espaço, reduzem a área das gramíneas palatáveis como *E. colona*, limitando deste modo o alimento para as diferentes guildas de herbívoros. Não obstante as preferências dos insectos, foram encontradas duas espécies de gafanhotos: *Petamella prosternalis* e *Jasomenia sansibara*, que são novas para o PNG, ambas encontradas no matagal aberto, sendo que a *Jasomenia sansibara* ocorre igualmente na planície de inundação. Facto que pode estar associado a aptidão desta espécie ocorrer em locais húmidos (Phipps 1966).

Os resultados revelam uma maior similaridade de espécies em habitats mais heterogéneos. Deste modo, a maior riqueza específica nos habitats e com condições para uma maior troca e dispersão de indivíduos entre os habitats. Em contra partida, em locais mais homogéneos pode haver uma maior abundância de indivíduos, porém com um número reduzido de espécies (Samways 1990).

Para muitos gafanhotos, a preferência pelo biótopo resulta mais da semelhança adaptativa com o seu passado do que do uso desses habitats como alimento (Gandar 1983; Bekele 2001). *A. thalassinus*, a espécie mais dominante do estudo, ocorre em gramíneas curtas ou longas, preferencialmente em solos húmidos, alimentando-se maioritariamente de gramíneas (Phipps 1959). Outras espécies abundantes pertencem ao género *Dnopherula* sp. A espécie *D. crassipes*, é altamente distribuída entre os diferentes habitats de acordo com a cobertura da vegetação, evitando extremos. Sendo que o seu tamanho curto lhe permite facilmente explorar diversos ambientes (Gandar 1982). Refira-se que esta espécie foi encontrada em todos habitats e de forma abundante em habitats mistos.

Esta similaridade está intrinsecamente associada ao tipo de vegetação, onde a mistura de espécies herbáceas e arbóreas, bem como a ocorrência de gramíneas como a *U. mosambicensis* e *P. maximum* contribui sobremaneira para a ocorrência dos diferentes géneros de Acridoidea. Em contraposto, a planície de inundação que é caracterizada pela

dominância de *C. dactylon* e *D. swazilandensis* apresentou uma similaridade fraca com os restantes habitats.

2.4.2. Riqueza de espécies de gafanhotos em diferentes tipos de savana

A abundância e riqueza de gafanhotos estão directamente relacionados a heterogeneidade dos habitats (Bekele 2001). Para o estudo a riqueza específica apresentou algumas variações de acordo com o tipo de savana, tanto que algumas espécies ocorrem nos 4 habitats e outras são mais restritas a um habitat específico, como por exemplo a *L. monteiroi*.

A dominância de *A. thalassinus* e *C. stenoptera* na planície de inundação, da *M. gracilipes* no matagal aberto e a ocorrência de *P. brevipes* em grande número nas savanas arbustivas espelharam as condições dos locais e as preferências alimentares das diferentes espécies. Tanto a *A. thalassinus* e *C. stenoptera*, são Oedipodinae, porém caracterizados por uma preferência alimentar especialista uma vez que alimentam-se preferencialmente de gramíneas (Isely 1944), explorando maioritariamente a planície de inundação que é dominada por *C. dactylon*, capim curto e com baixa cobertura da copa, aparentemente preferida por membros da família Oedipodinae (Gandar 1982). Por outro lado, a *M. gracilipes*, da subfamília Eyprepocnemidinae, é comum em habitats de savana e explora capins altos do género *Hyparrhenia* sp. (Hemp 2009). No caso do estudo foi encontrado nas savanas aberta arbustiva e savana arbustiva com solos sódicos, sendo abundante no matagal aberto, onde há ocorrência de gramíneas altas como a *H. contortus*.

Com base no catálogo de ortópteros, 174 espécies e 118 géneros foram descritas no País até 1964 (Ferreira 1964). Hoje, a base de dados do PNG conta com um total de 298 espécies descritas em 171 géneros de ortópteros. Desde 2012, o Laboratório de

Biodiversidade E.O. Wilson vem documentando os ortópteros do PNG, tendo sido registradas até ao momento 255 espécies. Com o presente estudo foram adicionadas duas espécies ao registro.

A disponibilidade de recursos pode influenciar na distribuição e riqueza dos gafanhotos. A alta riqueza de gafanhotos no matagal aberto pode ser associada a estrutura da vegetação e diversidade de espécies de plantas que servem de alimento e abrigo para os gafanhotos (Ebeling et al. 2013). Habitat este que é composto por uma mistura de gramíneas altas (*H. contortus*), curtas (*U. mosambicensis*) e espécies arbóreas. A existência de lagoas ao redor do matagal aberto levou-nos a assumir que o factor humidade tem a sua influência na ocorrência de certas espécies que normalmente ocorrem em locais húmidos, exemplo de *T. conturbata* e *J. sansibara* (Phipps 1966).

Geralmente, os gafanhotos com hábitos alimentares especialistas tendem a explorar habitats mais diversos (Phipps 1966; Joern 1982). Das 19 espécies compartilhadas entre os habitats de savana arbustiva e matagal aberto, 9 pertencem as subfamílias Gomphocerinae e Acridinae, também denominados comedores de capim (Chapman 1990). A planície de inundação foi o habitat com menor similaridade dentre os habitats. Este facto pode estar associado a composição específica da flora do habitat ser amplamente dominada por duas espécies de gramíneas *C. dactylon* e *D. swazilandensis* (Stalmans & Beilfuss 2008), bem como da *E. colona*, que foi usada para criar os gafanhotos.

Inúmeros factores, como a precipitação e os efeitos causados pela seca na quantidade e qualidade dos alimentos, são importantes para a dinâmica populacional dos gafanhotos e podem influenciar nas interações com outros organismos (Denno et al. 1995; Joern 2000; Joern & Laws 2012) A planície, distinta de outros habitats, está ligada a ocorrência de inundações cíclicas, que impossibilitam a ocorrência de espécies das subfamílias

Gomphocerinae, Hemiacridinae e Tropicopolinae, que normalmente desenvolvem-se em ambientes secos (Phipps 1966). No entanto, os herbívoros vertebrados também podem ter grandes impactos na quantidade, composição e qualidade da vegetação que afetam a dinâmica populacional de insetos fitófagos por meio de competição ou outros meios (Gómez & González-Megías 2007; Spalinger et al. 2011). De modo concreto, as interações entre os gafanhotos e mamíferos herbívoros, como é o caso da piva (*Kobus ellipsiprymnus*), espécie mais abundante no Parque, podem igualmente trazer efeitos sobre as assembleias de gafanhotos na planície de inundação.

2.4.3. Consumo de biomassa por gafanhotos nas savanas do PNG

Não obstante a sua riqueza e abundância, em estudos de dinâmica de ecossistema de savana, os gafanhotos recebem menos atenção quando comparados com os mamíferos herbívoros (Risch et al. 2015). Entretanto, poucos estudos foram desenvolvidos sobre a herbivoria dos gafanhotos (Gandar 1982; Belovsky 2000; Davies et al. 2016).

Os grandes mamíferos herbívoros consomem cerca da metade da produção vegetal em ecossistemas herbáceos no sul de África. Nestes ecossistemas, os insectos herbívoros são responsáveis por grande parte do resto (Sinclair 1975; Gandar 1982). Um estudo recente, sobre as respostas da vegetação à exclusão de grandes mamíferos na planície de inundação do PNG, demonstra que a biomassa é duas vezes maior (14,47 ton/ha \pm 0,67) na área interdita que na área livre para os mamíferos (7,88 ton/ha \pm 0,30 Guyton 2018). Esses resultados assumem que de modo geral, na planície de inundação os insectos têm um efeito dentro e fora da área interdita, tendo sido duplicado o crescimento das plantas na ausência de mamíferos.

