



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
CAMPUS LAGOA DO SINO
CENTRO DE CIÊNCIAS DA NATUREZA**

CURSO DE GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

TRABALHO DE CONCLUSÃO DE CURSO

**FEROMÔNIOS EM GAFANHOTOS (ORTHOPTERA: CAELIFERA):
AGREGAÇÃO E REPRODUÇÃO**

Rafaela Quirino Agusso Celeste

BURI-SP
Abril/2023



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
CENTRO DE CIÊNCIAS DA NATUREZA

CURSO DE GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

TRABALHO DE CONCLUSÃO DE CURSO

Feromônios em gafanhotos (Orthoptera: Caelifera):

Agregação e reprodução.

Rafaela Quirino Agusso Celeste

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Centro de Ciências da Natureza, Universidade Federal de São Carlos, como exigência para a obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas e avaliação obrigatória da atividade curricular Trabalho de Conclusão de Curso.

Orientação: Prof. Dr. Marcos Gonçalves Lhano

BURI-SP
Abril/2023

Quirino Agusso Celeste, Rafaela

Feromônios em gafanhotos (Orthoptera: Caelifera): :
agregação e reprodução. / Rafaela Quirino Agusso
Celeste -- 2023.
45f.

TCC (Graduação) - Universidade Federal de São Carlos,
campus Lagoa do Sino, Buri

Orientador (a): Marcos Gonçalves Lhano

Banca Examinadora: Marcos Gonçalves Lhano,
Elissandra Ulbricht Winkaler, Vinícius de Avelar São
Pedro

Bibliografia

1. Feromônios de gafanhotos. 2. Semioquímicos. I.
Quirino Agusso Celeste, Rafaela. II. Título.

Ficha catalográfica desenvolvida pela Secretaria Geral de Informática
(SIn)

DADOS FORNECIDOS PELO AUTOR

Bibliotecário responsável: Lissandra Pinhatelli de Britto - CRB/8 7539

**FUNDAÇÃO UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS****COORDENAÇÃO DO CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS - CCCBio-LS/CCN**

Rod. Lauri Simões de Barros km 12 - SP-189, s/n - Bairro Aracaçu, Buri/SP, CEP 18290-000

Telefone: (15) 32569030 - <http://www.ufscar.br>

DP-TCC-FA nº 26/2023/CCCBio-LS/CCN

Graduação: Defesa Pública de Trabalho de Conclusão de Curso**Folha Aprovação (GDP-TCC-FA)****FOLHA DE APROVAÇÃO****RAFAELA QUIRINO AGUSSO CELESTE****FEROMÔNIOS EM GAFANHOTOS (ORTHOPTERA: CAELIFERA): AGREGAÇÃO E REPRODUÇÃO****Trabalho de Conclusão de Curso****Universidade Federal de São Carlos – Campus Lagoa do Sino**

Buri, 31 de março de 2023

ASSINATURAS E CIÊNCIAS


Cargo/Função	Nome Completo
Orientador	Marcos Gonçalves Lhano
Membro da Banca 1	Elissandra Ulbricht Winkaler
Membro da Banca 2	Vinícius de Avelar São Pedro

Documento assinado eletronicamente por **Vinícius de Avelar Sao Pedro, Docente**, em 31/03/2023, às 18:47, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).Documento assinado eletronicamente por **Marcos Goncalves Lhano, Docente**, em 01/04/2023, às 17:25, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).A autenticidade deste documento pode ser conferida no site <https://sei.ufscar.br/autenticacao>, informando o código verificador **0996768** e o código CRC **C0D8939C**.

Referência: Caso responda a este documento, indicar expressamente o Processo nº 23112.009187/2023-40

SEI nº 0996768

Modelo de Documento: Grad: Defesa TCC: Folha Aprovação, versão de 02/Agosto/2019

 Documento assinado digitalmente
ELISSANDRA ULBRICHT WINKALER
Data: 04/04/2023 13:40:17-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Aos meus pais e avós que me apoiaram durante essa jornada...

"Enquanto eu tiver perguntas e não houver resposta continuarei a escrever."

Clarice Lispector

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Universidade Federal de São Carlos (UFSCar) pela oportunidade de realizar o curso de Bacharelado em Ciências Biológicas, com linha de formação em Biologia da Conservação.

Ao meu orientador, Prof. Dr. Marcos Gonçalves Lhano, pela orientação, apoio, críticas e sugestões que me permitiram a realização deste trabalho. Apesar de sua ajuda ter sido realizada à distância, foi de enorme valor para minha formação.

Em especial às minhas amigas, Thamires Gomes dos Santos e Jéssica de Paula Pereira pelo carinho, amizade e apoio desde o início da graduação.

À minha namorada, Stefany Sales que me incentivou nesse momento difícil e compreendeu minha ausência enquanto eu me dedicava a este trabalho.

Por fim, aos meus pais Angélica Quirino e Marcelo Celeste, minhas avós Altaiza Agusso e Nilda Quirino, minha irmã Camila Celeste e demais familiares que sempre me incentivaram e apoiaram durante toda a minha vida, inclusive durante minha formação educacional.

RESUMO

Celeste, Rafaela Quirino Agusso. Feromônios em gafanhotos (Orthoptera: Caelifera): agregação e reprodução. Bacharelado em Ciências Biológicas. Trabalho de Conclusão de Curso – Universidade Federal de São Carlos, campus Lagoa do Sino, Buri, 2021.

Resumo. Os gafanhotos (Orthoptera: Caelifera) se destacam majoritariamente por sua importância econômica, decorrente do fato de que muitas das espécies são pragas comuns em ecossistemas agrícolas e de pastagens, devastando cultivos em todo o mundo. A fim de reduzir a utilização de intervenção química, a utilização de semioquímicos, principalmente feromônios, vêm sendo investigada como um método para o controle de pragas. O presente trabalho buscou apresentar uma revisão bibliográfica sobre o conhecimento científico acerca dos feromônios sexuais e de agregação em gafanhotos no mundo, uma vez que não existe na literatura científica internacional uma compilação que permita inclusive comparar as semelhanças e divergências entre os feromônios das espécies estudadas. Para a metodologia, foram realizadas buscas através de dados secundários disponíveis na internet por meio de fontes base. Ao todo, a existência de feromônios sexuais e de agregação foi demonstrada em apenas 5 espécies (*Locusta migratoria*, *Schistocerca gregaria*, *Schistocerca piceifrons*, *Schistocerca americana* e *Dociostaurus maroccanus*), o que evidencia o quão pouco se sabe sobre essas substâncias em gafanhotos e a necessidade de investir em pesquisas sobre sua composição e seu papel nos processos fisiológicos e comportamentais.

Palavras-chave: Semioquímicos, *Dociostaurus*, *Locusta*, *Schistocerca*.

ABSTRACT

Celeste, Rafaela Quirino Agusso. Pheromones in locusts (Orthoptera: Caelifera): aggregation and reproduction Bachelor of Biological Sciences. Degree Requirement Monograph – Universidade Federal de São Carlos, campus Lagoa do Sino, Buri, 2021.

Abstract. Locusts (Orthoptera: Caelifera) stand out mainly for their economic importance, since many species are common pests in agricultural and pasture ecosystems, devastating crops all over the world. In order to reduce the use of chemical intervention, the use of semiochemicals has been investigated, mainly pheromones, as a method for pest control. The present study aimed to present a bibliographic review on the scientific knowledge about sexual and aggregation pheromones in locusts in the world, since there is no compilation in the international scientific literature that even allows comparing the similarities and differences between the pheromones of the studied species. For the methodology, searches were carried out using secondary data available on the internet through base sources. In summary, the existence of sex and aggregation pheromones was demonstrated in only 5 species (*Locusta migratoria*, *Schistocerca gregaria*, *Schistocerca piceifrons*, *Schistocerca americana* and *Dociostaurus maroccanus*), which demonstrates how little is known about these substances in Caelifera and the urgent need for invest in research on its composition and its role in physiological and behavioral processes.

Keywords: Semiochemicals, Dociostaurus, Locusta, Schistocerca.

SUMÁRIO

1. REFERENCIAL TEÓRICO	1
1.1. Objetivos	2
1.1.2. Objetivo Geral	2
1.1.3. Objetivos Específicos	2
2. ARTIGO	4
MATERIAL E MÉTODOS	8
RESULTADOS	9
CONSIDERAÇÕES FINAIS	24
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	25
3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	32

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Classificação das subordens monofiléticas em Orthoptera	1
Figura 2. Machos adultos de <i>S. gregaria</i> antes (esquerda) e após (direita) atingirem a maturidade sexual	7
Figura 3. Gafanhoto da espécie <i>Locusta migratoria</i> observado na Europa	10
Figura 4. Exemplar da espécie <i>Schistocerca gregaria</i> , um membro dos Gafanhotos-de-Antenas-Curtas	12
Figura 5. Indivíduo de <i>S. piceifrons</i> repousando em folha	14
Figura 6. Exemplar do gafanhoto americano (<i>Schistocerca americana</i>) camuflado entre folhagens	15
Figura 7. Gafanhoto-migratório adulto (<i>Schistocerca cancellata</i>) fotografado na Argentina	16
Figura 8. Indivíduo de <i>Taeniopoda eques</i>	17
Figura 9. Exemplar do Gafanhoto marroquino (<i>Dociostaurus maroccanus</i>) observado na Grécia	18
Figura 10. Oxidação de fitol racémico (2) a fital (1)	19
Figura 11. Gafanhoto-sem-asas, <i>Phaulacridium vittatum</i>	20
Figura 12. Indivíduo de <i>Staleochlora trilineata</i> reportado em Alto da Boa Vista, Rio de Janeiro, RJ	21

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Espécies de gafanhotos já estudadas no âmbito da pesquisa com feromônios e comparação entre as substâncias identificadas para cada espécie	9
---	---

1. REFERENCIAL TEÓRICO

A Ordem Orthoptera compreende insetos terrestres, popularmente conhecidos como gafanhotos, grilos, esperanças e paquinhas, e possui cerca de 34 mil espécies conhecidas no mundo que ocorrem nos mais variados habitats e podem ser encontrados em quase todo o globo terrestre, com exceção das regiões polares. Com base na classificação adotada em Orthoptera Species File Online, as espécies são distribuídas em duas subordens monofiléticas: Caelifera e Ensifera (Cigliano *et al.*, 2023). Os gafanhotos, insetos de antenas mais curtas que o corpo e apresentando menos de 30 segmentos estão incluídos na subordem Caelifera (Sperber *et al.* 2012; Rentz, 2012).

A subordem Caelifera ainda apresenta duas infraordens, Tridactylidea e Acrididea (Figura 1). A primeira contém uma única super-família ancestral existente chamada Tridactyloidea, que se divide em três famílias: Cyllindrachetidae, Ripipterygidae e Tridactylidae. Os ortópteros da família Tridactylidae geralmente possuem tamanho reduzido e coloração escura, sendo às vezes conhecidos como grilos-toupeira-pigmeu por conta de sua morfologia notavelmente convergente com a de certos grilos-toupeira da família Gryllotalpidae (Ingrisch & Rentz, 1991).

