Repositório Institucional UNESP

RESSALVA

Atendendo solicitação da autora, o texto completo deste documento será disponibilizado somente a partir de 27/08/2027.

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS – RIO CLARO

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGIA CELULAR, MOLECULAR E MICROBIOLOGIA)

Evolução genômica e caracterização dos DNAs repetitivos: diversidade e organização em cariótipos conservados de mariposas Noctuidae

ANA ELISA GASPAROTTO DA SILVA

Rio Claro – SP
2026

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS – RIO CLARO

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGIA CELULAR, MOLECULAR E MICROBIOLOGIA)

Evolução genômica e caracterização dos DNAs repetitivos: diversidade e organização em cariótipos conservados de mariposas Noctuidae

ANA ELISA GASPAROTTO DA SILVA

Tese apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutora em Ciências Biológicas (Biologia Celular, Molecular e Microbiologia)

Orientador: Dr. Diogo C. Cabral de Mello

Coorientador: Dr. Pablo Mora Ruiz

Rio Claro – SP

2026

G249e

Gasparotto da Silva, Ana Elisa
Evolução genômica e caracterização dos DNAs repetitivos: diversidade e organização em cariótipos conservados de mariposas Noctuidae / Ana Elisa Gasparotto da Silva. -- Rio Claro, 2026
122 p. : il., tabs., fotos

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, Rio Claro
Orientador: Diogo Cavalcanti Cabral de Mello
Coorientador: Pablo Mora Ruiz

1. Lepidoptera. 2. espécies-pragas. 3. citogenética. 4. DNAs repetitivos. 5. organização genômica. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Dados fornecidos pelo autor(a).

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

Câmpus de Rio Claro

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE: Evolução genômica e caracterização dos DNAs repetitivos: diversidade e organização em cariótipos conservados de mariposas Noctuidae

AUTORA: ANA ELISA GASPAROTTO DA SILVA
ORIENTADOR: DIOGO CAVALCANTI CABRAL DE MELLO
COORIENTADOR: PABLO MORA RUIZ

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Doutora em Ciências Biológicas (Biologia Celular, Molecular e Microbiologia), área: Estrutura, Função e Produção de Biomoléculas pela Comissão Examinadora:

gov.br Documento assinado digitalmente
DIOGO CAVALCANTI CABRAL DE MELLO
Data: 01/09/2026 08:23:43-0300
Verifique em https://validar.iti.gov.br

Prof. Dr. DIOGO CAVALCANTI CABRAL DE MELLO (Participaçao Presencial)
Departamento de Biologia Geral E Aplicada / UNESP / Câmpus de Rio Claro - IB

Prof. Dr. PEDRO LORITE MARTÍNEZ (Participaçao Virtual)
Departamento de Biologia Experimental - Genética / Universidad de Jaén

LORITE MARTINEZ PEDRO - 26476521W
Firmado digitalmente por LORITE MARTINEZ PEDRO - 26476521W
Fecha: 2026.08.30 11:17:09 +02'00'

Prof. Dr. SEBASTIÁN PITA MIMBACAS (Participaçao Virtual)
Faculdad de Ciências / Universidad de la República

tuid FIRMA DIGITAL
Sebastián Pita Mimbacas

Prof. Dr. JOSÉ MANUEL RICO PORRAS (Participaçao Presencial)
Pós Doutorando - Departamento de Biologia Geral e Aplicada / UNESP - Instituto de Biociências - RC

RICO PORRAS JOSE MANUEL - 77374692R
Firmado digitalmente por RICO PORRAS JOSE MANUEL - 77374692R
Fecha: 2026.08.28 17:04:05 -03'00'

Rio Claro, 27 de agosto de 2026.

“The love for all living creatures is the most noble attribute of man”

Charles Darwin

Agradecimentos

Ao chegar ao final desta caminhada, fica o meu agradecimento por tudo o que aprendi e, principalmente, por aqueles que estiveram ao meu lado durante esse percurso. Esta conquista carrega um pouco de cada pessoa que fez parte dela.

Ao meu orientador, Diogo C. Cabral-de-Mello, agradeço imensamente pela confiança depositada em mim ao longo desses anos. Obrigada por sua orientação, pelos ensinamentos e por me proporcionar novos aprendizados na citogenética de Lepidoptera. Agradeço pela paciência e dedicação, por solver minhas dúvidas, sua disponibilidade em me ajudar foram fundamentais para concretização deste trabalho e para meu crescimento como pesquisadora.

Agradeço ao Professor Pedro Lorite, por me receber em seu laboratório na Universidad de Jaén, por sua orientação e pela oportunidade de novos aprendizados durante minha estadia. Ao Pablo e Josema, agradeço pela parceria no trabalho e, principalmente, pela amizade que construímos. Estendo meu agradecimento de forma especial à Isa e à Eva, pelo acolhimento e cuidado que tiveram comigo durante meu tempo na Espanha. Vocês fizeram com que essa experiência fosse mais leve e cheia de ótimas lembranças.

Agradeço aos amigos do grupo Insect Cytogenomics Group, principalmente minhas queridas amigas Ana Beatriz, Rhavenna e Vavá por todas risadas, fofocas e momentos compartilhados, tornando essa caminhada mais leve e enriquecedora. Obrigada por sempre me apoiarem e estarem presentes. E um agradecimento especial, a nossa agregada, Tati, pelo carinho e amizade que construímos.

À minha família, em especial ao meu pai, Luis Carlos, por ser meu exemplo de dedicação, força e perseverança. Obrigada por nunca medir esforços para apoiar as minhas escolhas. À minha mãe, Rosângela, por ser meu acolhimento, por compreender minhas inseguranças e sempre encontrar uma forma de me trazer tranquilidade. Ao meu irmão, Fernando, pela irmandade, pelos conselhos e por estar presente ao longo de toda essa caminhada, e à minha cunhada Julia por torcer por mim e celebrar comigo cada etapa, compartilhando minhas alegrias. Se hoje chego até aqui, é também porque tive em vocês a liberdade para escolher meu caminho, a confiança para percorrê-lo e o apoio necessário para não desistir diante das dificuldades. Esta conquista devo a vocês.