De acordo com as medidas feitas, o impacto dos gafanhotos nos ecossistemas é reduzido, a avaliar pelas baixas densidades amostradas que podem estar associadas à época do ano

em que o estudo foi realizado, tipo e qualidade de vegetação disponível e outros factores combinados como o caso do ciclone IDAI e forte competição com outros herbívoros.

Embora os gafanhotos sejam altos consumidores, nem toda a matéria vegetal é por eles ingerida, sendo por isso considerados desperdiçadores uma vez que investem mais em estratégia de alimentação baseada na quantidade como forma de suprir o baixo valor nutritivo das folhas. Neste processo fragmentos de material vegetal não utilizados pelos gafanhotos são usados na formação de serapilheira importante no ciclo de nutrientes do solo (Gandar 1982; Codron et al. 2007; Gardiner 2018).

A variedade de plantas consumidas por diferentes espécies de gafanhotos pode ser influenciada por factores como competição ao nível comunitário, restrições filogenéticas, capacidade dos gafanhotos em contornar as defesas químicas das plantas, mobilidade e dispersão de diferentes espécies de gafanhotos, valor nutritivo das plantas e atributos fisiológicos específicos para cada espécie de gafanhoto (Joern 1979). Com base nos resultados obtidos do presente estudo, estima-se que os factores como capacidade de dispersão, competição interespecífica, valor nutritivo das plantas e atributos fisiológicos específicos (peça bucal dos Oedipodinae específica para consumo de gramíneas) sejam os que fortemente influenciam na variedade de plantas consumidas por diferentes espécies de gafanhotos. As espécies *O. carvalhoi* e *T. conturbata* não atingiram a fase adulta facto que pode estar associado ao teor de humidade relativa do ar existente no local de criação que se contrapõe as necessidades requeridas pelas espécies.

O presente estudo demonstrou que tanto a ocorrência como a abundância de espécies de gafanhoto estão intimamente associados a composição florística e estrutura dos habitats e que estes insectos, embora em densidades baixas, desempenham papéis importantes como reguladores dos ecossistemas.

3. Conclusões e Perspectivas

As espécies *J. sansibara*, que geralmente ocorre em ambientes húmidos, e a *P. prosternalis*, espécie associada a ambiente com gramíneas altas como o *H. contortus* e *D. eriantha*, constituem os dois novos registros de gafanhotos no PNG.

As espécies *A. thalassinus* e *P. brevipes* foram as espécies mais abundantes na planície de inundaç o e matagal aberto respectivamente.

No estudo de dieta constatou-se que as espécies *P. brevipes* e *P. tricolor* s o as que maior quantidade de vegeta o removem ao longo dos seus ciclos de vida.

Com base neste estudo eleva-se a import ncia de levantamentos cont nuos em  reas bem estudadas, enfatizando-se a din mica dos ecossistemas e do conhecimento. Depois do cat logo dos ort pteros de Mo ambique (Ferreira 1964) este   apenas o segundo estudo dedicado a ecologia dos ort pteros em Mo ambique, sendo por isso recomendados mais estudos nesta  rea de pesquisa, que   acess vel sob ponto de vista de facilidade de execu o e que forne am respostas sobre as quest es ligadas a conserva o da biodiversidade, sa de dos habitats e funcionamento dos diferentes ecossistemas, tendo como base a diversidade e abund ncia de esp cies, com capital import ncia na estabilidade dos ecossistemas e que s o amplamente ignoradas das tend ncias e avalia o das diferentes  reas protegidas.

Perante o constante decl nio acentuado de mam feros herb voros, que s o tidos como os principais engenheiros dos ecossistemas, associado a diversidade e abund ncia dos ort pteros   importante perceber se este grupo de insectos herb voros, pode preencher este papel de regulador por forma a manter o equil brio dos ecossistemas. Sendo ainda de capital import ncia em estudos de biodiversidade, uma vez que s o de f cil amostragem e de relativa facilidade na identifica o e conserva o constituindo uma  ptima escolha para estudos de biodiversidade e estrat gias de conserva o de uma  rea.

Os gafanhotos são insectos herbívoros importantes no funcionamento dos ecossistemas, não obstante o baixo consumo por unidade de área, que está associado as baixas densidades amostradas influenciadas por factores como a época do ano e horário de amostragem. Deste modo, estudos futuros devem centrar-se em aumentar o número de amostragens por forma a obter densidades mais realísticas que possam trazer valores mais precisos e melhor comparáveis aos outros herbívoros.

Que sejam realizados estudos criteriosos do género abrangendo maior número de espécies de gafanhotos e outros insectos herbívoros por forma a se dar a conhecer o papel combinado deste grupo sobre os diferentes ecossistemas.

Tendo em conta que a área de estudo é uma área de conservação, os resultados aqui apresentados possibilitam incrementar o conhecimento os ortópteros, dominadores em áreas herbáceas, o seu papel nos diferentes níveis tróficos e seu impacto no funcionamento dos ecossistemas de savana no PNG, podendo se replicar o experimento em todas áreas de conservação no País.

Tabela 2.1. Média de número de indivíduos por réplica e número de réplicas por fase de desenvolvimento por cada espécie no estudo de consumo

| Espécie | Gramínea | Gafanhotos por réplica | | Réplicas por fase | |
|--------------------------------|-------------------------|------------------------|--------|-------------------|--------|
| | | Ninfa | Adulto | Ninfa | Adulto |
| <i>Aiolopus thalassinus</i> | <i>E. colona</i> | 5 | 3 | 7 | 7 |
| <i>Coryphosima stenoptera</i> | <i>E. colona</i> | 5 | 2 | 5 | 2 |
| <i>Machaeridia conspersa</i> | <i>E. colona</i> | 5 | 2 | 2 | 1 |
| <i>Morphacris fasciata</i> | <i>E. colona</i> | 5 | 2 | 2 | 1 |
| Oedipodinae sp. 2 | <i>E. colona</i> | 5 | 2 | 4 | 2 |
| <i>Paracinema tricolor</i> | <i>E. colona</i> | 5 | 2 | 3 | 1 |
| <i>Oxya hyla</i> | <i>E. colona</i> | 2 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Acrida confusa</i> | <i>U. mosambicensis</i> | 5 | 1 | 3 | 3 |
| <i>Dnopherula</i> sp. 1 | <i>U. mosambicensis</i> | 5 | 3 | 5 | 5 |
| <i>Dnopherula crassipes</i> | <i>U. mosambicensis</i> | 5 | 2 | 5 | 4 |
| <i>Oedaleus carvalhoi</i> | <i>U. mosambicensis</i> | 5 | 0 | 3 | 2 |
| <i>Orthochtha dasyncnemis</i> | <i>U. mosambicensis</i> | 5 | 3 | 5 | 2 |
| <i>Platypternodes brevipes</i> | <i>U. mosambicensis</i> | 5 | 3 | 6 | 3 |
| <i>Tristria marginicosta</i> | <i>U. mosambicensis</i> | 5 | 3 | 3 | 3 |