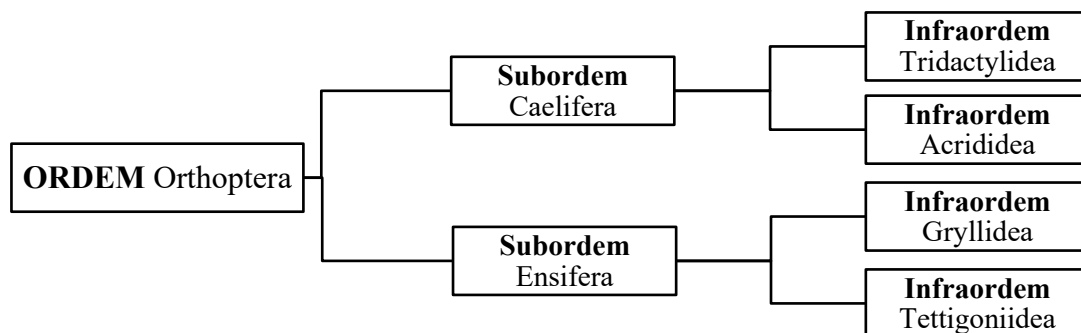


Figura 1. Classificação das subordens monofiléticas em Orthoptera. **Fonte:** Autoria própria.

No entanto, a grande maioria dos gafanhotos se inclui na infraordem Acrididea, a qual contém 8 super-famílias existentes de acordo com Cigliano *et al.* (2023): Acridoidea, Eumastacoidea, Pneumoroidea, Proscopioidea, Pyrgomorphoidea, Tanaoceroidea, Trigonopterygoidea e Tetrigoidea. As 7 primeiras famílias são semelhantes morfologicamente e, portanto, foram agrupadas em uma única superfamília monofilética chamada Acridomorpha, que contém aproximadamente 25 famílias, enquanto Tetrigoidea possui uma única família chamada Tetrigoidea.

Os ortópteros no geral são fitófagos generalistas que se alimentam de uma ampla variedade de plantas. A importância econômica desse grupo zoológico é assunto de muita discussão e estudo devido a algumas espécies serem pragas comuns em ecossistemas agrícolas. Os meios de controle permaneceram rudimentares por muito tempo, e deu-se início ao controle organizado das pragas de gafanhotos assim que os recursos agrícolas passaram a ser cuidadosamente explorados nos países colonizados. O primeiro estudo

sobre o assunto, assim como as primeiras campanhas para controle ocorreram na Argélia durante a segunda metade do século XIX (Uvarov & Zolotarevsky, 1929; Buj, 1995; Jago, 1998; Roy, 2001).

Com o passar do tempo e diante dos estragos causados, no século XX passaram a ser empregados os defensivos químicos e pesticidas sintéticos, como malation e carbaril, eficazes no controle de populações de pragas que reduzem a produtividade agrícola. No entanto, esse tipo de abordagem em sistemas de recursos renováveis traz consigo diversos impactos ambientais, como a morte de espécies não-alvo de gafanhotos e de outros artrópodes benéficos, e conseqüentemente a interrupção de interações ecológicas importantes. Desse modo, a necessidade de controlar e minimizar a ocorrência de surtos de gafanhotos, assim como de reduzir a utilização de intervenção química têm mobilizado a comunidade científica em busca de abordagens alternativas (Lockwood *et al.* 1988; Belovsky *et al.* 2000a; Belovsky *et al.* 2000b; Barr & Needham, 2002).

Em outros grupos de insetos, a utilização de semioquímicos vêm sendo investigada e ganhando destaque como um método de grande potencial de utilização para o combate de pragas. Semioquímicos são moléculas informativas que quando liberadas por um organismo agem como gatilhos fisiológicos que obtêm reações comportamentais específicas. Essas substâncias são utilizadas principalmente em interações planta-inseto ou inseto-inseto. Quando as substâncias liberadas transmitem informações intraespecíficas, o semioquímico em questão é denominado feromônio (Zarbin *et al.*, 2009; El-Ghany, 2019).

Feromônios de ação imediata são aqueles que atuam diretamente sobre o sistema nervoso central provocando alterações comportamentais, considerados desencadeadores. Dentre os desencadeadores estão os feromônios sexuais e de agregação, que muitas vezes estão interligados em busca de atrair o maior número de indivíduos da mesma espécie e aumentar a probabilidade de acasalamento (Shorey, 1974; Gallo *et al.*, 2002; El-Ghany & Nesreen, 2020). Como mecanismo de combate a pragas, é investigada a possibilidade dos feromônios de tornar os gafanhotos transitórios e mais sensíveis ao ataque de predadores, ou até aumentar sua sensibilidade a doses subletais de inseticidas. Sabe-se que certos níveis do feromônio fenilacetoneitrila, por exemplo, inibem a comunicação feromonal entre cigarrinhas gregárias e induz estresse que pode levar a alta mortalidade (Hassanali & Bashir, 1999; Lecoq, 2001).

1.1. Objetivos

1.1.2. Objetivo Geral

Apresentar uma revisão bibliográfica sobre feromônios sexuais e/ou de agregação em gafanhotos (Orthoptera: Caelifera) no mundo.

1.1.3. Objetivos Específicos

- Listar as espécies que tiveram seus feromônios sexuais e/ou de agregação estudados;

- Compilar as informações disponíveis na literatura científica sobre feromônios sexuais e/ou de agregação de gafanhotos;
- Comparar os dados encontrados sobre feromônios sexuais e/ou de agregação de gafanhotos e verificar as semelhanças e divergências entre as diferentes espécies estudadas.

2. ARTIGO

O artigo está formatado e em acordo com as normas da Revista Brasileira de Zoociências, disponível em: <https://periodicos.ufjf.br/index.php/zoociencias/about/submissions>.

ARTIGO DE REVISÃO

Feromônios em gafanhotos (Orthoptera: Caelifera): agregação e reprodução

Rafaela Quirino Agusso Celeste^{1*}, Marcos Gonçalves Lhano¹

¹ Universidade Federal de São Carlos, Centro de Ciências da Natureza, Rodovia Lauri Simões de Barros, km 12 – SP-189, 18290-000, Buri, São Paulo, Brasil.

* rceleste@estudante.ufscar.br

RESUMO

Feromônios em gafanhotos (Orthoptera: Caelifera): agregação e reprodução. Os gafanhotos (Orthoptera: Caelifera) se destacam majoritariamente por sua importância econômica, decorrente do fato de que muitas das espécies são pragas comuns em ecossistemas agrícolas e de pastagens, devastando cultivos em todo o mundo. A fim de reduzir a utilização de intervenção química, a utilização de semioquímicos, principalmente feromônios, vêm sendo investigada como um método para o controle de pragas. O presente trabalho buscou apresentar uma revisão bibliográfica sobre o conhecimento científico acerca dos feromônios sexuais e de agregação em gafanhotos no mundo, uma vez que não existe na literatura científica internacional uma compilação que permita inclusive comparar as semelhanças e divergências entre os feromônios das espécies estudadas. Para a metodologia, foram realizadas buscas através de dados secundários disponíveis na internet por meio de fontes base. Ao todo, a existência de feromônios sexuais e de agregação foi demonstrada em apenas 5 espécies (*Locusta migratoria*, *Schistocerca gregaria*, *Schistocerca piceifrons*, *Schistocerca americana* e *Dociostaurus maroccanus*), o que evidencia o quão pouco se sabe sobre essas substâncias em gafanhotos e a necessidade de investir em pesquisas sobre sua composição e seu papel nos processos fisiológicos e comportamentais.

Palavras-chave: Semioquímicos, *Dociostaurus*, *Locusta*, *Schistocerca*.

ABSTRACT

Pheromones in locusts (Orthoptera: Caelifera): aggregation and reproduction. Locusts (Orthoptera: Caelifera) stand out mainly for their economic importance, since many species are common pests in agricultural and pasture ecosystems, devastating crops all over the world. In order to reduce the use of chemical intervention, the use of semiochemicals has been investigated, mainly pheromones, as a method for pest control. The present study aimed to present a bibliographic review on the scientific knowledge about sexual and aggregation pheromones in locusts in the world, since there is no compilation in the international scientific literature that even allows comparing the similarities and differences between the pheromones of the studied species. For the methodology, searches were carried out using secondary data available on the internet through base sources. In summary, the existence of sex and aggregation pheromones was demonstrated in only 5 species (*Locusta migratoria*, *Schistocerca gregaria*, *Schistocerca piceifrons*, *Schistocerca americana* and *Dociostaurus maroccanus*), which demonstrates how little is known about these substances in Caelifera and the urgent need for invest in research on its composition and its role in physiological and behavioral processes.

Keywords: Semiochemicals, *Dociostaurus*, *Locusta*, *Schistocerca*.

INTRODUÇÃO

A Ordem Orthoptera compreende insetos terrestres, popularmente conhecidos como gafanhotos, grilos, esperanças e paquinhas, e possui cerca de 34 mil espécies conhecidas no mundo. Os

ortópteros ocorrem nos mais variados habitats, tanto naturais como antropogênicos, e podem ser encontrados em quase todo o globo terrestre, com exceção das regiões polares. Assim como a maioria dos insetos são mais abundantes e diversificados nas regiões tropicais e subtropicais, e seus indivíduos são comumente reconhecidos pelo par de pernas posteriores bem desenvolvidas e adaptadas para o salto, bem como por conta da atividade de canto da maioria das espécies, principalmente durante o período noturno (Cigliano *et al.*, 2023; Sperber *et al.* 2012; Rentz, 2012).

Os insetos ortópteros se destacam majoritariamente por sua importância ecológica e econômica. Sua importância ecológica é devido ao fato de fazerem parte da base alimentar de inúmeros vertebrados (sapos, lagartos e aves) e serem desfolhadores. No geral, a grande maioria dos gafanhotos são fitófagos generalistas que se alimentam de uma ampla variedade de plantas. Alguns se alimentam de raízes e outros de fungos. Até o momento, relativamente poucos estudos foram realizados com o propósito de investigar suas atividades alimentares, mas sabe-se que algumas espécies são altamente especializadas e alimentam-se exclusivamente de sementes, pólen, néctar, folhas ou flores de plantas específicas (Ingrisch & Rentz, 1991; Nunes-Gutjahr, 2009).

Já a importância econômica, assunto de muita discussão e estudo, é decorrente do fato de que algumas espécies são pragas comuns em ecossistemas agrícolas e de pastagens, devastando cultivos em todo o mundo. Ao longo da história, a humanidade sempre foi afetada por pragas de gafanhotos: surtos de gafanhotos na África, América do Sul, Austrália e França já foram documentados e diversas espécies continuam ocorrendo em todos os continentes, exceto na Antártica. Na região Centro-Oeste brasileira, a espécie *Rhammatocerus schistocercoides* (Rehn, 1906) consolidou-se como uma praga devastadora de cana-de-açúcar. No entanto, essas pragas sempre foram particularmente mais devastadoras para a África. Nos séculos passados a questão dos insetos-praga foi um tema recorrente para viajantes, missionários e naturalistas, que testemunharam a gravidade do problema e o seu impacto no abastecimento de alimentos. Mais recentemente, o surto de gafanhotos-do-deserto na África em 2004 trouxe perdas severas nas colheitas (de 80 a 100%), e comprometeu a situação de segurança alimentar de mais de oito milhões de pessoas. As famílias foram forçadas a reduzir o número de refeições diárias (Lecoq, 1991; Brader *et al.* 2005; Sperber *et al.* 2012).

