Consórcio de Bio-Educação: Universidade Lúrio, Universidade Zambeze, Instituto Superior Politécnico de Manica, Parque Nacional da Gorongosa e Universidade de Lisboa

Curso de Mestrado em Biologia de Conservação

Interações tróficas: Herbivoria e efeito de plantas invasoras na composição de plantas e insectos nativos

Autor:
Semo Siambeu Luís Semo Mogeia

Chitengo, Março de 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

INTERAÇÕES TRÓFICAS: HERBIVORIA E EFEITO DE PLANTAS INVASORAS NA COMPOSIÇÃO DE PLANTAS E INSECTOS NATIVOS

AUTOR

SEMO SIAMBEU LUÍS SEMO MOGEIA

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)

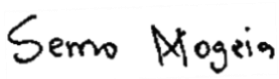
_____ (Coordenador do Consórcio)

Parque Nacional da Gorongosa, 27 março 2020

Declaração de honra

Declaro que esta dissertação de Mestrado em Biologia de Conservação pelo Consórcio de Bio-Educação: Universidade Zambeze, Universidade Lúrio, Instituto Superior Politécnico de Manica, Parque Nacional da Gorongosa e Universidade de Lisboa, intitulada **"Interações tróficas: Herbivoria e efeito de plantas invasoras na composição de plantas e insectos nativos"** é da minha autoria, e que a mesma nunca foi submetida ou examinada por uma outra Universidade ou instituição de ensino. A autenticidade dos resultados desta dissertação tem como testemunha a Supervisora da mesma.

O Autor:



(Semo Siambeu Luís Semo Mogeia)

A Supervisora:

(Tara Joy Massad, Ph.D)

Chitengo, 27 de Março de 2020

Dedicatória

À minha amada mãe Cecília Orlando,

Ao meu presado pai Luís Semo Mogeia,

Aos meus queridos irmãos, Catija, Chabane, Sara, Ossman e Momad,

Ao meu estimado filho, Rayhan Semo Mogeia,

Aos amigos, primos e tios que tornaram esse sonho realidade.

Agradecimento

À ALLAH, pelo que fui, sou e serei. À HHMI e ao Consórcio de Bio-Educação, pela concessão da bolsa e oportunidade de continuar com os meus estudos, muito obrigado. À estimada Professora Tara Massad pela motivação, transmissão de valores como bom-carácter, humildade e rigor científico, pela paciência, suporte emocional e técnico, JazaakAllah. À prezada Berta Guambe, pelo apoio técnico, amizade e conforto desde a minha chegada ao parque, muito obrigado. Aos colegas, amigos e companheiros: Amemarlita, Adija, Raimundo, Victor, António, Márcio, Gold, Camilo, Clotilde e Lorena, pelo apoio e momentos de descontração, muito obrigado. Um especial agradecimento vai a Amina, pelo amor, carinho e companheirismo, JazaakAllah. Ao corpo técnico do Departamento Científico: Ana-Gledis, Jason, Norina, Celina, Tongai e Ricardo, pelo auxílio em actividades de campo e de laboratório, obrigado. Ao corpo de fiscalização do PNG por transmitir segurança durante as saídas de campo. A todos que contribuíram para culminação deste curso de mestrado e que não foram aqui mencionados, o meu caloroso obrigado.

Resumo

Espécies invasoras são consideradas a segunda maior causa de ameaça de extinção à biodiversidade na terra, estando apenas atrás da perda de habitat. Pelo que, objectiva-se analisar a interação entre insectos nativos e plantas invasoras (*Lantana camara* e *Mimosa pigra*) num sistema tri-trófico e caracterizar os efeitos da *L. camara* sobre comunidades de plantas nativas no Parque Nacional da Gorongosa (PNG). A pesquisa foi realizada no período de Fevereiro a Setembro de 2019. Estabeleceram-se 10 parcelas controle sem *L. camara* de 100 m^2 e 10 com *L. camara* no PNG. Em cada parcela foi determinada a abundância e riqueza de plantas lenhosas nativas. Também foi medida a herbivoria causada por insectos nas folhas de *L. camara.* Mensalmente foram colectadas as lagartas que se alimentaram da *L. camara* e *M. pigra* para caracterizar as interações tri-tróficas entre lagartas-parasitoides e as duas plantas invasoras. A colecta de dados na *M. pigra* foi feita em 54 plantas com altura mínima de 20 cm. A abundância de plantas nativas foi menor em locais com presença da *L. camara.* A estação do ano se correlacionou fortemente com a abundância e riqueza de lagartas de Lepidóptera. A herbivoria de insectos cresce na época seca e diminui na época chuvosa. O aumento da diversidade de lagartas de Lepidóptera também correlacionou-se positivamente com a herbivoria. Foram achadas 12 espécies de lagartas associadas a *L. camara*, das quais uma é exótica. Quatro espécies de lagartas foram parasitadas, incluído a espécie exótica. A taxa de parasitismo foi de 11.73%. Tanto lagartas nativas, como exóticas usadas para o controle da *L. camara* em outros países foram documentadas no parque, e a *L. camara* e *M. pigra* partilham muitos dos seus herbívoros, apesar das suas peculiaridades distintas. Esta informação será útil ao servir de base para futura mensuração para limitar o impacto dessas plantas invasoras em áreas protegidas.

Palavras-chaves: Interações tri-tróficas, lagartas de Lepidóptera, *Lantana camara*, *Mimosa pigra*, Parque Nacional da Gorongosa

Abstract

Invasive species pose the second greatest threat to biodiversity after habitat loss. The goal of the present work was therefore to analyze tri-trophic interactions between insect herbivores, parasitoids, invasive plants (*Lantana camara* and *Mimosa pigra*) and to characterize the effects of *L. camara* on native plant communities in Gorongosa National Park. The study was carried out from February to September 2019. In plots with and without *L. camara* the abundance and richness of native woody plants was measured. Insect herbivory on *L. camara* was also quantified. Caterpillars feeding on *L. camara* and *M. pigra* were collected monthly and reared in order to document plant-herbivore-parasitoid relationships based on these two invasive plant species. The abundance of native plants was reduced in plots where *L. camara* was more dominant. Caterpillar abundance and herbivory varied seasonally, which may be useful knowledge for the development of biocontrol programs. In spite of using a novel host, 11.73% of caterpillars on *L. camara* were parasitized. Both native caterpillars and an exotic caterpillar used to control *L. camara* in other countries were documented in the park, and *L. camara* and *M. pigra* shared many of their herbivores, despite their distinct traits. This information will hopefully help form the basis of future measures to limit the impacts of these invasive plant species in protected areas.

Keywords: Gorongosa National Park, *Lantana camara*, Lepidoptera caterpillars, *Mimosa pigra*, Tri-trophic interactions,

Índice

Declaração de honra i

Dedicatória..... ii

Agradecimento..... iii

Resumo iv

Abstract..... v

Índice vi

Lista de tabelas viii

Lista de figuras viii

1. CAPÍTULO I: INTRODUÇÃO GERAL 1

1.1. Impactos de espécies invasoras para biodiversidade 1

1.2. Biologia de plantas invasoras: dispersão, sucesso e efeito para a comunidade de plantas nativas 3

1.3. Efeito de plantas invasoras nas interações tróficas 5

1.4. Erradicação e controle de plantas invasoras 7

1.5. Plantas invasoras em Moçambique 9

1.6. Plantas invasoras em áreas protegidas 10

1.7. Espécies focais da pesquisa 11

1.7.1. Caracterização da Lantana camara 11

1.7.2. Caracterização da Mimosa pigra 14

1.8. Importância da ecologia no entendimento de interações tróficas e efeito de plantas invasoras sobre comunidades nativas 16

CAPÍTULO II: EFEITO DE PLANTAS INVASORAS NA COMUNIDADE DE PLANTAS E INSECTOS NATIVOS, NUM SISTEMA DE INTERAÇÕES TRITÓFICAS 19

Introdução 19

Metodologia 26

Resultados 33

Discussão 38

CAPÍTULO III: CONCLUSÃO GERAL 50

Referências bibliográficas 76

Anexos 97

Lista de tabelas

Tabela 1. Valores totais mensais de precipitação (mm) no PNG 53

Tabela 2. Síntese do GLM descrevendo a abundância e riqueza de plantas nativas 54

Tabela 3. Resumo geral da colecta de insectos nas parcelas com *L. camara*..... 55

Tabela 4. Espécies de Lepidóptera observadas na *L. camara*. 56

Tabela 5. Síntese do GLM para a abundância e riqueza de lagartas 57

Tabela 6. Distribuição temporal das espécies de Lepidóptera colectadas em *L. camara*. 58

Tabela 7. Matriz de similaridade de espécies de lagarta na *L. camara* por época de colecta usando índice de Morisita-Horn 59

Tabela 8. Resultados do modelo de regressão linear para herbivoria de insectos 60

Tabela 9. Relação parasitoide e hospedeiro..... 61

Tabela 10. Distribuição temporal das espécies de Lepidóptera parasitadas. 62

Tabela 11. Resultados do GLM para a abundância de parasitoides 63

Tabela 12. Lista de espécies de Lepidóptera associadas a *Mimosa pigra.* 64

Tabela 13. Resumo da abundância e riqueza de lagartas associadas a *M. pigra* e parasitoides das lagartas 65

Lista de figuras

Figura 1. Mapa do local de estudo do Parque Nacional da Gorongosa 66

Figura 2. Efeito da abertura do dossel e cobertura da *L. camara* na abundância de plantas nativas. 67

Figura 3. Efeito dos factores de predição sobre a abundância de lagartas. 68

Figura 4. Efeito dos factores de predição sobre a riqueza de insectos. 69

Figura 5. Efeito das variáveis de predição sobre a herbivoria das lagartas. 70

Figura 6. Relação entre parasitismo e época de colecta das lagartas de Lepidóptera colectadas na *L. camara* 71

Figura 7. Relação entre parasitismo e abundância de lagarta de Lepidóptera. 72

Figura 8. Esquema de interações tritróficas observadas com base de *L. camara*..... 73

Figura 9. Efeito dos factores de predição sobre a abundância de parasitoides. 74

Figura 10. Esquema de interações tritróficas observadas com base de *M. pigra*. 75

1. CAPÍTULO I: INTRODUÇÃO GERAL

Espécies invasoras são organismos de origem animal, vegetal, fungos ou bactérias que não são nativos do local de ocorrência, se estabelecem e propagam causando efeitos adversos ao habitat, economia e biodiversidade no geral (Pimentel et al. 2001; Wambua 2010; Nguiem 2013; Bezemer et al. 2014; Jackson 2015). Espécies invasoras são consideradas a segunda maior causa de ameaça de extinção à biodiversidade na terra, estando apenas atrás da perda de habitat (Shine *et al.* 2009; Bellard *et al.* 2016). Espécies invasoras foram responsáveis pela extinção de pelo menos 125 espécies da flora e fauna ao redor do mundo, o que corresponde a 58% das extinções registradas, das quais 28% são de plantas (Bellard et al. 2016). O aumento de plantas invasoras no século XXI tem sido responsável pela homogeneização da vegetação, ameaça de plantas em perigo ou ameaçadas de extinção, e integridade ecológica irreversível de habitats nativos e ecossistemas (Higgins *et al.* 1999; Dogra *et al.* 2010).

1.1. Impactos de espécies invasoras para biodiversidade

Através da combinação entre potenciais factores de introdução e estabelecimento de plantas invasoras, considera-se que a nível global 17% dos ecossistemas terrestres estão susceptíveis a invasão (Early et al. 2016). Destes valores, 16% das áreas propensas a invasão encontram-se em locais com alto nível de endemismo e importância para conservação (Early et al. 2016). Dentre o conjunto de organismos invasores, destacam-se as plantas.

Plantas invasoras causam modificações na abundância, reprodução, estrutura e composição de comunidades de plantas locais (Bartomeus et al. 2008; Bezemer et al. 2014). São conhecidas por criar competição directa por nutrientes, luz, espaço e água, o que consequentemente reduz a diversidade de plantas nativas (Lodge 1993; Levine et al.

2003), para além de aumentar a frequência de ocorrência de fogo em florestas e reduzir a productividade nos ecossistemas invadidos (Pimentel et al. 2005). Por exemplo, o estabelecimento da *Psidum cattleianum* em Mauritius e *Parthenia hysterophorus* na Austrália e Índia causaram a extirpação de espécies da flora nativa (Evans 1997). Por todo o mundo, podem ser citadas regiões com ameaças a vegetação nativa causadas por espécies de plantas invasoras: Florida (Gordon 1998), África do Sul (Richardson et al. 2004), Quénia (Wambua 2010) e Moçambique (Stalmans & Beilfuss 2008; Vieira 2015; Naskrecki 2018).

Plantas invasoras são igualmente conhecidas por romper com as interações tróficas de forma generalizada com organismos associados a elas (Tallamy et al. 2010; Bezemer et al. 2014). Porque a diversidade e abundância de insectos é maior em plantas nativas em relação a invasoras (Ernst & Cappuccino 2005; Tallamy & Shropshire 2009; Hagen et al. 2010; Hanula & Horn 2011), sua diminuição poderá consequentemente causar o declínio de insectos nativos, pela perda do produtor primário da cadeia trófica. Por outro lado, a troca de hospedeiro poderá reduzir a população de inimigos naturais dos insectos herbívoros – predadores e parasitas (Elton 1958; Hartley et al. 2010), em particular os parasitoides, pois a sua ocorrência pode depender da dieta alimentar do seu hospedeiro (Harvey 2005). Além destas mudanças nas cadeias tróficas de forma directa, plantas invasoras podem mudar a estrutura da paisagem, conectividade entre os fragmentos de habitats nativos e diminuir a dinâmica de interação da população local e regional e, aumentar o risco de extinção de herbívoros nativos e polinizadores (Bezemer et al. 2014).

Por causa da complexidade de seus impactos e aumento da incidência de invasão de espécies, incluindo em áreas de conservação, urge necessidade de condução de estudos sobre espécies invasoras em diversos campos da ecologia. Contundo, o entendimento de questões ecológicas de plantas invasoras passa pela compreensão de suas interações na

nova cadeia trófica, de modo a prever modelos que determinam o seu sucesso e efeitos resultantes das suas interações. Porém, esse leque de informação advém com conhecimento de factores de sucesso e biologia da própria planta invasora.

1.2. Biologia de plantas invasoras: dispersão, sucesso e efeito para a comunidade de plantas nativas

A perturbação dos ecossistemas naturais é um dos factores que providencia oportunidade para o estabelecimento de espécies invasoras, dado que a frequência de ocorrência de plantas herbáceas aumenta em áreas com fragmentação de florestas (Dogra et al. 2010). Por exemplo, pouco mais da metade de espécies de plantas inventariadas nas Ilhas Christmas (Austrália) são consideradas invasoras. Essas espécies estão confinadas em locais com distúrbios causados por mineração, locais propensos a fogos e margens das estradas (Green et al. 2004). Em termos de áreas de conservação, a densidade populacional humana em áreas adjacente às áreas de conservação é o predictor mais significativo da riqueza de espécies exóticas e invasão de plantas e animais dentro delas (Vardien et al. 2012; Spear et al. 2013; Foxcroft et al. 2017).

Outro factor de sucesso no estabelecimento de espécies invasoras resulta primeiramente do facto de esta não ter co-evoluído com a biota nativa (Mack et al. 2000; Bezemer et al. 2014), fazendo com que não hajam inimigos naturais no local de invasão (Maron & Vilà 2001). A hipótese de libertação do inimigo (ERH – enemy release hypothesis, em inglês) assentasse na teoria de que plantas invasoras tem muito sucesso no seu novo habitat porque deixaram o seu inimigo natural para trás (Liu & Stiling 2006). A ERH sustenta que o sucesso da invasão de plantas resulta na mudança de alocação de recursos pela planta. Por exemplo, na ausência de herbívoros, a planta invasora investirá mais no crescimento vegetativo ou na reprodução (dependendo das necessidades para o sucesso

no seu novo habitat) e menos em compostos secundários para se defender contra herbívoros (Blossey & Notzold 1995; Keane & Crawley 2002).

Por outro lado, os efeitos alopáticos das plantas invasoras reduz a sobrevivência de plantas locais (Hierro & Callaway 2003). Dado que através das raízes, algumas plantas invasoras libertam quantidades de químicos ao solo que afectam o crescimento e desenvolvimento de plantas nativas (Bais et al. 2006; Chen et al. 2015). A diminuição de plantas nativas afecta a sua reprodução e reduz a competição com a invasora (Agrawal 2000; Mangla et al. 2008). Por exemplo, *Centaurea maculosa* é uma espécie originária do norte da Europa e invasora na América do Norte (Lass et al., 2005; Pysek et al., 2008 e Pandit et al., 2011). A espécie exala catequina – uma substancia química com efeito alopático para espécies vegetais nativas na zona da invasão (Bais et al. 2006).

Por fim, a resistência ao sombreamento condiciona também o sucesso de plantas invasoras, visto que o seu crescimento pode ocorrer em pequenos espaços abertos (Sanford et al. 2003). Assim, muitas espécies de plantas invasoras evitam locais com floresta tropical sempre verde, restringindo-se maioritariamente em florestas abertas e bermas de estradas de áreas perturbadas (Foxcroft et al. 2011, 2017; Hundessa 2016; Hundessa & Belachew 2017). No entanto, existem outros factores determinantes para o seu estabelecimento. A similaridade entre as condições edafo-climáticas entre o local de origem da planta invasora e o local invadido é uma das características fundamentais para o seu sucesso (Holdgate 1986). A semelhança de condições de clima e solo entre a América Latina, África e Ásia, pode ter tornado susceptível para África e Ásia à invasão de *Lantana camara, Mikania micrantha, Ageratum conyzoides, Eupatorium odoratum, Mimosa pigra, Eupatorium adenoporum* e *Parthenium hysterophorus,* originárias da América Latina (Sala et al. 1999).

1.3. Efeito de plantas invasoras nas interações tróficas

Plantas invasoras interagem com diversos organismos, destacando-se plantas nativas e insectos (Maron & Vilà 2001), mamíferos, entre outros (Bezemer et al. 2014). Contudo, a presente pesquisa limita-se a interação com insectos herbívoros e plantas nativas. Neste caso, a relação planta invasora-insecto herbívoro classifica-se como antagónica, pois ao alimentar-se da planta, o insecto herbívoro pode reduzir a habilidade invasora (Follett 2017). A habilidade dos organismos antagónicos nativos de causar danos a planta invasora depende da quantidade de folhas consumidas, podendo diferir entre insectos herbívoros generalistas e especialistas. Espera-se que os insectos generalistas adaptem-se melhor ao consumo de plantas invasoras por serem capazes de usar várias plantas num ecossistema (Harvey et al. 2010; Fortuna et al. 2012), embora não seja linear. Mesmo que espécies generalistas possam usar espécies de plantas exóticas, o seu crescimento e sobrevivência tende a ser melhor quando usam plantas nativas (Tallamy et al. 2010). O potencial de interação da planta invasora com insectos e plantas nativas vai também depender da morfologia, química e conteúdo nuctricional da planta invasora (Price et al. 1980; Ode 2006). Variáveis como estágio de invasão, extensão da invasão e reduzida riqueza de plantas nativas, pode aumentar a interação entre esses organismos com a invasora (Chen et al. 2015). Por outro, a ocorrência de parasitismo, predação e estado nuctricional da própria planta invasora, de forma reversa poderá diminuir a força de interação entre a invasora e os insectos.

Em alguns casos, plantas invasoras alteram a composição de espécies locais de insectos. Essas plantas podem tornar-se hospedeiras de qualidade inferior ou superior para os insectos, afectando a forragem destes (Follett 2017). Por conta de características intrínsecas de cobertura, plantas invasoras podem servir de barreira e dificultar a movimentação de insectos (Bezemer et al. 2014) e podem interferir nas interações entre

insectos e plantas nativas. No entanto, a herbivoria de insectos pode causar efeitos directos negativos nas plantas reduzindo o seu crescimento e reprodução (Johnson 1984; Karban & Strauss 1993) e indirectos, afectando outros organismos que partilham a mesma espécie de planta hospedeira (Wootton 1994). O impacto dos efeitos indirectos da herbivoria podem reduzir a força de interação da planta com organismos mutualistas, como polinizadores. Estudos mostram que o dano na folha pode reduzir a atractibilidade das flores e prejudicar a polinização (Lehtilä & Strauss 1997; Adler et al. 2006; Kessler & Halitschke 2009), como o número de flores (Hambäck 2001), tamanho das flores (Mothershead & Marquis 2000), produção ou qualidade do néctar (Samocha & Sternberg 2010), voláteis florais (Kessler & Halitschke 2009; Theis et al. 2009) e causar consequências negativas a reprodução da planta invasora (Strauss & Murch 2004).

Contudo, diversas outras relações ecológicas devem ser analisadas para o entendimento da herbivoria de insectos sobre plantas invasoras. A importância de parasitas e predadores na redução da população de agentes de insectos herbívoros é frequentemente mencionada como uma das causas negativas do sucesso de programas de controle biológico. O aumento da população de *Aristaea onychote* (Lepidoptera: Gracillariidae) – um herbívoro de *L. camara*, foi acompanhada da desfolhação severa na *L. camara*, mas subitamente a sua população decresceu e nunca voltou a atingir o mesmo tamanho populacional por causa de parasitoide (Gardner et al. 1982; Cilliers & Neser 1991; Denton et al. 1991). Na década passada, sabia-se que até dez espécies de insectos herbívoros usados para o controle da *L. camara* eram atacados por parasitoides na África do Sul e Havaí, contudo, na maioria dos casos, os níveis de parasitismo eram baixos e aparentemente não limitavam o tamanho de populações (Day et al. 2003a). Por exemplo, no programa de controle biológico de uma mosca de fruta, *Ceratits capitata* (Diptera: Tephritidae), observou-se que o parasitoide introduzido também parasitava a mosca do galho da *L.*

camara, *Eutetra xanthochaeta* (Diptera: Tephritidae). Contudo, observou-se que a introdução de parasitoide não diminuiu a população da mosca do galho (Duan et al. 1998). A taxa de parasitismo sobre organismos exóticos tende a ser baixa no local de invasão. Em um estudo observou-se mortalidade da mosca do galho da *L. camara* de 10 % no local com as maiores taxas de parasitismo da mosca no Havaí (Harley & Kunimoto 1968). Os insectos herbívoros seleccionados no local de ocorrência natural e que co-evoluíram com a espécie invasora geralmente não estão intimamente relacionados a espécies de parasitoides que ocorrem no local de introdução. Literalmente, essas espécies de insectos estão livres de inimigos naturais em seu novo ambiente e raramente são parasitados. Portanto, provavelmente os parasitoides que atacam insectos herbívoros introduzidos sejam espécies generalistas. Esse facto tem dificultado a previsão de quais agentes de bio-controle provavelmente serão parasitados no país de destino (Day & Zalucki 2009). Prever o efeito das interações entre plantas invasoras numa cadeia trófica e comunidades nativas, e suas consequências para o funcionamento do ecossistema é um dos maiores desafios contemporâneos da ecologia (Carpenter & Cappuccino 2005). Por um lado, os herbívoros afectam as plantas invasoras através de efeitos directos, como danos nos tecidos e através de efeitos indirectos que alteram as interações das espécies. Por outro, as plantas invasoras modificam comunidades de plantas nativas. Apesar da onipresença dessas interações, as interações indirectas e/ou simultâneas num sistema trófico são consideravelmente menos estudadas (Barber et al. 2012).

1.4. Erradicação e controle de plantas invasoras

Por conta de seus impactos negativos comprovados para a sociedade, economia e biodiversidade, foram criados muitos programas para tentar erradicar espécies invasoras. Neste âmbito, diversos métodos têm sido usados, mediante a severidade e tipo de invasão.