Tabela 2.2. Espécies de gafanhotos encontrados nos quatro habitats de savana estudados no PNG. Savana aberta arbustiva (SA), savana aberta com solos sódicos (SS), matagal aberto e planície de inundação (PI)

| Família | Subfamília | Espécie | PI | SA | SA | MA |
|------------------|---------------------|---------------------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| Acrididae | Acridinae | <i>Acrida acuminata</i> | X | X | X | |
| | Acridinae | <i>Acrida confusa</i> | X | X | X | X |
| | Acridinae | <i>Acrida sulphuripennis</i> | | X | X | X |
| | Acridinae | <i>Cannula gracilis</i> | | | | X |
| | Acridinae | <i>Chirista compta</i> | X | | X | |
| | Acridinae | <i>Coryphosima stenoptera</i> | X | | X | |
| | Acridinae | <i>Duronia chloronota</i> | X | X | X | X |
| | Acridinae | <i>Machaeridia conspersa</i> | X | | | X |
| | Acridinae | <i>Orthochtha dasyncnemis</i> | X | X | | X |
| | Acridinae | <i>Orthochtha sp. 2</i> | X | | | |
| | Acridinae | <i>Parga sp. 1</i> | | | X | |
| | Catantopinae | <i>Abisares viridipennis</i> | | | X | |
| | Catantopinae | <i>Catantops melanosticus</i> | X | X | X | X |
| | Catantopinae | <i>Oxycatantops spissus</i> | | | X | X |
| | Catantopinae | <i>Phaeocatantops decoratus</i> | X | X | X | X |
| | Catantopinae | <i>Vitticatantops humeralis</i> | X | | | |
| | Cyrtacanthacridinae | <i>Ornithacris cyanea</i> | X | | | X |
| | Eyprepocnemidinae | <i>Metaxymecus gracilipes</i> | | | X | X |
| | Gomphocerinae | <i>Dnopherula crassipes</i> | | | X | X |
| | Gomphocerinae | <i>Dnopherula sp.1</i> | | | X | X |
| | Gomphocerinae | <i>Dnopherula sp.2</i> | | | X | X |
| | Gomphocerinae | <i>Gomphocerinae sp.</i> | | | X | |

| | | | | | | |
|-----------------------|-----------------|--------------------------------------|---|---|---|---|
| | Gomphocerinae | <i>Platypternodes brevipes</i> | | X | X | X |
| | Gomphocerinae | <i>Pnorisa</i> sp. 1 | | X | | X |
| | Hemiacridinae | <i>Hemiacris fervens</i> | | | | X |
| | Hemiacridinae | <i>Leptacris monteroi</i> | | | | X |
| | Oedipodinae | <i>Acrotylus</i> cf. <i>junodi</i> | | X | X | |
| | Oedipodinae | <i>Acrotylus</i> sp. 1 | | X | X | X |
| | Oedipodinae | <i>Aiolopus thalassinus</i> | X | | X | X |
| | Oedipodinae | <i>Heteropternis thoracica</i> | X | X | | |
| | Oedipodinae | <i>Humbe tenuicornis</i> | | X | X | |
| | Oedipodinae | <i>Jasomenia sansibara</i> | X | | | X |
| | Oedipodinae | <i>Morphacris fasciata</i> | X | | X | X |
| | Oedipodinae | <i>Oedaleus carvalhoi</i> | X | X | X | X |
| | Oedipodinae | Oedipodinae sp. 1 | X | | | |
| | Oedipodinae | Oedipodinae sp. 2 | X | | | |
| | Oedipodinae | <i>Paracinema tricolor</i> | X | | | X |
| | Oedipodinae | <i>Sphingoderus</i> sp. 1 | | | X | |
| | Oedipodinae | <i>Tmetonota rugosa</i> | X | | X | X |
| | Oedipodinae | <i>Trilophidia conturbata</i> | X | | X | X |
| | Oxyinae | <i>Oxya hyla</i> | X | | X | |
| | Tropidopolinae | <i>Petamella prosternalis</i> | | | | X |
| | Tropidopolinae | <i>Tristia marginicosta</i> | | X | | X |
| Pyrgomorphidae | Pyrgomorphae | Pyrgomorphidae sp. 1 | | X | X | X |
| Tetrigidae | Tetriginae | <i>Paratettix macrostenus</i> | X | | | X |
| Tettigoniidae | Saginae | <i>Clonia wahlbergi</i> | | | | X |
| | Conocephalinae | <i>Conocephalus conocephalus</i> | X | | X | |
| | Conocephalinae | <i>Conocephalus maculatus</i> | | X | X | X |
| | Phaneropterinae | <i>Phaneroptera sparsa</i> | X | X | | |

Tabela 2.3. Similaridade estimada em pares de habitats com base no índice de Morisita. Savana aberta arbustiva (SA), savana com solos sódicos (SS), matagal aberto (MA) e planície de inundação (PI)

| | SA | SS | MA | PI |
|----|-------|-------|-------|-------|
| SA | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 0.288 |
| SS | | 1.000 | 1.000 | 0.596 |
| MA | | | 1.000 | 0.506 |
| PI | | | | 1.000 |

Tabela 2.4. Densidade de gafanhotos na planície de inundação (PI) e noutras paisagens (OP) por área total (AT) das paisagens

| Espécies | Habitat | Área (ha) | Densidade ninfas (ind./ha) | Densidade total ninfas (ind./AT) | Densidade adultos (ind./ha) | Densidade total adultos (ind./AT) | Densidade total (ind./AT) |
|------------------------|---------|--------------|----------------------------------|--|-----------------------------------|--|---------------------------------|
| <i>A. thalassinus</i> | PI | 1,900 | 422.4 | 802,560 | 438.4 | 832,960 | 1,635,520 |
| <i>C. stenoptera</i> | PI | 1,900 | 268.8 | 510,720 | 284.8 | 541,120 | 1,051,840 |
| <i>P. tricolor</i> | PI | 1,900 | 236.8 | 449,920 | 201.6 | 383,040 | 832,960 |
| <i>P. brevipes</i> | OP | 66,614 | 345.6 | 23,021,798 | 332.8 | 22,169,139 | 45,190,938 |
| <i>O. carvalhoi</i> | OP | 66,614 | 214.4 | 14,282,041 | 262.4 | 17,479,514 | 31,761,555 |
| <i>T. marginicosta</i> | OP | 66,614 | 201.6 | 13,429,382 | 332.2 | 21,529,645 | 34,959,027 |
| <i>M. gracilipes</i> | OP | 66,614 | | | 444.8 | 29,629,907 | 29,629,907 |
| Total | | | | 52,496,421 | | 92,565,325 | 145,061,747 |

Tabela 2.5. Média de consumo por gafanhotos nos diferentes habitats: matagal aberto (MA), savana aberta arbustiva (SA), savana com solos sódicos (SS) e planície de inundação (PI). Contabilizadas 62 replicas cada um com aproximadamente 5 indivíduos. Consumo na fase ninfa (semanas) e fase adulta (10 dias após a última mudança de estágio de desenvolvimento)

| Espécie | Gramínea | Habitat | Duração da fase ninfa (semanas) | Fase ninfa | Fase adulta |
|--------------------------------|-------------------------|---------|---------------------------------|----------------|----------------|
| | | | | Média (g) ± EP | Média (g) ± EP |
| <i>Acrida confusa</i> | <i>U. mosambicensis</i> | MA,SA | 6.1 | 0.05 ± 0.01 | 0.13 ± 0.01 |
| <i>Dnopherula crassipes</i> | <i>U. mosambicensis</i> | MA, SS | 10.6 | 0.03 ± 0.01 | 0.10 ± 0.01 |
| <i>Dnopherula sp. 1</i> | <i>U. mosambicensis</i> | SA,MA | 8.5 | 0.03 ± 0.01 | 0.09 ± 0.02 |
| <i>Dnopherula sp. 2</i> | <i>U. mosambicensis</i> | SA, SS | 8.8 | 0.02 ± 0.27 | 0.09 ± 0.02 |
| <i>Oedaleus carvalhoi</i> | <i>U. mosambicensis</i> | SA, SS | 8.6 | 0.05 ± 0.01 | 0.06 ± 0.01 |
| <i>Orthochtha dasyncnemis</i> | <i>U. mosambicensis</i> | SS, SA | 12.7 | 0.05 ± 0.01 | 0.16 ± 0.04 |
| <i>Platypternodes brevipes</i> | <i>U. mosambicensis</i> | MA | 10.6 | 0.04 ± 0.01 | 0.14 ± 0.04 |
| <i>Tristria marginicosta</i> | <i>U. mosambicensis</i> | MA | 6.8 | 0.04 ± 0.01 | 0.12 ± 0.03 |
| <i>Aiolopus thalassinus</i> | <i>E. colona</i> | PI | 6.2 | 0.07 ± 0.03 | 0.06 ± 0.01 |
| <i>Coryphosima stenoptera</i> | <i>E. colona</i> | PI | 4.3 | 0.03 ± 0.01 | 0.05 ± 0.01 |
| <i>Machaeridia conspersa</i> | <i>E. colona</i> | PI | 8.2 | 0.11 ± 0.07 | 0.13 ± 0.11 |
| <i>Morphacris fasciata</i> | <i>E. colona</i> | PI | 6.0 | 0.06 ± 0.01 | 0.07 ± 0.03 |
| <i>Oedipodinae sp. 2</i> | <i>E. colona</i> | PI | 5.6 | 0.03 ± 0.01 | 0.02 ± 0.01 |
| <i>Oxya hyla</i> | <i>E. colona</i> | PI | 4.4 | 0.33 ± 0.26 | 0.10 ± 0.04 |
| <i>Paracinema tricolor</i> | <i>E. colona</i> | PI | 7.2 | 0.06 ± 0.03 | 0.10 ± 0.03 |
| <i>Trilophidia conturbata</i> | <i>E. colona</i> | PI | 4.6 | 0.06 ± 0.09 | 0.14 ± 0.10 |