Os meios de controle dessas pragas permaneceram rudimentares por muito tempo, como barulhos, aplicação de fogo, orações, entre outros. Deu-se início ao controle organizado das pragas de gafanhotos assim que os recursos agrícolas passaram a ser metodicamente explorados nos países colonizados. O primeiro estudo sobre o assunto, assim como as primeiras campanhas para controle ocorreram na Argélia durante a segunda metade do século XIX, e o trabalho de Jules Künckel d'Herculais (1905) marcou a primeira ação europeia contra o gafanhoto na África. A pesquisa foi responsável por

conscientizar internacionalmente sobre o problema, mas não foi até 1920 que ocorreu a Conferência Internacional sobre a Organização de Controle de Gafanhotos em Roma, realizada sob o patrocínio do Instituto Internacional de Agricultura. Paralelamente a essa primeira tentativa de cooperação internacional, na metade do século XIX, o conhecimento científico sobre o assunto cresceu e surgiram as modernas técnicas de controle, cada vez mais aprimoradas (Uvarov & Zolotarevsky, 1929; Buj, 1995; Jago, 1998; Roy, 2001).

Com o passar do tempo e diante dos estragos causados, no século XX passaram a ser empregados os defensivos químicos e pesticidas sintéticos, como malation e carbaril, de alta toxicidade para as pragas e eficazes no controle de populações que reduzem a produtividade agrícola. No entanto, existe uma série de impactos ambientais associados a esse tipo de abordagem em sistemas de recursos renováveis, como a morte de espécies não-alvo de gafanhotos e de outros artrópodes benéficos, e consequentemente a interrupção de interações ecológicas importantes (Lockwood *et al.*, 1988; Lockwood, 1993, Belovsky *et al.*, 2000a; Belovsky *et al.*, 2000b; Quinn *et al.*, 2000).

Em vista disso, a necessidade de controlar e minimizar a ocorrência de surtos de gafanhotos, assim como de reduzir a utilização de intervenção química têm mobilizado a comunidade científica em busca de abordagens alternativas. Em outros grupos de insetos, a utilização de semioquímicos, principalmente feromônios, vêm sendo investigada e ganhando destaque como um método de grande potencial de utilização para o combate de pragas, uma vez que são compostos naturais que atendem aos requisitos modernos de controle de pragas, como especificidade de espécie e ausência de toxicidade para organismos não-alvo, além de serem benignos para o meio ambiente e reduzirem significativamente o uso de agentes tóxicos nas lavouras (Moreira *et al.* 2005; Pereira, 2007; Diniz, 2021).

Semioquímicos são moléculas informativas que quando liberadas por um organismo agem como gatilhos fisiológicos que obtêm reações comportamentais específicas. Essas substâncias são utilizadas principalmente em interações planta-inseto ou inseto-inseto. Quando as substâncias liberadas transmitem informações intraespecíficas, o semioquímico em questão é denominado feromônio (Zarbin *et al.*, 2009; El-Ghany, 2019).

Já a palavra feromônio deriva do grego *pherein*, que significa “transmitir” e *horman*, “excitar”. Os feromônios são substâncias químicas secretadas pelos organismos que transmitem informações entre os indivíduos de uma mesma espécie e que possuem por objetivo estimular determinados comportamentos sociais, além de atuarem nas relações ecológicas dos indivíduos com o ambiente. Essa comunicação química é essencial para a sobrevivência das espécies de insetos, os tornando capazes de adaptar seu comportamento em função do ambiente que os cerca (Karlson & Butenandt, 1959; Kontogiannatos *et al.*, 2020).

Feromônios de efeito mais prolongado que atuam estimulando mudanças na fisiologia e desenvolvimento dos organismos são considerados preparadores. Um exemplo é o que ocorre com os adultos de *Schistocerca gregaria* (Foskal, 1775), que têm sua coloração alterada quando atingida a maturidade sexual - adquirem um tom amarelado, responsável por um feromônio liberado pelos adultos maduros sobre os imaturos (Figura 2). Já os feromônios de ação imediata, que atuam diretamente sobre o sistema nervoso central provocando alterações comportamentais, são considerados desencadeadores. Os principais feromônios desencadeadores podem ser classificados em oito tipos diferentes: feromônios de alarme, marcação de trilha, oviposição, dispersão, territorialidade, sexuais, de agregação e os feromônios reais (Shorey, 1974; Gallo *et al.*, 2002; El-Ghany & Nesreen, 2020).



Figura 2. Machos adultos de *S. gregaria* antes (esquerda) e após (direita) atingirem a maturidade sexual. **Fonte:** Burrows *et al.*, 2011.

Feromônios de alarme são liberados a fim de produzir um estado de alerta, geralmente na presença ou aproximação de algum predador natural, e são muito comuns em insetos sociais como formigas, abelhas (Hymenoptera) e cupins (Isoptera). Os de trilha são utilizados para orientação até a fonte de alimentos, podendo apresentar trilhas principais e secundárias (Tumlinson *et al.*, 1972). Os feromônios de oviposição geralmente são utilizados por espécies de moscas-das-frutas e demarcam o local onde foram depositados os ovos, mas também podem ser utilizados por fêmeas para impedir que outras fêmeas realizem a postura, assim reduzindo a competição de larvas. Já os feromônios sexuais e de agregação costumam estar interligados, uma vez que os de agregação buscam atrair o maior número de indivíduos da mesma espécie enquanto os sexuais aumentam a probabilidade de acasalamento. Em insetos, os feromônios sexuais são os mais investigados, por conta da importância econômica ligada ao uso desses feromônios para o controle e monitoramento de insetos-praga em sistemas agrícolas (Gallo *et al.*, 2002).

Armadilhas de feromônio em cultivos podem ajudar a detectar o crescimento populacional dos gafanhotos em seu estágio transitório, e assim melhorar as estratégias preventivas ao prever a ocorrência de surtos. Como mecanismo de controle os feromônios são capazes de tornar os gafanhotos transitórios

e mais sensíveis ao ataque de predadores, ou até aumentar sua sensibilidade a doses subletais de inseticidas, como investigado por Hassanali & Bashir (1999). Sabe-se que certos níveis do feromônio fenilacetônitrila, responsável por modular o comportamento de agregação e induzir alterações que o acompanham em certos tecidos, pode inibir a comunicação feromonal entre cigarrinhas gregárias e ocasionar estresse que pode levar a alta mortalidade (Lecoq, 2001).

Uma das formas de utilizar feromônios para o controle de pragas consiste na interrupção do acasalamento através da liberação de grandes quantidades de feromônio em uma cultura, método muito utilizado para o controle de lepidópteros pragas de frutas e vegetais (Dhanyakumar *et al.* 2020; Jallow *et al.* 2020). O método baseado no conceito "attract-and-kill" consiste na emissão de feromônios ou outros semioquímicos para atrair insetos até uma fonte específica ou área contendo um inseticida convencional (Kiju *et al.* 2022), já as estratégias "push-pull" envolvem combinar estímulos repelentes e atrativos e geralmente os implantar simultaneamente, para controlar a distribuição e a abundância de uma praga (Cook *et al.* 2007; Fountain *et al.* 2021).

O presente trabalho tem como objetivo apresentar uma revisão bibliográfica sobre o conhecimento científico acerca dos feromônios sexuais e de agregação em gafanhotos no mundo. Esta revisão justifica-se pelo seu ineditismo, uma vez que o conhecimento sobre o tema se encontra disperso nos diversos estudos publicados, mas não existe na literatura científica internacional uma compilação que permita inclusive comparar as informações disponíveis.

MATERIAL E MÉTODOS

Para o preenchimento das lacunas de conhecimento a respeito dos feromônios em gafanhotos, foram realizadas buscas através de dados secundários disponíveis na internet por meio das seguintes fontes base: Google Acadêmico, The Scientific Electronic Library Online (SciELO), Wiley Online Library, ScienceDirect, Bibliotecas de universidades (USP, FAPESP, UNESP, UNICAMP, UFSCAR), Scopus, SinBiota, SiBBR, SpeciesLink Network, INaturalist, Base de Dados Tropicais (BDT) e Orthoptera Species File Online (OSF Online).

A coleta de dados foi realizada entre o período de novembro de 2021 a março de 2022 e utilizaram-se como palavras-chave na busca os seguintes termos: Semioquímicos, Feromônios de gafanhotos, Feromônios sexuais, Locust pheromone, Insect pheromone, Aggregation system, Sex pheromone, Pheromone compounds, Identification of volatiles, Pheromone bouquet, Evidence for pheromone, Sexual behaviour in locusts, e sem restrição a datas, uma vez que há escassez de artigos que tratem do tema. A fim de focalizar e facilitar a busca das informações, foram considerados os títulos e os resumos dos artigos, nacionais e internacionais para a seleção ampla de prováveis trabalhos de interesse. A nomenclatura

taxonômica das espécies encontradas foi conferida utilizando o Orthoptera Species File - versão 5.0/5.0 (Cigliano *et al.*, 2023) e seguindo o Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN).

RESULTADOS

Ao todo foram encontrados 17 artigos científicos que abordaram 19 componentes de feromônios, 6 subfamílias e 9 espécies citadas ao longo do trabalho de revisão. Das 9 espécies citadas, apenas 5 apresentaram evidência de feromônios sexuais ou de agregação, conforme indicado na Tabela 1. Os feromônios identificados foram 4-vinilanol, fenilacetoneitrila (PAN), benzaldeído, guaiacol, fenol, veratrol, 2,3-butanodiol, 2-feniletanol, anisol, fital, tetradecanal, 1-tetradecanol, pentadecanal, hexadecanal, 2-hexadecanone, 1-hexadecanol, 2-octadecanone, 2-Ool e 3-Nol.

Tabela 1. Espécies de gafanhotos já estudadas no âmbito da pesquisa com feromônios e comparação entre as substâncias identificadas para cada espécie.

Substâncias identificadas	Espécies				
	Subfamília Oedipodinae	Subfamília Cyrtacanthacridinae			Subfamília Gomphocerinae
	<i>L. migratoria</i>	<i>S. gregaria</i>	<i>S. piceifrons</i>	<i>S. americana</i>	<i>D. maroccanus</i>
4VA	X	-	-	-	-
PAN	X	X	-	-	-
benzaldeído	X	X	-	-	-
guaiacol	X	X	X	X	-
fenol	X	X	X	X	-
veratrol	X	X	X	X	-
2,3-butanodiol	X	-	-	-	-
2-feniletanol	-	-	X	-	-
ansol	-	X	-	-	-
fital	-	-	-	-	X
tetradecanal	-	-	-	-	X
1-tetradecanol	-	-	-	-	X
pentadecanal	-	-	-	-	X
hexadecanal	-	-	-	-	X
2-hexadecanone	-	-	-	-	X
1-hexadecanol	-	-	-	-	X
2-octadecanone	-	-	-	-	X
2-Ool	-	-	X	X	-
3-Nol	-	-	X	X	-

Fonte: Autoria própria.