Dentre os métodos de controle e para erradicação usados, destacam-se os métodos de controle químico, mecânico e queimadas (Denton et al. 1991; Day et al. 2003b; Mabuda 2005; Day & Zalucki 2009; Urban et al. 2011; Vardien et al. 2012). Contudo, com a crescente preocupação para protecção da biodiversidade na terra, esses métodos tendem a deixar de ser opção, dado aos efeitos devastadores que acarretam. Portanto, o controle biológico é visto como uma das soluções viáveis, ambientalmente correcta e sustentável a longo prazo para o gerenciamento de espécies invasoras (Day et al. 2003b). O controle biológico de espécies de plantas invasoras baseia-se na premissa de que a herbivoria de insectos pode reduzir significativamente a aptidão das plantas atacadas e em algumas circunstâncias, levar a redução na densidade populacional de plantas invasoras (Zalucki et al. 2007).

No entanto, esse método fora outrora testado e os seus resultados nem sempre foram os desejados, devido a sua complexidade de aplicação (Broughton 2000; Urban et al. 2011; Priyanka & Joshi 2013). Por exemplo, os esforços direccionados ao bio-controle da *L. camara* começaram em 1902. Até a década passada, haviam sido libertados 41 agentes em 44 países (Day et al. 2003a) e pouco mais da metade das espécies de insectos consumidores de folhas e/ou flores da *L. camara* libertados se estabeleceram com sucesso (Zalucki et al. 2007). A limitação do sucesso em controle biológico está dependente de vários factores. Variação intraespecífica da invasora, condição de clima do local de invasão, biologia e ecologia tanto da planta invasora, quanto dos agentes de controle são aspectos determinantes para o sucesso do controle biológico (Day & Neser 2000a; Day et al. 2003a; Zalucki & Van Klinken 2006; Zalucki et al. 2007). As variáveis determinantes do sucesso reduzem a capacidade dos agentes em causar danos a invasora e/ou reduzem a sua interação, limitando a sua eficácia (McConnachie 2015; Salim et al. 2016). De modo geral, a limitação do método de controle biológico pode ser influenciado

por mais de uma variável, como: clima (44% dos casos), incompatibilidade do hospedeiro (33%), predadores (22%), competição (12%), doença (8%) e parasitoides (11%) (Crawley et al. 1986). Contudo, mais factores podem ditar o sucesso do método, destacando-se a cobertura e abundância da invasora (Zalucki et al. 2007; McConnachie 2015; Salim et al. 2016).

Diversa literatura publicada para o procedimento de programas de controle biológico salienta a importância de desenvolvimento de pesquisas para identificação de organismos com os quais a planta invasora interage, de modo a auferir o potencial de herbivoria ou causar danos suficientes a planta, que possam reduzir o seu vigor de reprodução e dispersão (McConnachie 2015; Salim et al. 2016). Tais estudos devem levar em conta a história de vida e agressividade do agente em causar danos a planta (Harris 1948; Winder & Harley 1982). É difícil prever o potencial de herbivoria sobre plantas invasoras (Zalucki & Van Klinken 2006). Contudo, a pesquisa deve igualmente incluir variáveis como fisiologia da planta invasora (Salim et al. 2016). Devido a ameaça a biodiversidade perpetrada por plantas invasoras, nações tem envidado esforços para a sua erradicação, especialmente em áreas protegidas, pois esses locais, para além de protecção da vida selvagem, fornecem campo propício para que sejam testadas diversas teorias ecológicas.

1.5. Plantas invasoras em Moçambique

Moçambique é um dos países que tem envidado esforços no combate contra organismos invasores. O documento "Estratégias e Plano de Acção para Conservação da Diversidade Biológica em Moçambique (2015-2035)" considera espécies invasoras todas as espécies exóticas introduzidas no país, destacando: *Eucalyptus* e *Pinus*, *Leucaena leucocephala*, *Azadirachta indica*, *Lantana camara*, *Corvus corvus*, *Eichornia crassipes*, *Pistia stratiotes*, *Salvinia molesta*, *Azolla filiculoides* e *Myriophyllum aquaticum*. Assinala-se

que a *L. camara* é uma das mais disseminadas no país (Micoa 2010; Ministério da Terra Ambiente e Desenvolvimento Rural 2015) incluindo em áreas protegidas (observação pessoal). Outras espécies de plantas invasoras com ocorrência em áreas protegidas são *Parthenia hysterophorus*, *Mimosa pigra* (Vieira 2015; Pansu et al. 2019), e *Vernonanthura phosphorica* (Timberlake et al. 2016). Entretanto, registos sobre a cobertura, distribuição, impactos e interações ecológicas de plantas invasoras é escasso em Moçambique, resultando num fraco conhecimento das reais ameaças que estas representam, seus efeitos e padrões de infestação local. Assim, o documento sobre estratégias e plano de acção para conservação da biodiversidade visa melhorar consideravelmente o conhecimento sobre a ecologia de espécies invasoras de modo a iniciar protocolos de controle e erradicação das mesmas (MITADER 2015).

1.6. Plantas invasoras em áreas protegidas

A ocorrência de espécies invasoras de plantas em áreas protegidas permite que sejam respondidas questões ecológicas sobre espécies invasoras (Daskin et al. 2016; Correia et al. 2017). Áreas protegidas são globalmente classificadas como chaves para mitigar os problemas ambientais e degradação de habitats (Gaston et al. 2008; Conroy et al. 2011), pois contribuem para a conservação da biodiversidade (Leverington et al. 2010). Embora os esforços para a conservação da biodiversidade em áreas protegidas sejam visíveis em todo o mundo, continua a registar-se diminuição de espécies de flora e fauna, mesmo dentro de áreas protegidas (Butchart et al. 2010). A fragmentação de habitat e abertura de campos para o cultivo agrícola são tidos como duas das causas para essa diminuição dentro e na zona tampão de áreas protegidas (Foxcroft et al. 2011). Não obstante, plantas invasoras podem estar a ameaçar directa e indirectamente a biodiversidade dentro de áreas protegidas na medida em que reduz a riqueza e abundância de plantas locais, e como

consequência diminui a disponibilidade de alimentos para os herbívoros (Spear et al. 2013).

Plantas invasoras no PNG

Dentre espécies de plantas invasoras que ocorrem no país, o Parque Nacional da Gorongosa (PNG) é infestado por pelo menos 11 delas (Stalmans & Beilfuss 2008). O PNG é a mais importante área de conservação em Moçambique, detentor de mega diversidade de plantas e animais selvagens, importantes nascentes de água doce e espécies endémicas (PNG 2016). O meio ambiente do PNG torna-o susceptível a dispersão e estabelecimento de outras espécies de plantas invasoras, especialmente às plantas de ambiente sazonalmente alagados. Pelo que, acções de maneio e controle de plantas invasoras devem ser imediatas (Stalmans & Beilfuss 2008).

1.7. Espécies focais da pesquisa

1.7.1. Caracterização da Lantana camara

Lantana camara Linneaus é das mais distribuídas espécies de planta invasora em áreas protegidas (Van Kleunen et al. 2015). É uma espécie pertencente à família Verbenaceae com centro de origem nas Américas, e é considerada invasora em mais de 70 países (Day & McAndrew 2003). Não há muitos registos de invasão da *L. camara* em florestas tropicais intactas, mas foram reportados vários casos de invasão da espécie nas bordaduras de florestas e bermas de estradas (Day & Zalucki 2009). No entanto, em locais florestados com perturbação são criadas clareiras, permitindo que a espécie invada e se estabeleça (Sharma et al. 1988). Após o seu estabelecimento, a intensificação de exploração de madeira, por exemplo, poderá condicionar a dispersão ou uma maior densidade da planta. Por conta disso, nas últimas três décadas tem-se registado a

distribuição e infestação da *L. camara* em diversos países onde anteriormente não havia sido reportada a sua ocorrência, incluindo em áreas protegidas (Wambua 2010). Enquanto por um lado há novos registos de invasão da espécie, por outro, houveram registos de casos de dispersão da *L. camara* em locais já estabelecidos. São reportados casos de dispersão massiva da espécie em países como África do Sul e Índia (Mabuda 2005). Nesses locais foram consideradas as principais causas da dispersão da espécie as práticas de exploração e outras formas de perturbação de habitat (Day & Zalucki 2009).

Dado a natureza do seu desenvolvimento, crescendo em aglomerados individuais e como matas densas, a *L. camara* pode desalojar espécies fundamentais para o equilíbrio de determinadas comunidades ecológica (Bezemer et al. 2014). Em florestas naturais perturbadas, pode dominar o sub-bosque, interrompendo a sucessão e diminuindo a biodiversidade. Suas qualidades alopáticas podem reduzir o vigor de espécies vegetais próximas e afectar a produtividade (Barkley et al. 1980). Em áreas agrícolas, a *L. camara* tem-se tornado um grande problema. Após o seu estabelecimento em locais de pastagem, por exemplo, forma matas grandes e impenetráveis, reduzindo a diversidade e abundância de espécies importantes para pastagens, bloqueando o movimento do gado doméstico ao acesso a poços de água, e em casos mais graves, envenenando o gado, búfalo, cavalo, porquinho-da-índia e canguru vermelho em cativeiro em diferentes países ao redor do mundo (Day & McAndrew 2003). O envenenamento ocorre principalmente em animais jovens que foram recentemente introduzidos em uma área com ocorrência da *L. camara* ou que não têm acesso a outras forragens (Bais et al. 2006). Na Austrália, os efeitos da *L. camara* custaram no ano de 2007 cerca USD 104 milhões em termos de perda de productividade do gado e despesas para o seu gerenciamento (Grice et al. 2014). A *L. camara* tem reduzido a produção nas plantações de bananas na Austrália e Samoa, chá na

Índia e Indonésia (Barkley et al. 1980) e plantações de espécies de madeira na África do Sul (Graaff & Graaff 1986) e Austrália (Bhagwat et al. 2012).

A *L. camara* tolera uma série de condições ecológicas e factores edafoclimáticos, habilitando-lhe a capacidade e predisposição de ocorrência numa diversidade de habitats e solos (Day & Zalucki 2009). O vigor de dispersão da *L. camara* é maior em períodos de elevada precipitação. No entanto, a sua infestação não diminui mesmo em períodos secos (Day & Zalucki 2009). Em muitas regiões com invasão da *L. camara*, a planta é desfolhada anualmente ou durante períodos secos, pelo complexo de agentes herbívoros como insectos. Contudo, as plantas se recuperam com a redução da abundância de insectos herbívoros nas estações de inverno e no início da época chuvosa (Day et al. 2003b; Mabuda 2005). A *L. camara* pode também compensar o desfolhamento causado pela herbivoria de insectos no verão, pois acumula importantes reservas de nutrientes nos seus galhos (Mabuda 2005). Na África do Sul, observou-se ocasionalmente o desfolhamento completo da *L. camara* por agentes de controle biológico (Zalucki et al. 2007). No entanto, seu impacto foi temporário pois as plantas se recuperaram (Urban et al. 2011). Os danos às folhas causados por indivíduos adultos de coleópteros no verão e danos às raízes causados pelas suas larvas no inverno causaram desfolhamento considerável a *L. camara*, limitando o seu crescimento (Simelane 2005). Para além de insectos folívoros é importante considerar espécies que se alimentam de outras partes da planta como forma de aumentar a eficácia do método de controle.

A *L. camara* pode crescer em encostas íngremes ou ao longo de riachos. Devido a sua densidade é frequentemente inacessível para aplicação de químicos ou remoção mecânica. E o fogo também não é uma opção viável de controle em florestas nativas, pomares e plantações (Day et al. 2003b). Em programa de controle biológico, foi registada relação negativa fraca, mas significativa, para a herbivoria e grau de controle da

L. camara com a área infestada, ou seja, os maiores níveis de herbivoria foram registados em locais com menor área de cobertura da espécie (Day & Zalucki 2009; Urban et al. 2011). Essa tendência foi mais acentuada nas ilhas, onde geralmente as áreas infestadas totais são menores (e possivelmente com menor heterogeneidade e diversidade de habitats), em relação ao grau de controle relatado no continente. Pode-se assim inferir que a diversidade de habitats e riqueza específica de um determinado local (Urban et al. 2011) afectam negativamente a herbivoria dos agentes de controle em locais infestados por espécies invasoras (Day & Zalucki 2009).

1.7.2. Caracterização da Mimosa pigra

A *Mimosa pigra* faz parte das 100 piores espécies invasoras de plantas no mundo (Lowe et al. 2000). *Mimosa pigra* é uma espécie de planta invasora originária da América Central, largamente introduzida em regiões tropicais (Shanungu 2009). As perturbações constantes ao meio ambiente criam condições favoráveis para que a espécie se torne uma invasora (Richardson & Pyšek 2006). Tal como se sucede com a *L. camara*, embora a *M. pigra* tenha sido reportada como uma planta ornamental antes de 1891 no Jardim Botânico Darwin, no Norte da Austrália (Binggeli 2005) a espécie rapidamente se tornou invasora e continua a dispersar-se em locais invadidos, como Indonésia, Malásia e Nova Guiné, formando faixas densas, principalmente em planícies de inundação e margens dos rios (Marambe et al. 2004). Por conta de modificações constantes de cobertura de terra causadas por acções antropogênicas, existe um alto risco de infestação da *M. pigra* em diversos habitats de áreas húmidas em países tropicais, onde o arbusto está actualmente ausente (Binggeli 2005).

Mimosa pigra é considerada uma das principais ervas daninha em terras agrícolas, zonas sazonalmente alagadas e margens dos rios em que ocorre (Binggeli 2005). Seus impactos

afectam o meio ambiente, agricultura e actividades turísticas (Binggeli 2005; Shanungu 2009). Por exemplo, a dispersão da *M. pigra* no Parque Nacional de Kakadu, na Austrália afectou a diversidade de flora e fauna (Binggeli 2005). Estudo revela que caso a dispersão da invasora não seja interrompida, poderá afectar o valor turístico do parque, pois o local tem sido ponto de cartaz para o avistamento de aves do pântano. Estudo feito no Parque Nacional da Gorongosa não revelou efeitos significativos da interação da invasora *M. pigra* com plantas nativas, no que concerne a redução da diversidade de vegetação local na planície de inundação do parque (Vieira 2015).

Mimosa pigra interage com diversos organismos de fauna. Várias espécies de besouros da família Chrysomelidae foram avistados a se alimentarem dos folíolos e vagens, e criam galerias nos ramos de *M. pigra*, porém a planta é evitada por gado e cavalos (Binggeli 2005). No entanto, a *M. pigra* também sofre herbivoria de mamíferos no PNG, da família Bovidae e Cercopithecidae. Impala (*Aepyceros melampus*), piva (*Kobus ellipsiprymnus*), oribi (*Ourebia ourebi*), kudo (*Tragelaphus strepsiceros*), e chango (*Redunca arundium*), (Guyton et al. 2020) e macaco-cão (*Papio ursinus*) comem *M. pigra* (Pansu et al. 2019). Mas, a herbivoria varia entre locais da invasão. Observou-se no norte da Austrália que a herbivoria de insectos era limitada, consumindo maioritariamente alguns pedaços de sementes após a dispersão (Binggeli 2005). A mesma tendência foi observada para espécies de grandes ungulados em Austrália, causando pouco impacto em áreas invadidas pela *M. pigra* (Binggeli 2005).

Na Tailândia utilizaram-se métodos químicos com herbicidas em aplicações foliares, casca basal, solo e injeções de caule (Creager 1992) e fogo na Austrália (Lonsdale & Miller 1993) para tentar erradicar a *M. pigra*. A utilização do fogo pareceu ser ineficaz, pois elimina os estandes de *M. pigra* e sementes da superfície do solo, mas melhora a germinação de sementes no banco de sementes (Lonsdale & Miller 1993). O abundante

banco de sementes da *M. pigra* tem sido um dos principais factores para a erradicação desta espécie (Lane et al. 1997). O controle integrado, envolvendo métodos mecânicos, químicos, biológicos e gestão de fogo foram igualmente utilizados (Muniappan et al. 2005; Shanungu 2009; Burrows et al. 2012). Entretanto, a utilização de químicos em métodos integrados reduziu o impacto da herbivoria na população de um agente mariposa de bio-controle (Paynter 2003).

1.8. Importância da ecologia no entendimento de interações tróficas e efeito de plantas invasoras sobre comunidades nativas

Com base em um número crescente de estudos de interações tróficas, não há consenso claro sobre o desempenho dos herbívoros nativos em espécies invasoras de plantas (Bezemer et al. 2014). Em alguns estudos, plantas invasoras são altamente adequadas ao local, pois plantas nativas e insectos atingem um alto potencial de aptidão (Harvey et al. 2010; Herrera et al. 2011), enquanto em outros, as plantas invasoras são tóxicas para herbívoros e plantas nativas (Tallamy et al. 2010). De igual modo, pesquisas mostram disparidade de resultados, onde por uma mão salientam baixa abundância de insectos herbívoros (Keeler & Chew 2008; Harvey et al. 2010), e por outra, alta abundância de insectos em plantas invasoras (Castells & Berenbaum 2008; White et al. 2008). Contudo, a abundância de insectos herbívoros não determina o impacto da herbivoria na invasora, nem no sucesso do estabelecimento do herbívoro e muito menos na eficácia do método de controle biológico (Day et al. 2003a). Na presença de insectos com hábitos generalistas, a herbivoria tende a ser baixa mesmo em situações de muita abundância, como observado na *L. camara* (Palmer & Pullen 1995; Harvey & Fortuna 2012). Embora a mosca do galho da *L. camara* – *E. xanthochaeta* tenha sido originalmente considerada como candidata ideal para programas de bio-controle da *L. camara* no Havai (Baars &

Heystek 2003), a mosca foi considerada inadequada para a libertação em África, pois usa tanto a *L. camara*, como plantas nativas (Mabuda 2005). Sendo assim, recomenda-se a utilização de espécies agressivas e especialistas para o controle de invasoras em África (Mabuda 2005). Embora insectos que se alimentam de flores e frutas tenham reduzido o vigor da *L. camara* em Guam e algumas ilhas da Micronésia (Denton et al. 1991), estudos indicam que os insectos folívoros são responsáveis por impactos mais significativos em plantas invasoras, pois a herbivoria nas folhas pode causar redução na produção de flores e sementes (Follett 2017). Contudo, esses insectos tem ciclo de vida curtos e muitas das vezes não estão adequados à variação sazonal e à condição da planta invasora (Simelane 2005). Actualmente vem sendo desenvolvidas pesquisas no campo das interações ecológicas para identificação de insectos herbívoros com hábitos alimentares específicos e que se alimentam e causam diferentes tipos de danos às plantas invasoras, como folívoros, formadores de galhas, brocas, consumidores de raízes e patogénicos, capazes de serem usados para o controle de plantas invasoras a longo prazo (Day & Zalucki 2009).

O grau de herbivoria observado em agentes libertados em diferentes países infestados pela *L. camara* não estava relacionado com a riqueza, nem a abundância de espécies de bio-controle libertadas e estabelecidas (Zalucki et al. 2007). Estudo indica que a herbivoria nas ilhas oceânicas, como nas Ilhas Salomão e parte do Havaí é maior em relação ao continente. Para ambos os casos, o grau de herbivoria não foi afectado pela abundância de insectos herbívoros libertados (Zalucki et al. 2007). São citados como factores dessa tendência a baixa abundância de inimigos naturais nas ilhas e reduzida diversidade entre populações, pois o pool genético tende a ser mais baixo, com maior equilíbrio em termos de variações edafoclimáticas e concentração de recursos devido à dimensão da área (Baars 2003; Baars & Heystek 2003). O aumento do tamanho da área cria condições para colonização de novos espaços e diferenciação entre populações. A

disparidade entre populações naturalizadas da *L. camara* com as diferentes espécies na região nativa abre possibilidade para introdução de agentes que não estejam pré-adaptados a variedade naturalizada da *L. camara* (Baars & Neser 1999; Day & Neser 2000b). Consequentemente, esse facto poderá reduzir a quantidade de danos causados a planta naturalizada pelos agentes de bio-controle (Baars & Heystek 2003). Assim, dadas as características geográficas, espera-se uma maior diferenciação de populações de plantas em áreas maiores em relação a menores. Nas ilhas de Fiji e Havaí observou-se que a herbivoria foi maior em regiões mais secas. Possivelmente, o efeito dos insectos herbívoros foi maior onde as plantas enfrentavam algum *stress* hídrico. Por exemplo, observou-se que um agente de bio-controle causou impactos negativos significativos a *L. camara* em regiões mais quentes do interior do Havaí em relação a regiões costeiras mais húmidas (Zalucki et al. 2007). Plantas invasoras são claramente uma força potente de mudança, operando na escala global e afectando todas as dimensões da sociedade (Ohlemüller et al. 2006), incluindo dentro de áreas protegidas efectivamente gerenciadas (Wambua 2010; Spear et al. 2013). Em vista da ampla gama de impactos de plantas invasoras, são necessários estudos profundos e abrangentes sobre sua ecologia a longo prazo e em escala global (Dogra et al. 2010). Portanto, entender e desenvolver modelos de predição das interações entre plantas invasoras em diferentes níveis tróficos, comunidades de plantas nativas e suas consequências para o funcionamento do ecossistema local é um dos maiores desafios contemporâneos da ecologia (Carpenter & Cappuccino 2005).

A década passada foi um período marcado por número cada vez maior de plantas invadindo novos habitats, reduzindo a biodiversidade e causando enormes prejuízos ecológicos e económicos em todo o mundo (Foxcroft et al. 2017). Como produtores primários dentro do sistema trófico, as plantas sustentam a maior parte das redes

alimentares em ecossistemas terrestres (Bezemer et al. 2014). Assim, a conservação efectiva de espécies de flora e fauna passa pela compreensão de princípios ecológicos e de distribuição espacial da invasora e organismos com quem interage no novo habitat (Dogra et al. 2010). Deste modo, o entendimento de interações entre insectos e plantas nativas com plantas invasoras em ecossistemas naturais assenta-se no conhecimento de mecanismos de funcionamento do ecossistema, de modo a permitir a tomada de medidas de gestão eficazes. A presente pesquisa foi realizada no PNG, e está dividida em duas secções. Analisou-se os efeitos da interação insecto nativo–planta invasora (*L. camara*)–plantas nativas, numa escala temporal. Também foi caracterizada a interação existente entre insectos nativos e a invasora *Mimosa pigra*.

CAPÍTULO II: EFEITO DE PLANTAS INVASORAS NA COMUNIDADE DE PLANTAS E INSECTOS NATIVOS, NUM SISTEMA DE INTERAÇÕES TRI-TÓFICAS

Introdução

Espécies invasoras de plantas se tornaram um problema global, incluindo dentro de áreas protegidas. Plantas invasoras são consideradas ameaça a biodiversidade em áreas protegidas dos Estados Unidos (Simberloff 2014), Quénia (Wambua 2010), África do Sul (Goodman 2003; Richardson et al. 2004; Foxcroft et al. 2010; Spear et al. 2013) e Europa (Kueffer et al. 2013). Existem dezenas de espécies de plantas invasoras no mundo causando impactos nefastos como redução da biodiversidade nativa, mudanças no ecossistema e alteração de habitats em áreas protegidas (Foxcroft et al. 2017). Algumas das espécies mais problemáticas em áreas protegidas são *Poa annua*, *Arundo donax*, *Melia azedarach*, *Eichhornia crassipes* e *Lantana camara*.

Nos últimos tempos tem-se registado incremento de populações de plantas invasoras em áreas de conservação (Fernandes 2008; Wambua 2010; Essl et al. 2011). Devido a invasão em massa e pouco conhecimento sobre os padrões dos impactos das invasoras (Fernandes 2008), áreas protegidas fornecem local adequado para explorar questões complexas relacionadas a interações entre plantas invasoras, herbívoros e plantas locais, numa escala espacial e temporal (Pansu et al. 2019). Existem muitos estudos sobre espécies de plantas invasoras em áreas protegidas, mas a maioria deles assentam-se na distribuição das invasoras, enquanto outros aspectos se mantem pouco estudados (Fernandes 2008; Wambua 2010; Vieira 2015; Foxcroft et al. 2017). Acentuado a esse facto, boa parte das pesquisas foram desenvolvidas nas Américas, Ilhas do Pacífico, Ásia e Europa (Hulme et al. 2014). Mais ainda, poucas áreas protegidas foram campos de estudos de interações tróficas de plantas invasoras, com particular destaque para África (Fernandes 2008; Wambua 2010; Pansu et al. 2019).