Finalmente, agradeço ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Celular, Molecular e Microbiologia, no Instituto de Biociências da UNESP – campus Rio Claro/SP.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001

RESUMO

Noctuidae é uma das famílias de mariposas mais diversas e inclui importantes pragas agrícolas altamente polífagas, responsáveis por perdas econômicas no mundo todo. Apesar de sua grande relevância, as características genômicas básicas do grupo permanecem pouco conhecidas. Neste estudo, caracterizamos a organização cromossômica e genômica dos DNAs repetitivos em oito espécies de noctuídeos (*Acyclania tenebrosa*, *Agrotis ipsilon*, *Anticarsia gemmatalis*, *Chrysodeixis includens*, *Helicoverpa armigera*, *Helicoverpa zea*, *Rachiplusia nu* e *Spodoptera frugiperda*) por meio de uma abordagem integrada de sequenciamento genômico de baixa cobertura, análises bioinformáticas e citogenética. Todas as espécies apresentaram cariótipo conservado (2n = 62). A heterocromatina esteve ausente na maioria das espécies, exceto em *A. tenebrosa* e *A. ipsilon*, onde foi observada como blocos dispersos em toda extensão cromossômica e nas regiões terminais, respectivamente. O mapeamento de DNA ribossomal (DNAr) 18S por FISH revelou um bivalente com um cluster intersticial na maioria das espécies, enquanto *H. armigera* e *H. zea* apresentaram um cluster terminal. Em *A. tenebrosa*, foram identificados três bivalentes com sinais terminais. As análises comparativas do repetoma evidenciaram ampla variação na diversidade e abundância de DNA repetitivos. As espécies *C. includens*, *H. armigera*, *H. zea*, *R. nu* e *S. frugiperda* apresentaram entre 7 e 12 famílias de DNAs satélites (DNAsat), representando de 0,41 a 1,68% de seus genomas. *Anticarisa gemmatalis* apresentou três famílias (0,04%), enquanto *A. ipsilon* apresentou 18 famílias (2,34%). *Acyclania tenebrosa* apresentou o maior conteúdo de DNAsat (14%), distribuído em seis famílias. Os elementos transponíveis (TEs) constituíram a fração mais abundante do DNA repetitivo, representando entre 10,96 e 32,31% dos genomas, exceto em *A. tenebrosa*, na qual representaram aproximadamente 54%. Os LINEs foram a classe mais abundante na maioria das espécies, enquanto em *A. gemmatalis* predominou a classe Helitron. O mapeamento cromossômico dos DNAs repetitivos revelou sinais dispersos, agrupamentos localizados ou ausência de sinais, evidenciando diferenças em sua organização. Nossos resultados demonstram que, apesar da conservação do cariótipo em Noctuidae, os DNAs repetitivos apresentam notável diversidade interespecífica e constituem um componente dinâmico de seus genomas, ampliando o conhecimento sobre a organização genômica e a evolução cromossômica em Lepidoptera.

Palavras-chave: Lepidoptera, citogenética, DNA repetitivo, organização genômica

RESUMEN

Noctuidae es una de las familias de polillas más diversas e incluye importantes plagas agrícolas altamente polífagas, responsables de pérdidas económicas a nivel mundial. A pesar de su gran relevancia, las características genómicas básicas del grupo siguen siendo poco conocidas. En este estudio, caracterizamos la organización cromosómica y genómica de los ADN repetitivos en ocho especies de noctuidos (*Acyclania tenebrosa*, *Agrotis ipsilon*, *Anticarsia gemmatalis*, *Chrysodeixis includens*, *Helicoverpa armigera*, *Helicoverpa zea*, *Rachiplusia nu* y *Spodoptera frugiperda*) mediante un enfoque integrado de secuenciación genómica de baja cobertura, análisis bioinformáticos y citogenética. Todas las especies presentaron un cariotipo conservado (2n = 62). La heterocromatina estuvo ausente en la mayoría de las especies, excepto en *A. tenebrosa* y *A. ipsilon*, donde se observó como bloques dispersos a lo largo de toda la extensión cromosómica y en las regiones terminales, respectivamente. El mapeo del ADN ribosomal (ADNr) 18S mediante FISH reveló un bivalente con un clúster intersticial en la mayoría de las especies, mientras que *H. armigera* y *H. zea* presentaron un clúster terminal. En *A. tenebrosa*, se identificaron tres bivalentes con señales terminales. Los análisis comparativos del repetoma evidenciaron una amplia variación en la diversidad y abundancia de ADN repetitivo. Las especies *C. includens*, *H. armigera*, *H. zea*, *R. nu* y *S. frugiperda* presentaron entre 7 y 12 familias de ADN satélite (ADNsat), que representaron entre 0,41 y 1,68% de sus genomas. *Anticarsia gemmatalis* presentó tres familias (0,04%), mientras que *A. ipsilon* presentó 18 familias (2,34%). *Acyclania tenebrosa* presentó el mayor contenido de ADNsat (14%), distribuido en seis familias. Los elementos transponibles (TEs) constituyeron la fracción más abundante del ADN repetitivo, representando entre 10,96 y 32,31% de los genomas, excepto en *A. tenebrosa*, donde representaron aproximadamente el 54%. Los LINEs fueron la clase más abundante en la mayoría de las especies, mientras que en *A. gemmatalis* predominó la clase Helitron. El mapeo cromosómico de los ADN repetitivos reveló señales dispersas, agrupamientos localizados o ausencia de señales, evidenciando diferencias en su organización. Nuestros resultados demuestran que, a pesar de la conservación del cariotipo en Noctuidae, los ADN repetitivos presentan una notable diversidad interespecífica y constituyen un componente dinámico de sus genomas, ampliando el conocimiento sobre la organización genómica y la evolución cromosómica en Lepidoptera.