Subfamília Oedipodinae

Locusta migratoria (Linnaeus, 1758) (Orthoptera, Acridoidea)

Também conhecido como gafanhoto migratório, este inseto ocorre em uma vasta área geográfica e é a espécie de gafanhoto mais amplamente distribuída, notória por seus hábitos migratórios e por ser considerada uma das principais ameaças à agricultura mundial. *L. migratoria* é uma das principais pragas em muitas regiões tropicais e considerada a praga agrícola de maior importância em alguns países. As pululações dessa espécie causam danos importantes, e populações reprodutoras persistentes comumente se encontram confinadas a pastagens em solos arenosos e nas proximidades de água parada (como lagos e pântanos), margeados por gramíneas altas, sendo florestas e desertos sem água evitados. Muitas plantas podem sofrer apenas danos mecânicos, resultante do peso dos gafanhotos, e galhos de árvores podem ser quebrados pelo peso de massas de gafanhotos empoleiradas (Lecoq & Zhang, 2019).



Figura 3. Gafanhoto da espécie *Locusta migratoria* observado na Europa. **Fonte:** Février, 2022.

Através de ensaios e experimentos de campo, foi identificado que os odores corporais de ninfas gregárias da espécie consistem em fenilacetoneitrila (PAN), benzaldeído, guaiacol, fenol e 2,3-butanodiol, sendo PAN o composto orgânico mais dominante (GUO *et al.* 2020). Sobre a função biológica de 4-vinilanisol (4VA) em gafanhotos, GUO *et al.* (2020) identificaram que o hidrocarboneto 4-metoxiestireno é o feromônio de agregação produzido, e é responsável pela aglomeração de grandes grupos de gafanhotos, atraindo por sua vez animais gregários e solitários independentemente da idade e do sexo.

No trabalho de Fuzeau-Braesch *et al.* (1988) estudando o efeito comportamental das substâncias isoladas produzidas por esses insetos gregários, foi identificado a existência do composto orgânico veratrol, por meio de cromatografia gasosa acoplada à espectrometria de massas.

Já a análise de componentes principais ou *principal component analysis* (PCA) realizada por Wei *et al.* (2017) mostrou que os perfis voláteis de gafanhotos solitários e gregários possuem diferenças

significativas – as concentrações de PAN e 4VA são maiores em indivíduos gregários, principalmente em machos adultos, e são quase que completamente perdidas em ninfas gregárias durante o processo de solitarização, embora sejam obtidas em ninfas solitárias em processo de gregarização (Stige *et al.* 2007; Ma *et al.* 2012).

No entanto, até recentemente não estava claro se ambos os feromônios também possuíam alguma relação com as mudanças no ciclo reprodutivo das fêmeas. Chen *et al.* (2022) verificou que apenas o 4-vinilanol estimulou gafanhotos fêmeas a atingirem a maturidade sexual ao mesmo tempo, depois de serem expostas a odores produzidos por machos que vivem em grupos. Isso ocorre porque o odor ocasiona na elevação dos níveis do hormônio juvenil em fêmeas desenvolvidas, fazendo com que elas conquistem a maturidade sexual mais cedo.

Subfamília Cyrtacanthacridinae

Schistocerca gregaria (Foskal, 1775) (Orthoptera, Acridoidea)

Também conhecido como gafanhoto-do-deserto, essa espécie é responsável por grandes perdas agrícolas na Ásia, África, Penínsulas Arábicas e Oriente Médio, sendo considerada uma das mais perigosas pragas migratórias do mundo. Isso se dá por conta de sua incrível capacidade de formar nuvens de centenas de milhões de indivíduos, migrar longas distâncias e devastar plantações, além da rápida taxa de reprodução (Cressman, 2016; Lecoq, 2019) e da capacidade de mudar seu comportamento, ecologia e fisiologia em resposta às mudanças nas condições climáticas (Showler, 2019).

Durante a fase solitária, as populações não sofrem ameaças e buscam sobreviver em isolamento na vegetação esparsa, depositando ovos em solo arenoso úmido após chuvas. No entanto, uma vez que o habitat do deserto começa a secar, o rápido crescimento populacional e a competição por recursos ocasionalmente fazem com que os indivíduos solitários se convertam para a fase gregária e passem a se comportar como uma massa coesa. Inicialmente, formam pequenos grupos de ninfas sem asas e adultos que eventualmente se fundem a esses grupos, formando posteriormente densos bandos. Essa espécie de gafanhotos possui a capacidade de mudar seu comportamento e fisiologia em resposta às condições ambientais, cujo processo denomina-se gregarização e constitui a fase intermediária entre o solitário e o gregário. Embora as invasões estejam sob melhor controle e vigilância, continuam a ameaçar a segurança alimentar das populações locais e agravam a vulnerabilidade e pobreza de famílias que já vivem em condições precárias (Cressman, 2016; Lecoq, 2019).



Figura 4. Exemplar da espécie *Schistocerca gregaria*, um membro dos Gafanhotos-de-Antenas-Curtas. **Fonte:** Pérez-Gil, 2023.

Os perfis de compostos voláteis dos feromônios de ambas as fases – gregários e solitários – diferem muito. Torto (1994) buscou descrever a composição química do feromônio de agregação de indivíduos adultos. O feromônio de agregação produzido por machos adultos gregários consiste em uma mistura dos compostos orgânicos oxigenados fenilacetônitrila (PAN), anisol, benzaldeído, guaiacol, fenol e veratrol. O autor afirma ainda que existe uma diferenciação sexual na produção de feromônios de agregação em adultos e discorre sobre a possibilidade de dois sistemas distintos de feromônio nos diferentes estágios do inseto, uma vez que jovens adultos e fêmeas de todas as faixas etárias produziram nenhum ou apenas vestígios desses compostos. Os machos solitários de *S. gregaria* não emitem PAN, um componente-chave do feromônio de agregação produzido por machos gregários adultos, porém adultos de ambas as fases e sexos respondem de forma semelhante ao feromônio (Njagi, 1996).

Além disso, Fuzeau-Braesch, *et al.* (1988) realizou investigações através de cromatografia gasosa acoplada à espectrometria de massas, baseadas na extração do ar exalado pelos gafanhotos. Para interpretar os resultados, experimentos foram realizados em um compartimento especial onde os insetos eram mantidos por rolha de vidro que permitia que o odor de gafanhotos passasse normalmente. Testes comportamentais indicaram que a mistura de compostos orgânicos voláteis, como o fenol e o guaiacol juntos contribuem para a manutenção dos grandes grupos migratórios. Desse modo, estudos sugerem que este feromônio de agregação de gafanhotos gregários adultos desempenha um importante papel no

recrutamento de indivíduos solitários durante os estágios iniciais de um surto de gafanhotos (Torto, 1994; Njagi, 1996).

Schistocerca piceifrons (Walker, 1870) (Orthoptera, Acridoidea)

Entre as espécies do gênero *Schistocerca* spp. (Stål, 1873) que ocorrem nas regiões do México, América Central, Colômbia, Venezuela, Guiana, Equador e Peru, os gafanhotos da espécie *Schistocerca piceifrons* constituem uma das mais importantes pragas da agricultura. São insetos polípagos que se alimentam de vegetação verde e seca, tendo preferência por culturas-chave (milho, soja, cana-de-açúcar, amendoim, sorgo e agave), florestas e pastagens. No entanto, são capazes de se alimentar de qualquer tipo de vegetação caso não encontre o alimento preferido. Esses insetos poliândricos se apresentam nas fases solitária e gregária e migram por longas distâncias, o que os torna responsáveis por grandes prejuízos econômicos às culturas agrícolas (Harvey, 1983; Barrientos-Lozano, 2001; Ávila-Valdez *et al.*, 2005; Díaz-Sánchez *et al.*, 2015).

Sabe-se que em espécies poliândricas a seleção sexual apoia a evolução de duas estratégias: competição espermática nos machos e escolha feminina enigmática ou *cryptic female choice* (CFC) nas fêmeas. No entanto, os fatores que influenciam a evolução de ambas as estratégias ainda não são suficientemente compreendidos. Estima-se que a densidade populacional seja um fator central que desencadeia esses mecanismos de competição e escolha, uma vez que o aumento do número de indivíduos adultos maduros e conseqüentemente da frequência com que machos encontram fêmeas receptivas, aumentam também a taxa potencial de acasalamento e o grau de competição. No gênero *Schistocerca*, os gafanhotos passam por uma alta diversidade de densidades populacionais até serem induzidos ao polifenismo de fase distinta, já no caso de *S. piceifrons* a expressão do polifenismo costuma depender de densidade extrema (Hunter-Jones, 1966; Harvey, 1980; Birkhead & Pizzari, 2002; Eberhard, 2009; Song, 2011).



Figura 5. Indivíduo de *S. piceifrons* repousando em folha. **Fonte:** Egodaz, 2022.

O estudo de Stahr & Seidelmann (2016) realizado com exemplares de *S. piceifrons* coletados na América Central, e teve como objetivo verificar o impacto da densidade populacional nas estratégias de acasalamento e caracterizar os feromônios envolvidos nesse mecanismo. Os autores identificaram substâncias químicas voláteis, como o álcool fenetílico (PEA), (Z)- 3-nonen-1-ol (3-Nol) e (Z)-2-octen-1-ol (2-Ool), além de 4 compostos orgânicos aromáticos, sendo eles o fenol, guaiacol, veratrol e o 2-feniletanol. A emissão dos dois compostos principais, PEA e 3-Nol, foi restrita a condições de superlotação. Além disso, a liberação das substâncias químicas voláteis foi associada a machos que atingiram a maturidade sexual, indicando uma função no comportamento reprodutivo.

Os compostos aromáticos fenol, guaiacol e veratrol são liberados por indivíduos *S. piceifrons* imaturos e maduros de ambos os sexos, enquanto as substâncias 2-feniletanol e 3-Nol são emitidas exclusivamente por machos gregários e sexualmente maduros. Ainda segundo Stahr & Seidelmann (2016), o início das liberações coincide com as primeiras tentativas de acasalamento, indicando uma função no comportamento reprodutivo. Além disso, sabe-se que a emissão desses feromônios está restrita a condições de aglomeração, uma vez que durante a fase de testes o isolamento dos indivíduos por uma semana levou a redução de 2-feniletanol em 77% e 3-Nol em 74%.

Schistocerca americana (Drury, 1773) (Orthoptera, Acridoidea)

O gafanhoto americano é uma das espécies mais importantes da Flórida e tem causado perdas severas para as indústrias cítricas e ornamentais do estado. O controle mais eficaz de *S. americana* foi a aplicação de baixa concentração do inseticida malation (FDACS, 1992) porém, devido a surtos contínuos de *S. americana* em regiões de cultivo de citros na Flórida, foi necessária a uma busca por alternativas para seu controle (Sieglaff *et al.* 1998).



Figura 6. Exemplar do gafanhoto americano (*Schistocerca americana*) camuflado entre folhagens. **Fonte:** Barnes, 2022.

Em *S. americana*, foram identificados dois álcoois insaturados acompanhados de nonanal, (Z)-3-nonen-1-ol (3-Nol) e (Z)-2-octen-1-ol (2-Ool), como os principais compostos químicos voláteis. Além disso, os compostos orgânicos aromáticos guaiacol, fenol, veratrol foram detectados em pequenas quantidades em voláteis de machos e fêmeas da espécie (Stahr *et al.* 2013).