Embora estudos feitos mostrem uma forte tendência para entender os impactos e padrões de invasão de plantas em áreas protegidas (Downey & Richardson 2016), pesquisas apontam baixa capacidade científica para quantificar e prever os efeitos de plantas invasoras em áreas protegidas (Blackburn et al. 2014; Hawkins et al. 2015; Kumschick et al. 2015). Deste modo, grande parte de questões voltadas a quantificação de ameaças regionais e globais de extinção da biodiversidade estão voltados essencialmente ao ponto final dos efeitos da invasão de espécies – possível extinção da biodiversidade nativa, sem no entanto, levar em consideração o mecanismo da extinção (Downey & Richardson 2016). Assim, é crucial entender o processo por detrás dos efeitos das plantas invasoras através de interações entre as plantas invasoras e características do habitat invadido (Pyšek et al. 2012; Kueffer et al. 2013), numa escala espacial e temporal em que as interações ocorrem (Kumschick et al. 2015). O fraco entendimento da interação entre

comunidade de espécies nativas e plantas invasoras e como esta última afecta a dinâmica e funcionamento do ecossistema, reduz a capacidade de melhoria na intervenção para a gestão de plantas invasoras (Strayer 2012). Contudo, os estudos de plantas invasoras em um único local pode levar a conclusões equivocadas (Kueffer et al. 2013). Como forma de minimizar erros de interpretação, as pesquisas deveriam ser desenvolvidas em diferentes locais, fora ou dentro de áreas protegidas, ou ao longo de um gradiente de abundância da planta invasora (Hulme et al. 2013) e variações de tempo (Dogra et al. 2010).

O efeito directo da planta invasora *Chromolaena odorata* na Reserva de Caça Hluhluwe-iMfolozi na África do Sul resultou na alteração da paisagem e indirectamente afectou a composição de aranhas, reduzindo a sua abundância e riqueza estimada de espécies. Porém, esse senário foi revertido com a diminuição da densidade da invasora (Mgobozi et al. 2008). Em outro caso, observou-se diminuição do número de besouros com aumento da uma planta invasora no Parque Nacional do Kruger (Robertson et al. 2011). Os hábitos monoculturais da planta invasora *Chromolaena odorata* desalojaram pequenos e grandes mamíferos na Reserva de Caça Hluhluwe-iMfolozi (Dumalisile 2008). Plantas invasoras ameaçam também mamíferos herbívoros ao mudar a paisagem e reduzir a abundância de forragem. Por exemplo, no Parque Nacional de Kaziranga na Índia, sete espécies invasoras de plantas tornaram-se ameaças para foragem do rinoceronte indiano – *Rhinoceros unicornis* (Talukdar et al. 2008). Em outro exemplo, consta que o aumento da densidade de uma planta invasora (*Chromolaena odorata*) está a causa sombreamento excessivo nas margens do rio Mpate no Parque Húmido de Santa Lúcia na África do Sul. Esses locais são considerados habitats de nidificação de espécies de crocodilo, como *Crocodylus niloticus*. Como consequência, o adensamento da invasora causou o resfriamento dos ninhos dos crocodilos e afectou o rácio sexual do réptil (Leslie & Spotila

2001). Outras plantas invasoras (*Mimosa pigra* e *Urochloa mútica*) tem reduzido populações de plantas, peixes, reduzindo a biodiversidade de aves e afectado o funcionamento do ecossistema como um todo nas planícies de inundação no Parque Nacional de Kakadu na Austrália. O local está listado no Ramsar e é considerado o maior centro de atraccão de turistas (Setterfield et al. 2013). No Havaí, 80 % de áreas protegidas é coberto por plantas invasoras ou por locais cobertos por cinza vulcânica, que não permite crescimento de vegetação (Loope et al. 2013). No Parque Nacional dos Galápagos, o aumento da cobertura de uma planta invasora reduziu a diversidade e abundância de espécies nativas em mais de 56 % (Gardener et al. 2013).

Para além de reduzir a diversidade, abundância de plantas nativas e romper com cadeias tróficas, as plantas invasoras também são conhecidas por aumentar a frequência de fogo nos ecossistemas de áreas protegidas (Brooks et al. 2004; Alba et al. 2015). Por exemplo, uma planta invasora (*Andropogon gayanus*) aumentou a ocorrência de fogo em sete vezes na Reserva Wildman na Austrália (Rossiter et al. 2003). Consta que nos Estados Unidos da América, uma espécie de planta invasora alterou a frequência de fogos de um em cada 60 ou 100 anos para um em cada 3 ou 5 anos no Parque Nacional do Dinosaur e Snake River Birds of Prey National Conservation Area (Randall 2011). Os impactos do aumento de fogos nas áreas protegidas condicionados pela ocorrência de plantas invasoras tem causado a morte de espécies de plantas e animais nativos (Brooks et al. 2004). Seis anos após a ocorrência de incêndio condicionado por combustível da erva invasora *Pennisetum ciliare*, foi registada taxa de mortalidade da espécie endémica de cacto *Carnegiea gigantea* em 24% e 73% para a nativa *Parkinsonia microphylla* (Fabaceae) no Parque Nacional do Saguaro (Esque et al. 2004). Porque o aumento de frequência de fogos pode ocorrer em locais com ocorrência de espécies nativas não adaptadas ao fogo, a

intervenção com medidas de gestão para esses habitats pode torna-se um desafio para os gestores de áreas protegidas.

O entendimento da interação entre plantas invasoras e outros organismos é importante para saber como quantificar os seus impactos em um sistema trófico. As plantas invasoras podem afectar o desenvolvimento de predadores e parasitoides (organismos que se desenvolvem dentro de seus hospedeiros). Pois, poderá alterar a composição e qualidade nuctricional de suas presas ou hospedeiros herbívoros (Ode 2006) e romper com o funcionamento da cadeia trófica (Wootton 1994), em particular nos sistemas tri-tróficos (McNutt et al. 2017; Negi et al. 2019). A alteração da composição de nutrientes da planta ingerida pelo herbívoro, afecta directa ou indirectamente a preferência alimentar ou de oviposição de parasitoides (Ode 2006). Além disso, o desenvolvimento de parasitoides está frequentemente associado a atributos relacionados ao organismo hospedeiro como o seu tamanho, taxa de crescimento e dieta (Harvey 2005). Embora as acções de parasitoides sejam críticas para o funcionamento das comunidades ecológicas (Price et al. 1980), pouca pesquisa foi realizada sobre os efeitos das plantas invasoras no desenvolvimento de níveis tróficos mais altos (Heil 2008; Harvey et al. 2010; Harvey & Fortuna 2012). Dos poucos estudos desenvolvidos sobre o tema, sugere-se que os efeitos de plantas invasoras no desenvolvimento de parasitoides depende fundamentalmente das características inerentes a própria planta. O desenvolvimento de um insecto herbívoro generalista e seu parasitoide pode diferir em duas populações de plantas invasoras, como sucedido com a espécie invasora *Bunias orientalis* (Harvey & Gols 2011). Por exemplo, o desenvolvimento de pupa de parasitoide generalista foi menos afectado pela origem da planta (*Brassica nigra* nativa *versus Bunias orientalis* invasora) em relação a um parasitoide especialista (Fortuna et al. 2012). Essa diferença pode ocorrer porque a adequação de um hospedeiro a um parasitoide é determinada em grande parte pelo

crescimento e sobrevivência do hospedeiro após o parasitismo, enquanto a adequação do hospedeiro a um parasitoide de pupa é determinada pela história nuctricional anterior do hospedeiro (Harvey 2005).

O PNG é uma área de conservação com cerca de 15 habitats diferentes. Foram registadas no parque 4119 espécies de fauna, das quais 3176 são espécies de insectos, 160 de mamíferos, 86 de répteis, 43 de anfíbios e 475 espécies de aves, para além de 2098 espécies de flora (Base de Dados do PNG, 2019). Contudo, reportam-se problemas de ameaça da vida selvagem dentro do parque causadas por actividades humanas, mudanças climáticas e espécies de plantas invasoras (Stalmans & Beilfuss 2008; Vieira 2015; Pansu et al. 2019), destacando-se *Lantana camara* (na Serra da Gorongosa e na floresta de galeria ao longo do Rio Pungué), *Mimosa pigra* (na planície de inundação) e *Parthenium hysterophos* ao longo do acampamento Chitengo do PNG. A *L. camara* e *M. pigra* figuram entre as mais severas espécies invasoras e massivamente distribuídas em centenas de áreas protegidas em todo o mundo (Spear et al. 2013; Foxcroft et al. 2017).

Entretanto, pouco se sabe sobre a interação desses organismos com espécies nativas que assolam o PNG. Contudo, há algum avanço no entendimento de padrões de distribuição da *Mimosa pigra* e seus efeitos sobre a vegetação nativa (Vieira 2015; Guyton et al. 2020) e sua interação com meso-herbívoros na planície de inundação (Pansu et al. 2019). Dado a complexidade de interações entre plantas invasoras e organismos nativos, a restauração do Parque Nacional da Gorongosa em Moçambique oferece oportunidade para testar hipóteses sobre a ecologia trófica de diversos organismos, após um longo período de perturbação (Daskin et al. 2016; Correia et al. 2017). Deste modo, o entendimento e quantificação dos efeitos causados por espécies invasoras de plantas em áreas protegidas é crucial para o direcionamento e priorização de intervenções de gestão (Foxcroft et al.

2017), dado que o estabelecimento e dispersão de plantas invasoras no PNG trarão consequências negativas para o parque (Stalmans & Beilfuss 2008).

Nesta pesquisa, objectiva-se analisar a interação entre insectos nativos e plantas invasoras (*Lantana camara* e *Mimosa pigra*) num sistema tri-trófico e caracterizar os efeitos da *L. camara* sobre comunidades de plantas nativas. Para tal, foram investigadas seis hipóteses:

H1: Plantas invasoras alteram a abundância e diversidade de plantas nativas.

- A ocorrência da *L. camara* está a diminuir a quantidade e diversidade de plantas nativas.

H2: A *L. camara* e *M. pigra* servem como plantas hospedeiras para insectos nativos no PNG.

H3: A ocorrência de insectos que se alimentam de folhas da *L. camara* muitas vezes não estão sincronizados com a fenologia da planta invasora (Simelane 2005).

- A abundância e diversidade de insectos na *L. camara* será maior na época chuvosa em relação a época seca.

H4: A ocorrência de insectos na *L. camara* pode estar relacionada com a abundância e riqueza de plantas nativas.

- A abundância e riqueza de lagartas de Lepidóptera serão maior em locais com maior abundância e diversidade de plantas nativas, pois há maior disponibilidade de alimentos para espécies de lagartas generalistas.

H5. A ocorrência de parasitoides nas lagartas que se alimentam da *L. camara* e *M. pigra* está correlacionada com a abundância de lagartas de Lepidóptera.

- A abundância de lagartas será menor quando as taxas de parasitismo forem altas.

H6: A composição de espécies de lagartas de Lepidóptera, parasitismo, abundância e riqueza de plantas nativas, e a herbivoria de lagartas variarão com a estação do ano.

- A herbivoria aumentará na época em que houver maior abundância e riqueza de lagartas.
- A herbivoria na *L. camara* tende a ser maior na época chuvosa e menor na época seca porque haverá mais insectos herbívoros nesse período.

Metodologia

Localização física da área de estudo

O estudo de interações tróficas entre plantas invasoras, insectos nativos e efeitos da *L. camara* sobre a diversidade de plantas nativas foi realizado no período de Fevereiro a Setembro de 2019. O estudo de interações foi desenvolvido em dois habitats do Parque Nacional da Gorongosa. Foram estudadas as interações ecológicas de duas espécies de plantas invasoras com ocorrência dentro do Parque: *Lantana camara*, que encontra-se na floresta mista ao longo do Rio Pungué e *Mimosa pigra* que ocorre na planície de inundação (Figura 1).

O PNG localiza-se no sudeste da extensão do Grande Vale do Rift na província de Sofala, na região central de Moçambique. O PNG é caracterizado por uma variedade de características geológicas e climáticas, sendo compreendido por quatro maiores regiões: zona central (atravessada pelo Vale do Rift), Grande Vale do Rift (estendendo-se na parte central do parque e zona tampão), planalto de Cheringoma (localizado a este do parque) e a Serra da Gorongosa – proclamada parte do parque em 2010 e que ergue-se a 1,863 m (metro) acima do nível do mar (PNG 2016). A precipitação média anual do distrito de Gorongosa é de aproximadamente 1,241 mm (milímetro) de chuva (MAE 2014). No entanto, na região de clima tropical de savana, a precipitação média atinge valores

mensais abaixo de 60 mm na época seca (Vieira 2015) e média anual de 840 mm de chuva no centro do parque (Tinley 1977). Durante o presente estudo, a precipitação mensal variou entre 2.3 mm e 688.2 mm (Tabela 1). Com base nos valores de precipitação e meses de colecta, foram definidas três épocas de colecta designadas época chuvosa, a época seca-fria, e a época seca-quente. Cada época de colecta foi composta por dois meses. A época chuvosa foi composta pelos meses de Fevereiro e Abril. A época seca-fria compreende os meses de Junho e Julho. E por fim a época seca-quente foi composta pelos meses de Agosto e Setembro.

Caracterização do local de estudo

Floresta de galeria

Dez parcelas com *L. camara* e 10 parcelas de controle (sem *L. camara*) foram estabelecidas numa floresta de galeria ao longo do Rio Pungué, a sul do PNG. Os solos são caracterizados como aluviais do Vale do Rift (Stalmans & Beilfuss 2008). A floresta é caracteriza por áreas abertas e fechadas. A *Piliostigma thonningii*, *Flueggea virosa*, *Grewia flavescens*, *Keetia gueinzii*, *Lecaniodiscus fraxinifolius*, *Voacanga africana*, *Ziziphus mucronata* e palmeiras dos gêneros *Borassus* e *Hyphaene* são consideradas as espécies lenhosas mais dominantes. A zona foi outrora utilizada para pastagem de cabritos (PNG 2016), e na outra margem do rio, têm comunidades rurais e campos agrícolas. A presença da *L. camara* na área é um dos sinais claros de degradação da floresta.

Planície de inundação

O local faz parte da Região do Vale do Rift. A planície encontra-se junto do Lago Urema. A região é sazonalmente inundada entre os meses de Dezembro a Fevereiro (Stalmans et

al. 2019). O local é largamente infestado pela planta invasora *Mimosa pigra* (Stalmans & Beilfuss 2008; Vieira 2015; Pansu et al. 2019; Guyton et al. 2020).

Ecologia das espécies invasoras focais

Lantana camara

Lantana camara é um arbusto perene reportado como invasor em diversas partes do mundo, incluindo em áreas protegidas (Simelane 2005; Day & Zalucki 2009; Foxcroft et al. 2017). É uma espécie com efeitos alopáticos ao solo, permitindo a diminuição da competição com outras plantas no local invadido (Day & Zalucki 2009). No seu habitat nativo, a *L. camara* interage com diversas espécies de besouros, mariposas e moscas, que garantem o controle de suas populações (Simelane 2005). A *L. camara* é uma espécie que floresce no verão. No entanto, em locais húmidos, a *L. camara* permanece com flor durante todo o ano (Graaff & Graaff 1986; Negi et al. 2019). *Lantana camara* é polinizada por insectos da ordem Thysanoptera e Lepidoptera (Schemske 1976; Hamm 2012). Reportam-se como polinizadores ocasionais da *L. camara* algumas aves (Maharaj & Bourne 2017). As sementes da *L. camara* são maioritariamente dispersadas por aves e mamíferos, incluindo o gado doméstico (Thaman 1974; Ramaswami & Sukumar 2011; Ramaswami et al. 2016). A germinação das sementes da *L. camara* é rápida (Priyanka & Joshi 2013). A *L. camara* geralmente é desfolhada no período seco (Mabuda 2005) e o seu crescimento é maior em épocas de chuva (Baars & Heystek 2003).

Mimosa pigra

A *M. pigra* é um arbusto perene, espinhoso de pequeno a médio porte. Geralmente com altura de 2 m, contudo, por vezes atinge até 6 m de altura. A espécie frequentemente invade terras alargadas e campos agrícolas, especialmente os de cultivo de arroz em

diversas partes do mundo (Binggeli 2005). Seus inimigos naturais são maioritariamente besouros e insectos patogénicos, embora seja também consumida, de forma limitada, por lepidópteras e alguns ungulados (Binggeli 2005). *Mimosa pigra* é uma espécie caracterizada pela abundância na produção de sementes. A espécie pode produzir cerca de 9,000 sementes por metro quadrado (Leavold et al. 2007). Essa produção massiva de sementes é maior em planícies sazonalmente inundadas. A dispersão ocorre maioritariamente durante períodos de inundação onde as sementes são transportadas pelas águas. Porque tem tricomas, as sementes se agarram a roupa ou pelos de animais e são assim também dispersadas. A movimentação de veículos é outro vector de dispersão das sementes da *M. pigra* (Leavold et al. 2007). A germinação das sementes ocorre na época seca (Lonsdale et al. 1989). Mas a sobrevivência das mudas depende fortemente da existência de humidade no solo (Lonsdale et al. 1989). Na medida que o seu adensamento aumenta, a sobrevivência das espécies de plantas herbáceas locais é severamente afectada.

Colecta de dados para ecologia de plantas

Para entender a ecologia e o efeito da invasora *L. camara* sobre a comunidade de plantas lenhosas nativas, avaliou-se a vegetação nativa em 10 parcelas de 100 m^2 sem *L. camara* (controle) e 10 parcelas com a presença de *L. camara* ao longo do Rio Pungué. As parcelas controle tinham distância mínima de 10 m das parcelas com *L. camara*. As parcelas para colecta de lagartas foram estabelecidas em locais com um mínimo de duas plantas de *L. camara*. Em cada uma das parcelas foi determinada a abundância e riqueza de plantas lenhosas nativas. Também foi estimada a área de cobertura das duas espécies de planta mais dominantes. Para estimativa da cobertura, a parcela foi dividida em quatro quadrantes. Em cada quadrante foi estimada a percentagem de área coberta pela planta lenhosa mais dominante. Por fim foi feito o somatório da percentagem de cobertura dos

quadrantes. Para as parcelas com *L. camara*, estimou-se a área de cobertura de apenas uma espécie nativa mais dominante e a *L. camara*. Para medição da área de cobertura da *L. camara* era feita uma "cruz" com régua no meio da planta. A leitura da régua foi feita nas extremidades da última folha ou ramo da *L. camara*. A área de cobertura foi dada pelo produto dos dois pontos de medição. A área de cobertura da *L. camara* foi medida em cada período de colecta. Por fim, foi medida a cobertura do dossel com um densiómetro (Forestry Suppliers, Mississippi).

Para cada planta de *L. camara*, foi estimado o número total de folhas e foi medida a altura das plantas. Para estudar a herbivoria de insectos fitófagos foi estimado o dano nas folhas. A percentagem de danos causados pelos insectos foi obtida pela estimativa visual de danos em cada folha e dividido pela área foliar sem danos, antes da herbivoria. Não foi medida a herbivoria de folhas consumidas na totalidade pela dificuldade de identificação do organismo herbívoro. Contudo, o método usado pode estar sujeito a subestimavas de danos causados às folhas.

Colecta e criação de lagartas na *Lantana camara*

A colecta de dados para estudar interações entre lagartas de Lepidóptera e a *L. camara* decorreu de Fevereiro a Setembro. Esse facto permitiu conferir uma maior representatividade de comunidade de insectos herbívoros na escala temporal. A colecta foi feita nas mesmas parcelas com presença de *L. camara* mencionadas anteriormente. Também foi considerada a cobertura visual da biomassa verde das plantas. Em cada parcela foram colectados todos indivíduos de lagartas e pupas de Lepidóptera encontrados na *L. camara*.

As lagartas e pupas colectadas foram criadas em laboratório sem manipulação de temperatura e humidade. As lagartas foram alimentadas com folhas da planta da qual

foram encontradas. As lagartas, pupas e eventuais parasitoides (Díptera e Himenóptera) eram congeladas e montadas após a eclosão.

Todas as lagartas colectadas foram fotografadas para auxiliar no processo de identificação. O processo de identificação foi possível graças a comparação de fotografias de lagartas, e espécimes com a colecção e base de dados de Zoologia do Laboratório de Biodiversidade E. O. Wilson do PNG, o taxonomista Marek Bakowski e bases de dados online: www.africanmoths.com; www.afromoths.net; www.buggide.net; www.catalogueoflife.org; e www.dipterists.org.uk. As bases de dados também auxiliaram no processo de identificação de parasitoides. Entretanto, não foi possível identificar todos espécimes até ao nível de espécie. Seis espécimenes (33.33%) foram classificados como morfo-espécies, incluindo parasitoides. Os espécimes colectados determinados e os não determinados estão conservados em caixa entomológica, na sala aclimatizada de coleções de Zoologia do Laboratório de Biodiversidade E. O. Wilson no PNG.

Colecta de insectos na *Mimosa pigra*

A colecta de dados na planta invasora *Mimosa pigra* decorreu nos meses de Julho, Agosto e Setembro. Nos primeiros dois meses, foram colectadas lagartas em 24 plantas. No mês de Setembro a colecta foi feita em 30 plantas. As plantas foram selecionadas de acordo com a altura mínima de 20 cm. Foi medida a altura das plantas e a área de cobertura de cada planta de *M. pigra*.

Análise estatística

Foram determinados os índices de diversidade de Simpson e evenness para espécies de Lepidóptera em cada época de colecta. Foi usado o índice de similaridade de Morisita-

Horn para comparar o grau de associação das espécies de lagartas e a época de colecta. O índice de Morisita foi considerado ideal por permitir comparações múltiplas de comunidades com base nos dados de abundância (Chao et al. 2008). Para obtenção da matriz de similaridade pelo índice de Morisita foram definidas 200 combinações. O índice foi calculado com auxílio do pacote SpadeR, desenvolvido no R versão 3.5.2.

Foram também calculados os índices de diversidade de Simpson e evenness para comunidade de plantas nativas. Para verificar o efeito da *L. camara* sobre a abundância e riqueza de plantas nativas (variáveis respostas), foi usado um modelo linear generalizado (GLM), com pacote glmm, no R versão 3.5.2. Foram consideradas variáveis explicativas no modelo a época de colecta, a abertura do dossel, e a presença, cobertura e abundância da *L. camara*.

Para entender quais fatores influenciam a abundância e riqueza de lagartas de Lepidóptera na *L. camara* foi usado um modelo linear generalizado (GLM) com efeito misto. A variável parcela foi considerada como efeito aleatório, visto que foram feitas medições repetidas de riqueza e abundância de lagartas ao longo do tempo. Foram consideradas variáveis predictoras a época de colecta, a abundância da *L. camara*, abertura do dossel, taxa de parasitismo, e precipitação. Um modelo similar foi criado para entender a abundância de parasitoides nas lagartas. Para estas análises foi usado o pacote lme4.

A herbivoria de insectos folívoros sobre a *L. camara* foi avaliada para uma série de factores de predição, incluindo a época de colecta, precipitação, cobertura, abundância e riqueza de plantas nativas, abundância de parasitoides, riqueza e abundância de lagartas, abertura do dossel, cobertura, abundância e número de folhas da *L. camara*. Para testar os factores de predição foi usado modelo de regressão linear com efeito misto. Considerou-se a variável parcela como efeito aleatório, dado que a herbivoria foi medida repetidamente ao longo do tempo e nas mesmas plantas de *L. camara*. Para o efeito, foi

usado o pacote lme4. Antes das análises, foram aplicados os testes de Shapiro-Wilk para verificar a normalidade dos dados e Levene para examinar a normalidade das variâncias. Tendo sido apurada a normalidade dos dados, todas as variáveis foram correlacionadas pelo teste de correlação de Pearson para evitar a utilização de variáveis explicativas no modelo significativamente correlacionadas.