Palabras-clave: Lepidoptera, citogenética, ADN repetitivo, organización genómica

ABSTRACT

Noctuidae is one of the most diverse moth families and includes important highly polyphagous agricultural pests responsible for economic losses worldwide. Despite its great relevance, the basic genomic characteristics of the group remain poorly understood. In this study, we characterized the chromosomal and genomic organization of repetitive DNAs in eight noctuid species (*Acyclania tenebrosa*, *Agrotis ipsilon*, *Anticarsia gemmatalis*, *Chrysodeixis includens*, *Helicoverpa armigera*, *Helicoverpa zea*, *Rachiplusia nu*, and *Spodoptera frugiperda*) using an integrated approach combining low-coverage genomic sequencing, bioinformatic analyses, and cytogenetics. All species presented a conserved karyotype (2n = 62). Heterochromatin was absent in most species, except in *A. tenebrosa* and *A. ipsilon*, where it was observed as dispersed blocks throughout the chromosomes and in terminal regions, respectively. FISH mapping of 18S ribosomal DNA (rDNA) revealed one bivalent with an interstitial cluster in most species, whereas *H. armigera* and *H. zea* presented a terminal cluster. In *A. tenebrosa*, three bivalents with terminal signals were identified. Comparative repeatome analyses revealed wide variation in the diversity and abundance of repetitive DNA. The species *C. includens*, *H. armigera*, *H. zea*, *R. nu*, and *S. frugiperda* presented between 7 and 12 satellite DNA (satDNA) families, representing 0.41–1.68% of their genomes. *Anticarsia gemmatalis* presented three families (0.04%), whereas *A. ipsilon* presented 18 families (2.34%). *Acyclania tenebrosa* showed the highest satDNA content (14%), distributed across six families. Transposable elements (TEs) constituted the most abundant fraction of repetitive DNA, representing 10.96–32.31% of the genomes, except in *A. tenebrosa*, where they represented approximately 54%. LINEs were the most abundant class in most species, whereas the Helitron class predominated in *A. gemmatalis*. Chromosomal mapping of repetitive DNAs revealed dispersed signals, localized clusters, or absence of signals, highlighting differences in their organization. Our results demonstrate that, despite karyotype conservation in Noctuidae, repetitive DNAs exhibit remarkable interspecific diversity and constitute a dynamic component of their genomes, expanding our knowledge of genomic organization and chromosomal evolution in Lepidoptera.

Key-words: Lepidoptera, cytogenetics, repetitive DNA, genome organization

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO **7**

O Papel dos DNAs Repetitivos na Estrutura e Evolução dos Genomas 7

Diversidade Cromossômica e Organização Genômica em Lepidoptera 10

Noctuidae: Diversidade e Relevância 14

OBJETIVOS **17**

Geral 17

Específicos 17

MATERIAIS E MÉTODOS, RESULTADOS E DISCUSSÃO **18**

CAPÍTULOS **19**

CAPÍTULO 1: Repeat-associated heterochromatin expansion in *Acyclania tenebrosa,* a noctuid with one of the largest lepidopteran genomes **19**

Artigo publicado na BMC Genomics 20

CAPÍTULO 2: Insights into genome evolution and repetitive DNA characterization: uncovering divergent patterns in conserved karyotypes of Noctuidae moths **37**

Abstract 38

Introduction 39

Material and Methods 42

Results 46

Discussion 52

References 57

Figures 65

Tables 85

Supplementary Material 89

CONCLUSÃO **107**

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS **108**

1. INTRODUÇÃO

1.1. O Papel dos DNAs Repetitivos na Estrutura e Evolução dos Genomas

Os genomas eucarióticos, além das sequências com uma cópia única ou poucas cópias, são constituídos por uma fração substancial de DNAs repetitivos, que representam importantes componentes funcionais e organizacionais do genoma. Essas sequências apresentam variável grau de repetição, encontrando-se organizadas em tandem, sendo essa organização característica dos DNAs satélites (DNAsat), ou dispersos pelo genoma, como os elementos transponíveis (TEs) (Charlesworth *et al.* 1994; López-Flores e Garrido-Ramos 2012; Biscotti *et al.* 2015). Tanto os DNAsat quanto os TEs podem influenciar na estrutura e composição genômica ao estarem enriquecidos em regiões específicas dos cromossomos, favorecendo rearranjos e contribuindo para diversificação cromossômica (López-Flores e Garrido-Ramos 2012; Cabral-de-Mello e Palacios-Gimenez 2025).

Além disso, a diferenciação dos elementos repetitivos podem influenciar no isolamento de populações e consequentemente atuar no processo de especiação. Os DNAsat são sequências com alto grau de repetição e formam frequentemente grandes arranjos na heterocromatina, entretanto arranjos mais curtos tem sido encontrados na eucromatina, incluindo regiões próximas a genes (Garrido-Ramos 2017; Palacios-Gimenez *et al.* 2020; Louzada *et al.* 2020; Cabral-de-Mello *et al.* 2023; Rico-Porras *et al.* 2024). Em geral, os DNAsat consistem de uma sequência repetida diversas vezes, na qual o surgimento e fixação das diferentes famílias nas espécies dependem de mecanismos como a mutação seguida de evolução em concerto, que envolve a homogeneização dos monômeros (Plohl 2008; López-Flores e Garrido-Ramos 2012; Garrido-Ramos 2017). Adicionalmete, a expansão e diversificação de diferentes famílias de DNAsat compartilhadas entre espécies relacionadas pode estar associada a um conjunto ancestral

comum de DNAsat, que pode ser amplificado diferencialmente entre as espécies, sendo tal mecanismo explicado pela “Hipótese da Biblioteca”, a qual já foi comprovada tanto em insetos (Mravinac *et al.* 2002; Pons *et al.* 2004; Plohl *et al.* 2012; Ruiz-Ruano *et al.* 2016; Garrido-Ramos 2017) como em plantas (Navajas-Pérez *et al.* 2009; Quesada del Bosque *et al.* 2011). Ao contrário dos DNAsat, os TEs são caracteristicamente dispersos, e se diferem pela capacidade de alterar sua posição no genoma, podendo muitas vezes se duplicar durante o processo, tendo como resultado dessa diversificação contínua, uma grande variedade de estrutura e organização (Kidwell 2005; Bourque *et al.* 2018). A diversidade desses elementos são classificados em duas classes principais, dependendo de seus mecanismos de transposição, sendo os elementos de classe I conhecidos como retrotransposons, que dependem de um intermediário de RNA para se transpor, ou os elementos de classe II, que são os transposons de DNA, que se mobilizam através de transposição de cópias de DNA (Bourque *et al.* 2018; Hayward e Gilbert 2022).

Em termos de funcionalidade, os TEs podem afetar a expressão gênica, por meio de sua inserção em regiões codificadoras ou regulatórias de genes, causando efeitos deletérios pela modificação ou interrupção de um gene; e através de rearranjos genéticos, formando novos elementos regulatórios (Bourque *et al.* 2018; Serrato-Capuchina e Matute 2018). Para os DNAsat embora por muitos anos considerado como “DNA lixo” pela falta de conhcimento sobre funções específicas, está claro atualmente sua importância na organização do genoma, mantendo a estabilidade cromossômica e garantindo a segregação correta dos cromossomos durante a divisão celular, além de estarem associados na formação e manutenção da heterocromatina, na composição centromérica, como também no alongamento e replicação de telômeros (Plohl *et al.* 2012; Garrido-Ramos 2017; Thakur *et al.* 2021). Ademais, tem-se demonstrado que os DNAsat podem atuar como reguladores de expressão gênica (Louzada *et al.* 2020).