A emissão de 3-Nol é sensível a agregação, sendo que, o isolamento faz com que se encerre sua produção. Porém, as concentrações do álcool liberado podem ser restauradas quando há superpopulação de gafanhotos machos e fêmeas. A combinação de maturidade sexual e estimulação da produção dos álcoois por fêmeas indica que 3-Nol funcione como um feromônio sexual adaptativo em condições de superlotação com alta competição sexual por parceiros (Stahr *et al.* 2013).

Assim como em *S. piceifrons* e *S. gregaria*, o feromônio não é produzido por uma glândula distinta em *S. americana*. A liberação ocorre por meio de células de glândulas epidérmicas especializadas independentes umas das outras, resultando em quantidades variáveis e composições diferentes de várias partes do corpo (Seidelmann *et al.*, 2003; Stahr *et al.* 2013; Stahr & Seidelmann, 2016).

Schistocerca cancellata (Serville, 1838) (Orthoptera, Acridoidea)

Também chamada de gafanhoto-migratório, essa espécie é considerada potencialmente perigosa uma vez que apresenta o fenômeno chamado polimorfismo fasário; ou seja, suas fases solitária e gregária possuem mais diferenças morfológicas entre si do que normalmente ocorre na maioria das espécies. Por conta disso foi inicialmente descrita como duas espécies diferentes: *S. paranensis* (Burmeister, 1861) em sua fase gregária e *S. cancellata* em sua fase solitária (Lecoq; Magalhaes, 2007). Enquanto os indivíduos solitários possuem baixo nível populacional, é durante a fase gregária que ocorrem os períodos de invasão e devastação de extensas áreas de cultivo. As pululações costumam formar-se em uma região no norte da Argentina, podendo invadir periodicamente o território brasileiro, como já aconteceu nos anos 1938, 1942 e 1946 (Silva *et al.*, 1968; Hunter & Cosenzo, 1990).

Os indivíduos machos do gafanhoto sul-americano emitem um feromônio aromático e volátil no momento da maturação que parece participar da sincronia reprodutiva e é característico de machos adultos que vivem em condições de superlotação. Fêmeas e machos isolados também emitem o odor, porém de maneira quase imperceptível, enquanto as ninfas não o emitem. Esse feromônio é secretado pelas células da glândula dérmica do macho no momento da maturação, porém sua natureza química ainda é desconhecida (Hawkes *et al.*, 1987).

Em micrografias eletrônicas, Hawkes *et al.* (1987) verificaram que o material secretado é homogêneo, eletrodenso, osmiófilo e solúvel em clorofórmio, sugerindo que o feromônio se trate de um lipídeo.



Figura 7. Gafanhoto-migratório adulto (*Schistocerca cancellata*) fotografado na Argentina. **Fonte:** Bustamante, 2018.

Subfamília Romaleinae

Taeniopoda eques Burmeister, 1838 (Orthoptera, Acridoidea)

Os indivíduos de *T. eques* são grandes gafanhotos de coloração aposemática que não voam e habitam o México e sudoeste dos Estados Unidos. A espécie é considerada ideal para estudos em laboratório e campo devido ao seu grande tamanho, longevidade, polifagia e interessantes comportamentos defensivos e reprodutivos. No entanto, até o momento pouco foi publicado sobre sua biologia laboratorial (Rehn & Grant, 1961; Whitman, 1986).

Em sua publicação, Whitman (1982) relata a descoberta de um componente adicional à secreção de defesa de fêmeas maduras que aparentemente provoca comportamento sexual em gafanhotos machos. Detectado pelas antenas, faz com que os machos tentem a cópula, embora a ocorrência de feromônios sexuais em secreção defensiva seja rara e tenha sido sugerida apenas para insetos da família Lygaeidae (Gupta, 1961) e formigas (Holldobler, 1971).



Figura 8. Indivíduo de *Taeniopoda eques*. Fonte: Lasley, 2013.

Subfamília Gomphocerinae

Dociostaurus maroccanus (Thunberg, 1815) (Orthoptera, Acridoidea)

O gafanhoto marroquino é uma espécie de Caelifera que se distribui amplamente pelo Norte da África, Sul e Leste da Europa (sendo mais abundante da Península Ibérica) e Oeste da Ásia. Sua ampla

polifagia, extrema voracidade, enorme fecundidade e capacidade de migrar em enxames fizeram dele um grande inimigo dos agricultores e as estratégias para seu controle representam um alto custo por ano. Apenas na Rússia, há registro de danos ocasionados por *D. maroccanus* em mais de 150 espécies vegetais de 33 famílias distintas, incluindo 50 cultivos diferentes. Assim como em *S. gregaria* ou *L. migratoria*, as populações dependem de condições climáticas favoráveis para mudarem de fase e se tornarem gregários famintos prontos para dizimar inúmeras plantações (Fürstenau *et al.* 2014).

No entanto, surtos de gafanhotos marroquinos parecem ter sido mais frequentes no passado e, atualmente, em muitas regiões a espécie tornou-se rara. A quantidade de chuvas é um fator crítico para o ciclo de desenvolvimento de *D. maroccanus*, porém fatores antropogênicos também atuam na dinâmica populacional desses insetos. Por um lado, o desmatamento e o sobrepastoreio criam os pré-requisitos necessários para a sua colonização. Por outro lado, a conversão de pastagens em terras de cultivo faz com que as fêmeas sejam obrigadas a depositar ovos em solos inadequados (Latchininsky, 1998; Fürstenau *et al.* 2014).



Figura 9. Exemplar do Gafanhoto marroquino (*Dociostaurus maroccanus*) observado na Grécia. **Fonte:** Boetzel, 2022.

A fim de desenvolver estratégias ecológicas e menos agressivas para o controle desta espécie, foram desenvolvidos estudos focados na comunicação química e no comportamento de ambos os sexos (Latchininsky, 1998; Fürstenau *et al.* 2014). Para a detecção de possíveis compostos de feromônios do gafanhoto marroquino, os voláteis foram coletados por meio da aeração de adultos e ninfas que foram colocados separadamente em um sistema de *headspace* dinâmico. Nas amostras do *headspace* foram detectados nove compostos voláteis presentes em machos adultos sexualmente maduros e ausentes em

fêmeas: tetradecanal, 1-tetradecanol, pentadecanal, hexadecanal, 2-hexadecanone, 1-hexadecanol e 2-octadecanone, além de 2 isômeros não identificados, denominados de 01BP84 e 02BP84. Os compostos mais abundantes são hexadecanal e 02BP84. Os aldeídos nonanal, decanal e dodecanal se encontraram presentes em emissões voláteis de machos e fêmeas e, todas as fases de desenvolvimento (Fürstenau, 2011; Fürstenau *et al.* 2014).

Fürstenau *et al.* (2013) identificaram através de análises cromatográficas, espectrométricas e quíricas de Cromatografia Líquida de Alta Eficiência (HPLC), o composto fital, como o primeiro aldeído de cadeia longa caracterizado como feromônio sexual do gafanhoto marroquino. A biossíntese do composto procede da oxidação do fitol após sua introdução no abdômen ou após a administração na dieta e apresenta resposta em ambos os sexos (Figura 11). Os machos sexualmente maduros produzem ambos os isômeros Z e E do fital (3,7,11,15-tetramethylhexadec-2-enal).

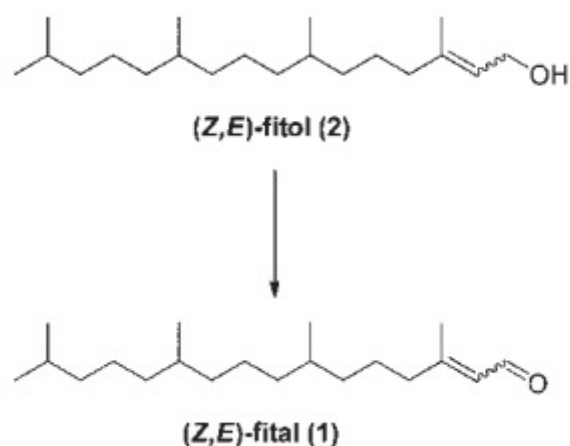


Figura 10. Oxidação de fitol racémico (2) a fital (1). **Fonte:** Fürstenau *et al.* 2014.

Subfamília Catantopinae

Phaulacridium vittatum (Sjöstedt, 1920) (Orthoptera, Acridoidea)

Também chamado de gafanhoto-sem-asas, é uma espécie de gafanhoto da família Acrididae, sendo encontrado na Austrália e muito abundante em pastagens na área de Southern Tablelands, em New South Wales. Essa espécie possui uma única geração por ano, cujos estágios ativos estão presentes desde o final da primavera até meados do outono do ano seguinte. A mortalidade de seus ovos é relativamente baixa e os adultos podem sobreviver por períodos prolongados na condição sexualmente imatura com uma dieta que consiste exclusivamente de gramíneas perenes de raízes rasas que respondem a leves quedas de chuva (Clark, 1967).

Em seu estudo, Bland (1991) separou machos e fêmeas em diferentes gaiolas a fim de verificar se algum atrativo sexual seria produzido pelas fêmeas. A gaiola contendo machos foi aproximada das fêmeas e o número de machos que reagiram nas gaiolas foi registrado a cada 10 min, durante 90 min. No entanto, nenhuma evidência para um feromônio sexual feminino foi obtido sob as condições de teste realizado.



Figura 11. Gafanhoto-sem-asas, *Phaulacridium vittatum*. **Fonte:** Kuitert, 2010

Subfamília Romaleinae

Staleochlora trilineata (Serville, 1831) (Orthoptera, Acridoidea)

Essa espécie de coloração intensa, predominantemente verde-oliva, é conhecida apenas no litoral do Estado do Rio de Janeiro. Indivíduos de *S. trilineata* são encontrados em bordas de matas e clareiras na Floresta da Tijuca, grande parque com vegetação natural no Brasil (Roberts & Carbonell, 1992).

Riede (1987) encontrou uma possível evidência de feromônio sexual em *S. trilineata*. O experimento foi planejado para testar se a formação de tríades seria ocasionada pela atratividade química de certas fêmeas. As fêmeas foram alocadas em garrafas plásticas de água mineral, de 250 mL, opacas e com perfurações, e colocadas no topo de uma planta. Garrafas vazias serviram de controle, e todas eram verificadas duas vezes ao dia. Observou-se que os machos frequentemente se reuniam ao redor das

fêmeas, subiam nas garrafas e ali ficavam movimentando intensamente antenas e palpos. Esses movimentos são um forte indício da presença de um sinal químico; sabe-se que a recepção dos fagoestimulantes é intensificada pela palpação (Blaney & Duckett, 1975). As fêmeas não se aproximavam das garrafas, e apenas uma vez um macho foi encontrado perto de uma garrafa vazia. Tudo isso sugere fortemente a presença de um feromônio, mas nenhum volátil em específico foi identificado até o presente momento.



Figura 12. Indivíduo de *Staleochlora trilineata* reportado em Alto da Boa Vista, Rio de Janeiro, RJ. **Fonte:** Dias, 2016.