Tabela 2.6. Consumo estimado para o ciclo de vida de seis espécies de gafanhoto.

| Espécie | Consumo | Duração | Total | Consumo | Duração | Total | Consumo por espécie (kg/ha) |
|------------------------|----------------------------|----------------------------|----------------------------|-----------------------------|-----------------------------|-----------------------------|-----------------------------------|
| | diário ninfas (g/ha) | da fase ninfa (dias) | consumo ninfa (g/ha) | diário adultos (g/ha) | da fase adulto (dias) | consumo adulto (g/ha) | |
| <i>A. thalassinus</i> | 29.57 | 44 | 1,301.08 | 26.3 | 51 | 1,341.3 | 2.64 |
| <i>C. stenoptera</i> | 8.06 | 31 | 249.86 | 14.24 | 51 | 726.24 | 0.98 |
| <i>P. brevipes</i> | 13.82 | 75 | 1,036.5 | 46.59 | 51 | 2,376.09 | 3.41 |
| <i>O. carvalhoi</i> | 10.72 | 61 | 653.92 | 15.74 | 51 | 802.74 | 1.46 |
| <i>T. marginicosta</i> | 8.06 | 48 | 386.88 | 38.78 | 51 | 1977.78 | 2.36 |
| <i>P. tricolor</i> | 14.21 | 51 | 724.71 | 20.16 | 51 | 1,028.16 | 1.75 |
| Média | | | 725.49 | | | 1,375.39 | 2.10 |
| Total (kg/ha) | | | 4.35 | | | 8.25 | 12.61 |

Tabela 2.7. Densidades médias de ninfas e adultos e estimativa de biomassa consumida

| Espécie | Densidade ninfas (ind/ha) | Consumo diário (g) | Fase ninfa (dias) | Consumo ninfa (g) | Densidade adultos (ind/ha) | Consumo diário (g) | Fase adulto (dias) | Consumo adulto (g) |
|------------------------|---------------------------------|-----------------------|-------------------------|----------------------|----------------------------------|-----------------------|--------------------------|-----------------------|
| <i>A. thalassinus</i> | 422.4 | 0.07 | 44 | 3.08 | 438.4 | 0.06 | 51 | 3.06 |
| <i>P. brevipes</i> | 345.6 | 0.04 | 75 | 3.00 | 332.8 | 0.14 | 51 | 7.14 |
| <i>O. carvalhoi</i> | 214.4 | 0.05 | 61 | 3.05 | 262.4 | 0.06 | 51 | 3.06 |
| <i>T. marginicosta</i> | 201.6 | 0.04 | 48 | 1.92 | 323.2 | 0.12 | 51 | 6.12 |
| <i>C. stenoptera</i> | 268.8 | 0.03 | 31 | 0.93 | 284.8 | 0.05 | 51 | 2.55 |
| <i>P. tricolor</i> | 236.8 | 0.06 | 51 | 3.06 | 201.6 | 0.10 | 51 | 5.1 |
| Média | | 0.048 | | 2.51 | | 0.088 | | 4.505 |