A ampla plasticidade dos DNAs repetitivos e sua rápida evolução faz com que os diferentes grupos de organismos possuam paisagens de repeatoma muito diversificada. Especialmente em insetos, sabe-se que os DNAs repetitivos são componentes fundamentais da estrutura, função e evolução genômica, contribuindo para a adaptação e especiação desses organismos (Cabral-de-Mello e Palacios-Gimenez 2025). Como em outros grupos, os repeatomas destes organismos são mutio variáveis. Por exemplo, os gafanhotos (Orthpotera) possuem genomas muito grandes com intenso acúmulo de TEs (Camacho *et al.* 2014; Palacio-Gimenez *et al.* 2020), enquanto outros grupos possuem genomas bastante pequenos com baixa quantidade de DNAs repetitivos, como documentado em Lepidoptera, com pouca abundância de DNAsat (Cabral-de-Mello *et al.* 2021; Gasparotto *et al.* 2022). Para os DNAsat, algumas espécies de insetos se destacam por grande abundância destes elementos, por exemplo, como observado no besouso *Tenebrio molitor* com cerca de 28% de seu genoma composto de DNAsat, sendo uma das famílias de DNAsat representada por 26.5% (Oppert *et al.* 2023); o hemiptera *Triatoma delpontei*, com mais de 50% de seu genoma composto por DNAsat (Mora *et al.* 2023); e a abelha sem ferrão *Melipona scutellaris* com 38.2% de seu genoma representado por uma família de DNAsat (Pereira *et al.* 2021). Os TEs em insetos, no geral são mais abundantes que os DNAsat e em algumas espécies foi descrito alta atividade dessas sequências (Cong *et al.* 2022), permitindo expansão desses repeats e consequentemente dos genomas, como observado na espécie de gafanhoto *Locusta migratoria*, com um tamanho genômico de ~6.5%, em que 60% do seu genoma é ocupado por estes elementos (Wang *et al.* 2014). Mesmo em espécies com genomas consideravelmente menores, os TEs podem ocupar uma grande proporção do genoma, como observado no besouro *Sitophilus oryzae*, que apresenta um genoma de apenas ~770 Mbp, com 72% do seu conteúdo constituído por TEs, resultado de sucessivos eventos de amplificação desses

elementos (Parisot *et al.* 2021). Em Lepidoptera, essa elevada contribuição também foi observada em *Hylesia metabus*, com um genoma de ~1,27 Gb e aproximadamente 64% é composto de TEs (Perrier *et al.* 2025). A nível intraespecífico na espécie de hemiptera, *Triatoma infestans*, o principal vetor da doença de Chagas, existe duas linhagens (Andina e Não-Andina) com diferenças significativas na distribuição de DNAsat, impulsionando a variação do tamanho genômico entre essas linhagens e promovendo a diversificação dessa espécie (Pita *et al.* 2017). Em borboletas do gênero *Erebia*, análises de DNAsat revelaram variação na organização dessas sequências entre populações, associada à diferenciação genética, a qual pode contribuir para incompatibilidades genéticas e isolamento reprodutivo (Cornet *et al.* 2023). Enquanto que, na mosca de fruta, *Drosophila miranda*, foi observado o acúmulo de TEs no cromossomo Y (Bachtrog *et al.* 2008), desempenhando papel significativo na diferenciação desse cromossomo. E, em *D. melanogaster*, foram documentados DNAsat curtos, variando de 7 pares de base (pb) ou menos, como o Dmel_sat2 (AAGAG) que apresenta apenas 5 pb (Lima e Ruiz-Ruano 2022).

1.2. Diversidade Cromossômica e Organização Genômica em Lepidoptera

A ordem Lepidoptera, que inclui mariposas e borboletas, está entre os grupos de insetos mais diversos e ricos em espécies, sendo a segunda entre as cinco ordens megadiversas, compreendendo cerca de 160.000 espécies descrtias (van Nieukerken *et al.* 2011). Além da notável diversidade de espécies, os lepidópteros destacam-se pela grande variedade cariótipica e organização genômica. O número cromossômico é alto (2n = 62), com o cariótipo formado por cromossomos holocêntricos, apresentando tamanho e forma uniformes (Robinson 1971). Os cromossomos holocêntricos são caracterizados pela ausência de centrômero, apresentando sua placa cinetocórica estendida ao longo de

todo cromossomo. Como consequência do cinetócoro difuso, estes cromossomos podem estabilizar alterações cromossômicas estruturais, favorecendo os rearranjos do cariótipo (Melters *et al.* 2012; Escudero *et al.* 2016; Mandrioli e Manicardi 2020). Embora a maioria das espécies apresentem o número haploide típico de n = 31, considerado ancestral em Lepidoptera (Robinson 1971; Traut *et al.* 2023), o cariótpo dessas espécies pode variar amplamente devido a rearranjos cromossômicos, como fissões e fusões, resultando em números cromossômicos altamente diversos, desde n = 5 até n = 229 (Brown *et al*. 2004; Šíchová *et al.* 2016; Wright *et al.* 2025). Essa variação é evidenciada em nível intraespecífico na espécie de borboleta *Leptidea sinapis*, na qual diferentes populações apresentam distintos números cromossômicos, variando de 2n = 56 –108 (Lukhtanov *et al.* 2011). Entre espécies, uma acentuada redução cromossômica é observada em mariposas do gênero *Diatraea*, com *D. postlineella* apresentando um número cromossômico 2n = 48, enquanto sua espécie-irmã, *D. saccharalis*, possui um cariótipo 2n = 33 nas fêmeas e 2n = 34 nos machos (Cabral-de-Mello *et al*. 2021; Gasparotto *et al.* 2022). No entanto, algumas espécies apresentam maior estabilidade cariotípica, como *Bombyx mori*, que possui um cariótipo 2n = 56, embora alterações estruturais possam ocorrer sem modificar o número cromossômico (Sahara *et al.* 2016; Rico-Porras *et al*. 2026).