DISCUSSÃO

Schistocerca gregaria e *Locusta migratoria* são duas espécies de gafanhotos onde as fases solitária e gregária exibem diferenças significativas na morfologia, fisiologia e comportamento. Além dessas semelhanças, durante a revisão na literatura foi possível verificar que as duas espécies de gafanhotos também possuem compostos químicos voláteis em comum, como os compostos aromáticos fenilacetoneitrila, benzaldeído, veratrole, guaiacol e fenol (Tabela 1), porém as porcentagens relativas variam de uma espécie para a outra e de uma idade para a outra. Isso sugere que os compostos voláteis

de *S. gregaria* e *L. migratoria* desempenham papéis semelhantes na comunicação química entre os indivíduos da mesma espécie.

Para *Schistocerca gregaria*, a fenilacetoneitrila (PAN) foi identificada como uma substância específica produzida apenas por machos gregários adultos, atuando como um componente-chave do feromônio de agregação (Torto, 1994; Njagi, 1996) ou até mesmo como acelerador de maturação (Mahamat *et al.* 2000). No entanto, no caso de *Locusta migratoria* o PAN se mostrou um volátil dominante tanto nas ninfas gregárias e solitárias em processo de gregarização quanto nos machos adultos. Os debates acerca o papel comportamental do PAN em *S. gregaria* precisa ser mais esclarecido (Pener & Simpson, 2009), assim como os papéis do PAN nas fases ninfais e adultas em *L. migratoria*. A fim de se obter mais informações, as semelhanças e diferenças voláteis entre as duas espécies devem ser comparadas em laboratório.

Análises de PCA (*principal component analysis*) em laboratório mostraram ainda que os indivíduos de *L. migratoria* são sensíveis às mudanças nas densidades populacionais, uma vez que as concentrações de PAN e 4VA são completamente perdidas durante a solitarização, embora sejam obtidas em ninfas solitárias em processo de gregarização (Stige *et al.* 2007; Ma *et al.* 2012). Além disso, Ma *et al.* (2015) relatam que indivíduos solitários evitam os voláteis gregários emitidos por gafanhotos, e se atraem por voláteis gregários durante o processo aglomeração. Do mesmo modo, gafanhotos gregários reagem evitando os voláteis uns dos outros durante isolamento (Wei *et al.* 2017). Pode-se especular que o PAN possui papéis mais complexos em *L. migratoria* que em *Schistocerca gregaria*.

Já para em *S. piceifrons* foram identificados os álcoois insaturados alifáticos (Z)-2-octen-1-ol (2-Ool) e (Z)-3-nonen-1-ol (3-Nol) e quatro substâncias aromáticas, sendo elas fenol, guaiacol, veratrol e 2-feniletanol. Os componentes 2-feniletanol e 3-Nol são emitidos exclusivamente por machos gregários maduros, enquanto o restante é encontrado em ambos os sexos adultos e imaturos. Todos os feromônios descritos são bem conhecidos em outras espécies de *Schistocerca*, tais como *S. gregaria* e *S. americana* (Mahamat *et al.* 2000; Stahr *et al.* 2013), assim como em outros gêneros, como é o caso de *L. migratoria*. O componente em menor quantidade, 2-Ool, é emitido independente da densidade populacional por machos jovens e adultos, o que o torna candidato a diferenciação olfativa de gênero, tal qual em *S. americana* (STAHN *et al.* 2013).

Ainda, os três voláteis específicos do sexo masculino não são produzidos por uma glândula de feromônio distinta, mas vaporizam de toda a superfície do corpo, resultando em quantidades variáveis e composições diferentes de várias partes da epiderme, assim como ocorre em *S. gregaria* (Seidelmann *et al.* 2003) e *S. americana* (Stahr *et al.* 2013).

Em suma, especula-se que o feromônio emitido por machos de *S. piceifrons* atue na escolha do parceiro pela comunicação química, através do reconhecimento da espécie e do sexo dos indivíduos. Outra possível função dos voláteis é a avaliação do parceiro: fêmeas de outras espécies de insetos utilizam feromônios como indicadores de qualidade de acasalamento (Jones & Hamilton, 1998). Estudos indicaram que as fêmeas de *S. piceifrons* preferem machos com alta emissão de feromônios, enquanto machos isolados que não liberam feromônios foram responsáveis por uma baixa proporção dos ovos postos (Stahr & Seidelmann, 2016).

No caso de *Schistocerca americana*, a emissão de 3-Nol é sensível ao estresse da agregação, e o isolamento dos indivíduos encerra sua produção. A emissão do composto ainda coincide com a maturidade sexual e a estimulação da produção dos álcoois pelas fêmeas (Stahr *et al.*, 2013), o que apoia fortemente a teoria de um papel na biologia reprodutiva da espécie.

Dentre as espécies estudadas, os machos adultos do *Dociostaurus maroccanus* foram os únicos a produzir ambos os isômeros do fital, o primeiro aldeído de cadeia longa identificado até o momento como um componente de feromônio de gafanhoto. Esses isômeros não estão presentes em fêmeas ou nos machos de outras espécies relacionadas que compartilham o habitat, como os gafanhotos *D. jagoi* e *C. wattenwylanus* (Fürstenau, 2013), o que indica que o feromônio seja sexo e espécie-específico. O composto também não é liberado por ninfas, a produção começa em jovens adultos e vai aumentando conforme a idade - da mesma forma que feromônios específicos do gafanhoto-do-deserto são liberados exclusivamente por insetos adultos gregários (Torto, 1994; Njagi, 1996).

Diferente das espécies anteriormente citadas, em *D. maroccanus* a liberação dos isômeros é feita principalmente através das pernas e asas, em vez de ocorrer uniformemente pelo corpo. Em experimentos comportamentais o fital sintético obteve resposta tanto de machos e fêmeas adultas (Fürstenau, 2013), porém seu papel preciso como atrativo precisa ser confirmado.

As espécies *T. eques* e *S. trilineata* apresentaram evidências que sugerem a existência de feromônios sexuais ou de agregação, porém não foi identificado nenhum composto químico até o momento, ressaltando a necessidade de estudos mais aprofundados. Para *P. vittatum* nenhuma evidência de feromônio sexual foi encontrada.

Por fim, enquanto a pesquisa e o grau de conhecimento sobre diversos aspectos associados aos feromônios de insetos avançaram nas últimas décadas, o mesmo desempenho não é observado no caso dos ortópteros. Embora os gafanhotos sejam reconhecidos por seu status de praga significativo, pouco se sabe sobre seus feromônios sexuais, visto que a existência dessas substâncias foi demonstrada em apenas 5 espécies, dentre as mais de 12.000 espécies descritas para Caelifera (Cigliano *et al.*, 2023), enquanto que para os Lepidópteros, por exemplo, feromônios de cerca de 700 espécies de mariposas foram

elucidados desde a descoberta do bombicol, feromônio sexual liberado pela mariposa do bicho-da-seda (Ando & Yamamoto, 2020).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os investimentos em pesquisa sobre a composição dos feromônios de agregação e reprodução em gafanhotos, assim como seu papel preciso nos processos fisiológicos e comportamentais são necessários para que possamos dispor de técnicas úteis e efetivas de monitoramento e controle com feromônios em nossas condições climáticas, econômicas e sociais.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ávila-Valdez, J.; Barrientos, L. L. & García, S. P. 2005. **Biología y Comportamiento de la Langosta Centroamericana *Schistocerca piceifrons piceifrons* Walker, en el Sur de Tamaulipas**. In: Proceedings of the 2do Curso Internacional: Manejo Integrado de la Langosta Centroamericana y Acridoideos Plaga en América Latina, 2005. Victoria: Dinámica Impresa S.A. pp. 31–35.
- Barnes, G. 2022. ***Schistocerca americana*, um membro de Gafanhotos-de-Antenas-Curtas (Família Acrididae)**. 1 fotografia. Disponível em: <<https://www.inaturalist.org/observations/104926130>>. Acesso em: 13 mar. 2023.
- Barrientos-Lozano, L. 2001. **Population Dynamics, Biology and Ecology of the Central American Locust (*Schistocerca piceifrons piceifrons*, Walker) in southern Mexico**. In: Eight International Meeting of the Orthopterists' Society. International Conference on Orthopteroid insects. Montpellier, France. p. 75.
- Belovsky, G. E.; Joern, A. & Lockwood, J. 2000a. VII. **Grasshoppers—plus and minus: The grasshopper problem on a regional basis and a look at beneficial effects of grasshoppers**. In: Cunningham, G. L. & Sampson, M. W. (ed.). Grasshopper integrated pest management user handbook. United States Department of Agriculture (USDA), 1996. p. 5. Disponível em: <<https://www.ars.usda.gov/ARSUserFiles/30320505/grasshopper/Extras/PDFs/IPM%20Handbook/VII16.pdf>>. Acesso em: 21 jan. 2023.
- Belovsky, G. E.; Brusven, M. A., Fielding, D. J., & Manske, L. 2000b. **Grasshopper habitat manipulation**. In: Cunningham, G. L. & Sampson, M. W. (ed.). Grasshopper integrated pest management user handbook. United States Department of Agriculture (USDA), 1996. p. 10.
- Birkhead, T. R. & Pizzari, T. 2002. Postcopulatory sexual selection. **Nature reviews genetics** 3(4): 262-273.
- Boetzel, F. A. 2022. ***Dociostaurus maroccanus***. 1 fotografia. Disponível em: <<https://www.inaturalist.org/observations/120224212>>. Acesso em: 13 mar. 2023.
- Burrows, M., Rogers, S. M. & Ott, S. R. 2011. Epigenetic remodelling of brain, body and behaviour during phase change in locusts. **Neural systems & circuits** 1(1): 1-9.
- Bustamante, W. 2018. ***Schistocerca cancellata***. 1 fotografia. Disponível em: <https://www.ecoregistros.org/site_br/imagen.php?id=250209>. Acesso em: 13 mar. 2023.
- Bland, R. G. 1991. Mating behaviour of *Phaulacridium vittatum* Sjöstedt (Orthoptera: Acrididae) 1. **Australian Journal of Entomology** 30(3): 221-229.
- Brader, L., Djibo, H., Faye, F. G., Ghaout, S., Lazar, M., Luzietoso, P. N., & Babah, M. O. 2005. **Towards a more effective response to Desert Locusts and their impacts on food insecurity, livelihoods and poverty**. Independent Multilateral Evaluation of the 2003–2005 Desert Locust Campaign, FAO, Rome, Italy. 86p.
- Buj, A. B. 1995. International experimentation and control of the locust plague. Africa in the first half of the 20th century. **Nature et environnement** 3: 93-105.