Numa primeira fase, as variáveis de predição foram testadas uma de cada vez (método de selecção *forward*). Após testadas todas as variáveis predictoras, às estatisticamente significativas foram incluídas no modelo. Pelo método de selecção *backward* as variáveis não significativas eram removidas do modelo. O melhor modelo foi selecionado pelo critério de informação de Akaike (AIC). Para cada um dos modelos foi feita a análise de variância (ANOVA).

Resultados

Efeito da *L. camara* na comunidade de plantas nativas

A densidade média de indivíduos da *L. camara* por parcela foi de 5.30 ± 2.58 (DP) e uma cobertura média de 17.53 m^2 ± 8.59 por parcela de 100 m^2. No total, 47 espécies nativas lenhosas foram identificadas, com uma riqueza média de 16.20 ± 3.43 espécies e densidade de 92.80 ± 41.79 indivíduos por parcela. A maior abundância de plantas nativas lenhosas foi registada em parcelas sem a presença da *L. camara* (Anexo 1), contudo não foram encontradas diferenças estatísticas de comunidade de plantas lenhosas entre parcelas com e sem *L. camara* (F = 0.86; GL = 1; P = 0.37). A abundância de plantas nativas correlacionou-se negativamente com o aumento da cobertura do dossel (F = 26.39; GL = 1; P < 0.01). Por outro lado, a cobertura da *L. camara* foi menor com a abundância de plantas nativas (F= 34.02; GL = 1; P < 0.01. Contudo, nenhuma das variáveis testadas explicou significativamente a variação da riqueza de plantas nativas

(F= 0.78; GL = 1; *P* = 0.37). O índice de diversidade de Simpson não diferiu entre parcelas com e sem *L. camara* (F = 0.002; GL = 1; *P* = 0.96). Também não foram encontradas diferenças para o índice de evenness entre comunidade de espécies lenhosas em locais com e sem *L. camara* (F= 0.66; GL = 1; *P* = 0.43).

Interação entre *Lantana camara* e lagartas de Lepidóptera

Nas 53 plantas de *L. camara* inventariadas foram observadas e colectadas 482 lagartas e quatro pupas de Lepidóptera ao longo de todas as colectas. Doze espécies de Lepidóptera foram encontradas usando a *L. camara* como planta hospedeira. Foram criados com sucesso 297 indivíduos, onde 141 morreram devido a condições de criação e 48 por parasitoides. A taxa de sobrevivência foi de 60.16 %. Foram encontrados 57 parasitoides e a taxa de parasitismo foi de 11.73 % (Tabela 3). Quatro espécies de lagartas que usam *L. camara* foram parasitadas.

O índice de diversidade de Simpson foi maior para lagartas colectadas na época chuvosa e menor para época seca-quente (F = 4.42; GL = 2; *P* < 0.01). O índice de evenness também foi maior na época chuvosa e menor na estação seca-quente (F = 7.94; GL = 2; *P* = 0.01). Contudo, não foram encontradas diferenças estatísticas entre as épocas seca-fria e seca-quente para índice de Simpson (*P* = 0.18) e evenness (*P* = 0.69).

As espécies das lagartas de Lepidóptera que usaram a *L. camara* como planta hospedeira estão distribuídas em seis famílias. As famílias Geometridae e Crambidae foram as mais diversas, representadas por três espécies cada. A segunda família mais diversa foi Erebidae, com duas espécies. As restantes famílias seguem com uma espécie por família. Ao nível do género, apenas duas espécies foram representadas pelo mesmo género (Geometridae: *Zeuctoboarmia*). A espécie *Salbia haemorrhoidalis* (Crambidae) foi a mais abundante, seguida da *Hypena laceratalis* (Erebidae). As espécies menos

abundantes foram *Anticarsia* sp (Erebidae) e a morfo-espécie Tortricidae sp. (Tabela 4). Oito espécies foram representadas por menos de 10 indivíduos (*Anticarsia* sp., *Zeuctoboamia* sp., *A. impunctata, E. neophon, A. atropos, S. sericea* e a morfo-espécie Tortricidae sp.). Apenas quatro espécies foram representadas por mais de 10 indivíduos. Quatrocentos e catorze (85.19 %) dos indivíduos colectados e identificados são representados por duas espécies (*S. haemorrhoidalis*, Crambidae e *H. laceratalis*, Erebidae). Três espécies já foram registradas como utilizadoras da *L. camara* como planta hospedeira na África do Sul, Austrália e Havaí (*S. haemorrhoidalis, H. laceratalis* (Baars & Neser 1999; Baars 2003; Baars & Heystek 2003; Zalucki et al. 2007) e *A. tropos* (http://www.africanmoths.com). A *S. haemorrhoidalis* é exótica e considerada especialista na *L. camara* (Baars 2003). As restantes espécies observadas tem hábitos de forragem generalistas (Baars & Heystek 2003).

A abundância de plantas nativas se correlacionou negativamente com a abundância de lagartas em *L. camara* (F = 3.13; GL = 1; $P < 0.01$). Por outro lado, a abundância de lagartas diminuiu da época chuvosa a seca (F = 166.58; GL = 2; $P < 0.01$). O aumento de riqueza de espécies nativas (F = 4.99; GL = 1; $P < 0.01$) foi correlacionado positivamente com a ocorrência de lagartas.

O aumento da abertura do dossel correlacionou-se negativamente com a riqueza de lagartas de Lepidóptera em *L. camara* (F = 5.68; GL = 1; $P = 0.02$). A riqueza de lagartas foi estatisticamente menor na época seca-quente em relação às épocas chuvosa e seca-fria, sendo que a época seca-fria registou maior riqueza de lagartas de Lepidóptera em relação a época chuvosa. (Tabela 5 e Figura 4).

Em termos de mudanças na composição de lagartas de Lepidóptera com o período de colecta, apenas a *S. haemorrhoidalis* foi observada em todos os seis meses em que foram colectadas as lagartas (Tabela 6). A *H. laceratalis* foi observada em cinco meses. Os

meses de Junho e Julho, correspondente a época seca-fria registaram oito espécies – 53.34 % das espécies observadas. Em Setembro (estação seca-quente) foi registada somente a *S. haemorrhoidalis*.

Não houve variação global da composição de lagartas de Lepidóptera entre as três épocas distintas. A maior semelhança de lagartas de Lepidóptera na *L. camara* foi observada entre os indivíduos colectados na época seca-fria e seca-quente. A maior distância entre as espécies foi observada entre as épocas chuvosa e seca-quente (Tabela 7).

Observou-se que a precipitação se correlacionou negativamente com a herbivoria de insectos nas folhas de *L. camara* ($F = 24.01$; $GL = 1$; $P < 0.01$). A herbivoria na *L. camara* foi maior na época com baixa precipitação e menor quando a precipitação era elevada. Por outro lado, o aumento da riqueza de espécies de lagartas Lepidópteras contribuiu positivamente para a herbivoria ($F = 20.68$; $GL = 1$; $P < 0.01$).

Interações entre lagartas de Lepidóptera e parasitoides na *L. camara*

Cerca de 11 % das lagartas foram parasitadas. Mais parasitoides foram registrados na época seca-fria, seguido pela época chuvosa (Tabela 9). Os 57 parasitoides encontrados pertencem a três famílias de moscas (Sarcophagidae, Tachinidae e Muscidae), e uma espécie parasitoide de vespa, *Meteorus* sp. (Braconidae) foi criada. Os parasitoides foram determinados até ao nível do género. Os espécimes de parasitoides estão preservados na sala aclimatizada de coleções Zoológicas do Laboratório de Biodiversidade E. O. Wilson do PNG para finalizar a determinação e validação. As espécies de parasitoide vespa *Meteorus* sp. e mosca *Amobia* sp. foram as mais abundantes. A espécie de parasitoide menos abundante foi *Bactromyia* sp. A espécie exótica de mariposa *S. haemorrhoidalis* foi parasitada por 17 parasitoides de mosca (de duas espécies) e quatro de vespas. Por sua vez a *H. laceratalis* foi parasitada por seis parasitoides de moscas (de única espécie) e 15

de vespas. As espécies com menor abundância de parasitoides foram *A. atropos* com nove e *Z. hyrax* com seis parasitoides. As espécies com maior taxa de parasitismo foram as que tiveram menor abundância de lagartas (Figura 7). Não foram registados casos de parasitoides para as restantes espécies de Lepidóptera no estudo.

Das lagartas de Lepidóptera parasitadas, apenas duas espécies foram parasitadas em mais de uma época. A *S. haemorrhoidalis* foi parasitada nas três épocas distintas. A *H. laceratalis* foi parasitada na época chuvosa e seca-fria. A *Z. hyrax* e *A. atropos* foram parasitadas apenas na época seca-fria (Tabela 10). Para as espécies parasitadas em mais de uma época de colecta, o parasitismo foi maior na época seca-fria e seca-quente (Figura 6).

A espécie de vespa *Meteorus* sp. mostrou-se como parasitoide generalista ao parasitar três espécies diferentes de lagarta de Lepidóptera. A espécie de mosca *Amobia* sp. usou dois hospedeiros. *Bactromyia* sp e *Stomoxys* sp. tiveram apenas uma espécie hospedeira (Figura 8).

O modelo linear generalizado mostrou que a abundância de parasitoides correlacionou-se positivamente com a abundância de lagartas ($F = 6.50$; $GL = 1$; $P < 0.01$) e variou significativamente com a época de colecta ($F = 11.80$; $GL = 2$; $P < 0.01$). A abundância de parasitoides foi maior na época seca-fria e chuvosa em relação a estacão seca-quente.

Interação entre *Mimosa pigra* e lagartas de Lepidóptera e parasitoides

Foram encontradas 19 lagartas de Lepidóptera associadas a *Mimosa pigra.* A densidade de lagartas foi de 0.35 indivíduos por planta. A abundância de lagartas de Lepidóptera foi maior na época seca-fria em relação a época seca-quente. A riqueza de lagartas também foi maior na época seca-fria (Tabela 12).

Cinco espécies de lagartas de Lepidóptera foram encontradas usando a *M. pigra* como planta hospedeira. Destas, quatro espécies pertencem a família Geometridae. Apenas uma espécie pertence à família Erebidae. Uma espécie pertencente à família Geometridae não foi determinada. Duas espécies foram representadas pelo mesmo género, *Zeuctoboarmia* (Geometridae). Todas as espécies de lagartas de Lepidóptera associadas a *M. pigra* foram representadas por menos de dez indivíduos. A espécie mais abundante foi *Allochrostes impunctata*, com sete indivíduos. A *Z. hyrax* teve apenas um indivíduo (Tabela 13).

Foram criados três parasitoides (de uma espécie) associados às lagartas de Lepidóptera colectadas na *M. pigra.* Apenas a morfo-espécie Geometridae sp.1 foi parasitada por *Phryxe* sp. (Diptera: Tachinidae). A taxa de parasitismo foi de 15.80 %.

Discussão

Os resultados ora encontrados demostram como a planta invasora *L. camara* interage com plantas e insectos nativos no PNG e ilustra a associação entre as lagartas e a *M. pigra*. Os resultados também permitem responder as seis hipóteses traçadas e que serão analisadas a seguir.

Efeito da *L. camara* sobre a comunidade de plantas

A hipótese de que plantas invasoras alteram a abundância e diversidade de plantas nativas foi também abordada em várias pesquisas. Diversos estudos retratam os impactos de plantas invasoras sobre comunidade de plantas nativas (Higgins et al. 1999; Dogra et al. 2010; Bellard et al. 2016). Esses estudos são unanimes em afirmar a diminuição da diversidade de espécies nativas na presença de plantas invasoras. A homogeneização da vegetação pelas plantas invasoras também é outro impacto largamente explorado causado por plantas invasoras (Higgins et al. 1999; Simberloff et al. 2013; Spear et al. 2013).

Locais com maior cobertura da *L. camara* tiveram menor abundância de plantas lenhosas. Ou seja, a abundância de plantas lenhosas nativas na presença da *L. camara* é menor em relação a locais sem *L. camara* (Anexo 3). Contudo, a presença da *Lantana camara* no PNG não está a diminuir a diversidade de plantas nativas lenhosas, embora os locais com a maior cobertura da invasora tenham menor abundância de plantas nativas. Por tratar-se de uma invasão precoce, pode-se dar o caso de que os primeiros efeitos se manifestam pela eliminação de algumas plantas. Assim, o declínio da abundância de plantas lenhosas ao longo do tempo poderá resultar na diminuição da diversidade da vegetação lenhosa nativa no PNG, especialmente se a infestação da *L. camara* piorar. Por exemplo, a perda de grandes herbívoros durante o período da guerra civil em Moçambique, causou o aumento da infestação da *M. pigra* no PNG. Entretanto, desde 2015 tem-se registado declínio de cobertura da *M. pigra* em resultado do repovoamento dos grandes mamíferos herbívoros no PNG (Guyton et al. 2020). Anteriormente constatou-se que a riqueza de plantas nativas não diminuiu com a presença da invasora *M. pigra* na planície de inundação do PNG (Vieira 2015). A densidade de infestação da espécie invasora foi um dos factores reportados como predictor da diminuição da diversidade de espécies nativas. Na Reserva de Caça Hluhluwe-iMfolozi na África do Sul observou-se que a diminuição da riqueza de plantas nativas foi maior em locais de maior infestação da planta invasora *Chromolaena odorata* (Mgobozi et al. 2008).

Em áreas mais abertas e com maior exposição de raios solares foi observada maior abundância da *L. camara*, provavelmente como resultado da perturbação da área, favorecendo a ocorrência da invasora. A *L. camara* desenvolve-se melhor em locais com alguma perturbação (Sharma et al. 1988; Day & Zalucki 2009). Contudo, as perturbações que o ecossistema da grande Gorongosa sofreu por longos anos propiciam o alastramento e invasão de outras espécies de plantas (Stalmans & Beilfuss 2008). Com o aumento da

invasão, poder-se-á observar a perda significativa também de espécies vegetais. A diminuição do tamanho populacional leva a redução da habilidade de reprodução da população em causa (Mangla et al. 2008).

Sistema trófico na *Lantana camara*

Abundância e riqueza de lagartas associadas a *Lantana camara*

Doze espécies de Lepidóptera foram encontradas associadas a *L. camara* no Parque Nacional da Gorongosa. Assim, a *L. camara* serve como planta hospedeira para insectos no PNG. Duas principais espécies contribuíram para o aumento da densidade de indivíduos de lagartas por planta. Essas espécies são consumidoras tradicionais da *L. camara*. Sendo que a mais abundante (*S. haemorrhoidalis*) é exótica e especialista na invasora (Baars 2003). Três espécies são nativas de África (*Zeuctoboarmia* sp., *Z. hyrax* e *H. laceratalis*). *Zeuctoboarmia* sp. e *Z. hyrax* tem ocorrência natural em 12 países africanos, com excepção de Moçambique. A *S. haemorrhoidalis* é originária das Américas Central e do Sul. A espécie foi libertada em programas de controle biológico para *L. camara* em algumas regiões da África do Sul (Oosthuizen 1964), Havaí e nas Ilhas Maurícias (Kueffer & Mauremootoo 2004). Espalhou-se, e a espécie foi registada na Nigéria, Tanzânia, Uganda, Zâmbia e Zimbabwe (http://www.africanmoths.com). Consta igualmente que das 12 espécies de Lepidóptera observadas, apenas três são conhecidas por consumir a *L. camara* (*S. haemorrhoidalis*, *H. laceratalis* e *A. atropos*). Não há registos de que as outras espécies outrora foram observadas a consumir a invasora. A *S. haemorrhoidalis* se estabeleceu com sucesso na África do Sul e de algum modo contribuiu para o controle da *L. camara* (Baars & Heystek 2003). O sucesso do estabelecimento da *S. haemorrhoidalis* na *L. camara* se deveu ao seu hábito especialista e rápido crescimento populacional (Baars 2003). A *S. haemorrhoidalis* foi igualmente colectada numa reserva

ao nordeste do PNG, na planta *Voacanga africana* (Base de Dados do PNG, 2019). Assim, não se sabe como a espécie foi introduzida no país. Provavelmente a espécie veio com a invasora *L. camara.* Porém é curioso o facto de a espécie ter sido observada em outra espécie de planta diferente da *L. camara,* dado que a lagarta foi até então considerada especialista da invasora (Baars 2003). A *H. laceratalis* é nativa em 16 países africanos e *A. atropos* em 43 países, incluindo Moçambique (http://www.africanmoths.com). São espécies com hábitos generalistas, mas reconhecidas por consumirem a *L. camara.*

A abundância de espécies de lagartas de Lepidóptera encontradas variou ao longo da escala temporal. Esse facto pode ter originado a ocorrência de muitas espécies com poucos indivíduos. Oito espécies tiveram abundância menor que 10 indivíduos. Variações excessivas de espécies na escala espacial e temporal ocasionam a ocorrência de espécies raras (Morais et al. 1996). Por outro lado, a ocorrência de maior riqueza de espécies com baixa abundância pode dever-se a sua dieta generalista. Nove das 12 espécies observadas até então não haviam sido registadas como consumidoras da *L. camara.* As mesmas nove espécies registaram baixa abundância. Por exemplo, a *Stemorrhages sericea* (Eckard 1998), *Anticarsia* sp. e *Allochrostes impunctata* (http://www.africanmoths.com) são espécies nativas que consomem outras plantas diferentes da *L. camara*. A *Zeuctoboarmia* sp. foi também encontrada a consumir a *L. camara*, porém, a espécie até então não tinha sido registada a consumir *L. camara* (http://www.africanmoths.com). Embora a *A. atropos* tenha sido observada a consumir a *L. camara* em outros locais (http://www.africanmoths.com), a sua abundância foi de apenas de 2 indivíduos. Deste modo, podem existir outros factores determinantes da abundância de lagartas de Lepidóptera, como factores bióticos e abióticos (Novotný & Basset 2000).

Contrariamente a predição proposta, das análises constatou-se que a abundância de lagartas se correlacionou negativamente com a abundância de plantas nativas. Geralmente, os insectos são atraídos pelo odor libertado pelas plantas (Tallamy 2004). Para além de outros factores, a intensidade do odor depende da quantidade de biomassa verde para libertar o cheiro (Bezemer et al. 2014). Contudo, o achado do presente estudo quanto a abundância de lagartas pode ser explicado pela preferência alimentar das lagartas colectadas. Todas espécies de mariposa observadas, ou alimentam-se da *L. camara* ou então são espécies generalistas de outras espécies de plantas nativas. Das espécies de plantas nativas hospedeiras observadas, apenas destacam-se a *Deinbollia* sp. e *Allophylus* sp., consideradas hospedeiras da única espécie de borboleta encontrada, *Euphaedra neophron* (Nymphalidae) (https://www.nhm.ac.uk; Morgan-Brown 2003). Entretanto, a *Euphaedra neophron* foi colectada no estágio de pupa nas duas vezes observadas.

Por outro lado, a maior abundância de lagartas de Lepidóptera foi encontrada em locais com maior riqueza de plantas nativas. Insectos Lepidóptera são sensíveis a modificações no habitat (Kadam et al. 2018). Habitats sadios apresentam diversidade elevada, o que aumenta a quantidade de interações com outros organismos. Cada espécie de organismo da fauna tem sua preferência de flora. Apesar de ocorrerem poucas espécies de plantas nativas hospedeiras das espécies de Lepidóptera colectadas na região, parece que o aumento da diversidade de plantas nativas atraiu mais lagartas. A especialista *S. haemorrhoidalis* (Crambidae) foi a espécie mais abundante e anteriormente colectada na *Voacanga africana*. Coincidentemente, a *V. africana* esteve presente em todas as parcelas de colecta de dados. Logo, para além da *L. camara*, hipoteticamente a *S. haemorrhoidalis* poderia estar igualmente a consumir a *V. africana.*

A existência de locais abertos, com uma maior incidência de raios solares esteve correlacionada com a riqueza de lagartas de Lepidóptera. Como a abundância da *L.*

camara foi maior em locais abertos, consequentemente o aumento da cobertura da *L. camara* correlacionou-se com a riqueza de lagartas Lepidóptera. A *L. camara* tornou-se alimento substituto para diversas espécies de Lepidóptera colectadas. Porque a *L. camara* desenvolve-se melhor em locais perturbados (Foxcroft et al. 2011, 2017; Hundessa 2016; Hundessa & Belachew 2017), com maior disponibilidade de sol e menor de plantas nativas lenhosas, o aumento de cobertura da invasora propiciou a ocorrência de maior riqueza de lagartas.

No entanto, a diminuição da abundância de plantas nativas lenhosas poderá causar desequilíbrio nas interações tróficas, através da redução da disponibilidade de alimento para organismos herbívoros (mamíferos e insectos). Independentemente do senário, a longo prazo o parque pode enfrentar redução de população de herbívoros que dependem das espécies lenhosas desalojadas ou com a sua abundância reduzida. Por exemplo, das espécies colectadas, apenas três são consideradas consumidoras tradicionais da *L. camara.* A *L. camara* tornou-se ameaça para a vida selvagem em diversas áreas de conservação na África do Sul (Mabuda 2005), Indonésia (Day & Zalucki 2009), Quénia (Wambua 2010), Austrália (Nguiem et al. 2013 e Grice et al. 2014) e India (Negi et al. 2019), ao tornar-se uma hospedeira substituta e de qualidade inferior para organismos com os quais interage.

Sazonalidade na ocorrência de lagartas de Lepidóptera na *Lantana camara*

Na presente pesquisa observou-se que a diversidade de lagartas mudou com o período de colecta. A similaridade de espécies entre diferentes períodos também variou. A abundância de lagartas de Lepidóptera decresceu da época chuvosa a seca-quente. Variações na distribuição de espécies apresentam causas complexas e dificilmente são entendidas (Pinheiro et al. 2002). No cerrado do Brasil, observou-se que a ocorrência de

lagartas de Lepidóptera foi maior na época seca (Rabelo 2016; Scherrer et al. 2016). No Cerrado, esse período é também caracterizado por baixa abundância de parasitoides (Morais et al. 1999). No presente estudo, também foi observada baixa taxa de parasitismo no período de maior diversidade de lagartas. Contudo, a taxa de parasitismo observada na pesquisa foi baixa (11.73 %) e comumente observada (Stireman et al. 2005; Rabelo 2016). Ainda no Cerrado, observou-se maior abundância de lagartas na transição da época chuvosa-seca (Lepesqueur et al. 2018). Embora os padrões de ocorrência de espécies de lagartas nas diferentes estações do ano seja pouco entendido, para além do parasitismo, é apontada a quantidade e qualidade de alimento como factores determinantes para a sua ocorrência em regiões tropicais (Scherrer et al. 2016). Apesar das lagartas terem sido colectadas numa única espécie de planta, a quantidade de folhas verdes e frescas na *L. camara* foi maior na época chuvosa em relação à época-seca. Consta que folhas jovens são mais nuctritivas em relação às velhas, embora por vezes possam conter concentrações elevadas de químicos que servem como defesa contra herbívoros (Kursar & Coley 1991). Por outro lado, folhas novas são mais fáceis de mastigar pelos herbívoros (Kursar & Coley 1991). Importa frisar que no final da época seca-quente foi observada a aparição de folhas novas e a diversidade de lagartas de Lepidóptera baixou. A quantidade de folhas nesse período foi bastante reduzida. Assim, a fenologia torna-se um factor importante e que pode ter contribuído para uma maior abundância de lagartas na época chuvosa. Deste modo, a disponibilidade e qualidade de recursos pode ter determinado a maior ocorrência de lagartas de Lepidóptera na época chuvosa.