Outra característica marcante de Lepidoptera, e que os diferencia de outros grupos de insetos, é o mecanismo de determinação sexual com a fêmea heterogamética representada pelo sistema sexual WZ/ZZ (Traut *et al.* 2007; Marec *et al.* 2010; Sahara *et al.* 2012). O cromossomo W é heterocromático e, assim como o Y, sofre degeneração molecular resultando em pseudogenização e considerável acúmulo de DNAs repetitivos (Marec *et al.* 2010) como, por exemplo, non-LTRs e SINES identificados no W de *Bombyx mori* (Osanai-Futahashi *et al.* 2008) e, também, o PiSAT1, satélite caracterizado

na traça-indiana, *Plodia interpunctella* (Daliková *et al.* 2017). Na mariposa *Ostrinia nubilalis*, o cromossomo W está enriquecido com três satélites, contribuindo para sua diferenciação do cromossomo Z (Cabral-de-Mello *et al.* 2021). Além disso, devido a sua natureza heterocromática, o W forma um corpúsculo altamente condensado, conhecido como cromatina sexual, a qual é específica nas fêmeas. Esse corpúsculo é principalmente visível em células poliplóides dos túbulos de Malpighi e das glândulas de seda (Marec *et al.* 2010). Em contraste, o cromossomo sexual Z é altamente conservado e, de modo geral, sua composição é parecida com a dos autossomos (Sahara *et al.* 2012). Essa conservação é corroborada pela presença de dois genes, *Tpi* (triose fosfato isomerase) e *Apterous* no Z de *B. mori* (Bombycoidea) e da borboleta *Heliconius melpomene* (Papilionoidea), espécies distantemente relacionadas de Lepidoptera (Yasukochi *et al.* 2006; Pringle *et al.* 2007). Apesar disso, rearranjos estruturais nesse cromossomo podem promover inovação evolutiva, como observado na família Tortricidae, em que a fusão do Z ancestral com um autossomo, originou um neo-cromossomo sexual. A fusão associou dois genes principais que conferem resistência à inseticidas e à desintoxicação de metabólitos secundários de plantas ao cromossomo neo-Z, favorecendo significativamente na radiação adaptativa e subsequente especiação de maripos tortricidas (Nguyen *et al.* 2013).

Quanto à organização cromossômica, como mencionado, a heterocromatina está principalmente associada ao cromossomo sexual W (Marec *et al.* 2009; Sahara *et al.* 2012), não estando enriquecida em outras regiões dos cromossomos de Lepidoptera. Apesar disso, em raras exceções, pequenos blocos intersticiais e terminais foram descritos em algumas espécies, como no gênero *Leptidea*, que apresenta grandes blocos heterocromáticos distribuídos por todo o genoma, incluindo os autossomos (Šíchová *et al.* 2015), evidenciando a complexidade da composição genômica desse grupo. Adicionalmente, a localização do DNA ribossomal (DNAr) 18S, utilizado como marcador

para estudo evolutivo em lepidópteros, revelou um padrão conservado no grupo, constituído por um único cluster de DNAr localizado na região terminal (Nguyen *et al.* 2010). A localização preferencial do DNAr nessa região cromossômica pode estar associada à ocorrência de recombinação ectópica, cuja eficiência pode ser favorecida pela proximidade das sequências homólogas aos telômeros. Além disso, a presença de arranjos de DNAsat pode facilitar esse processo, contribuindo para a disseminação do cluster de DNAr para a região terminal do cromossomo (Daliková *et al.* 2023).

Em relação à composição dos DNAs repetitivos nos genomas de lepidópteros, poucos DNAsat foram caracterizados até o momento (Mandrioli *et al.* 2003; Věchtová *et al.* 2016; Dalíková *et al.* 2017; Cabral-de-Mello *et al.* 2021, 2024; Gasparotto *et al.* 2022), representando apenas uma pequena fração da composição genômica deste grupo, como reportado em espécies de Crambidae. Por exemplo, em *Ostrinia nubilalis*, em que essas sequências constituem apenas 0,25% do genoma, foram identificadas quatro famílias de DNAsat, enquanto em *Cydalima perspectalis*, apenas um DNAsat foi identificado, representando 0,14% do genoma, e para *Diatraea postlineella*, duas famílias de DNAsat foram identificadas, constituindo 0,07% do seu genoma (Cabral-de-Mello *et al.* 2021). Contudo, uma exceção foi descrita em borboletas do gênero *Leptidea*, em que uma grande quantidade de DNAsat foi identificada, totalizando 17 famílias e constituindo até ~11% do genoma das espécies estudadas (Cabral-de-Mello *et al.* 2024). O mapeamento cromossômico de DNAsat em Lepidoptera caracteriza-se por uma distribuição dispersa, refletindo sua organização em pequenos clusters, ou por um único cluster localizado (Věchtová *et al.* 2016; Dalíková *et al.* 2017; Cabral-de-Mello *et al.* 2021; Gasparotto *et al.* 2022). Essa baixa proporção de DNAsat está, aparentemente, relacionada com o pouco acúmulo de heterocromatina geralmente observado em Lepidoptera, em contraste com outras ordens de insetos, como Orthoptera, Hemiptera e Coleoptera, em que os DNAsat

podem constituir uma porção maior do genoma (Palacio-Gimenez *et al.* 2020; Bardella *et al.* 2020; Pita *et al.* 2025). Entretanto, os TEs parecem representar uma proporção considerável dos genomas de Lepidoptera (Gilbert *et al.* 2021), estando associado à expansão e diversificação genômica, como descrito em *Bombyx mori* (Osanai-Futahashi *et al.* 2008), *Heliconius melpomene* (Lavoie *et al.* 2013) e no gênero *Leptidea* (Talla *et al.* 2017). Na espécie *Diatraea saccharalis*, principal praga da cana-de-açúcar, o acúmulo de TEs no cromossomo W promoveu a degeneração e diferenciação desse cromossomo sexual (Gasparotto *et al.* 2022). Embora essas sequências repetitivas desempenhem um papel importante na estrutura e diversificação do genoma, sua organização cromossômica ainda permanece pouco explorada em Lepidoptera.

1.3. Noctuidae: Diversidade e Relevância

A família de mariposas Noctuidae é uma das mais especiosas dentre os lepidópteros, compreendendo cerca de 12.000 espécies descritas (van Nieukerken *et al.* 2011), e destaca-se por sua grande relevância ecológica e econômica, com diversas espécies consideradas importantes pragas agrícolas (Heppner *et al.* 1991; Holloway *et al.* 1992; Keagan *et al.* 2021), bem como importantes polinizadores noturnos (Ribas-Marquès *et al.* 2022). Muitas espécies de noctuídeos são polífagos e causam danos a uma ampla variedade de plantas cultivadas, como algodão, soja, milho, arroz e outras, resultando em grandes perdas econômicas em todo o mundo. Entre as espécies de maior impacto, estão a lagarta-do-cartucho (*Spodoptera frugiperda*) e a lagarta-do-algodão (*Helicoverpa armigera*) (Holloway *et al.* 1992; Tay *et al.* 2013; Bentivenha *et al.* 2016; Zhang *et al.* 2021). Adicionalmente, outras espécies tem chamado atenção, como, por exemplo, a falsa-medideira (*Chrysodeixis includens*) que está presente em plantações de tomate e soja, a lagarta-da-espiga (*Helicoverpa zea*), principal praga do milho, e a

Rachiplusia nu, a lagarta da soja (Baldin *et al.* 2014; Bentivenha *et al.* 2016; Figueiredo *et al.* 2026).