- Cook, S. M., Khan, Z. R. & Pickett, J. A. 2007. The use of push–pull strategies in integrated pest management. **Annual Review of Entomology** **52**: 375–400.
- Chen, D., Hou, L., Wei, J., Guo, S., Cui, W., Yang, P. & Wang, X. 2022. Aggregation pheromone 4-vinylanisole promotes the synchrony of sexual maturation in female locusts. **Elife** **11**: 1-19.
- Cigliano, M.M., H. Braun, D.C. Eades & D. Otte. 2023. **Orthoptera Species File. Version 5.0/5.0**. Disponível em: <<http://Orthoptera.SpeciesFile.org>>. Acesso em: 28 de janeiro de 2023.
- Clark, D. P. 1967. A population study of *Phaulacridium vittatum* Sjost (Acrididae). **Australian Journal of Zoology** **15**(4): 799-872.
- Craft, S. 2022. [Sem título]. 1 fotografia. Disponível em: <<https://agrifetoday.tamu.edu/2022/08/24/study-identifies-sex-adapted-color-change-gene-in-locusts/>>. Acesso em: 30 nov. 2022.
- Cressman, K. 2016. Desert locust. **Biological and environmental hazards, risks, and disasters**, p. 87-105.
- Dhanyakumar, O.; Srinivasan, R.; Mohan, M.; Venkatesan, T.; Murali Mohan, K.; Nagesha, N. & Sotelo-Cardona, P. 2020. Effect of pheromone-mediated mating disruption on pest population density of *Maruca vitrata* (Fabricius)(Crambidae: Lepidoptera). **Insects** **11**(9): 558.
- D'Herculais, J. K. 1905. **Invasions des acridiens (vulgo sauterelles) en Algérie**. Alger, Impr. Franceschi. 752p.
- Díaz-Sánchez, Á. A. Barrientos-Lozano, L., Almaguer-Sierra, P., & Blanco-Macías, F. 2015. Chromatism and morphometrics of nymphs of the Central American locust (*Schistocerca piceifrons piceifrons* Walker, 1870) in South Tamaulipas, México. **Acta zoológica mexicana** **31**(2): 298-305.
- Diniz, F. 2016. **Feromônios para controle de pragas agrícolas: solução sustentável é um dos destaques da Embrapa na Expointer 2016 - até 04/09, em Esteio, RS**. In: EMBRAPA. Disponível em: <<https://www.embrapa.br/busca-de-noticias/-/noticia/15313240/feromonios-para-controle-de-pragas-agricolas-solucao-sustentavel-e-um-dos-destaques-da-embrapa-na-expointer-2016---ate-0409-em-esteio-rs>>. Acesso em: 30 set. 2021.
- Drury, D. 1773. 1 Illustrations of Natural History, Wherein are exhibited Upwards of Two Hundred and Twenty Figures of Exotic Insects London.
- Eberhard, W. G. 2009. Postcopulatory sexual selection: Darwin's omission and its consequences. **Proceedings of the National Academy of Sciences** **106**: 10025-10032.
- El-Ghany, N. M. A. 2019. Semiochemicals for controlling insect pests. **Journal of Plant Protection Research**, **59**(1).
- El-Ghany, A. & Nesreen M. 2020. **Pheromones and chemical communication in insects**. In: Kontogiannatos, D.; Kourti, A. & Mendes, K. F. Pests, Weeds and Diseases in Agricultural Crop and Animal Husbandry Production. London, IntechOpen, 12p.

- FDACS - Florida Department of Agriculture and Consumer Services. 1992. **39th Biennial Report. Florida Department of Agriculture and Consumer Services Division of Plant Industry**. In: Gainesville, FL, 1992.
- Fountain, M. T., Deakin, G., Farman, D., Hall, D., Jay, C., Shaw, B. & Walker, A. 2021. An effective 'push-pull' control strategy for European tarnished plant bug, *Lygus rugulipennis* (Heteroptera: Miridae), in strawberry using synthetic semiochemicals. **Pest Management Science** **77**(6): 2747-2755.
- Forskal, P. 1775. *Descriptiones Animalium Avium, Amphibiorum, Piscium, Insectorum, Vermium; quae in Itinere Orientali observati Petrus Forskal. Prof. Haun. Post mortem Acutoris edita Carsten Nieburhr. Hauniae. 164 pp.*
- Fürstenau, B. 2011. **Comunicación química intraespecífica de *Coroebus spp.* (Coleoptera: Buprestidae) y *Dociostaurus maroccanus* (Orthoptera: Acrididae), dos insectos plaga de la Península Ibérica**. Tese (Doutorado de Fisiologia) - Universitat de Barcelona, Barcelona, Catalunya. 236p.
- Fürstenau, B. Muñoz, L., Coca-Abia, M. M., Rosell, G., Guerrero, A., & Quero, C. 2014. Caracterización y actividad de un posible componente de la feromona sexual de la langosta mediterránea *Dociostaurus maroccanus*. **Phytoma España: La revista profesional de sanidad vegetal** (264): 32-39.
- Fürstenau, B. Muñoz, L., Coca-Abia, M., Rosell, G., Guerrero, A., & Quero, C. 2013. Phytal: A candidate sex pheromone component of the Moroccan locust *Dociostaurus maroccanus*. **ChemBioChem** **14**(12): 1450-1459.
- Fuzeau-Braesch, S. Genin, E., Jullien, R., Knowles, E., & Papin, C. 1988. Composition and role of volatile substances in atmosphere surrounding two gregarious locusts, *Locusta migratoria* and *Schistocerca gregaria*. **Journal of chemical ecology** **14**(3): 1023-1033.
- Gallo, D.; Nakano, O.; Neto, S. S. 2002. **Manual de Entomología Agrícola**. Entomología agrícola. 3ª ed., Piracicaba: FEALQ. 920p.
- Guo, X.; Yu, Q.; Chen, D.; Wei, J.; Yang, P.; Yu, J.; ... & Kang, L. 2020. 4-Vinylanisole is an aggregation pheromone in locusts. **Nature** **584**(7822): 584-588.
- Gupta, A. 1961. A critical review of the studies on the so-called stink or repugnatorial glands of Heteroptera with further comments. **Canadian Entomologist** **93**: 482-486.
- Harvey, A. W. 1980. A reclassification of the *Schistocerca americana* complex (Orthoptera: Acrididae). **Acrida** **10**: 61-77.
- Harvey, A. W. 1983. *Schistocerca piceifrons* (Walker)(Orthoptera: Acrididae), the swarming locust of tropical America: a review. **Bulletin of Entomological Research** **73**(2): 171-184.
- Hassanali, A. & Bashir, M. O. 1999. Insights for the management of different locust species from new findings on the chemical ecology of the desert locust. **International Journal of Tropical Insect Science** **19**: 369-376.
- Hawkes, F.; Rzepka, J. & Gontrand, G. 1987. The scent glands of the male South American locust *Schistocerca cancellata*, an electron microscope study. **Tissue and Cell** **19**(5): 687-703.

- Hölldobler, B. 1971. Sex pheromone in the ant *Xenomyrmex floridanus*. **Journal of Insect Physiology** **17**(8), 1497-1499.
- Hunter, D. M. & Cosenzo, E. L. 1990. The origin of plagues and recent outbreaks of the South American locust, *Schistocerca gregaria* (Orthoptera: Acrididae) in Argentina. **Bulletin of Entomological Research** **80**: 295-300.
- Hunter-Jones, P. 1961. **Rearing and breeding locusts in the laboratory**. Centre for Overseas Pest Research Publication, London.
- Ingrisch, S. & Rentz, D. C. F. 2009. **Orthoptera: grasshoppers, locusts, katydids, crickets**. Encyclopedia of insects, Academic Press 2nd ed.: 11p.
- Jago, N. D. 1998. The world-wide magnitude of Orthoptera as pests. **Journal of Orthoptera Research**: 117-124.
- Jallow, M. F.; Dahab, A. A.; Albaho, M. S.; Devi, V. Y.; Jacob, J. & Al-Saeed, O. 2020. Efficacy of mating disruption compared with chemical insecticides for controlling *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) in Kuwait. **Applied entomology and zoology** **55**: 213-221.
- Jones, T. M. & Hamilton, J. G. C. 1998. A role for pheromones in mate choice in a lekking sandfly. **Animal behaviour** **56**(4): 891-898.
- Karlson, P. & Butenandt, A. 1959. Pheromones (ectohormones) in insects. **Annual review of entomology** **4**(1): 39-58.
- Kiju, P., Wanner, K. W. & Reddy, G. V. P. 2022. Field Efficacy of Pea Leaf Weevil Aggregation Pheromone Combined With Contact Insecticide as an Attract-and-Kill Method, 2020. **Arthropod Management Tests**, 47(1): tsac053.
- Kontogiannatos, D.; Kourti, A. & Mendes, K. F. (ed.). 2020. **Pests, Weeds and Diseases in Agricultural Crop and Animal Husbandry Production**. BoD—Books on Demand. Disponível em: <https://books.google.com.br/books?hl=pt-BR&lr=&id=K6ltEAAAQBAJ&oi=fnd&pg=PP12&dq=Pests,+Weeds+and+Diseases+in+Agricultural+Crop+and+Animal+Husbandry+Production.+&ots=_I23L5By2v&sig=QCqmUA30MD03z2e3z6d8_hj51F8#v=onepage&q=Pests%2C%20Weeds%20and%20Diseases%20in%20Agricultural%20Crop%20and%20Animal%20Husbandry%20Production.&f=false>. Acesso em: 23 dez. 2022.
- Kuiter, R. H. 2010. **Wingless Grasshopper, *Phaulacridium vittatum***. 1 fotografia. Disponível em: <<https://collections.museumsvictoria.com.au/species/8590>>. Acesso em: 29 jan. 2023.
- Latchininsky, A. V. 1998. Moroccan locust *Dociostaurus maroccanus* (Thunberg, 1815): A faunistic rarity or an important economic pest? **Journal of Insect Conservation** **2**(3): 167–178.
- Lecoq, M. 1991. **Gafanhotos do Brasil: natureza do problema e bibliografia**. Montpellier: Cirad/Prifas. 157p.
- Lecoq, M. 2001. Recent progress in Desert and Migratory Locust management in Africa. Are preventative actions possible? **Journal of Orthoptera Research** **10**(2): 277-291.

- Lecoq, M. & Magalhaes, B. P. 2007. **Bioinseticidas e gafanhotos-praga**. Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, DF: Brasília; Montpellier: Cirad. 123 p.
- Lecoq, M & Zhang, L. 2019. **Encyclopedia of pest Orthoptera of the world**. Zhongguo nong ye da xue chu ban she.
- Lockwood J. A.; Kemp, W. A. & Onsager, J. A. 1988. Long-term, large-scale effects of insecticidal control on rangeland grasshopper populations (Orthoptera: Acrididae). **Journal of Economic Entomology** **81**(5): 1258–1264.
- Lockwood, J. A. 1993. Environmental issues involved in biological control of rangeland grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) with exotic agents. **Environmental Entomology** **22**(3): 503-518.
- Ma, C. Yang, P., Jiang, F., CHAPUIS, M. P., Shali, Y., Sword, G. A., & Kang, L. E. 2012. Mitochondrial genomes reveal the global phylogeography and dispersal routes of the migratory locust. **Molecular Ecology** **21**(17): 4344-4358.
- Ma, Z. Guo, X., Lei, H., Li, T., Hao, S., & Kang, L. 2015. Octopamine and tyramine respectively regulate attractive and repulsive behavior in locust phase changes. **Scientific Reports** **5**(1): 1-11.
- Mahamat, H.; Hassanali, A. & Odongo, H. 2000. The role of different components of the pheromone emission of mature males of the desert locust, *Schistocerca gregaria* (Forskål) (Orthoptera: Acrididae) in accelerating maturation of immature adults. **International Journal of Tropical Insect Science** **20**(1): 1-5.
- Moreira, M. A. B.; Zarbin, P. H. G. & Coracini, M. D. A. 2005. Feromônios associados aos coleópteros-praga de produtos armazenados. **Química nova** **28**: 472-477.
- Nunes-Gutjahr, A. L. 2009. **Os gafanhotos Acridoidea**. In: Pedro L. B. Lisboa. (Org.). Caxiuana: desafios para a conservação de uma Floresta Nacional na Amazônia. 1ed. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi, v. 3, 9p.
- Njagi, P. G. N. Torto, B., Obeng-Ofori, D., & Hassanali, A. 1996. Phase-independent responses to phase-specific aggregation pheromone in adult desert locusts, *Schistocerca gregaria* (Orthoptera: Acrididae). **Physiological Entomology** **21**(2): 131-137.
- Pener, M. P. & Simpson, S. J. 2009. Locust phase polyphenism: an update. **Advances in insect physiology** **36**: 1-272.
- Pereira, L. G. B. 2007. **Feromônios: uma alternativa no controle de insetos praga**. Minas Gerais: CETEC. 19p.
- Quinn, M. A.; Foster, R. N.; Cushing, W. J.; Hirsch, D. C.; Winks, K. & Reuter, K. C. 2000. **The North Dakota Grasshopper Integrated Pest Management Demonstration Project**. United States Department of Agriculture, Washington. Technical Bulletin 1891.
- Rehn, J. A. G. 1906. Notes on South American grasshoppers of the subfamily Acridinae (Acrididae) with descriptions of new genera and species. **Proceedings of the United States National Museum** **30**, 371–391.