Efeito da herbivoria na *Lantana camara*

Na presente pesquisa foram testadas 12 variáveis consideradas predictoras da herbívora de lagartas de Lepidóptera. E, destacaram-se a prior como variáveis importantes: a

cobertura da *L. camara*, a época de colecta, precipitação, riqueza de plantas nativas e abundância de lagartas. No entanto, a precipitação e riqueza de lagartas foram as únicas variáveis que se correlacionaram significativamente com a herbivoria de lagartas. Observou-se que a herbivoria foi maior em período de baixa precipitação e menor quando a precipitação era alta. Contrariando a hipótese de que herbivoria na *L. camara* tende a ser maior na época chuvosa e menor na época seca. Esse aspecto pode ser entendido com a teoria de disponibilidade de recursos, abordada na secção anterior. *Lantana camara* é uma planta que se desfolha anualmente (Day et al. 2003a; Mabuda 2005). E o seu desfolhamento ocorre no período seco e frio, período em que se registou menor disponibilidade de folhas frescas. Caso similar foi observado no Havaí no período em que a brotação de novas folhas também se observou maior herbivoria.

A libertação de um agente de controle no Havaí causou dano significativo e desfolhamento da *L. camara* em locais quentes (Zalucki et al. 2007). Regiões com temperatura baixa e alta humidade registaram baixa herbivoria. Assim, provavelmente a herbivoria tende a ser maior quando as plantas da *L. camara* encontram-se enfraquecidas, fazendo destacar o potencial do agente herbívoro. Também, hiposteniza-se o facto da alta percentagem de herbivoria na época seca seja de facto, resultado de acção de insectos folívoros na época chuvosa, período em que se registou maior abundância de lagartas. Pois a época seca foram encontradas folhas velhas, que sofreram herbivoria e possivelmente encontravam-se enfraquecidas. Após o desfolhamento da *L. camara*, a planta geralmente volta a apresentar folhas novas no início do verão (Mabuda 2005). Na presente pesquisa esse facto foi observado nos meses de Agosto e Setembro. O período de aparecimento de folhas novas é crítico para a sobrevivência da planta (Coley & Kursor 1996). Surpreendentemente, o aparecimento de novas folhas na *L. camara* foi acompanhada da diminuição na abundância de lagartas.

A maior ocorrência de lagartas que foram usadas em bio-controlo da *L. camara* e baixa herbivoria registrada no período de elevada precipitação, pode também ser explicada pelo tamanho, quantidade e qualidade de folhas. Folhas jovens e frescas observadas na época-chuvosa são maiores em tamanho em relação as folhas avistadas na época seca-quente. Assim, os danos causados pela herbivoria são menores para folhas com área foliar maior em relação às com menor área foliar (Zvereva & Kozlov 2014). Folhas novas também são conhecidas por serem altamente nutritivas e/ou tóxicas, o que diminui o consumo dos herbívoros (Moran & Hamilton 1980).

Por outro lado, a herbivoria foi maior quando se registou maior riqueza de lagartas de Lepidóptera. Coincidentemente, esse facto ocorreu na época seca-fria, período em que se observou o desfolhamento e maior dano na *L. camara*. Para além da *L. camara*, as espécies de lagartas observadas na época seca-fria foram encontradas na *V. africana* (Base de Dados do PNG, 2019) e dezenas de outas espécies de plantas nativas (http://www.africanmoths.com). Embora essas espécies tenham igualmente ocorrido na época seca-fria, o surgimento de outras espécies aumentou o potencial de herbivoria. A biologia do insecto é um parâmetro a se ter em conta para avaliar a capacidade de herbivoria (Mabuda 2005). A ocorrência da especialista *S. haemorrhoidalis* teve impacto significativo no controle da *L. camara* na costa este da África do Sul, enquanto o generalista *H. laceratalis* teve efeito parcial em algumas áreas localizadas (Baars 2003). Diferente do que se esperava, a abundância de lagartas de Lepidóptera não se correlacionou significativamente com a herbivoria, mas o seu efeito foi positivo. A não significância da herbivoria faz sentido a luz da preposição de que a quantidade de agentes libertados não determina a eficácia do método de controle da invasora (Day et al. 2003a).

Apesar da herbivoria garantir o controle do crescimento de populações de plantas nativas (Johnson 1984; Strauss et al. 2001; Carpenter & Cappuccino 2005), não há um consenso

claro de que a herbivoria sobre as folhas pode realmente travar o crescimento, causar morte ou então garantir o controle efectivo de longo tempo sobre plantas invasoras (Bezemer et al. 2014). Porém, a maioria dos estudos sustentam a hipótese de que a herbivoria pode causar danos e reduzir a população de plantas invasoras (Strauss & Irwin 2004; Harvey et al. 2010; Fortuna et al. 2012; McConnachie 2015; Salim et al. 2016). Assim, os insectos fitófagos são um dos organismos considerados capazes de garantir o controle a longo tempo de plantas invasoras, olhando na perspectiva da sua capacidade de forragem e rápida digestão (Waterhouse 1956). Contudo, os dados de herbivoria analisados na presente pesquisa não são suficientes para afirmar categoricamente que os insectos folívoros aumentaram consideravelmente a herbivoria ou são capazes de travar o desenvolvimento da *L. camara* no PNG. Embora esse não é o escopo da presente pesquisa, enfatiza-se a necessidade de condução de estudos de herbivoria em escalas maiores de tempo e espaço, para além da determinação de outros parâmetros.

Ecologia tri-trófica de insectos com a *Lantana camara*

Três das quatro espécies parasitadas no presente estudo (*S. haemorrhoidalis*, *H. laceratalis* e *A. atropos*) são consideradas consumidoras tradicionais da *L. camara* (http://www.africanmoths.com; Baars 2003). O número de parasitoides foi maior para espécies com maior abundância. Entretanto, a taxa de parasitismo para lagartas com maior abundância foi baixa em relação às lagartas menos abundantes. Nalgumas vezes, insectos fitófagos exóticos adequados a determinada espécie invasora de planta não tem parasitoides especialistas no local de invasão (Day & Zalucki 2009). A espécie exótica de mariposa *S. haemorrhoidalis* e a nativa de África *H. laceratalis* foram as espécies de lagarta mais abundantes, mas com taxas de parasitismo mais baixas. A *S. haemorrhoidalis* tem hábito especialista e é usada em programas de controle biológico da *L. camara.* Na

África do Sul, a *H. laceratales* foi parasitada por quatro espécies de vespa da família Braconidae e uma Ichneumonidae, por três espécies de mosca da família Tachinidae (Baars 2003). *Salbia haemorrhoidalis* também é parasitada por vespas e moscas. Porém, a existência de parasitoides nativos que se estabelecem num hospedeiro exótico tendem a reduzir a eficácia de programas de controle. Por exemplo, na Austrália, o aumento de parasitoides diminuiu a população de *Neogalia sunia* (Lepidoptera: Noctuidae) e *S. haemorrhoidalis* na *L. camara* (Baars 2002; Baars & Heystek 2003). Assim, sugere-se que as espécies a serem utilizadas em programas de controle biológico devem ter uma baixa taxa de parasitismo. As espécies com hábitos generalistas foram as que apresentaram maior taxa de parasitismo. Deste modo, recomenda-se que sejam usadas espécies mono- ou oligófagas em programas de controle biológico, por essas serem menos propensas a mortes por parasitoides. Por outro lado, a sua dieta restrita as torna pouco potenciais em tornarem-se invasoras.

Interações tróficas e tri-tróficas na *Mimosa pigra*

Há evidências de que *M. pigra* é consumida por lagartas de Lepidóptera no Parque Nacional da Gorongosa. A ocorrência dessas lagartas na *M. pigra* varia em função do período colectado. Entretanto, a diferença de abundância de lagartas de Lepidóptera entre as duas épocas de colecta na *M. pigra* (seca-fria e seca-quente) foi de apenas um indivíduo. Das espécies de lagartas colectadas na *M. pigra*, consta que as espécies também consomem outras plantas. A *H. laceratalis* foi documentada anteriormente por consumir a *L. camara* (Baars 2003). As restantes espécies, com excepção da morfo-espécie Geometridae sp. 1 também foram encontradas a consumir *L. camara* no presente estudo. Contudo, as espécies *Zeuctoboarmia* sp. e *A. impunctata* ocorrem naturalmente em planícies de inundação (http://www.africanmoths.com). A morfo-espécie

Geometridae sp.1 foi a única espécie parasitada. Não foi possível criar a espécie até a fase adulta porque os três indivíduos da espécie colectados morreram por parasitismo de *Phryxe* sp. (Diptera: Tachinidae).

De acordo com as premissas que norteiam a pesquisa, constatou-se que a quantidade de plantas lenhosas em parte do Parque Nacional da Gorongosa tende a diminuir na presença da *L. camara.* A ocorrência de lagartas de Lepidóptera que usaram a *L. camara* está fortemente relacionada com a estação do ano. Entre as épocas, observou-se que a época chuvosa foi caracterizada por uma maior abundância de lagartas de Lepidóptera. Por sua vez, a alta abundância de lagartas foi acompanhada pela existência de folhas jovens e frescas na *L. camara*. Verificou-se também que a riqueza de lagartas de Lepidóptera foi sensível a época de colecta, tendo sido maior na época seca-fria. Esse período foi acompanhado por uma maior ocorrência de espécies de lagartas de Lepidóptera que outrora não haviam sido caracterizadas como consumidoras da *L. camara.*

Nas interações tróficas, concluiu-se que a abundância de plantas lenhosas teve efeito negativo sobre a abundância de lagartas de Lepidóptera. Consequentemente, locais com baixa abundância de plantas lenhosas nativas eram caracterizados por uma maior cobertura da *L. camara.* A quantidade de lagartas de Lepidóptera não determinou a herbivoria. Contrariamente ao esperado, a herbivoria de lagartas foi maior na época seca em relação a chuvosa. Contudo, a *L. camara* tende a desfolhar-se na época seca. Pelo que fica a dúvida se a maior herbivoria na época seca está relacionada a característica da própria planta ou pela acção dos insectos folívoros. Assim, a determinação de padrões de herbivoria relacionados ao tempo servem de base para identificação do melhor período para libertação de agentes de controle da *L. camara.* Conclui-se assim que tanto a *L. camara* como a *M. pigra* servem de hospedeiras para insectos nativos no PNG.

CAPÍTULO III: CONCLUSÃO GERAL

A presença da *L. camara* em parte do PNG está a diminuir abundância de plantas lenhosas. O que trará consequências negativas para a vida selvagem, especialmente aos que usam as espécies de plantas lenhosas. Assim, propõe-se que se deia atenção redobrada à *L. camara* para evitar a dispersão e perda de taxas por conta da invasora.

Há espécies exóticas e nativas de lagartas de Lepidóptera consumindo a *L. camara* no PNG. A ocorrência dessas espécies está dependente de variação sazonal do tempo. A elevada abundância de lagartas de Lepidóptera no PNG pode entender-se na adaptação das lagartas às condições climáticas do local. Por um lado, as áreas de conservação tem sido severamente fustigadas por invasão de plantas. Por outro, áreas de conservação são locais considerados cruciais para salvaguarda da biodiversidade já ameaçada. Por estas razões, qualquer medida de mitigação dos impactos de organismos invasores deve pautar pela sustentabilidade da natureza. Deste modo, a existência de espécies exóticas e nativas a consumir a *L. camara* abre janela para a possibilidade de desenvolvimento de programas de controle biológico, por exemplo, visto como uma das soluções ambientalmente correcta e sustentável para o controle de plantas invasoras.

A condução do estudo na escala temporal permitiu entender o período de pico da riqueza e abundância de espécies de lagarta de Lepidóptera associadas a *L. camara.* Esses estudos permitem identificar organismos para serem usados em testes de herbivoria das lagartas. Assim, torna-se crucial o desenvolvimento de pesquisas do género por períodos mais longos, de modo a compreender os padrões e tendências da ocorrência e abundância de lagartas de Lepidóptera associadas a invasora *L. camara.*

O parasitismo foi registado maioritariamente em espécies que outrora haviam sido consideradas consumidoras das invasoras *L. camara* e *M. pigra*. Para a *L. camara,* a taxa

de parasitismo foi baixa para espécies hospedeiras com maior abundância. A maior quantidade de parasitoides observados parasitou mais de uma espécie de lagarta. Estudos de interações tri-tróficas permitem entender a dinâmica de interações entre organismos. Na presença de invasoras, fornece dados de como a cadeia trófica está sendo afectada. Assim, é importante entender quais espécies que consomem plantas invasoras são mais ou menos parasitadas. Essa informação serviria como um dos indicadores para avaliar quais espécies de lagartas de Lepidóptera teriam suas populações diminuídas se usadas em programas de bio-controle, ou quais espécies de agentes potencialmente se tornariam invasores após a sua introdução.

Para além dos mamíferos observados a consumir a *M. pigra* na planície de inundação, a invasora também é consumida por lagartas de Lepidóptera. A diversidade de organismos que consomem a *M. pigra* pode contribuir para o controle da invasora. No entanto, não se sabe a quantidade de biomassa verde removida pelos insectos ou a magnitude dos danos. Deste modo, pesquisas de longo tempo e com exclusão de mamíferos devem ser conduzidas, por um lado para determinar mais insectos que consomem a *M. pigra* e por outro para quantificar a biomassa removida. Dado que as lagartas que consomem a *M. pigra* podem estar sujeitas a parasitoides, estudos de interações tri-tróficas também servirão para quantificar e qualificar o efeito da invasora sobre a rede trófica. Pesquisas ao longo da escala temporal são de extrema importância para avaliar o comportamento da planta e dos organismos fitófagos.

Assim, conclui-se que diversos insectos entre nativos e exóticos estão associados as invasoras *L. camara* e *M. pigra* no PNG. Conclui-se igualmente que a quantidade de espécies de plantas nativas diminui na presença da *L. camara*, pelo que recomenda-se que seja dada atenção na gestão para evitar a dispersão e novas invasões de espécies de plantas no parque, sub o risco de ameaça da vida selvagem como um todo. Quando

negligenciadas, plantas invasoras causam perda da diversidade e comprometem interações entre organismos, especialmente em áreas protegidas. Na medida em que vão cobrindo mais áreas, plantas invasoras tornam-se novas produtoras primárias na rede trófica e consequentemente afectam negativamente outros níveis, como herbívoros, predadores e parasitoides.

Lantana camara também foi registada na Serra da Gorongosa e campos de cultivo arredores da serra. A Serra da Gorongosa foi severamente assolado pelo desflorestamento e degradação da floresta, garimpo e abertura de áreas de cultivo por vários anos, para além da pastagem de animais. No entanto, o local encontra-se em franca recuperação, bem como outras partes do PNG, pelo que carece de atenção redobrada. No entanto, nenhum estudo ecológico com a *L. camara* foi desenvolvido na Serra da Gorongosa. O estudo serviu de baliza para o desenvolvimento de outras pesquisas relacionadas a interações tri-tróficas entre insectos Lepidóptera e as invasoras *L. camara* e *M. pigra*, pelo que, propõe-se a réplica em escala temporal e espacial maior e com outras espécies invasoras de plantas. Todavia é muito importante que sejam estudadas outras espécies de insectos fitófagos e que se alimentam de diferentes partes das plantas invasoras, visto que os agentes de bio-controle folívoros podem não ser tão eficazes quanto os que atacam as sementes ou o sistema radicular. Portanto, também deve ser dada atenção aos insectos que se alimentam de partes generativas da planta.

Tabela 1. Valores totais mensais de precipitação (mm) no PNG

Jan	Fev	Mar	Abr	Mai	Jun	Jul	Ago	Set
269.5	134.5	688.2	61.5	2.5	19.7	2.3	2.8	37.7

Tabela 2. Síntese do modelo linear generalizado descrevendo a abundância e riqueza de plantas nativas

Factor	**Estimador**	**F**	**GL**	***P***
Abundância de plantas nativas				
Dossel	-0.00	26.39	1,16	<0.01
Cobertura da *L. camara*	-0.01	34.02	1,16	<0.01
Riqueza de plantas nativas				
Presença ou ausência da *L. camara*	-0.10	0.78	1,17	0.37

Tabela 3. Resumo geral da colecta de insectos nas parcelas com *L. camara*. Abundância, riqueza e indicadores de diversidade de insectos fitófagos colectados ao longo de 10 parcelas em três estações do ano, no período de Fevereiro a Setembro e, parasitoides encontrados nas lagartas durante a criação. D – índice de Simpson e E – índice de evenness

Lagartas de Lepidóptera					
Época	**Abundância**	**Riqueza**	**D**	**E**	**Abundância relativa**
Chuvosa	303	5	0.97	0.54	61.93
Seca-fria	169	8	0.91	0.60	34.77
Seca-quente	17	4	0.69	0.81	3.50
Total	**486**	**12**	**-**	**-**	**100.00**
Média	**162.33**	**5.67**	**0.86**	**0.65**	**-**
Parasitoides					
Chuvosa	9	1	0.82	0.69	15.79
Seca-fria	43	2	0.92	0.59	75.44
Seca-quente	5	2	0.59	0.91	8.77
Total	**57**	**2**	**-**	**-**	**100.00**
Média	**19**	**2**	**0.78**	**0.73**	

Tabela 4. Espécies de Lepidóptera observadas na *L. camara*. A – abundância e AR – abundância relativa das espécies colectadas

Família	**Subfamília**	**Espécie**	**A**	**AR**
Crambidae	Spilomelinae	*Parotis baldersalis* (Walker, 1859)	12	2.47
Crambidae	Spilomelinae	*Stemorrhages sericea* (Drury, 1773)	4	0.82
Erebidae	Eulepodotinae	*Anticarsia* sp.	1	0.21
Geometridae	Ennominae	*Zeuctoboarmia hyrax* (Townsend, 1952)	37	7.61
Geometridae	Ennominae	*Zeuctoboarmia* sp.	6	1.23
Geometridae	Geometrinae	*Allochrostes impunctata* (Warren, 1987)	6	1.23
Não determ.	Não determ.	Morfo-espécie sp.1	1	0.21
Erebidae	Hypeniinae	*Hypena laceratalis* (Walker, 1859)	168	34.57
Nymphalidae	Danainae	*Euphaedra neophron* (Hopffer, 1855)	2	0.41
Crambidae	Spilomelinae	*Salbia haemorrhoidalis* (Guenée, 1854)	246	50.62
Sphingidae	Smerinthinae	*Acherontia atropos* (Linnaeus, 1958)	2	0.41
Trortricidae		Tortricidae sp.	1	0.21
		Total	**486**	**100.00**

Tabela 5. Síntese do modelo linear generalizado para a abundância e riqueza de lagartas

Factor	**Estimador**	**F**	**GL**	***P***
Abundância de lagartas				
Abundância de plantas nativas	-0.02	3.13	1,42	0.01
Riqueza de plantas nativas	0.16	4.99	1,42	0.03
Época de colecta	-2.42	166.58	2,42	<0.01
Riqueza de lagartas				
Cobertura da *L. camara*	0.02	4.51	1,44	0.08
Abertura do dossel	-0.02	5.68	1,44	0.02
Época de colecta	0.74	11.55	2,44	<0.01

Tabela 6. Distribuição temporal das espécies de Lepidóptera colectadas em *L. camara*. As barras horizontais indicam observância e colecta de lagartas no mês correspondente

	Período							
Espécie	**Fev**	**Mar**	**Abr**	**May**	**Jun**	**Jul**	**Ago**	**Set**
Parotis baldersalis	—							
Stemorrhages sericea	—							
Anticarsia sp.	—							
Zeuctoboarmia hyrax			—		—	—		
Zeuctoboarmia sp.					—	—	—	
Allocherostes impunctata					—	—	—	
Chiasma sp.					—			
Hypena laceratalis	—		—		—	—	—	
Euphaedra neophron					—	—		
Salbia haemorrhoidalis	—		—		—	—	—	—
Acherontia stropos						—	—	
Tortricidae sp.1					—			

Tabela 7. Matriz de similaridade de espécies de lagarta na *L. camara* por época de colecta usando índice de Morisita-Horn

Época	**Chuvosa**	**Seca-fria**	**Seca-quente**
Chuvosa	1	0.93	0.68
Seca-fria		1	0.83
Seca-quente			1

Tabela 8. Resultados do modelo de regressão linear para herbivoria de insectos

Factor	**Estimador**	**F**	**GL**	***P***
Herbivoria de insectos				
Precipitação	-0.001	24.01	1,38	<0.01
Riqueza de lagartas	0.20	20.68	1,45	<0.01

Tabela 9. Relação parasitoide e hospedeiro. Espécies de parasitoides por espécies de Lepidóptera. Morf. – morfo-espécie; A – Abundância; T.p. – Taxa de parasitismo

Ordem	**Família**	**Espécie/Morf.**	**A**	**Hospedeiro**	**T.p.**
Díptera	Sarcophagidae	*Amobia* sp.	21	*S. haemorrhoidalis, H. laceratalis*	0.05
	Tachinidae	*Bactromyia* sp.	2	*S. haemorrhoidalis**	0.81
	Muscidae	*Stomoxys* sp.	9	*A. atropos*	450
Himenóptera	Braconidae	*Meteorus* sp.	25	*Z. hyrax, S. haemorrhoidalis, H. laceratalis*	5.52
Total			**57**		

* Espécie exótica. Nativa das Américas

Tabela 10. Distribuição temporal das espécies de Lepidóptera parasitadas. As barras horizontais indicam observância de parasitoides nas lagartas por época de colecta

	Epoca de colecta		
Especies	Chuvosa	Seca-fria	Seca-quente
Hypena laceratalis	———	———	
Salbia haemorrhoidalis	———	———	———
Zeuctoboarmia hyrax		———	
Acherontia atropos		———	

Tabela 11. Resultados do modelo linear generalizado para a abundância de parasitoides

Factor	**Estimador**	**F**	**GL**	***P***
Abundância de parasitoides				
Abundância de lagartas	0.04	6.50	1,45	<0.01
Época de colecta	1.16	11.80	2,45	<0.01

Tabela 12. Lista de espécies de Lepidóptera associadas a *Mimosa pigra*. A – abundância e AR – abundância relativa de espécies

Família	**Subfamília**	**Espécie**	**A**	**AR**
Erebidae	Hypeniinae	*Hypena laceratalis* (Walker, 1859)	2	10.53
Geometridae	Geometrinae	*Allochrostes impunctata* (Warren, 1987)	7	36.84
Geometridae	Não determ.	Geometridae Sp.1	3	15.79
Geometridae	Ennominae	*Zeuctoboarmia hyrax* (Townsend, 1952)	1	5.26
Geometridae	Ennominae	*Zeuctoboarmia* sp.	6	31.58
Total			**19**	**100.00**

Tabela 13. Resumo da abundância e riqueza de lagartas associadas a *M. pigra* e parasitoides das lagartas

Lagartas de Lepidóptera					
Época	**Abundância**	**Riqueza**	**D**	**E**	**Abundância relativa**
Seca-fria	10	4	0.50	1.00	52.63
Seca-quente	9	3	0.50	1.00	47.37
		Parasitoide			
Seca-fria	2	1	-	-	66.67
Seca-quente	1	1	-	-	33.33