Os impactos dessas espécies pragas sobre as culturas está diretamente relacionado ao hábito alimentar das lagartas, o qual resulta em desfolha, danos aos caules e em estruturas reprodutivas, ocasionando redução do potencial produtivo das plantas. Na soja, a infestação de *H. armigera* em plantações foi associada à redução do número de vagens e sementes, com maior dano ocorrendo após a formação completa dessas vagens, reduzindo a capacidade produtiva da planta (Stacke *et al.* 2018). A lagarta-do-cartucho (*S. frugiperda*) destaca-se pela capacidade de causar danos durante diferentes estágios de desenvolvimento da cultura, principalmente no estágio vegetativo, o qual a planta está formando sua estrutura foliar. Apesar de ser uma espécie altamente polífaga, com mais de 350 plantas hospedeiras descritas, o milho constitui seu principal hospedeiro agrícola nas regiões invadidas, na qual as lagartas podem danificar folhas, cartucho e estruturas como espiga e grãos, comprometendo o rendimento da cultura (Ali *et al.* 2023; Kenis *et al.* 2023; Tay *et al.* 2023). A complexidade dessas pragas é ainda ampliada por sua alta capacidade de adaptação aos métodos de controle aplicados pelo sistema agrícola. No Brasil, as espécies pragas *C. includens* e *R. nu*, importantes desfoliadoras da soja, apresentam diferenças interespecíficas na suscetibilidade a diversos inseticidas, com populações de ambas espécies apresentando respostas reduzidas ao controle (Braga *et al.* 2024). Em *R. nu*, esse potencial adaptativo é evidenciado pela sua resistência à proteína inseticida Cry1Ac, expressa em cultivares de soja Bt, favorecendo as populações resistentes a completar seu ciclo de desevolvimento ao se alimentarem dessas plantas (Reis *et al.* 2025).

Embora essas mariposas terem despertado considerável atenção devido à sua importância econômica e ao seu potencial na adaptabilidade e radiação adaptativa em

sistemas agrícolas, como demonstram estudos focados em ecologia e no controle biológico (Le Goff e Nauen 2021), do ponto de vista cromossômico, pouco se conhece sobre a estrutura e organização destas espécies. Estudos citogenéticos em Lepidoptera têm determinado características comuns ao grupo como cromossomos holocêntricos, numerosos, e com um sistema sexual WZ/ZZ com a fêmea heterogamética (Sahara *et al.* 2012; Traut *et al.* 2023; Wright *et al.* 2024). Em Noctuidae, sabe-se essencialmente que existe uma conservação cariotípica no grupo, com a maioria das espécies possuindo um número haploide n = 31 (Robinson 1971; Traut *et al.* 2023), apesar de uma redução cromossômica ter sido descrita em *Nodaria similis*, que apresentou um número diplóide 2n = 48, sugerindo que eventos de fusão cromossômica podem ter contribuído para a diferenciação do cariótipo dessa espécie (Kumari e Gautam 2014). Diferentemente do padrão observado em Lepidoptera, o cluster de DNAr encontra-se na região intersticial de um cromossomo, característica que tem sido sugerida como ancestral para Noctuidae (Nguyen *et al.* 2010; Daliková *et al.* 2023).

Assim, neste trabalho, buscamos caracterizar de forma integrada os cariótipos, a organização cromossômica e a composição de DNAs repetitivos de oito espécies representativas de Noctuidae, combinando dados de sequenciamento genômico, análises bioinformáticas e técnicas de citogenética molecular. A abordagem comparativa permitiu explorar a diversidade e a distribuição dos DNAs repetitivos entre as espécies, contribuindo para a identificação de padrões de organização genômica, possibilitando investigar sua potencial contribuição para a diversificação e evolução cromossômica nesta importante família.

5. CONCLUSÃO

Nossos dados ampliam o conhecimento sobre a organização e evolução dos genomas de Noctuidae, evidenciando um cariótipo conservado na família (2n = 62), mas com grande dinamismo em seu conteúdo repetitivo. As análises comparativas do repeatoma revelaram ampla variação interespecífica na diversidade e abundância de famílias de DNAsat, constituindo de 0,04% até 2% dos genomas, além da expressiva contribuição de TEs para a composição e organização genômica, correspondendo de 10% a 32% dos genomas. Um exemplo marcante dessa dinâmica é observado em *Acyclania tenebrosa*, apresentando um dos maiores genomas descritos em Lepidoptera, com cerca de 68% de sua composição representada por DNAsat e TEs, associados à expansão da heterocromatina. Em conjunto, nossos resultados destacam as sequências repetitivas como componentes fundamentais da arquitetura e evolução dos genomas noctuídeos, demonstrando que ampla variação na composição e estrutura genômica pode ocorrer mesmo na presença da conservação do número cromossômico.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Bachtrog D, Hom E, Wong KM, Maside X, de Jong P (2008) Genomic degradation of a young Y chromosome in *Drosophila miranda*. Genome Biol 9(2): R30. doi: 10.1186/gb-2008-9-2-r30

Baldin ELL, Lourenção AL, Schlick-Souza EC (2014) Outbreaks of *Chrysodeixis includens* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae) in common bean and castor bean in São Paulo State, Brazil. Plant Protection 73:4. doi: 10.1590/1678-4499.0277

Bardella VB, Milani D, Cabral-de-Mello DC (2020) Analysis of *Holhymenia histrio* genome provides insight into the satDNA evolution in an insect with holocentric chromosomes. Chromosome Res. 28(3-4):369-380. doi: 10.1007/s10577-020-09642-1

Bentivenha JPF, Paula-Moraes S, Baldin ELL, Specht A, Silva IF, Hunt TE (2016) Battle in the New World: *Helicoverpa armigera* versus *Helicoverpa zea* (Lepidoptera: Noctuidae). PloS One 11(12). doi: 10.1371/journal.pone.0167182

Biscotti MA, Olmo E and Heslop-Harrison JS (2015) Repetitive DNA in eukaryotic genomes. Chromosome Research 23(3), 415-420. doi: 10.1007/s10577-015-9499-z