- Riede, K. 1987. A comparative study of mating behaviour in some neotropical grasshoppers (Acridoidea). **Ethology** **76**(4): 265-296.
- Roberts, H. R. & Carbonell, C. S. 1992. Revision of the Genera *Agriacris* Walker, 1870 and *Staleochlora* nov. (Orthoptera, Romaleidae). **Journal of Orthoptera Research**: 75-106.
- Roy, J. 2001. Histoire d'un siècle de lutte anti-acridienne en Afrique: contributions de la France. **Histoire d'un siècle de lutte anti-acridienne en Afrique**, p. 1-294.
- Seidelmann, K.; Weinert, H. & Ferenz, H. J. 2003. Wings and legs are production sites for the desert locust courtship-inhibiting pheromone, phenylacetone nitrile. **J. Insect Physiology** **49**: 1125–1133.
- Shorey, H. H. 1974. Environmental and physiological control of insect sex pheromone behavior. **Frontiers of biology** **32**, p. 62-80.
- Sieglauff, D. H.; Pereira, R. M. & Capinera, J. L. 1998. Microbial control of *Schistocerca americana* (Orthoptera: Acrididae) by *Metarhizium flavoviride* (Deuteromycotina): Instar dependent mortality and efficacy of ultra low volume application under greenhouse conditions. **Journal of economic entomology** **91**(1): 76-85.
- Silva, A. G. E. & Lima, A. M. C. 1968. **Quarto catálogo dos insetos que vivem nas plantas do Brasil, seus parasitos e predadores; insetos, hospedeiros e inimigos naturais**. Rio de Janeiro: Ministério da Agricultura, Laboratório Central de Patologia Vegetal. 265p.
- Song, H. 2011. Density-dependent phase polyphenism in nonmodel locusts: a minireview. **Psyche** **2011**: 1-16.
- Sperber, C. F.; Mews, C. M.; Lhano, M. G.; Chamorro, J. & Mesa, A. 2012. Orthoptera Olivier. In: Rafael, J. A.; Melo, G. A. R.; Carvalho, C. J. B. De; Casari, S. A. & Constantino, R. (ed.). **Insetos do Brasil: diversidade e taxonomia**. Ribeirão Preto: Holos Editora, 16p.
- Stahr, C.; Seidelmann, K. 2016. Individual pheromone signature in males: prerequisite for pheromone-mediated mate assessment in the central American locust, *Schistocerca piceifrons*. **Journal of chemical ecology** **42**(12): 1304-1313.
- Stahr, C.; Svatoš, A.; Seidelmann, K. 2013. Chemical identification, emission pattern and function of male-specific pheromones released by a rarely swarming locust, *Schistocerca americana*. **Journal of chemical ecology** **39**(1): 15-27.
- Stige, L. C. Chan, K. S., Zhang, Z., Frank, D., & Stenseth, N. C. 2007. Thousand-year-long Chinese time series reveals climatic forcing of decadal locust dynamics. **Proceedings of the National Academy of Sciences** **104**(41): 16188-16193.
- Torto, B. Obeng-Ofori, D., Njagi, P. G., Hassanali, A., & Amiani, H. 1994. Aggregation pheromone system of adult gregarious desert locust *Schistocerca gregaria* (Forsk.). **Journal of Chemical Ecology** **20**(7): 1749-1762.
- Tumlinson, J. H.; Moser, J. C., Silverstein, R. M., Brownlee, R. G., & Ruth, J. M. 1972. A volatile pheromone of the leaf-cutting ant, *Atta texana*. **J. Insect Physiology** (18): 809-814.

- Uvarov, B. P.; Zolotarevsky, B. N. 1929. Phases of locusts and their interrelations. **Bulletin of Entomological Research** **20**(3): 261-265.
- Walker, F. 1870. 3 Catalogue of the Specimens of Dermaptera Saltatoria in the Collection of the British Museum London. p. 425-604.
- Wei, J.; Shao, W.; Wang, X.; Ge, J.; Chen, X.; Yu, D., & Kang, L. 2017. Composition and emission dynamics of migratory locust volatiles in response to changes in developmental stages and population density. **Insect science** **24**(1): 60-72.
- Whitman, D. W. 1982. Grasshopper sexual pheromone: a component of the defensive secretion in *Taeniopoda eques*. **Physiological Entomology** **7**(1): 111-115.
- Whitman, D. W. 1986. Laboratory biology of *Taeniopoda eques* (Orthoptera: Acrididae). **Journal of Entomological Science** **21**(1): 87-93.
- Zarbin, P. H., Rodrigues, M. A. & Lima, E. R. 2009. Feromônios de insetos: tecnologia e desafios para uma agricultura competitiva no Brasil. **Química Nova** **32**: 722-731.

3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Belovsky, G. E.; Joern, A. & Lockwood, J. 2000a. VII. Grasshoppers—plus and minus: The grasshopper problem on a regional basis and a look at beneficial effects of grasshoppers. In: Cunningham, G. L. & Sampson, M. W. (ed.). Grasshopper integrated pest management user handbook. United States Department of Agriculture (USDA), 1996. p. 5. Disponível em: <<https://www.ars.usda.gov/ARUserFiles/30320505/grasshopper/Extras/PDFs/IPM%20Handbook/VIII16.pdf>>. Acesso em: 21 jan. 2023.

Belovsky, G. E.; Brusven, M. A., Fielding, D. J., & Manske, L. 2000b. Grasshopper habitat manipulation. In: Cunningham, G. L. & Sampson, M. W. (ed.). Grasshopper integrated pest management user handbook. United States Department of Agriculture (USDA), 1996. p. 10.

Barr, D. B., & Needham, L. L. 2002. Analytical methods for biological monitoring of exposure to pesticides: a review. **Journal of Chromatography B** 778(1-2): 5-29.

Buj, A. B. 1995. International experimentation and control of the locust plague. Africa in the first half of the 20th century. *Nature et environnement* 3: 93-105.

Cigliano, M.M., H. Braun, D.C. Eades & D. Otte. 2023. **Orthoptera Species File. Version 5.0/5.0.** Disponível em: Acesso em: 28 de janeiro de 2023.

El-Ghany, N. M. A. 2019. Semiochemicals for controlling insect pests. **Journal of Plant Protection Research** 59(1).

El-Ghany, A. & Nesreen M. 2020. Pheromones and chemical communication in insects. In:

Kontogiannatos, D.; Kourti, A. & Mendes, K. F. **Pests, Weeds and Diseases in Agricultural Crop and Animal Husbandry Production.** London, IntechOpen, 12p.

Gallo, D.; Nakano, O.; Neto, S. S. 2002. **Manual de Entomologia Agrícola.** Entomologia agrícola. 3º ed., Piracicaba: FEALQ. 920p.

Hassanali, A. & Bashir, M. O. 1999. Insights for the management of different locust species from new findings on the chemical ecology of the desert locust. **International Journal of Tropical Insect Science** 19: 369-376.

Ingrisch, S. & Rentz, D. C. F. 2009. **Orthoptera: grasshoppers, locusts, katydids, crickets.** Encyclopedia of insects, Academic Press 2nd ed.: 11p.

Jago, N. D. 1998. The world-wide magnitude of Orthoptera as pests. **Journal of Orthoptera Research:** 117-124.

Lecoq, M. 2001. Recent progress in Desert and Migratory Locust management in Africa. Are preventative actions possible? **Journal of Orthoptera Research** 10(2): 277-291.

Lockwood J. A.; Kemp, W. A. & Onsager, J. A. 1988. Long-term, large-scale effects of insecticidal control on rangeland grasshopper populations (Orthoptera: Acrididae). **Journal of Economic Entomology** **81**(5): 1258–1264

Rentz, D. C. Orthoptera. 2012. In: Werger, M. J. A.; Van Bruggen, A. C. (ed.). **Biogeography and ecology of southern Africa**. Springer Science & Business Media. Disponível em: <[https://books.google.com.br/books?hl=pt-BR&lr=&id=1rP1CAAAQBAJ&oi=fnd&pg=PR7&dq=.\)+Biogeography+and+ecology+of+southern+Africa.+Springer+Science+%26+Business+Media.&ots=yx5_QSyh_0&sig=HLf8vrgviMp_UQ0xzhnYvID DhgQ#v=onepage&q=.\)%20Biogeography%20and%20ecology%20of%20southern%20Africa.%20Springer%20Science%20%26%20Business%20Media.&f=false](https://books.google.com.br/books?hl=pt-BR&lr=&id=1rP1CAAAQBAJ&oi=fnd&pg=PR7&dq=.)+Biogeography+and+ecology+of+southern+Africa.+Springer+Science+%26+Business+Media.&ots=yx5_QSyh_0&sig=HLf8vrgviMp_UQ0xzhnYvID DhgQ#v=onepage&q=.)%20Biogeography%20and%20ecology%20of%20southern%20Africa.%20Springer%20Science%20%26%20Business%20Media.&f=false)>. Acesso em: 02 fev. 2023.

Roy, J. 2001. Histoire d'un siècle de lutte anti-acridienne en Afrique: contributions de la France. **Histoire d'un siècle de lutte anti-acridienne en Afrique**, p. 1-294.

Shorey, H. H. 1974. Environmental and physiological control of insect sex pheromone behavior. **Frontiers of biology** **32**, p. 62-80.

Sperber, C. F.; Mews, C. M.; Lhano, M. G.; Chamorro, J. & Mesa, A. 2012. Orthoptera Olivier. In: Rafael, J. A.; Melo, G. A. R.; Carvalho, C. J. B. De; Casari, S. A. & Constantino, R. (ed.). **Insetos do Brasil: diversidade e taxonomia**. Ribeirão Preto: Holos Editora, 16p.

Uvarov, B. P.; Zolotarevsky, B. N. 1929. Phases of locusts and their interrelations. **Bulletin of Entomological Research** **20**(3): 261-265.

Zarbin, P. H., Rodrigues, M. A. & Lima, E. R. 2009. Feromônios de insetos: tecnologia e desafios para uma agricultura competitiva no Brasil. **Química Nova** **32**: 722-731.