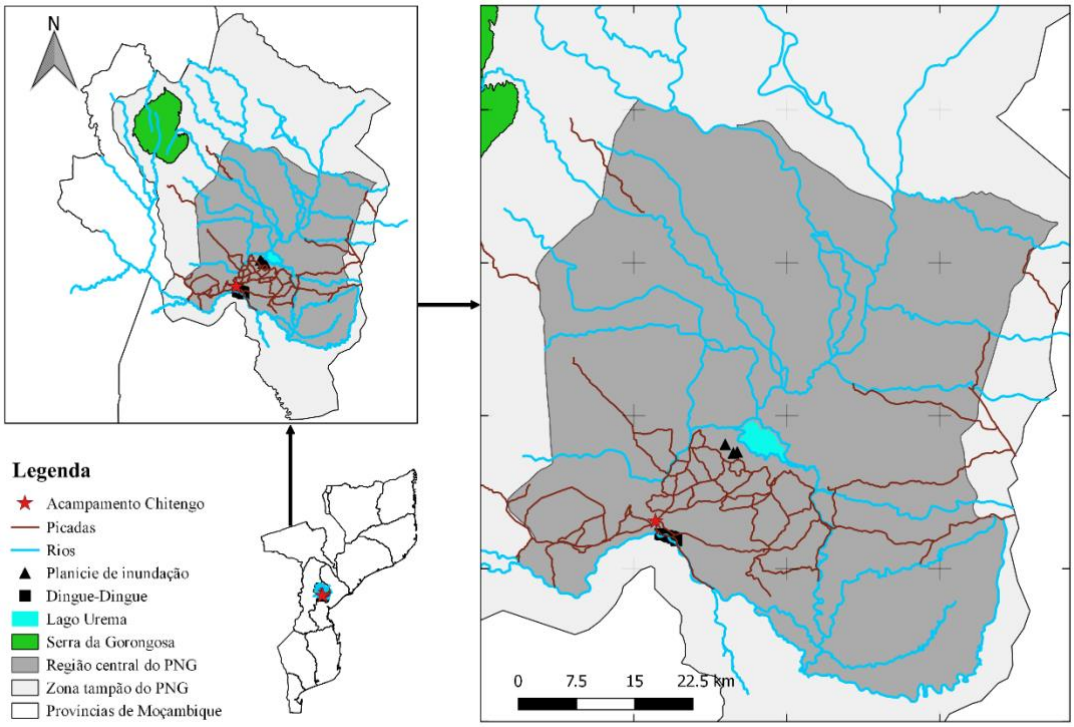


Figura 1. Mapa do local de estudo do Parque Nacional da Gorongosa

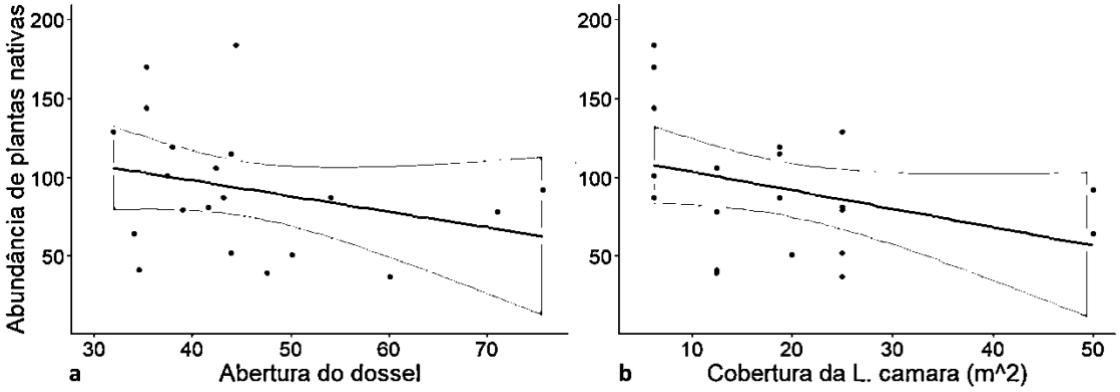


Figura 2. Efeito da abertura do dossel (a) e cobertura da *L. camara* (b) na abundância de plantas nativas. A área delimitada corresponde ao desvio padrão dos dados em relação a recta de regressão

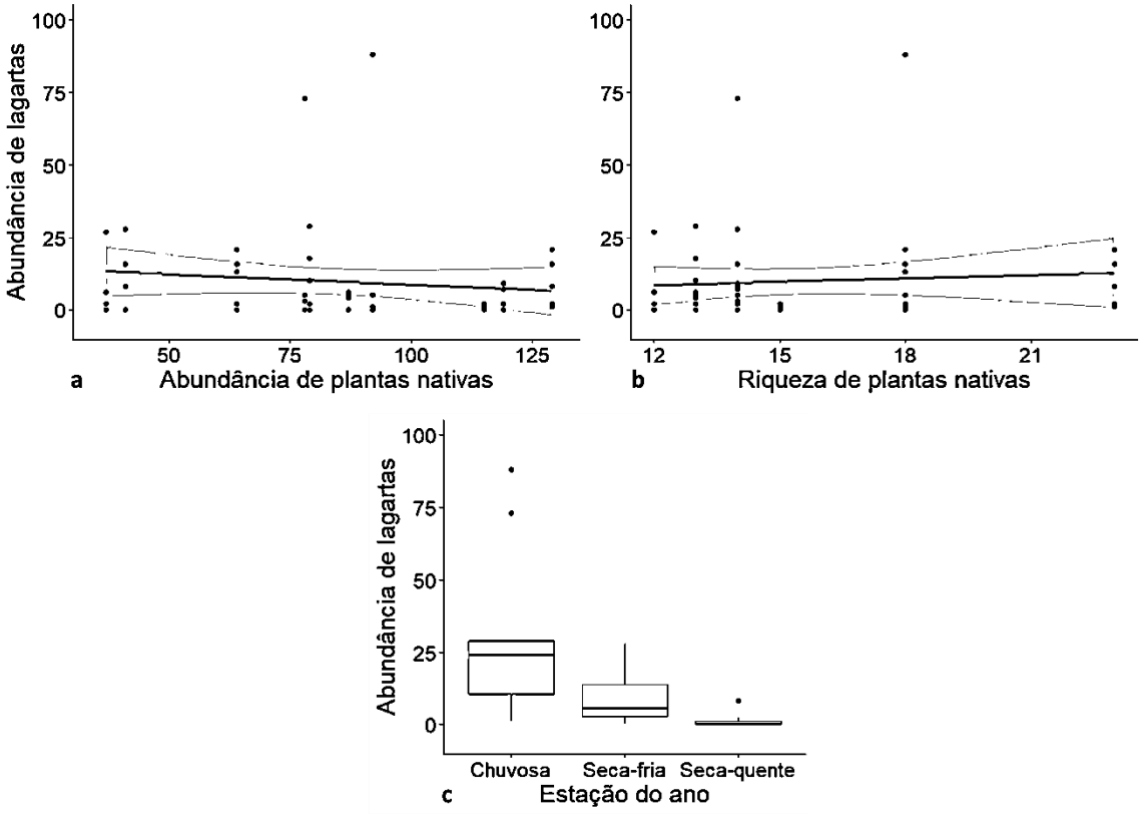


Figura 3. Efeito dos factores de predição sobre a abundância de lagartas. a – diminuição da abundância de lagarta com aumento da abundância de plantas nativas nas parcelas; b – abundância de lagartas aumenta com aumento da riqueza de plantas nativas; c – diminuição da abundância de lagartas da época chuvosa a seca. A área delimitada corresponde ao desvio padrão dos dados em relação a recta de regressão. A linha horizontal dentro da caixa indica o valor médio observado

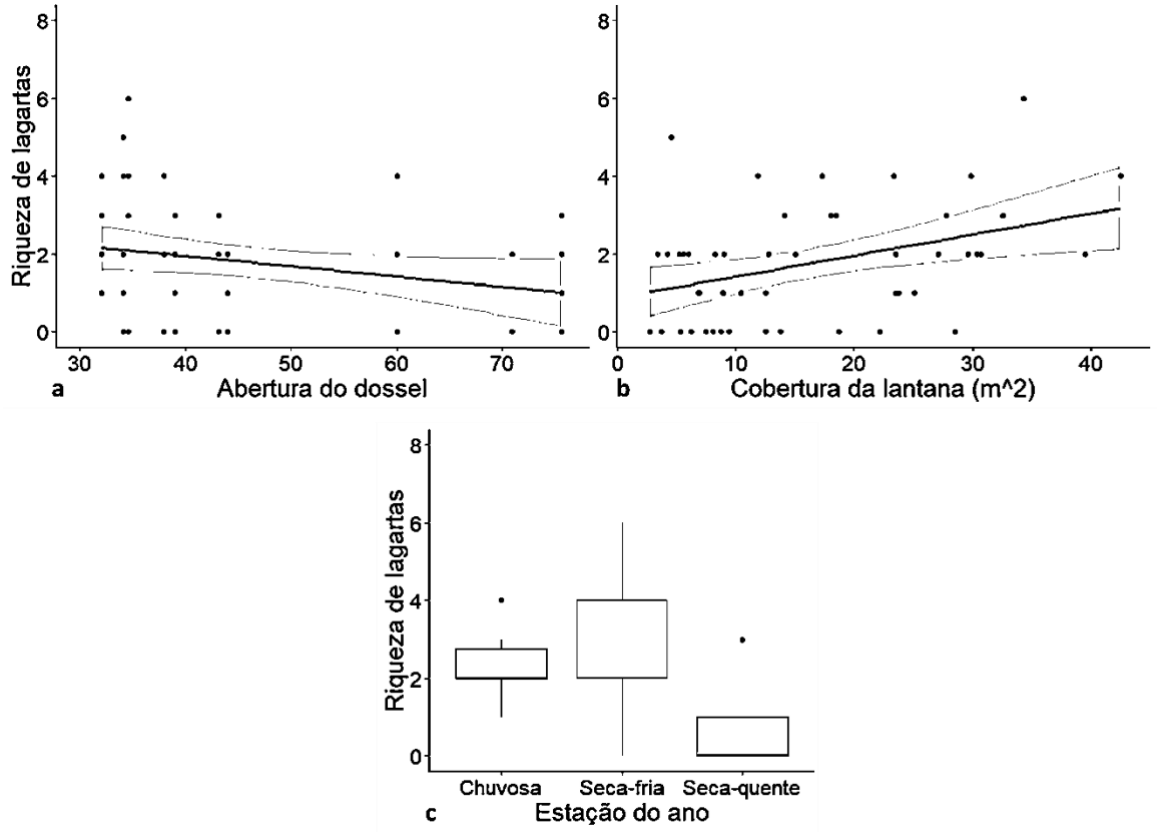


Figura 4. Efeito dos factores de predição sobre a riqueza de insectos. a – diminuição da riqueza de lagartas com aumento da abertura do dossel; b – aumento da riqueza de lagartas com aumento da cobertura da *L. camara*; c – maior riqueza de lagartas registou-se na época seca-fria e menor na época seca-quente. A área delimitada corresponde ao desvio padrão dos dados em relação a recta de regressão. A linha horizontal dentro da caixa indica o valor médio observado

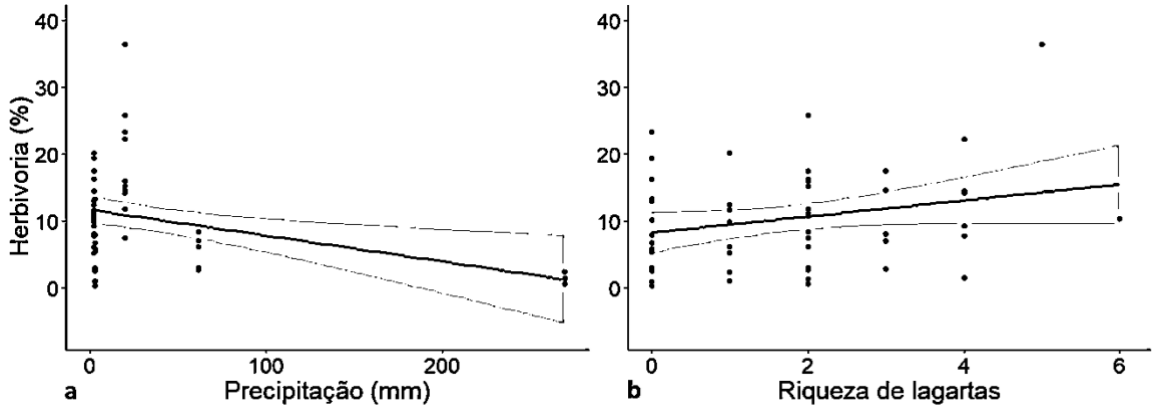


Figura 5. Efeito das variáveis de predição sobre a herbivoria das lagartas. a – a herbivoria de insectos foi maior quando a precipitação era baixa e b – a herbivoria de insectos aumentou em períodos com maior riqueza de lagartas. A área delimitada corresponde ao desvio padrão dos dados em relação a recta de regressão

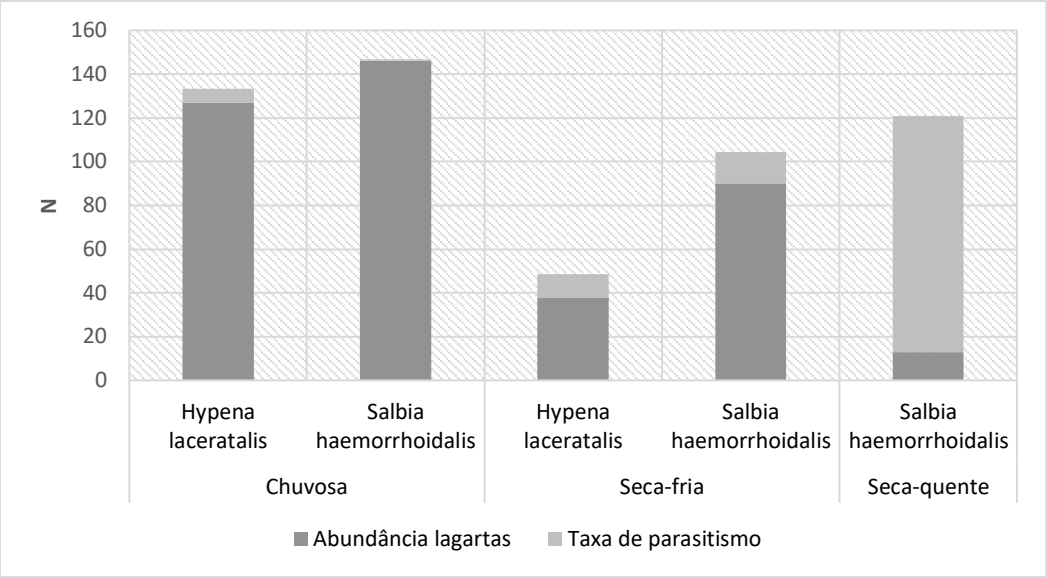


Figura 6. Relação entre parasitismo e época de colecta das lagartas de Lepidóptera colectadas na *L. camara*

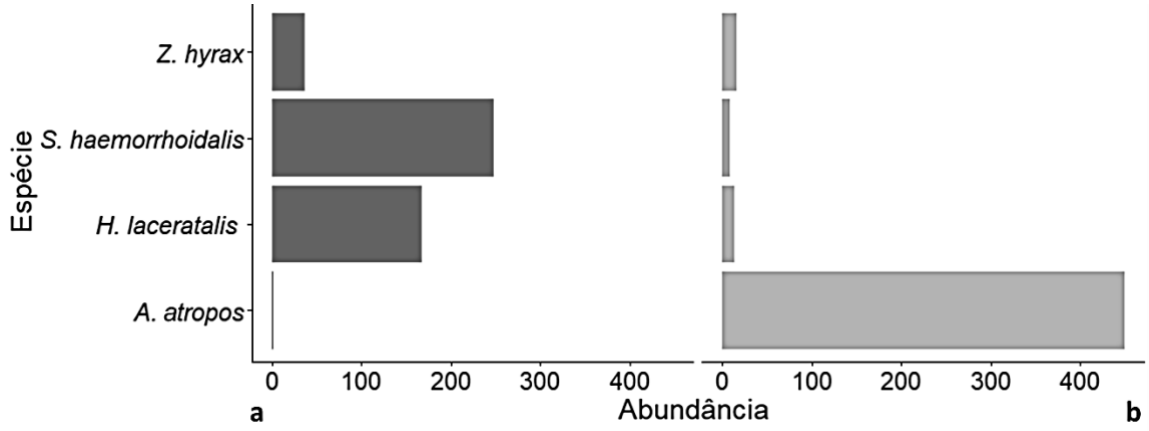


Figura 7. Relação entre parasitismo e abundância de lagarta de Lepidóptera. a – número de lagartas de Lepidóptera por espécie parasitada e b - taxa de parasitismo por espécie de lagartas colectadas na *L. camara*

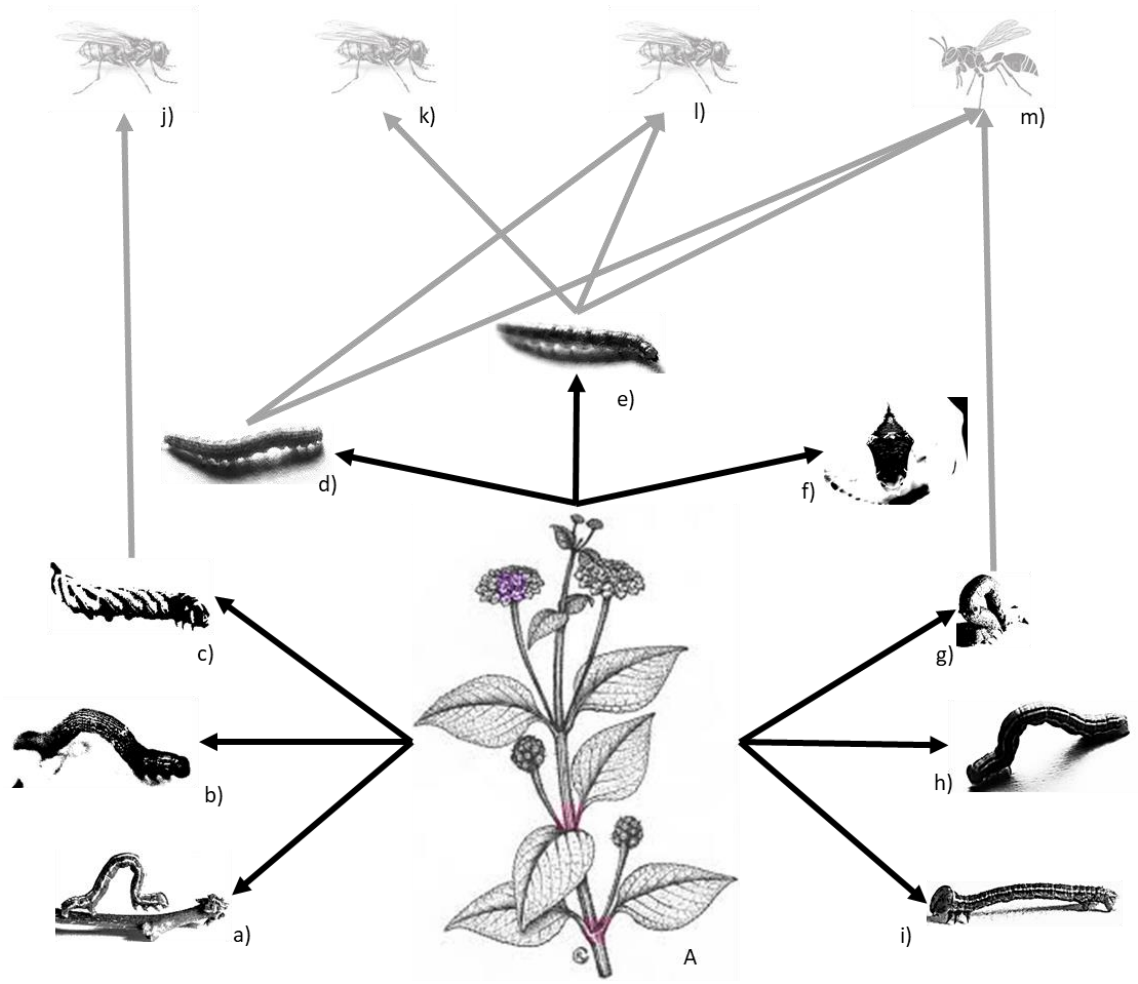


Figura 8. Esquema de interações tritróficas observadas com base de *L. camara*. O diagrama ilustra como a *L. camara*, lagartas de Lepidóptera e parasitoides interagem. Quatro das 12 espécies de lagartas sofreram parasitoides de quatro espécies. A – *L. camara* é invasora e uma nova produtora primária na rede trófica; (a-i) – lagartas de Lepidóptera folívoras; (j-m) – parasitoides. Apenas c) *Acherontia atropos* não partilhou seu parasitoide; a) Geometridae sp.1; b) *Zeuctoboarmia* sp.; d) *Hypena laceratalis;* e) *Salbia haemorrhoidalis;* f) *Euphaedra neophron;* g) *Zeuctoboarmia hyrax;* h) Geometridae sp.2; i) Geometridae sp.3*;* j) *Stomoxys* sp.; k) *Bactromyia* sp.; l) *Amobia* sp.; e m) *Meteorus* sp.

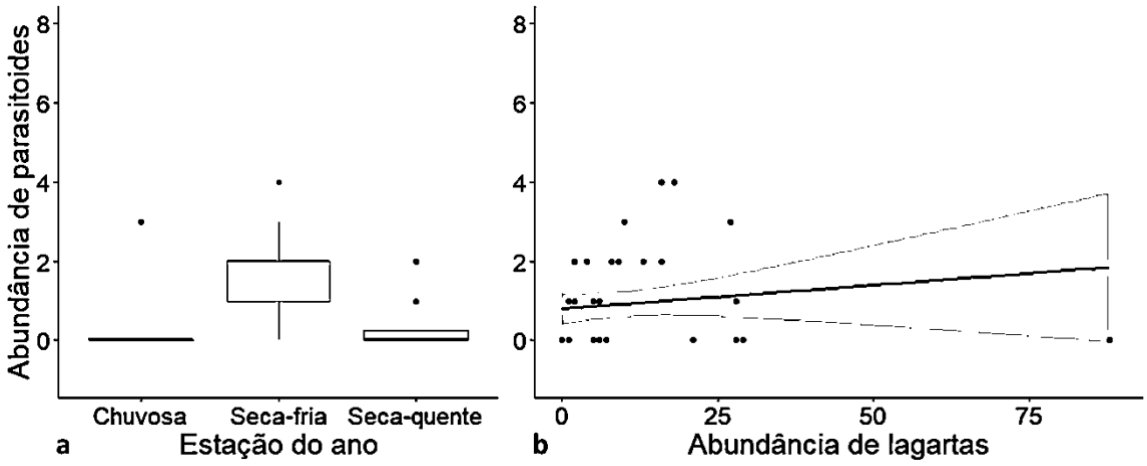


Figura 9. Efeito dos factores de predição sobre a abundância de parasitoides. Maior ocorrência de parasitoides na época seca-fria (A); aumentou a abundância de parasitoides quando a abundância de lagartas foi alta (B). A linha horizontal dentro da caixa indica o valor médio observado. A área delimitada corresponde ao desvio padrão dos dados em relação a recta de regressão

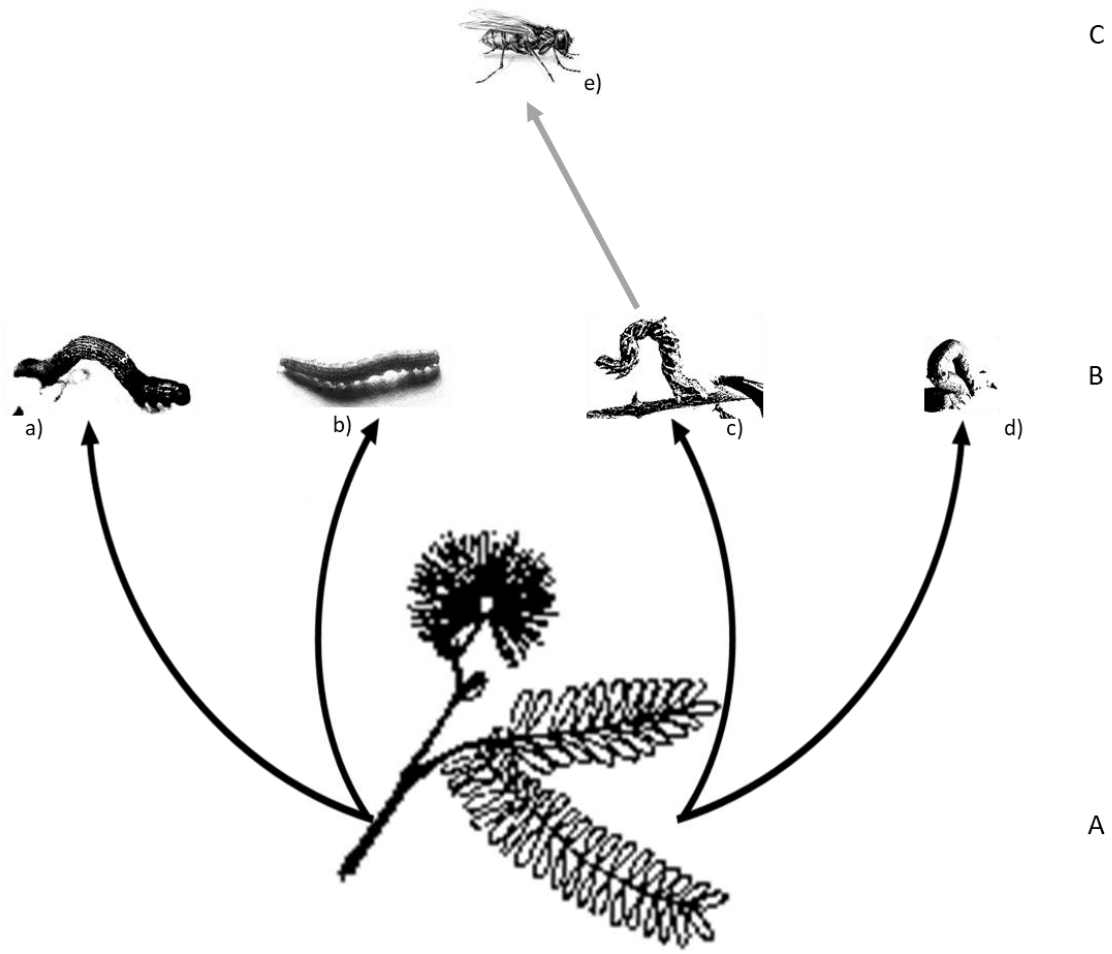


Figura 10. Esquema de interações tritróficas observadas com base de *M. pigra*. O diagrama ilustra como a *M. pigra*, lagartas de Lepidóptera e parasitoide interagem. Apenas uma espécie de lagarta foi parasitada. A – *M. pigra* é invasora e uma nova produtora primária na rede trófica; B – lagartas de Lepidóptera folívoras; C – parasitoide. a) *Zeuctoboarmia* sp.; b) *Hypena laceratalis*; c) Geometridae sp.1; d) *Zeuctoboarmia hyrax*; e) *Phryxe* sp.