Bourque G, Burns KH, Gehring M, Gorbunova V, Seluanov A, Hammell M *et al.* (2018) Ten things you should know about transposable elements. Genome Biol 19:199. doi: 10.1186/s13059-018-1577-z

Braga LE, Warpechowski LF, Diniz LH, Dallanora A *et al.* (2024) Characterizing the differential susceptibility and resistance to insecticides in populations of *Chrysodeixis includens* and *Rachiplusia nu* (Lepidoptera: Noctuidae) in Brazil. Pest Manag Sci, 80: 4853-4862. doi: 10.1002/ps.8197

Brown KS Jr, Von Schoultz B and Suomalainen E (2004) Chromosome evolution in Neotropical Danainae and Ithomiinae (Lepidoptera). Hereditas, 141: 216-236. doi: 10.1111/j.1601-5223.2004.01868.x

Cabral-de-Mello DC, Mora P, Rico-Porras JM, Ferretti ABSM, Palomeque T, Lorite P (2023) The spread of satellite DNAs in euchromatin and insights into the multiple sex chromosome evolution in Hemiptera revealed by repeatome analysis of the bug *Oxycarenus hyalinipennis*. Insect Mol Biol. 32(6). doi: 10.1111/imb.12868

Cabral-de-Mello DC and Palacios-Gimenez OM (2025) Repetitive DNAs: the 'invisible' regulators of insect adaptation and speciation. Curr Opin Insect Sci 67:101295. doi: 10.1016/j.cois.2024.101295

Cabral-de-Mello DC, Yoshido A, Milani D, Šíchová J, Sahara K, Marec F (2024) The burst of satellite DNA in Leptidea wood white butterflies and their putative role in karyotype evolution. DNA Res. 31(6):1–13. doi: 10.1093/dnares/dsae030

Cabral-de-Mello DC, Zrzavá M, Kibicková S, Rendón P, Marec F (2021) The role of satellite DNAs in genomic architecture and sex chromosome evolution in Crambidae moths. Front Genet. 12:661417. doi: 10.3389/fgene.2021.661417

Camacho JPM, Cabrero J, López-León MD, Cabral-de-Mello, Ruiz-Ruano FJ (2014) Grasshoppers (Orthoptera). In book: Protocols for Cytogenetic Mapping of Arthropod Genomes, Chapter 11, 58p

Charlesworth B, Sniegowski P and Stephan W (1994) The evolutionary dynamics of repetitive DNAs in eukaryotes. Nature, v. 371, p. 215-220. doi: 10.1038/371215a0

Cong Y, Ye X, Mei Y, He K, Li F (2022) Transposons and non-coding regions drive the intrafamily differences of genome size in insects. iScience 25:9. doi: 10.1016/j.isci.2022.104873

Cornet C, Mora P, Augustijnen H, Nguyen P, Escudero M, Lucek K (2024) Holocentric repeat landscapes: From micro-evolutionary patterns to macro-evolutionary associations with karyotype evolution. Mol Ecol. 33(24). doi: 10.1111/mec.17100

Dalíková M, Provazniková I, Provaznik J, Grof-Tisza P, Pepi A, Nguyen P (2023) The role of repetitive sequences in repatterning of major ribosomal DNA clusters in lepidoptera. Genome Biol Evol. 15:1–17. doi: 10.1093/gbe/evad090

Daliková M, Zrzavá M, Kubicková S. and Marec F (2017) W-enriched satellite sequence in the Indian meal moth, Plodia interpunctella (Lepidoptera, Pyralidae). Chromosome Res 25, 241-252. doi: 10.1007/s10577-017-9558-8

de Lima LG and Ruiz-Ruano FJ (2022) In-Depth Satellitome Analyses of 37 Drosophila Species Illuminate Repetitive DNA Evolution in the Drosophila Genus. Genome Biol Evol. 14(5). doi: 10.1093/gbe/evac064

Escudero M, Márquez-Corro J and Hipp A (2016) The Phylogenetic Origins and Evolutionary History of Holocentric Chromosomes. Systematic Botany. 41. 580-585. doi: 10.1600/036364416X692442

Figueiredo L, Silva DB, Saldanha AV, Corrêa AS, Santos AT, and Zarbin PHG (2026) Characterisation of Sex Pheromone and Genetic Strain in Rachiplusia nu (Lepidoptera: Noctuidae) Populations Across Brazil. Journal of Applied Entomology 150, 6: 791–802. doi: 10.1111/jen.70078

Garrido-Ramos MA (2017) Satellite DNA: An evolving topic. Genes 8:230. doi: 10.3390/genes8090230

Gasparotto AE, Milani D, Martí E. *et al.* (2022) A step forward in the genome characterization of the sugarcane borer, *Diatraea saccharalis*: karyotype analysis, sex chromosome system and repetitive DNAs through a cytogenomic approach. Chromosoma 131, 253–267. doi: 10.1007/s00412-022-00781-4

Gilbert C, Peccoud J and Cordaux R (2021) Transposable Elements and the Evolution of Insects. Annual Review of Entomology 66:355-372. https://doi.org/10.1146/annurev-ento-070720-074650

Hasnain A, Zhang S, Chen Q, Xia L, Wu Y, Gong C *et al.* (2023) Effects of chlorantraniliprole on the life history traits of fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). Front Physiol. Sec. Invertebrate Physiology 14:1211689 doi: 10.3389/fphys.2023.1155455

Hayward A and Gilbert C (2022) Transposable elements. Curr Biol. 2022 32(17). doi: 10.1016/j.cub.2022.07.044

Heppner JB (1991) Faunal regions and the diversity of Lepidoptera. Tropical Lepidoptera 2, 1-85

Holloway JD, Bradley JD, Carter DJ and Betts CR (1992) II E Guides to Insects of Importance to Man. 1. Lepidoptera. London, The Natural History Museum, 263p

Keegan KL, Rota J, Zahiri R, Zilli A, Wahlberg N, Schmidt BC, Lafontaine JD *et al.* (2021) Toward a Stable Global Noctuidae (Lepidoptera) Taxonomy, Insect Systematics and Diversity 5: 3. doi: 10.1093/isd/ixab005

Kenis M, Benelli G, Biondi A, Calatayud PA, Day R *et al.* (2022) Invasiveness, biology, ecology, and management of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*. Entomologia Generallis 43(2). doi: 10.1127/entomologia/2022/1659

Kidwell M (2005) Chapter 3: Transposable Elements. In book: The evolution of the Genome. Elsevier Inc, 165-221