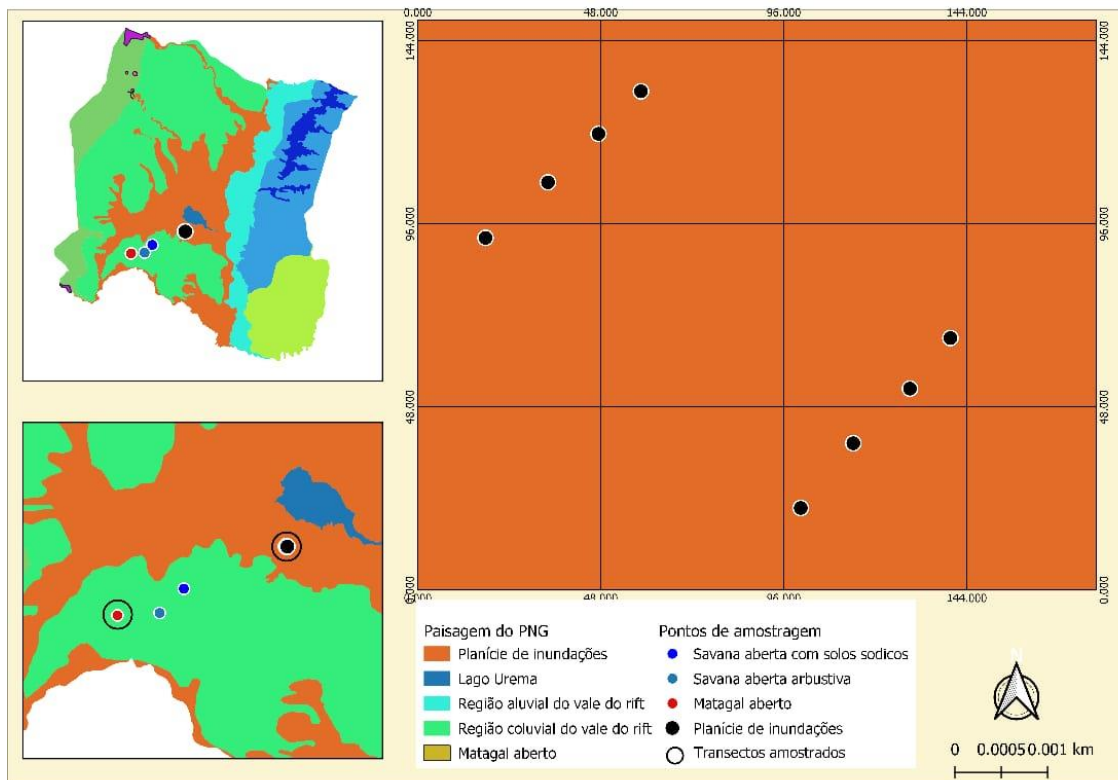


Figura 2.1. Localização da área de estudo



Figura 2.2. Gaiolas usadas no estudo de dieta dos gafanhotos

4. Bibliografia

1. Aide TM. 1993. Patterns of leaf development and herbivory in a tropical understory community. *Ecology* **74**:455–466.
2. Andersen AN, Lonsdale WM. 1990. Herbivory by Insects in Australian Tropical Savannas: A Review. *Journal of Biogeography* **17**:433.
3. Andersen AN, Lowe LM, Rentz DGF. 2000. The grasshopper (Orthoptera : Acridoidea, Eumastacoidea and Tettigoniodea) fauna of Kakadu National Park in the Australian seasonal tropics: biogeography, habitat associations and functional groups Alan. *Australian Journal of Zoology* **48**:431–442.
4. Andersen AN, Ludwig JA, Lowe LM, Rentz DGF. 2001. Grasshopper biodiversity and bioindicators in Australian tropical savannas: Responses to disturbance in Kakadu National Park. *Austral Ecology* **26**:213–222.
5. Armstrong AJ, Van Hensbergen HJ. 1999. Identification of priority regions for animal conservation in afforestable montane grasslands of the northern Eastern Cape Province, South Africa. *Biological Conservation* **87**:93–103.
6. Asner GP, Knapp DE, Levick SR, Jacobson J, Emerson R, Kennedy-Bowdoin T, Colgan MS, Martin RE. 2009. Large-scale impacts of herbivores on the structural diversity of African savannas. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **106**:4947–4952.
7. Atjay GL, Ketner P, Duvigneaud P. 1987. Terrestrial primary production and phytomass. Pages 129–181 in B. Bolin, editor. *In the Global carbon cycle*. John Wiley, New York.
8. Bakker ES, Ritchie ME, Olff H, Milchunas DG, Knops JMH. 2006. Herbivore impact on grassland plant diversity depends on habitat productivity and herbivore size. *Ecology Letters* **9**:780–788.

9. Bastow JL, Sabo JL, Finlay JC, Power ME. 2002. A basal aquatic-terrestrial trophic link in rivers : algal subsidies via shore-dwelling grasshoppers. *Oecologia* **131**:261–268.
10. Bazelet C. 2011. Grasshopper bioindicators of effective large-scale ecological networks. University of Stellenbosch, Faculty of Science. Available from <http://ir1.sun.ac.za/handle/10019.1/6651>.
11. Beckerman AP. 2015. response of herbivores eaten : the functional The shape of things foraging adaptively **110**:591–601.
12. Behmer ST, Joern A. 1993. Diet Choice by a Grass-Feeding Grasshopper Based on the Need for a Limiting Nutrient. *Functional Ecology* **7**:522–527.
13. Behmer ST, Joern A. 2008. Coexisting generalist herbivores occupy unique nutritional feeding niches. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **105**:1977–1982.
14. Bekele SG. 2001. Grasshopper Ecology and Conservation in the Nama-Karoo. University of Natal Pietermaritzburg.
15. Belovsky G, Slade JB. 2002. An ecosystem perspective on grasshopper control: possible advantages to no treatment. *Journal of Orthoptera Research* **11**:29–35.
16. Belovsky GE. 2000. Part 1 . Grasshoppers as integral elements of grasslands: Do Grasshoppers diminish grassland productivity? Pages 7–29 *A New Perspective for control based on conservation*. Utah.
17. Belovsky GE, Slade JB. 2000. Insect herbivory accelerates nutrient cycling and increases plant production. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **97**:14412–14417.
18. Belovsky GE, Slade JB. 2017. Grasshoppers affect grassland ecosystem functioning: Spatial and temporal variation. *Basic and Applied Ecology* **26**:24–

34. Elsevier GmbH. Available from <https://doi.org/10.1016/j.baae.2017.09.003>.
19. Belovsky GE, Slade JB, Stockhoff BA. 1990. Susceptibility to predation for different grasshoppers. *Ecology* **71**:624–634.
20. Belsky AJ. 1988. Regional influences on small-scale vegetational heterogeneity within grasslands in the Serengeti National Park, Tanzania. *vegetatio* **74**:3–10.
21. Bernays EA, Bright KL. 1993. Mechanisms of dietary mixing in grasshoppers: A review. *Comp. Biochem. Physiol.* **104**:125–131.
22. Berner D, Blanckenhorn WU, Ko C. 2005. Grasshoppers cope with low host plant quality by compensatory feeding and food selection: N limitation challenged. *Oikos* **3**:525–533.
23. Bock CE, Bock JH, Grant MC. 1992. Effects of bird predation on grasshopper densities in an Arizona grassland. *Ecology* **73**:1706–1717.
24. Braga CE de S, Gutjahr ALN, de Moraes JW. 2017. Diversidade de gafanhotos de uma floresta primária da amazônia oriental. *Centro científico conhecer*:948–958.
25. Branson DH. 2005. Effects of Fire on Grasshopper Assemblages in a Northern Mixed-grass Prairie. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **32**:1109–1113.
26. Branson DH. 2010. Relationships between Plant Diversity and Grasshopper Diversity and Abundance in the Little Missouri National Grassland. *Psyche* **2011**:1–7.
27. Branson DH, Haferkamp MA. 2014. Insect herbivory and vertebrate grazing impact food limitation and grasshopper populations during a severe. *Ecological Entomology* **39**:371–381.
28. Branson DH, Joern A, Sword GA. 2006. Sustainable Management of Insect Herbivores in Grassland Ecosystems: New Perspectives in Grasshopper Control. *BioScience* **56**:743.

29. Branson DH, Sword GA. 2009. Grasshopper herbivory affects native plant diversity and abundance in a grassland dominated by the exotic grass *Agropyron cristatum*. *Restoration Ecology* **17**:89–96.
30. Branson DH, Vermeire LT. 2016. Grasshopper Responses to Fire and Postfire Grazing in the Northern Great Plains Vary Among Species. *Rangeland Ecology and Management* **69**:144–149.
31. Burnham K, Anderson D, Laake J. 1980. Estimation of Density from Line Transect Sampling of Biological Populations. Page The wildlife society. U.S. Fishh and Wildlife Service, Office of Biological Services, Fort Collins, Colorado.
32. Capinera JL, Scherer CW, Simkins JB. 1997. Habitat associations of grasshoppers. *Florida Entomologist* **80**:253–261.
33. Ceballos G, Ehrlich PR, Barnosky AD, García A, Pringle RM, Palmer TM. 2015. Accelerated modern human – induced species losses : Entering the sixth mass extinction. *American Association for the Advacement od Science*:9–13.
34. Chapman RF. 1990. Food Seleccion. Pages 39–72 in R. F. Chapman and A. Joern, editors. *Biology of Grasshoppers* John Wiley. New York.
35. Cigliano MM, Otte D, Braun H, Eades DC. 2019. Orthoptera Species File.
36. Codron D, Lee-Thorp JA, Sponheimer M, Codron J, De Ruiter D, Brink JS. 2007. Significance of diet type and diet quality for ecological diversity of African ungulates. *Journal of Animal Ecology* **76**:526–537.
37. Curry JP. 1994. Ecology, influence on soil fertility an effects on plant growth. Page *Grassland invertebrates* Chapman &. UK.
38. Daskin JH, Stalmans M, Pringle RM. 2016. Ecological legacies of civil war: 35-year increase in savanna tree cover following wholesale large-mammal declines. *Journal of Ecology* **104**:79–89.