Referências bibliográficas

Adler, L.S., Wink, M., Distl, M. & Lentz, A. (2006) Leaf herbivory and nutrients increase nectar alkaloids. *Ecology Letters* 9, 960–967.

Agrawal, A.A. (2000) Specificity of induced resistance in wild radish: causes and consequences for two specialist and two generalist caterpillars. *Oikos* 89, 493–500.

Alba, C., Skálová, H., Mcgregor, K.F., D'Antonio, C. & Pyšek, P. (2015) Native and exotic plant species respond differently to wildfire and prescribed fire as revealed by meta-analysis. *Journal of Vegetation Science* 26, 102–113.

Baars, J.-R. & Neser, S. (1999) Past and present initiatives on the biological control of Lantana camara (Verbenaceae) in South Africa. *African Entomology Memoir*, 21–33.

Baars, J.A.N. (2002) *Biological control initiatives against Lantana camara L. (Verbenaceae) in South Africa: an assessment of the present status of the programme, and an evaluation of Coelocephalapion camarae Kissinger (Coleoptera : Brentidae) and Falconia intermedia.* Rhodes University/Doctoral Thesis.

Baars, J.R. (2003) Geographic range, impact, and parasitism of lepidopteran species associated with the invasive weed *Lantana camara* in South Africa. *Biological Control* 28, 293–301.

Baars, J.R. & Heystek, F. (2003) Geographical range and impact of five biocontrol agents established on *Lantana camara* in South Africa. *BioControl* 48, 743–759.

Bais, H.P., Weir, T.L., Perry, L.G., Gilroy, S. & Vivanco, J.M. (2006) The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. *Annual Review of Plant Biology* 57, 233–266.

Barber, N.A., Adler, L.S., Theis, N., Hazzard, R. V. & Kiers, E.T. (2012) Herbivory

reduces plant interactions with above- and belowground antagonists and mutualists. *Ecology* 93, 1560–1570.

Barkley, T.M., Holm, L., Pancho, J. V., Herberger, J.P. & Plucknett, D.L. (1980) A geographical atlas of world weeds. *Brittonia* 32, 127.

Bartomeus, I., Vilà, M. & Santamaría, L. (2008) Contrasting effects of invasive plants in plant-pollinator networks. *Oecologia* 155, 761–770.

Bellard, C., Cassey, P. & Blackburn, T.M. (2016) Alien species as a driver of recent extinctions. *Biology Letters* 12, 1–4.

Bezemer, T.M., Harvey, J.A. & Cronin, J.T. (2014) Response of native insect communities to invasive plants. *Annual Review of Entomology* 59, 119–141.

Bhagwat, S.A., Breman, E., Thekaekara, T., Thornton, T.F. & Willis, K.J. (2012) A battle lost? Report on two centuries of invasion and management of *Lantana camara* L. in Australia, India and South Africa. *PLoS ONE* 7, 1–10.

Binggeli, P. (2005) Crop protection compendium - *Mimosa pigra* L. *Choice Reviews Online* 42, 15.

Blackburn, T.M., Essl, F., Evans, T., Hulme, P.E., Jeschke, J.M., Kühn, I., Kumschick, S., Marková, Z., Mrugała, A., Nentwig, W., Pergl, J., Pyšek, P., Rabitsch, W., Ricciardi, A., Richardson, D.M., Sendek, A., Vilà, M., Wilson, J.R.U., Winter, M., Genovesi, P. & Bacher, S. (2014) A unified classification of alien species based on the magnitude of their environmental impacts. *PLoS Biology* 12, 1–12.

Blossey, B. & Notzold, R. (1995) Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. *Journal of Ecology* 83, 887–889.

Brooks, M.L., D'Antonio, C.M., Richardson, D.M., Grace, J.B., Keeley, J.E., Ditomasio, J.M., Hobbs, R.J., Pellant, M. & Pyke, D. (2004) Effects of invasive alien plants on fire regimes. *BioScience* 54, 677–688.

Broughton, S. (2000) Review and evaluation of *Lantana* biocontrol programs. *Biological*

Control 17, 272–286.

Burrows, N.J., Lukitsch, B. V. & Liberato, J.R. (2012) Rediscovery of the rust diabole cubensis, released as a classical biological control agent against the invasive weed *Mimosa pigra* in Australia. *Australasian Plant Disease Notes* 7, 171–175.

Butchart, S.H.M., Walpole, M., Collen, B., van Srien, A., Scharlemann, J.P.W., Almond, R.E.A., Baillie, J.E.M. & Bomhard, B. (2010) Global biodiversity: indicators of recent declines. *Science* 328, 1164–1168.

Carpenter, D. & Cappuccino, N. (2005) Herbivory, time since introduction and the invasiveness of exotic plants. *Journal of Ecology* 93, 315–321.

Castells, E. & Berenbaum, M.R. (2008) Resistance of the generalist moth *Trichoplusia ni* (Noctuidae) to a novel chemical defense in the invasive plant *Conium maculatum*. *Chemoecology* 18, 11–18.

Chao, A., Jost, L., Chiang, S.C., Jiang, Y.H. & Chazdon, R.L. (2008) A two-stage probabilistic approach to multiple-community similarity indices. *Biometrics* 64, 1178–1186.

Chen, Y.H., Gols, R., Stratton, C.A., Brevik, K.A. & Benrey, B. (2015) Complex tritrophic interactions in response to crop domestication: Predictions from the wild. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 157, 40–59.

Cilliers, C.J. & Neser, S. (1991) Biological control of *Lantana camara* (Verbenaceae) in South Africa. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 37, 57–75.

Coley, P.D. & Kursor, T.A. (1996) Anti-herbivore defenses of young tropical leaves: physiological constraints and ecological trade-offs. In: *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. pp. 305–336.

Conroy, M.J., Runge, M.C., Nichols, J.D., Stodola, K.W. & Cooper, R.J. (2011) Conservation in the face of climate change: the roles of alternative models, monitoring, and adaptation in confronting and reducing uncertainty. *Biological*

Conservation 144, 1204–1213.

Correia, M., Timóteo, S., Rodríguez-Echeverría, S., Mazars-Simon, A. & Heleno, R. (2017) Refaunation and the reinstatement of the seed-dispersal function in Gorongosa National Park. *Conservation Biology* 31, 76–85.

Crawley, M.J., Kornberg, H., Lawton, J.H., Usher, M.B., Southwood, R., O'Connor, R.J. & Gibbs, A. (1986) the population biology of invaders and discussion. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 314, 711–731.

Creager, R.A. (1992) Seed germination, physical and chemical control of catclaw mimosa (*Mimosa pigra* var. Pigra). *Weed Technology* 6, 884–891.

Daskin, J.H., Stalmans, M. & Pringle, R.M. (2016) Ecological legacies of civil war: 35-year increase in savanna tree cover following wholesale large-mammal declines. 79–89.

Day, M.D., Broughton, S. & Hannan-Jones, M.A. (2003a) Current distribution and status of *Lantana camara* and its biological control agents in Australia, with recommendations for further biocontrol introductions into other countries. *Biocontrol News and Information* 24, 63–76.

Day, M.D. & McAndrew, T.D. (2003) The biology and host range of *Falconia intermedia* (Hemiptera: Miridae), a potential biological control agent for *Lantana camara* (Verbenaceae) in Australia. *Biocontrol Science and Technology* 13, 13–22.

Day, M.D. & Neser, S. (2000) Factors influencing the biological control of *Lantana camara* in Australia and South Africa. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 37, 57–75.

Day, M.D., Wiley, C.J., Playford, J. & Zalucki, M.P. (2003b) *Lantana: Current management status and future prospects*. Canberra. ACIAR Monograph 102. ACIAR Mono.

Day, M.D. & Zalucki, M.P. (2009) *Biological control of tropical weeds using arthropods*

Lantana camara Linn. (Verbenaceae).

Denton, G.R.W., Muniappan, R. & Marutani, M. (1991) Status and natural enemies of the weed, *Lantana camara* in Micronesia. *Tropical Pest Management* 37, 338–344.

Dogra, K.S., Sood, S.K., Dobhal, P.K. & Sharma, S. (2010) Alien plant invasion and their impact on indigenous species diversity at global scale: A review. *Journal of Ecology and The Natural Environment* 2, 175–186.

Downey, P.O. & Richardson, D.M. (2016) Alien plant invasions and native plant extinctions: A six-threshold framework. *AoB Plants* 8, 1–21.

Duan, J.J., Messing, R.H. & Purcell, M.F. (1998) Association of the Opiine parasitoid *Diachasmimorpha tryoni* (Hymenoptera: Braconidae) with the lantana gall fly (Diptera: Tephritidae) on Kauai. *Environmental Entomology* 27, 419–426.

Dumalisile, L. (2008) *Effects of Chromolaena odorata on mammalian biodiversity in Hluhluwe-iMfolozi Park, South Africa*. University of Pretoria/Dissertation, Pretoria.

Early, R., Bradley, B.A., Dukes, J.S., Lawler, J.J., Olden, J.D., Blumenthal, D.M., Gonzalez, P., Grosholz, E.D., Ibañez, I., Miller, L.P., Sorte, C.J.B. & Tatem, A.J. (2016) Global threats from invasive alien species in the twenty-first century and national response capacities. *Nature Communications* 7, 1–9.

Eckard, D. (1998) Defoliation by the large emerald pearl, *Stemorrhages sericea* (Lepidoptera: Pyralidae). *Metamorphosis* 9, 86–89.

Elton, C.S. (1958) *The ecology of invasions by animals and plants*. Springer-Science+Business Media.

Ernst, C.M. & Cappuccino, N. (2005) The effect of an invasive alien vine, *Vincetoxicum rossicum (*Asclepiadaceae), on arthropod populations in Ontario old fields. *Biological Invasions* 7, 417–425.

Esque, T.. C., Schwalbe, C.R. & Haines, D.F. (2004) Saguaros under siege: Invasive species and fire. *Desert Plants* 20, 49–55.

Essl, F., Dullinger, S., Rabitsch, W., Hulme, P.E., Hülber, K., Jarošík, V., Kleinbauer, I., Krausmann, F., Kühn, I., Nentwig, W., Vilà, M., Genovesi, P., Gherardi, F., Desprez-Loustau, M.L., Roques, A. & Pyšek, P. (2011) Socioeconomic legacy yields an invasion debt. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108, 203–207.

Evans, H.C. (1997) *Parthenium hysterophorus*: A review of its weed status and the possibilities for biological control. *Biocontrol* 18, 89–98.

Fernandes, C.M. de B. (2008) *Flora exótica de Cabo Verde: avaliação e impactos nos ecossistemas naturais, utilizando sistemas de informação geográfica*. Universidade de Lisboa/Dissertação/Biologia de Conservação.

Follett, P.A. (2017) Insect-plant interactions: Host selection, herbivory, and plant resistance – an introduction. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 162, 1–3.

Fortuna, T.M., Vet, L.E.M. & Harvey, J.A. (2012) Effects of an invasive plant on the performance of two parasitoids with different host exploitation strategies. *Biological Control* 62, 213–220.

Foxcroft, L.C., Jarošík, V., Pyšek, P., Richardson, D.M. & Rouget, M. (2011) Límites de áreas protegidas como filtros para la invasión de plantas. *Conservation Biology* 25, 400–405.

Foxcroft, L.C., Pyšek, P., Richardson, D.M., Genovesi, P. & MacFadyen, S. (2017) Plant invasion science in protected areas: progress and priorities. *Biological Invasions* 19, 1353–1378.

Foxcroft, L.C., Richardson, D.M., Rejmánek, M. & Pyšek, P. (2010) Alien plant invasions in tropical and sub-tropical savannas: Patterns, processes and prospects. *Biological Invasions* 12, 3913–3933.

Gardener, M.R., Trueman, M., Buddenhagen, Heleno, C., Jager, R.H., Atkinson, R. & Alan, T. (2013) A pragmatic approach to the management of plant invasions in

Galapagos. In: *Plant Invasions in Protected Areas Patterns, Problems and Challenges*. pp. 349–374.

Gardner, Donald E; Davis, C.J. (1982) Technical Report 45 *The prospects for biological control of non-native plants in Hawaiian National Parks*.

Gaston, K.J., Jackson, S.F., Cantú-Salazar, L. & Cruz-Piñón, G. (2008) The ecological performance of protected areas. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39, 93–113.

Goodman, P.S. (2003) Assessing management effectiveness and setting priorities in protected areas in KwaZulu-Natal. *BioScience* 53, 850.

Gordon, D.R. (1998) Effects of invasive, non-indigenous plant species on ecosystem processes: lessons from Florida. *Ecological Applications* 8, 975–989.

Graaff, J.L. & Graaff, J.L. (1986) *Lantana camara*, the plant and some methods for its control. *South African Forestry Journal* 136, 26–30.

Green, P.T., Lake, P.S. & O'Dowd, D.J. (2004) Resistance of island rainforest to invasion by alien plants: Influence of microhabitat and herbivory on seedling performance. *Biological Invasions* 6, 1–9.

Grice, T., Morin, L. & Scott, J. (2014) *A review of recent weed research and management relevant to Australian livestock industries and proposals for future investments*.

Guyton, J.A., Pansu, J., Hutchinson, M.C., Kartzinel, T.R., Potter, A.B., Coverdale, T.C., Daskin, J.H., Gledis, A., Peel, M.J.S., Stalmans, M.E. & Pringle, R.M. (2020) Trophic rewilding revives biotic resistance to shrub invasion. *Nature Ecology & Evolution*, 1–21.

Hagen, E.N., Barker, J.D., Gara, R.I., Hagen, E.N., Bakker, J.D. & Gara, R.I. (2010) Aerial arthropod communities of native and invaded forests, Robinson Crusoe Island, Chile Aerial arthropod communities of native and invaded forests, Robinson Crusoe Island, Chile. 39, 1159–1164.

Hambäck, P.A. (2001) Direct and indirect effects of herbivory: Feeding by spittlebugs affects pollinator visitation rates and seedset of *Rudbeckia hirta*. *Ecoscience* 8, 45–50.

Hamm, C.A. (2012) What pollinates *Lantana camara* in the mountains of Costa Rica? *Journal of Tropical Ecology* 28, 313–315.

Hanula, J.L. & Horn, S. (2011) Removing an invasive shrub (Chinese privet) increases native bee diversity and abundance in riparian forests of the southeastern United States. *Insect Conservation and Diversity* 4, 275–283.

Harley, K.L.S. & Kunimoto, R.K. (1968) Assessment of the suitability of plagiohammvs spinipennis (thoms.) (Col., Cerambycidae) as an agent for control of weeds of the genus *Lantana* (Verbenaceae). II. Host Specificity. *Host Specificity of Plagiohammus Spinipennis*, 787–792.

Harris, P. (1948) Control of weeds. *Nature* 162, 1495–1503.

Hartley, M.K., Rogers, W.E. & Siemann, E. (2010) Comparisons of arthropod assemblages on an invasive and native trees: Abundance, diversity and damage. *Arthopod-Plant Interactions* 4, 237–245.

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

Harvey, J.A., Biere, A., Fortuna, T., Vet, L.E.M., Engelkes, T., Morriën, E., Gols, R., Verhoeven, K., Vogel, H., Macel, M., Heidel-Fischer, H.M., Schramm, K. & van der Putten, W.H. (2010) Ecological fits, mis-fits and lotteries involving insect herbivores on the invasive plant, *Bunias orientalis*. *Biological Invasions* 12, 3045–3059.

Harvey, J.A. & Fortuna, T.M. (2012) Chemical and structural effects of invasive plants on herbivore-parasitoid/predator interactions in native communities. *Entomologia*

Experimentalis et Applicata 144, 14–26.

Harvey, J.A. & Gols, R. (2011) Development of *Mamestra brassicae* and its solitary endoparasitoid *Microplitis mediator* on two populations of the invasive weed *Bunias orientalis. Population Ecology* 53, 587–596.

Hawkins, C.L., Bacher, S., Essl, F., Hulme, P.E., Jeschke, J.M., Kühn, I., Kumschick, S., Nentwig, W., Pergl, J., Pyšek, P., Rabitsch, W., Richardson, D.M., Vilà, M., Wilson, J.R.U., Genovesi, P. & Blackburn, T.M. (2015) Framework and guidelines for implementing the proposed IUCN Environmental Impact Classification for Alien Taxa (EICAT). *Diversity and Distributions* 21, 1360–1363.

Heil, M. (2008) Indirect defense via tritrophic interactions. *New phytologist* 178, 41–61.

Herrera, A.M., Carruthers, R.I. & Mills, N.J. (2011) No evidence for increased performance of a specialist psyllid on invasive French broom. *Acta Oecologica* 37, 79–86.

Hierro, J.L. & Callaway, R.M. (2003) Allelopathy and exotic plant invasion. *Plant and Soil* 256, 29–39.

Higgins, S.I., Richardson, D.M., Cowling, R.M. & Trinder-Smith, T.H. (1999) Predicting the landscape-scale distribution of alien plants and their threat to plant diversity. *Conservation Biology* 13, 303–313.

Holdgate, M.W. (1986) Summary and conclusions: Characteristics and consequences of biological invasions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 314, 733–742.

http://www.africanmoths.com/ African Moths Home Page.

https://www.nhm.ac.uk/ HOSTS - a Database of the World's Lepidopteran Hostplants. *The Natural History Museum*.

Hulme, P.E., Pyšek, P., Jarošík, V., Pergl, J., Schaffner, U. & Vilà, M. (2013) Bias and error in understanding plant invasion impacts. *Trends in Ecology and Evolution* 28,

212–218.

Hulme, P.E., Pyšek, P., Pergl, J., Schaffner, U. & Vilà, M. (2014) Pragmatism required to assess impacts of invasive plants. *Frontiers in Ecology and the Environment* 12, 153–154.

Hundessa, N. (2016) Distribution and abundance of Parthenium (*Parthenium hysterophorus* L.) in East Shewa and West Arsi Zones of Ethiopia. *Journal of Biology, Agriculture and Healthcare* 6, 65–71.

Hundessa, N. & Belachew, K. (2017) Socio-economic impacts of *Parthenium hysterophorus* L. in East Shewa and West Arsi zones of Ethiopia. *International Journal of Agricultural Research, Innovation and Technology* 6, 5–11.

Jackson, T. (2015) Addressing the economic costs of invasive alien species: some methodological and empirical issues. 7.

Johnson, T.J. (1984) Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science* 226, 537–539.

Kadam, G.H., Chougule, A.A., Raut, G.A. & Raut, P.D. (2018) Spatial distribution of insects from order Lepidoptera in and around proposed spatial distribution of insects from order Lepidoptera in and around proposed nuclear power plant site at Jaitapur, Maharashtra, India. *International Journal of Life Sciences*, 111–116.

Karban, R. & Strauss, S.Y. (1993) Effects of herbivores on growth and reproduction of their perennial host, *Erigeron glaucus*. 74, 39–46.

Keane, R.M. & Crawley, M.J. (2002) Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution* 17, 164–170.

Keeler, M.S. & Chew, F.S. (2008) Escaping an evolutionary trap: Preference and performance of a native insect on an exotic invasive host. *Oecologia* 156, 559–568.

Kessler, A. & Halitschke, R. (2009) Testing the potential for conflicting chemical traits by pollinators and herbivores: predictions and case study. *Functional Ecology* 23,

901–912.

Van Kleunen, M., Dawson, W., Essl, F., Pergl, J., Winter, M., Weber, E., Kreft, H., Weigelt, P., Kartesz, J., Nishino, M., Antonova, L.A., Barcelona, J.F., Cabezas, F.J., Cárdenas, D., Cárdenas-Toro, J., Castaño, N., Chacón, E., Chatelain, C., Ebel, A.L., Figueiredo, E., Fuentes, N., Groom, Q.J., Henderson, L., Inderjit, Kupriyanov, A., Masciadri, S., Meerman, J., Morozova, O., Moser, D., Nickrent, D.L., Patzelt, A., Pelser, P.B., Baptiste, M.P., Poopath, M., Schulze, M., Seebens, H., Shu, W.S., Thomas, J., Velayos, M., Wieringa, J.J. & Pyšek, P. (2015) Global exchange and accumulation of non-native plants. *Nature* 525, 100–103.

Kueffer, C. & Mauremootoo, J. (2004) Case studies on the status of invasive woody plant species in the Western Indian Ocean. 3. Mauritius. *Organization*, 41.

Kueffer, C., Pyšek, P. & Richardson, D.M. (2013) Integrative invasion science: Model systems, multi-site studies, focused meta-analysis and invasion syndromes. *New Phytologist* 200, 615–633.

Kumschick, S., Gaertner, M., Vila, M., Essl, F., Jeschke, J.M., Pysek, P., Ricciardi, A., Bacher, S., Blackburn, T.M., Dick, J.T.A., Evans, T., Hulme, P.E., Kühn, I., Mrugala, A., Pergl, J., Rabitsch, W., Richardson, D.M., Sendek, A. & Winter, M. (2015) Ecological impacts of alien species: Quantification, scope, caveats, and recommendations. *BioScience* 65, 55–63.