39. Davies AB, Van Rensburg BJ, Robertson MP, Levick SR, Asner GP, Parr CL. 2016. Seasonal variation in the relative dominance of herbivore guilds in an African savanna. *Ecology* **97**:1618–1624.
40. Denno RF, McClure MS, Ott James R. 1995. INTERACTIONS IN Resurrected. *Annual Review of Entomology* **40**:297–331.
41. Detling J., Dyer M., Winn D. 1979. Net Photosynthesis, Root Respiration, and Regrowth of *Bouteloua gracilis* Following Simulated Grazing. *Oecologia* **41**:127–134.
42. Detling JK. 1988. Regulation of Energy Flow and Nutrient Cycling by Herbivores. Pages 131–148 *Grasslands and Savannas*.
43. Dirsh VM. 1965. The African Genera of Acridoidea. Page (V.M. Dirsh, editor) *Anti-Locus*. The syndics of the Cambridge University Press, London.
44. Dirzo R, Young HS, Galetti M, Ceballos G, Isaac NJB, Collen B. 2014. Defaunation in the Anthropocene. *Science* **345**:401–406.
45. Doak DF, Pringle RM, Palmer TM, Goheen JR, Louthan AM. 2014. Mechanisms of plant-plant interactions: concealment from herbivores is more important than abiotic-stress mediation in an African savannah. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **281**:20132647–20132647.
46. Du Toit JT, Rogers K, Biggs H. 2004. The Kruger Experience: Ecology and Management of Savanna Heterogeneity. *African Journal of Range & Forage Science* **21**:67–67.
47. Ebeling A, Allan E, Heimann J, Köhler G, Scherer-Lorenzen M, Vogel A, Weigelt A, Weisser WW. 2013. The impact of plant diversity and fertilization on fitness of a generalist grasshopper. *Basic and Applied Ecology* **14**:246–254. Elsevier GmbH. Available from <http://dx.doi.org/10.1016/j.baae.2013.01.006>.

48. Evans EW. 1988. Community Dynamics of Prairie Grasshoppers Subjected to Periodic Fire: Predictable Trajectories or Random Walks in Time? *Oikos* **52**:283.
49. Ferreira G da V. 1964. Catalogo dos Ortópteras de Moçambique. *Revista de Entomologia de Moçambique*:217–295. *Revista de Entomologia de Moçambique*.
50. Footitt RG, H. Adler P, Song H. 2018. Biodiversity of Orthoptera. *Insect Biodiversity* **II**:245–279.
51. Frank DA, McNaughton SJ. 1993. Evidence for the Promotion of Aboveground Grassland Production by Native Large Herbivores in Yellowstone National Park. *Oecologia* **96**:157–161.
52. Franzke A, Unsicker SB, Specht J, Köhler G, Weisser WW. 2010. Being a generalist herbivore in a diverse world: how do diets from different grasslands influence food plant selection and fitness of the grasshopper *Chorthippus parallelus*? *Ecological Entomology* **35**:126–138.
53. Fritz H. 2017. Long-term field studies of elephants: understanding the ecology and conservation of a long-lived ecosystem engineer. *Journal of Mammalogy* **98**:603–611.
54. Futuyma DJ, Peterson SC. 1985. genetic variation in the use of resources by insects. *Annual Review of Entomology* **30**:217–238.
55. Gandar M V. 1980. Short term effects of the exclusion of large mammals and insects in broad leaf savanna. *South African Journal of Science* **76**:29–31.
56. Gandar M V. 1982. The dynamics and trophic ecology of grasshoppers (Acridoidea) in a South African savanna - Trophic ecology of grasshoppers in South African savanna. *Oecologia* **54**:370–378.
57. Gandar M V. 1983. Ecological notes and annotated checklist of the grasshoppers (Orthoptera: Acridoidea) of the Savanna ecosystem project study area, Nylsvley.

58. Gangwere SK, Murlirangan MC, Muralirangan M. 1997. The Binomics of grasshoppers, Katydid and their kin.
59. Gardiner T. 2018. Grazing and Orthoptera: A review. *Journal of Orthoptera Research* **27**:3–11.
60. Gebeyehu S, Samways MJ. 2002. Grasshopper assemblage response to a restored national park (Mountain Zebra National Park, South Africa). *Biodiversity and Conservation* **11**:283–304.
61. Gebeyehu S, Samways MJ. 2003. Responses of grasshopper assemblages to long-term grazing management in a semi-arid African savanna. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **95**:613–622.
62. Gillon Y. 1983. The invertebrates of the grass layer. *Ecosystems of the world*. Pages 289–311 Tropical savannas F. Bourlie. Elsevier, Amsterdam.
63. Gómez JM, González-Megías A. 2007. Long-term effects of ungulates on phytophagous insects. *Ecological Entomology* **32**:229–234.
64. Green S V. 1998. The bionomics of grasshoppers, katydids and their kin. Edited by S.K. Gangwere, M.C. Muralirangan and Meera Muralirangan. (Wallingford: CAB International, 1997). xiii + 529 £85.00 ISBN 0 85199 141 6. *Bulletin of Entomological Research* **88**:108–108.
65. Greenslade P. 1992. Conserving invertebrate diversity in agricultural, forestry and natural ecosystems in Australia. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **40**:297–312.
66. Guyton JA. 2018. Ecology, conservation, and diversity of mammal communities in African ecosystem recovering from civil war.
67. Hanski I, Singer MC. 2001. Extinction-colonization dynamics and host-plant choice in butterfly metapopulations. *American Naturalist* **158**:341–353.

68. Hemp C. 2009. Annotated list of Caelifera (Orthoptera) of Mt. Kilimanjaro, Tanzania.
69. Hewitt GB, Onsager JA. 1983. Control of Grasshoppers on Rangeland in the United States-A Perspective. *Journal of Range Management* **36**:202–207.
70. Huang X, Wu H, Mcneill MR, Qin X, Ma J. 2016. Quantitative analysis of diet structure by real-time PCR , reveals different feeding patterns by two dominant grasshopper species. *Nature Publishing Group*:1–11. Nature Publishing Group. Available from <http://dx.doi.org/10.1038/srep32166>.
71. Hunter MD. 2001. Insect population dynamics meets ecosystem ecology: Effects of herbivory on soil nutrient dynamics. *Agricultural and Forest Entomology* **3**:77–84.
72. Huntzinger M, Karban R, Cushman JH. 2008. Negative effects of vertebrate herbivores on invertebrates in a coastal dune community. *Ecology* **89**:1972–1980.
73. Ibanez S et al. 2013. Plant functional traits reveal the relative contribution of habitat and food preferences to the diet of grasshoppers. *Oecologia* **173**:1459–1470.
74. Isely FB. 1944. Correlation Between Mandibular Morphology And Food Specificity In Grasshoppers¹. *Annals of the Entomological Society of America* **37**:47–67.
75. Ivie W, Bull DL, Beier RC, Pryor NW, Oertli EH. 1983. Metabolic detoxification: Mechanism of insect resistance to plant psoralens. *American Association for the Advancement of Science* **221**:374–376.
76. Joern A. 1979. Feeding patterns in grasshoppers (Orthoptera: Acrididae): Factors influencing diet specialization.
77. Joern A. 1982. Vegetation Structure and Microhabitat Selection in Grasshoppers

- (Orthoptera, Acrididae). *The Southwestern Naturalist* **27**:197–209.
78. Joern A. 1986. Experimental study of avian predation on coexisting grasshopper population. *Oikos* **46**:243–249.
 79. Joern A. 2000. What are the consequences of non-linear ecological interactions for grasshoppers control Strategies?
 80. Joern A. 2004. Variation in Grasshopper (Acrididae) Densities in Response to Fire Frequency and Bison Grazing in Tallgrass Prairie Variation in Grasshopper (Acrididae) Densities in Response to Fire Frequency and Bison Grazing in Tallgrass Prairie. *Environmental Entomology* **33**:1617–1625.
 81. Joern A. 2005. Disturbance by fire frequency and bison grazing modulate grasshopper assemblages in tallgrass prairie. *Ecology* **86**:861–873.
 82. Joern A, Laws AN. 2012. Ecological Mechanisms Underlying Arthropod Species Diversity in Grasslands. *Annual Review of Entomology* **58**:19–36.
 83. Joern A, Provin T, Behmer ST. 2012. Not just the usual suspects: Insect herbivore populations and communities are associated with multiple plant nutrients. *Ecology* **93**:1002–1015.
 84. Johnsen P. 1982. Acridoidea of Zambia I. Zoological laboratory, Aarhus University, Denmark.
 85. Johnston TD, Pietrewicz AT. 2014. Issues in the Ecological Study of Learning. Page (Lawrence Erlbaum Associates I, editor) Resources for ecological psychology, 1st edition. Psychology Press, New York.
 86. Jonas JL, Joern A. 2008. Host-plant quality alters grass/forb consumption by a mixed-feeding insect herbivore, *Melanoplus bivittatus* (Orthoptera: Acrididae). *Ecological Entomology* **33**:546–554.
 87. Jonsson M, Bell D, Hjältén J, Rooke T, Scogings PF. 2010. Do mammalian

- herbivores influence invertebrate communities via changes in the vegetation? Results from a preliminary survey in Kruger National Park, South Africa. *African Journal of Range and Forage Science* **27**:39–44.
88. Karpestam E, Forsman A. 2013. Stable isotopes reveal dietary divergence between dispersal phenotypes in *Tetrix subulata* pygmy grasshoppers (Orthoptera: Tetrigidae). *European Journal of Entomology* **110**:65–70. *European Journal of Entomology*. Available from <https://doi.org/10.14411/eje.2013.008>.
89. Kati V, Dufrêne M, Legakis A, Grill A, Lebrun P. 2003. Conservation management for Orthoptera in the Dadia reserve, Greece. *Biological Conservation* **115**:33–44.
90. Keesing F. 2000. Cryptic Consumers and the Ecology of an African Savanna. *BioScience* **50**:205.
91. Keesing F, Young TP. 2014. Cascading consequences of the loss of large mammals in an African Savanna. *BioScience* **64**:487–495.
92. Kemp WP, Dennis B. 1993. Density dependence in rangeland grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). *Oecologia* **96**:1–8.
93. Kemp WP, Harvey SJ, O'Neill KM. 1990. Patterns of vegetation and grasshopper community composition. *Oecologia* **83**:299–308.
94. Köhler G, Brodhun HP, Schaller G. 1987. Ecological energetics of Central European grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). *Oecologia* **74**:112–121.
95. König S, Krauss J. 2019. Get larger or grow longer wings? Impacts of habitat area and habitat amount on orthopteran assemblages and populations in semi-natural grasslands. *Landscape Ecology* **34**:175–186.
96. Krumins JA, Krumins V, Forgoston E, Billings L, Van Der Putten WH. 2015. Herbivory and stoichiometric feedbacks to primary production. *PLoS ONE* **10**:1–

- 14.
97. La Pierre KJ, Joern A, Smith MD. 2015. Invertebrate, not small vertebrate, herbivory interacts with nutrient availability to impact tallgrass prairie community composition and forb biomass. *Oikos* **124**:842–850.
98. Langevelde F van et al. 2003. Effects of fire and herbivory on the stability of savanna ecosystems. *Ecology* **84**:337–350. Available from [http://www.esajournals.org/doi/abs/10.1890/0012-9658\(2003\)084%5B0337:EOFAHO%5D2.0.CO%3B2](http://www.esajournals.org/doi/abs/10.1890/0012-9658(2003)084%5B0337:EOFAHO%5D2.0.CO%3B2).
99. Latchininsky A V., Sword GA, Sergeev MG, Cigliano MM, Lecoq M. 2011. *Locusts and Grasshoppers: Behaviour, Ecology and Biogeography*. psyche.
100. Lawton JH et al. 1998. Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. *Nature* **391**:72–76.
101. Lee KP, Behmer ST, Simpson SJ, Raubenheimer D. 2002. A geometric analysis of nutrient regulation in the generalist caterpillar *Spodoptera littoralis* (Boisduval). *Journal of Insect Physiology* **48**:655–665.
102. Li H, Xiang-yu J, Dai G, Gu Z, Ming C, Yang Z, Ryder OA. 2016. Large numbers of vertebrates began rapid population decline in the late 19th century. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **113**:14079–14084.
103. Masloski K, Greenwood C, Reiskind M, Payton M. 2014. Evidence for Diet-Driven Habitat Partitioning of Melanoplineae and Gomphocerinae (Orthoptera: Acrididae) Along a Vegetation Gradient in a Western Oklahoma Grassland. *Environmental Entomology* **43**:1209–1214.
104. McClenaghan B, Gibson JF, Shokralla S, Hajibabaei M. 2015. Discrimination of grasshopper (Orthoptera: Acrididae) diet and niche overlap using next-generation sequencing of gut contents. *Ecology and Evolution* **5**:3046–3055.

105. McNaughton SJ. 1983. Compensatory Plant Growth as a Response to Herbivory. *Oikos* **40**:329.
106. McNaughton SJ. 1985. Ecology of a Grazing Ecosystem: The Serengeti. *Ecological Monographs* **55**:259–294.
107. McNaughton SJ, Ruess. RW, Seagle SW. 1988. Large Mammals and process dynamics in african ecosystems.
108. Mitchell JE, Pfadt RE. 1974. A Role of Grasshoppers in a Shortgrass Prairie Ecosystem. *Environmental Entomology* **3**:358–360.
109. Miura K, Ohsaki N. 2004. Diet mixing and its effect on polyphagous grasshopper nymphs. *Ecological Research* **19**:269–274.
110. Mody K, Unsicker SB, Linsenmair KE. 2007. Fitness related diet-mixing by intraspecific host-plant-switching of specialist insect herbivores. *Ecology* **88**:1012–1020.
111. Montemayor DI, Sparks EL, Iribarne OO, Cebrian J. 2018. Influence of Grasshopper Herbivory on Nitrogen Cycling in Northern Gulf of Mexico Black Needlerush Salt Marshes. *Estuaries and coasts* **41**:765–771. *Estuaries and Coasts*.
112. Naeem S, Li S. 1997. Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature* **390**:507–509.
113. Naskrecki P, Guta R. 2019. Katydid (Orthoptera: Tettigoniidae) of Gorongosa National Park and central Mozambique. *Page Zootaxa*.
114. Newbold T, Scharlemann JPW, Butchart SHM, Sekercioglu ÇH, Alkemade R, Booth H, Purves DW, B PRS, Newbold T, Newbold T. 2012. Ecological traits affect the response of tropical forest bird species to land-use intensity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*:1–8.

115. Nitschke N, Wiesner K, Hilke I, Eisenhauer N, Oelmann Y, Weisser WW. 2014. Increase of fast nutrient cycling in grassland microcosms through insect herbivory depends on plant functional composition and species diversity. *Oikos* **000**:1–13.
116. Olf H, Ritchie ME. 1998. Effects of herbivores on Grassland Plant Diversity. *Trends in Ecology and Evolution* **13**:261–265. Available from <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0169534798013640>.
117. Onsager JA. 1987. Integrated Pest Management on Rangeland : State of the Art in the Sagebrush Ecosystem.
118. Otte D, Joern A. 1976. On Feeding Patterns in Desert Grasshoppers and the Evolution of Specialized Diets. *Academy of Natural sciences* **128**:89–126.
119. Parr SJ, Naveso MÁ, Yazar M. 1997. Habitat and potential prey surrounding lesser kestrel colonies in central turkey. *Biological Conservation* **79**:309–312.
120. Pastor J, Naiman RJ. 1992. Selective Foraging and Ecosystem Processes in Boreal Forests. *American Naturalist* **139**:690–705.
121. Pastor J, Naiman RJ, Dewey B, Mcinnes P, Pastor J, Naiman RJ, Dewey B, Mcinnes P. 1988. Moose , Microbes , Boreal and ecosystem properties. *BioScience* **38**:770–777.
122. Pfadt RE. 1994. Field Guide to common western grasshoppers. Wyoming.
123. Phipps J. 1959. Studies on East african acridoidea (Orthoptera), with special reference to egg-production, habitats, and seasonal cycles. Page East African Acridoidea (Orthoptera).
124. Phipps J. 1966. The habitat and seasonal distribution of some East African grasshoppers (Orthoptera: Acridoidea). *Proceedings of the Royal Entomological Society of London. Series A, General Entomology* **41**:25–36.
125. Prendini L, Theron LJ, Van Der Merwe K, Owen-Smith N. 1996. Abundance and