Kursar, T.A. & Coley, P.D. (1991) Nitrogen content and expansion rate of young leaves of rain forest species: Implications for herbivory. *Biotropica* 23, 141–150.

Lane, A.M., Williams, R.J., Müller, W.J. & Lonsdale, W.M. (1997) The effects of the herbicide tebuthiuron on seedlings of *Mimosa pigra* and native floodplain vegetation in northern Australia. *Austral Ecology* 22, 439–447.

Leavold, V., Lloyd, L. & Leppert, J.J. (2007) Development of case studies on the economic impacts of invasive species in Africa *Mimosa pigra* Global Invasive

Species Program February 2007. 104.

Lehtilä, K. & Strauss, S.Y. (1997) International association for ecology leaf damage by herbivores affects attractiveness to pollinators in wild radish, *Raphanus raphanistrum* Published by: *Springer in cooperation with International Association for Ecology Stable* URL: http://www.jstor.or. 111, 396–403.

Lepesqueur, C., Scherrer, S., Vieira, M.C., Almeida-Neto, M., Salcido, D.M., Dyer, L.A. & Diniz, I.R. (2018) Changing interactions among persistent species as the major driver of seasonal turnover in plant-caterpillar interactions. *PLoS ONE* 13, 1–10.

Leslie, A.J. & Spotila, J.R. (2001) Alien plant threatens Nile crocodile (*Crocodylus niloticus*) breeding in Lake St. Lucia, South Africa. *Biological Conservation* 98, 347–355.

Leverington, F., Costa, K.L., Pavese, H., Lisle, A. & Hockings, M. (2010) A global analysis of protected area management effectiveness. *Environmental Management* 46, 685–698.

Levine, J.M., Vilà, M., D'Antonio, C.M., Dukes, J.S., Grigulis, K. & Lavorel, S. (2003) Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 270, 775–781.

Liu, H. & Stiling, P. (2006) Testing the enemy release hypothesis: A review and meta-analysis. *Biological Invasions* 8, 1535–1545.

Lodge, D.M. (1993) Biological invasions: Lessons for ecology. *Tree* 8, 133–137.

Lonsdale, W.M., Harley, K.L.S. & Gillett, J.D. (1989) Seed bank dynamics in *Mimosa pigra*, an Invasive tropical shrub. *The Journal of Applied Ecology* 25, 963.

Lonsdale, W.M. & Miller, L.I. (1993) Fire as a management tool for a tropical woody weed: *Mimosa pigra* in Northern Australia. *Journal of Environment Management* 39, 77–87.

Loope, L.L., Hughes, R.F. & Meyer, J. (2013) Plant invasions in protected areas: Patterns,

problems and challenges *Foreword*.

Lowe, S., Browne, M. & Boudjelas, S. (2000) 100 of the world's worst invasive species. 12, s1–s12.

Mabuda, K. (2005) Biocontrol science and technology *Eutreta xanthochaeta* (Diptera: Tephritidae) is unsuitable for biocontrol of *Lantana camara* in Africa. *Biocontrol Science and Technology* 15, 635–639.

Mack, R.N., Simberloff, D., Lonsdale, W.M., Evans, H., Clout, M. & Bazzaz, F.A. (2000) Causes, epidemiology, global consequences, and control Author(s): *Ecological Applications* 10, 689–710.

Maharaj, G. & Bourne, G. (2017) Honest signalling and the billboard effect: How heliconiid pollinators respond to the trichromatic colour changing *Lantana camara* L. (Verbenaceae). 20, 40–50.

Mangla, S., Inderjit & Callaway, R.M. (2008) Exotic invasive plant accumulates native soil pathogens which inhibit native plants. *Journal of Ecology* 96, 58–67.

Marambe, B., Amarasinghe, L., Silva, K., Gamage, G., Dissanayake, S. & Seneviratne, A. (2004) Distribution, biology and management of *Mimosa pigra* in Sri Lanka. *Research and Management of Mimosa pigra*, 85–90.

Maron, J.L. & Vilà, M. (2001) When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. *Oikos* 95, 361–373.

McConnachie, A.J. (2015) Host range tests cast doubt on the suitability of *Epiblema strenuana* as a biological control agent for *Parthenium hysterophorus* in Africa. *BioControl*.

McNutt, D.W., Samuelson, K. & Underwood, N. (2017) Pathways for plant-mediated negative feedback to insect herbivores: Accounting for non-linear effects of larval density on plant quality and quantity. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 162, 93–104.

Mgobozi, M.P., Somers, M.J. & Dippenaar-Schoeman, A.S. (2008) Spider responses to alien plant invasion: The effect of short- and long-term *Chromolaena odorata* invasion and management. *Journal of Applied Ecology* 45, 1189–1197.

Micoa (2010) Estratégia E Plano De Acção para a Conservação da Diversidade Biológica de Moçambique. 2010, 133.

Ministério da Administração Estatal (2014) *Perfil do distrito da Gorongosa, província de Sofala*. República de Moçambique.

Ministério da Terra Ambiente e Desenvolvimento Rural (2015) *Estratégia E Plano De Acção Para a Conservação Da Diversidade Biológica Em Moçambique (2015-2035)*.

Morais, H.C., Diniz, I.R. & Silva, D.M.S. (1999) Caterpillar seasonality in a central Brazilian cerrado. *Revista de Biologia Tropical* 47, 1025–1033.

Morais, H.C., Diniz, I.R. & Silva, J.R. (1996) Larvas de *Siderone marthesia nemesis* (Illiger) (Lepidoptera, Nymphalidae, Charaxinae) em cerrado de Brasília, Distrito Federal, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 13, 351–356.

Moran, N. & Hamilton, W.D. (1980) Low nutritive quality as a defense against optimally foraging herbivores. *Journal of theoretical Biology* 86, 247–254.

Morgan-Brown, T. (2003) COSTECH *Butterfly Farming in the East Usambara Mountains*.

Mothershead, K. & Marquis, R.J. (2000) Fitness impacts of herbivory through indirect effects on plant-pollinator interactions in *Oenothera macrocarpa*. *Ecology* 81, 30–40.

Muniappan, R., Reddy, G.V.P. & Lai, P. (2005) Distribution and biological control of. invasive plants*: Ecological and Agricultural Aspects*, 223.

Naskrecki, P. (2018) *A report from the biodiversity survey of selected sites in the Chimanimani National Reserve buffer zone*.

Negi, G.C.S., Sharma, S., Vishvakarma, S.C.R., Samant, S.S., Maikhuri, R.K., Prasad, R.C. & Palni, L.M.S. (2019) Ecology and use of *Lantana camara* in India. *Botanical Review* 85, 109–130.

Nguiem, L. T. P.; Soliman, T.; Yeo, D. C. J.; Tan, H. T. W.; Evan, T. A.; Mumford, J. D.; Keller, R. P.; Baker, R. H.; Corlet, R. T.; Carrasco, L.R. (2013) Economic and environmental impacts of harmful non-indiginous species in Southeast Asia. *PLoS ONE* 8, e71255.

Novotný, V. & Basset, Y. (2000) Rare species in communities of tropical insect herbivores: Pondering the mystery of singletons. *Oikos* 89, 564–572.

Ode, P.J. (2006) Plant chemistry and natural enemy: Effects on herbivore and natural enemy interactions. *Annual Review of Entomology* 51, 163–185.

Ohlemüller, R., Walker, S. & Bastow Wilson, J. (2006) Local *vs* regional factors as determinants of the invasibility of indigenous forest fragments by alien plant species. *Oikos* 112, 493–501.

Oosthuizen, M.J. (1964) The biological control of *Lantana camara* L. in Natal. *Journal Entomology Scociety South Africa* 27, 225–244.

Palmer, W.A. & Pullen, K.R. (1995) The phytophagous arthropods associated with *Lantana camara*, *L. hirsuta*, *L. urticifolia*, and *L. urticoides* (Verbenaceae) in North America. *Biological Control* 5, 54–72.

Pansu, J., Guyton, J.A., Potter, A.B., Atkins, J.L., Daskin, J.H., Wursten, B., Kartzinel, T.R. & Pringle, R.M. (2019) Trophic ecology of large herbivores in a reassembling African ecosystem. *Journal of Ecology* 107, 1355–1376.

Paynter, Q. (2003) Integrated weed management: Effect of herbicide choice and timing of application on the survival of a biological control agent of the tropical wetland weed, *Mimosa pigra*. *Biological Control* 26, 162–167.

Pimentel, D., Mcnair, S., Janecka, J., Wightman, J., Simmonds, C., Connell, C.O., Wong,

E., Russel, L., Zern, J., Aquino, T. & Tsomondo, T. (2001) Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasions. 84, 1–20.

Pimentel, D., Zuniga, R. & Morrison, D. (2005) Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics* 52, 273–288.

Pinheiro, F., Diniz, I.R., Coelho, D. & Bandeira, M.P.S. (2002) Seasonal pattern of insect abundance in the Brazilian cerrado. *Austral Ecology* 27, 132–136.

PNG (2016) Plano de Maneio do Parque Nacional da Gorongosa. 96.

Price, P.W., Bouton, C.E., Gross, P., A, B., Thompson, J.N. & Weis, A.E. (1980) Three trophic levels: and Natural Enemies. *Most*, 41–65.

Priyanka, N. & Joshi, P.K. (2013) A review of *Lantana camara* Studies in India. *International Journal of Scientific and Research Publications* 3, 1–11.

Pyšek, P., Jarošík, V., Hulme, P.E., Pergl, J., Hejda, M., Schaffner, U. & Vilà, M. (2012) A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: The interaction of impact measures, invading species traits and environment. *Global Change Biology* 18, 1725–1737.

Rabelo, R.S. (2016) *Interacoes trofias Pipper (Piperaceae) - lagartas de Lepidoptera no Brasil Centra;* Universidade de Brasília/Dissertação de Mestrado, Brasília.

Ramaswami, G., Kaushik, M., Prasad, S., Sukumar, R. & Westcott, D. (2016) Dispersal by generalist frugivores affects management of an invasive plant. *Biotropica* 48, 638–644.

Ramaswami, G. & Sukumar, R. (2011) Woody plant seedling distribution under invasive *Lantana camara* thickets in a dry-forest plot in Mudumalai, southern India. *Journal of Tropical Ecology* 27, 365–373.

Randall, J.M. (2011) Protected areas. In: *Encyclopaedia of biological invasions*. University of California Press, Berkley, pp. 563–567.

Richardson, D., Science, B.V.W.-S.A.J. (2004) Invasive alien plants in South Africa: how well do we understand the ecological impacts?: Working for water. *Journals.Co.Za*, 45–52.

Richardson, D.M. & Pyšek, P. (2006) Plant invasions: Merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography* 30, 409–431.

Robertson, M.P., Harris, K.R., Coetzee, J.A., Foxcroft, L.C., Dippenaar-Schoeman, A.S. & Rensburg, B.J. van (2011) Assessing local scale impacts of *Opuntia stricta* (Cactaceae) invasion on beetle and spider diversity in Kruger National Park, South Africa. *African Zoology* 46, 205–223.

Rossiter, N.A., Setterfield, S.A. & Douglas, M.M. (2003) Testing the grass-fire cycle - alien grass invasion in the tropical savannas of northern Australia. *Diversity and Distributions* 9, 169–176.

Sala, O.; Chapin, F.; Gardner, R.; Lauenroth, W.; Mooney, H.; Ramakrishnan, P. (1999) Global biodiversity and ecological complexity. In: J. Walker, B.; Steffen, W.; Canadell, J.; Ingram (Ed), *In: Terrestrial Biosphere and Global Change: Implication for Natural Managed Ecossystems*. Cambridge University Press, pp. 351–367.

Salim, M., Gökçe, A. & Naqqash, M.N. (2016) An overview of biological control of economically important lepidopteron pests with parasitoids: An overview of biological control of economically important lepidopteron pests with parasitoids.

Samocha, Y. & Sternberg, M. (2010) Herbivory by sucking mirid bugs can reduce nectar production in *Asphodelus aestivus* Brot. 153–158.

Sanford, N.L., Harrington, R.A. & Fownes, J.H. (2003) Survival and growth of native and alien woody seedlings in open and understory environments. *Forest Ecology and Management* 183, 377–385.

Schemske, D.W. (1976) Pollinator specificity in *Lantana camara* and *L. trifolia*

(Verbenaceae). *Biotropica* 8, 260.

Scherrer, S., Lepesqueur, C., Vieira, M.C., Almeida-Neto, M., Dyer, L., Forister, M. & Diniz, I.R. (2016) Seasonal variation in diet breadth of folivorous Lepidoptera in the Brazilian cerrado. *Biotropica* 48, 491–498.

Setterfield, S.A., Douglas, M.M., Petty, A.M., Bayliss, P., Ferdinands, K.B. & Winderlich, S. (2013) Invasive Plants in the floodplains of Australia's Kakadu National Park. In: *Plant invasions in protected areas: Patterns, problems and challenges*. pp. 177–188.

Shanungu, G.K. (2009) Management of the invasive *Mimosa pigra* L. in Lochinvar National Park, Zambia. *Biodiversity* 10, 56–60.

Sharma, O.P., Makkar, H.P.S. & Dawra, R.K. (1988) A review of the noxious plant *Lantana camara*. *Toxicon* 26, 975–987.

Shine, C., Kettunen, M., ten Brink, P., Genovesi, P. & Gollasch, S. (2009) Technical support to EU strategy on invasive species (IAS) – Recommendations on policy options to control the negative impacts of IAS on biodiversity in Europe and the EU. *Institute for European Environmental Policy*, 35.

Simberloff, D. (2014) Biological invasions: What's worth fighting and what can be won? *Ecological Engineering* 65, 112–121.

Simberloff, D., Martin, J.L., Genovesi, P., Maris, V., Wardle, D.A., Aronson, J., Courchamp, F., Galil, B., García-Berthou, E., Pascal, M., Pyšek, P., Sousa, R., Tabacchi, E. & Vilà, M. (2013) Impacts of biological invasions: What's what and the way forward. *Trends in Ecology and Evolution* 28, 58–66.

Simelane, D.O. (2005) Biological control of *Lantana camara* in South Africa: targeting a different niche with a root-feeding agent, *Longitarsus* sp. 375–387.

Spear, D., Foxcroft, L.C., Bezuidenhout, H. & McGeoch, M.A. (2013) Human population density explains alien species richness in protected areas. *Biological Conservation*

159, 137–147.

Stalmans, M. & Beilfuss, R. (2008) *Landscapes of Gorongosa National Park*. Gorongosa National Park.

Stalmans, M.E., Massad, T.J., Peel, M.J.S., Tarnita, C.E. & Pringle, R.M. (2019) War-induced collapse and asymmetric recovery of large-mammal populations in Gorongosa National Park, Mozambique. *PLoS ONE* 14, 1–18.

Stireman, J.O., Dyer, L.A., Janzen, D.H., Singer, M.S., Lill, J.T., Marquis, R.J., Ricklefs, R.E., Gentry, G.L., Hallwachs, W., Coley, P.D., Barone, J.A., Greeney, H.F., Connahs, H., Barbosa, P., Morais, H.C. & Diniz, I.R. (2005) Climatic unpredictability and parasitism of caterpillars: Implications of global warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102, 17384–17387.

Strauss, S.Y., Conner, J.K. & Lehtilä, K.P. (2001) Effects of foliar herbivory by insects on the fitness of *Raphanus raphanistrum*: Damage can increase male fitness. *American Naturalist* 158, 496–504.

Strauss, S.Y. & Irwin, R.E. (2004) Ecological and evolutionary consequences of multispecies plant-animal interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 35, 435–466.

Strauss, S.Y. & Murch, P. (2004) Towards an understanding of the mechanisms of tolerance: Compensating for herbivore damage by enhancing a mutualism. *Ecological Entomology* 29, 234–239.

Strayer, D.L. (2012) Eight questions about invasions and ecosystem functioning. *Ecology Letters* 15, 1199–1210.

Tallamy, D.W. (2004) Do alien plants reduce insect biomass? *Conservation Biology* 18, 1689–1692.

Tallamy, D.W., Ballard, M. & D'Amico, V. (2010) Can alien plants support generalist

insect herbivores? *Biological Invasions* 12, 2285–2292.

Tallamy, D.W. & Shropshire, K.J. (2009) Ranking lepidopteran use of native *versus* introduced plants. 23, 941–947.

Talukdar, B.K., Emslie, R., Bist, S.S., Choudhury, A., Ellis, S., Bonal, B.S., Malakar, M.C., Talukdar, B.N. & Barua, M. (2008) e.T19496A8 The IUCN Red List of Threatened Species *Rhinoceros Unicornis, the indian rhinoceros*.

Thaman, R. (1974) *Lantana camara*: Its introduction, dispersal and impact on islands of the tropical Pacific Ocean. *Micronesica* 10, 17–39.

Theis, N., Kesler, K. & Adler, L.S. (2009) Leaf herbivory increases floral fragrance in male but not female *Cucurbita pepo* subsp. Leaf herbivory increases floral fragrance in male but not female *Cucurbita pepo* subsp. *texana* (Cucurbitaceae) flowers 1. *American Journal of Botany* 96, 897–903.

Timberlake J, Darbyshire I, Wursten B, Hadj-hammou J, Mapaura A, Matimele H, Banze A. 2016. Chimanimani Mountian: Botany and conservation. Page Report produced under CEPF Grant 63512.

Tinley, K.L. (1977) Framework of the Gorongosa Ecosystem. University of Pretoria

Urban, A.J., Simelane, D.O., Retief, E., Heystek, F., Williams, H.E. & Madire, L.G. (2011) The invasive "*Lantana camara* L." hybrid complex (Verbenaceae): A review of research into its identity and biological control in South Africa. *African Entomology* 19, 315–348.

Vardien, W., Richardson, D.M., Foxcroft, L.C., Thompson, G.D., Wilson, J.R.U. & Le Roux, J.J. (2012) Invasion dynamics of *Lantana camara* L. (sensu lato) in South Africa. *South African Journal of Botany* 81, 81–94.

Vieira, M.B. (2015) *A preliminary study on distribuition of Mimosa pigra in Gorongosa National Park: Reasons and causes*. Universidade de Lisboa/Dissertação

Wambua, J.K. (2010) *The distribuition, abundunce and ecological impacts of invasive*

plant species at Ol-Donyo Sabuk National Park,Kenya. University of Nairobi, Nairobi.

Waterhouse, F. (1956) Digestion in insects. *Annual Review of Entomology* 2, 1–18.

White, E.M., Sims, N.M. & Clarke, A.R. (2008) Test of the enemy release hypothesis: The native magpie moth prefers a native fireweed (*Senecio pinnatifolius*) to its introduced congener (*S. madagascariensis*). *Austral Ecology* 33, 110–116.

Winder, J.A. & Harley, K.L.S. (1982) The effects of natural enemies on the growth of *Lantana* in Brazil. *Bulletin of Entomological Research* 72, 599–616.

Wootton, J.T. (1994) The nature and consequences of indirect effects in ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25, 443–466.

Zalucki, M.P., Day, M.D. & Playford, J. (2007) Will biological control of *Lantana camara* ever succeed? Patterns, processes & prospects. *Biological Control* 42, 251–261.

Zalucki, M.P. & Van Klinken, R.D. (2006) Predicting population dynamics of weed biological control agents: Science or gazing into crystal balls? *Australian Journal of Entomology* 45, 331–344.

Zvereva, E.L. & Kozlov, M. V. (2014) Effects of herbivory on leaf life span in woody plants: A meta-analysis. *Journal of Ecology* 102, 873–881.

Anexos

Anexo 1. Resumo das características de parcelas com plantas nativas lenhosas com e sem *L. camara*. Al – abundância de lantana; An – abundância de plantas nativas; Rn – riqueza de plantas nativas; D – Índice de Simpson e – Índice de eveness

Parcela com *Lantana camara*						**Parcela controle**			
Parcela	Al	Rn	An	D	E	Rn	An	D	E
1	3	18	64	0.66	0.85	16	39	0.59	0.91
2	6	14	41	0.62	0.88	20	144	0.79	0.72
3	6	23	129	0.74	0.76	20	170	0.81	0.70
4	2	15	115	0.80	0.72	20	184	0.82	0.69
5	10	14	119	0.81	0.70	19	106	0.74	0.77
6	7	12	37	0.63	0.87	17	87	0.73	0.78
7	3	14	78	0.74	0.77	20	81	0.68	0.82
8	8	18	92	0.73	0.78	13	51	0.68	0.83
9	5	13	87	0.77	0.74	13	101	0.80	0.71
10	3	13	79	0.76	0.75	12	52	0.70	0.81
Total	**53**	**41**	**841**	**-**	**-**	**43**	**1015**	**-**	**-**
Média	**5.30**	**15.40**	**84.10**	**0.73**	**0.80**	**17.00**	**101.50**	**0.730**	**0.80**
DP	2.58	3.43	31.27	0.07	0.06	3.30	50.40	0.07	0.07

Anexo 2. Resumo da abundância e riqueza de lagartas por parcela amostral. A. lagarta – abundância de lagartas; R. lagarta – riqueza de espécies de lagartas

	Estrutura comunitária de lagartas											
Parcela	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	**Total**	**Média**
A. lagarta	52	80	48	5	17	36	81	94	14	59	**486**	**48.6**
R. lagarta	4	7	4	5	4	4	3	5	4	3	**12**	**1.2**
Densidade de lagarta por planta de lantana											**9.2**	

Anexo 3. Lista de espécies de plantas lenhosas. A – abundancia absoluta e AR – abundância relativa

Nome científico	**Controle-Sem *L. camara***	**Com *L. camara***	**A**	**AR**
Albizia adianthifolia	1	0	1	0.05
Albizia sp.	1	0	1	0.05
Allophylus Áfricanus	7	2	9	0.49
Annona senegalensis	3	2	5	0.27
Ansonia abissinica	0	5	5	0.27
Antidesma venosum	1	1	2	0.11
Asperatus aspera	6	0	6	0.32
Capparis erythrocarpos	11	12	23	1.24
Catunaregam spinosa	2	4	6	0.32
Cladostemon kirkii	0	8	8	0.43
Clerodendrum cephalanthum	1	1	2	0.11
Clerodendrum toxicarium	35	2	37	1.99
Combretum adenogonium	2	0	2	0.11
Combretum microphyllum	0	3	3	0.16
Combretum paniculatum	29	11	40	2.16
Dalbergia fischeri	4	0	4	0.22
Dalbergia melanoxylon	3	2	5	0.27
Deinbollia xanthocarpa	8	20	28	1.51
Diospyros mespiliformis	10	12	22	1.19
Dovyalis sp.	3	3	6	0.32
Ehretia sp.	2	2	4	0.22
Flacourtia indica	0	1	1	0.05
Flueggea virosa	67	74	141	7.60
Grewia flavescens	163	198	361	19.46
Grewia inaequilatera	27	8	35	1.89
Grewia pachycalyx	56	99	155	8.36
Gymnosporia senegalensis	3	6	9	0.49
Hyphaene coriacea	4	0	4	0.22
Keetia gueinzii	166	84	250	13.48
Lecaniodiscus fraxinifolius	83	49	132	7.12
Maclura Áfricana	8	6	14	0.75

Markhamia zanzibarica	4	2	6	0.32
Palmeira	74	48	122	6.58
Pavetta sp.1	3	2	5	0.27
Philenoptera violacea	15	13	28	1.51
Phyllanthus sp.	21	22	43	2.32
Piliostigma thonningii	15	23	38	2.05
Senna sp.	4	3	7	0.38
Sida acuta	4	2	6	0.32
Tamarindus indica	2	2	4	0.22
Trichilia emetica	60	23	83	4.47
Vachellia xanthophloea	2	2	4	0.22
Voacanga Áfricana	58	71	129	6.95
Xeroderris stuhlmannii	2	3	5	0.27
Sp1	35	7	42	2.26
Ziziphus mucronata	9	3	12	0.65
Total	1014	841	1855	100.00
Média/parcela	**50.7**	**42.05**	**92.75**	