- guild structure of grasshoppers (Orthoptera: Acridoidea) in communally grazed and protected savanna. *South African Journal of Zoology* **31**:120–129.
126. Pringle RM, Doak DF, Brody AK, Jocqué R, Palmer TM. 2010. Spatial pattern enhances ecosystem functioning in an African savanna. *PLoS Biology* **8**.
127. Pringle RM, Goheen JR, Palmer TM, Charles GK, DeFranco E, Hohbein R, Ford AT, Tarnita CE. 2014. Low functional redundancy among mammalian browsers in regulating an encroaching shrub (*Solanum campylacanthum*) in African savannah. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **281**.
128. Pringle RM, Palmer TM, Goheen JR, McCauley DJ, Keesing F. 2011. Ecological Importance of Large Herbivores in the Ewaso Ecosystem. *Smithsonian Contributions to Zoology*:43–53.
129. Pringle RM, Young TP, Rubenstein DI, McCauley DJ. 2006. Herbivore-initiated interaction cascades and their modulation by productivity in an African savanna. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **104**:193–197.
130. Pringle RM, Young TP, Rubenstein DI, McCauley DJ. 2007. Herbivore-initiated interaction cascades and their modulation by productivity in an African savanna. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **104**:193–197.
131. Rentz DCF, Weissman DB. 1982. Faunal affinities, systematics, and bionomics of Orthoptera of California channel islands. University of California publications, entomology.
132. Risch AC, Schütz M, Vandegehuchte ML, Van Der Putten WH, Duyts H, Raschein U, Gwiazdowicz DJ, Busse MD, Page-Dumroese DS, Zimmermann S. 2015. Aboveground vertebrate and invertebrate herbivore impact on net N mineralization in subalpine grasslands. *Ecology* **96**:3312–3322.

133. Rivers-Moore NA, Samways MJ. 1996. Game and cattle trampling, and impacts of human dwellings on arthropods at a game park boundary. *Biodiversity and Conservation* **5**:1545–1556.
134. Samways MJ. 1990. Land Forms and Winter Habitat Refugia in the Conservation of Montane Grasshoppers in Southern Africa. *Conservation Biology* **4**:375–382.
135. Samways MJ, Kreuzinger K. 2001. Vegetation, ungulate and grasshopper interactions inside vs. outside an African savanna game park. *Biodiversity and Conservation* **10**:1963–1981.
136. Scholes RJ, Archer SR. 1997. Tree-Grass Interactions in Savannas. *Annual review of ecology and systematics* **28**:517–544.
137. Scholes RJ, Walker BH. 1993. An African Savanna: Synthesis of the Nylsvley study. Page The British Journal of Psychiatry.
138. Seastedt TR, Crossley DA. 1984. Influence of on arthropods ecosystems. *BioScience* **34**:157–161.
139. Sinclair ARE. 1975. The Resource Limitation of Trophic Levels in Tropical Grassland Ecosystems. *The Journal of Animal Ecology* **44**:497.
140. Singer MC, Thomas C. 1996. Evolutionary responses of a butterfly metapopulation to human- and climate-caused environmental variation. *American Naturalist* **148**.
141. Song H, Amédégnato C, Cigliano MM, Desutter-Grandcolas L, Heads SW, Huang Y, Otte D, Whiting MF. 2015. 300 million years of diversification: Elucidating the patterns of orthopteran evolution based on comprehensive taxon and gene sampling. *Cladistics* **31**:621–651.
142. Song H, Mariño-Pérez R, Woller DA, Cigliano MM. 2018. Evolution, Diversification, and Biogeography of Grasshoppers (Orthoptera: Acrididae).

Insect Systematics and Diversity **2**.

143. Song, Li H, Song F, Cai W. 2016. Molecular phylogeny of Polyneoptera (Insecta) inferred from expanded mitogenomic data. *Scientific Reports* **6**:36175.
144. Spalinger LC, Haynes AG, Schütz M, Risch AC. 2011. Impact of wild ungulate grazing on Orthoptera abundance and diversity in subalpine grasslands. *Insect Conservation and Diversity* **5**:444–452.
145. Stalmans M, Beilfuss R. 2008. Landscapes of the Gorongosa National Park.
146. Stalmans ME, Massad TJ, Peel MJS, Tarnita CE, Pringle M. 2019. War-induced collapse and asymmetric recovery of large-mammal populations in Gorongosa National Park , Mozambique. *PLoS ONE*:1–18.
147. Suominen O, Danell K. 2006. Effects of large herbivores on other fauna. Pages 383–412 large herbivore ecology, ecosystems dynamics and conservation. Cambridge University Press.
148. Suominen O, Danell K, Bryant JP. 1999. Indirect effects of mammalian browsers on vegetation and ground-dwelling insects in an Alaskan floodplain. *Ecoscience* **6**:505–510.
149. Thompson DC, Mcdaniel KC, Torell LA. 1996. Feeding by a native grasshopper reduces broom snakeweed density and biomass. *Journal of Range Management* **49**:407–412.
150. Tinley K. 1977. Framework of the Gorongosa Ecosystem. University of Pretoria.
151. Torrusio S, Cigliano MM, de Wysiecki ML. 2002. Grasshopper (Orthoptera: Acridoidea) and plant community relationships in the Argentine pampas. *Journal of Biogeography* **29**:221–229.
152. Tschardtke T. 1995. vertebrate effects on plant-invertebrate food webs. Pages 277–298 multitrophic Interactions in terrestrial systems.

153. Tschamntke T, Greiler HJ. 1995. Insect communities, grasses, and grasslands. *Annual review of entomology*. Vol. 40:535–558.
154. Tschamntke T, Steffan-dewenter I, Kruess A, Thies C. 2002. Characteristics of insect populations on habitat fragments : A mini review. *Ecological Research* **17**:229–239.
155. Unsicker SB, Oswald A, Köhler G, Weisser WW. 2008. Complementarity effects through dietary mixing enhance the performance of a generalist insect herbivore. *Oecologia* **156**:313–324.
156. Uvarov B. 1966. *Grasshoppers and Locusts*, 1st edition. Anti-Locust Research Centre, London.
157. Valeix M, Fritz H, Sabatier R, Murindagomo F, Cumming D, Duncan P. 2011. Elephant-induced structural changes in the vegetation and habitat selection by large herbivores in an African savanna. *Biological Conservation* **144**:902–912. Elsevier Ltd. Available from <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2010.10.029>.
158. van der Plas F, Olf H. 2014. Mesoherbivores affect grasshopper communities in a megaherbivore-dominated South African savannah. *Oecologia* **175**:639–649.
159. Van Veen FJF, Van Holland PD, Godfray HCJ. 2005. Stable coexistence in insect communities due to density- and trait-mediated indirect effects. *Ecology* **86**:3182–3189.
160. Weisser WW, Siemann E. 2004. 1 The Various Effects of Insects on Ecosystem functioning. *Ecological Studies* **173**:1–24.
161. Wigley BJ, Fritz H, Coetsee C, Bond WJ. 2014. Herbivores shape woody plant communities in the Kruger National Park: Lessons from three long-term exclosures. *Koedoe* **56**:1–12.
162. Yamamoto S, Uchida K. 2018. A generalist herbivore requires a wide array of

plant species to maintain its populations. *Biological Conservation* **228**:167–174.

Elsevier.

163. Young HS, Mccauley DJ, Helgen KM, Goheen JR, Otárola-Castillo E, Palmer TM, Pringle RM, Young TP, Dirzo R. 2013. Effects of mammalian herbivore declines on plant communities: Observations and experiments in an African savanna. *Journal of Ecology* **101**:1030–1041.