Kumari U and Gautam DC (2014) Chromosome studies on moths from Himachal Pradesh. J Cytology and Genetics 15, 9-14

Lavoie CA, Platt RN 2nd, Novick PA, Counterman BA, Ray DA (2013) Transposable element evolution in Heliconius suggests genome diversity within Lepidoptera. Mob DNA 4(1):21. doi: 10.1186/1759-8753-4-21

Le Goff G and Nauen R (2021) Recent Advances in the Understanding of Molecular Mechanisms of Resistance in Noctuid Pests. Insects. 12:674. doi: 10.3390/insects12080674

López-Flores I and Garrido-Ramos MA (2012) The repetitive DNA content of eukaryotic genomes. Genome Dyn 7, 1-28. doi: 10.1159/000337118

Louzada S, Lopes M, Ferreira D, Adega F, Escudeiro A, Gama-Carvalho M *et al.* (2020) Decoding the role of satellite DNA in genome architecture and plasticity-an evolutionary and clinical affair. Genes 11:72. doi: 10.3390/genes11010072

Mandrioli M and Manicardi GC (2020) Holocentric chromosomes. PLOS Genetics 16(7). doi: 10.1371/journal.pgen.1008918

Mandrioli M, Manicardi GC, Marec F (2003) Cytogenetic and molecular characterization of the MBSAT1 satellite DNA in holokinetic chromosomes of the cabbage moth, *Mamestra brassicae* (Lepidoptera). Chromosome Res 11:51–56. doi: 10.1023/A:1022058032217

Marec F, Sahara K, Traut W (2009) Rise and fall of the W chromosome in Lepidoptera. In: Goldsmith MR, Marec F, eds. Molecular Biology and Genetics of the Lepidoptera. Boca Raton, FL: CRC Press, 49-63

Melters DP, Paliulis LV, Korf IF, Chan SW (2012) Holocentric chromosomes: convergent evolution, meiotic adaptations, and genomic analysis. Chromosome Res. 20(5):579-93. doi: 10.1007/s10577-012-9292-1

Mora P, Pita S, Montiel EE, Rico-Porras JM *et al.* (2023) Making the Genome Huge: The Case of *Triatoma delpontei*, a Triatominae Species with More than 50% of Its Genome Full of Satellite DNA. Genes 14(2):371. doi:10.3390/genes14020371

Mravinac B, Plohl M, Meštrović N, Ugarković D (2002) Sequence of PRAT satellite DNA "frozen" in some Coleopteran species. J. Mol. Evol. 54 (6). doi: 10.1007/s00239-001-0079-9

Navajas-Pérez R, Quesada del Bolsque ME, Garrido-Ramos MA (2009) Effect of location, organization and repeat-copy number in satellite-DNA evolution. Mol. Genet. Genomics 282(4). doi: 10.1007/s00438-009-0472-4

Nguyen P, Sahara K, Yoshido A and Marec F (2010) Evolutionary dynamics of rDNA clusters on chromosomes of moths and butterflies (Lepidoptera). Genetica 138, 343-354. doi: 10.1007/s10709-009-9424-5

Nguyen P, Sýkorová M, Šíchová J, Kůta V, Dalíková M *et al.* (2013) Neo-sex chromosomes and adaptive potential in tortricid pests. Proc Natl Acad Sci (17):6931-6. doi: 10.1073/pnas.1220372110

Oppert B, Dossey AT, Chu FC, Šatović-Vukšić E, Plohl M, Smith TPL *et al.* (2023) The Genome of the Yellow Mealworm, *Tenebrio molitor*: It's Bigger Than You Think. Genes 14(12):2209. doi: 10.3390/genes14122209

Osanai-Futahashi M, Suetsugu Y, Mita K, Fujiwara H (2008) Genome-wide screening and characterization of transposable elements and their distribution analysis in the silkworm *Bombyx mori*. Insect Biochem Mol Biol 12. doi: 10.1016/j.ibmb.2008.05.012

Palacios-Gimenez OM, Koelman J, Palmada-Flores M *et al.* (2020) Comparative analysis of morabine grasshopper genomes reveals highly abundant transposable elements and rapidly proliferating satellite DNA repeats. BMC Biol. 18(1):199. doi:10.1186/s12915-020-00925-x

Palacios-Gimenez OM, Milani D, Song H, Martí, DA *et al.* (2020) Eight million years of satellite DNA Evolution in grasshoppers of the genus Schistocerca illuminate the ins and outs of the library hypothesis. Genome Biol Evol 12, 88-102. doi: 10.1093/gbe/evaa018, 2020

Parisot N, Vargas-Chávez C, Goubert C, Baa-Puyoulet P *et al.* (2021) The transposable element-rich genome of the cereal pest Sitophilus oryzae. BMC Biol. 19(1). doi:10.1186/s12915-021-01158-2

Pereira JA, Milani D, Ferretti ABSM, Bardella VB, Cabral-de-Mello DC, Lopes DM (2021) The extensive amplification of heterochromatin in Melipona bees revealed by high throughput genomic and chromosomal analysis. Chromosoma 130(4):251-262. doi: 10.1007/s00412-021-00764-x

Perrier C, Allio R, Legeai F, Gautier M, Bénéluz F, Marande W *et al.* (2025) Transposable element accumulation drives genome size increase in Hylesia metabus (Lepidoptera: Saturniidae), an urticating moth species from South America. J Hered 116:344–53. doi: 10.1093/jhered/esae069

Pita S, Mora P, Rico-Porras JM, Cabral-de-Mello DC *et al.* (2025) A new piece in the repeatome puzzle of Triatominae bugs: The analysis of *Triatoma rubrofasciata* reveals the role of satellite DNAs in the karyotypic evolution of distinct lineages. Insect Mol Biol. 34(6). doi:10.1111/imb.13013

Pita S, Panzera F, Mora P, Vela J *et al.* (2017) Comparative repeatome analysis on Triatoma infestans Andean and Non-Andean lineages, main vector of Chagas disease. PLoS One. 12(7). Published 2017 Jul 19. doi:10.1371/journal.pone.0181635

Plohl M, Luchetti A, Mestrovic N, Mantovani B (2008) Satellite DNAs between selfishness and functionality: structure, genomics and evolution of tandem repeats in centromeric (hetero)chromatin. Gene 409, 72-82. doi: 10.1016/j.gene.2007.11.013

Plohl M., Meštrović N., Mravinac B. (2012) Satellite DNA evolution. Genome Dyn 7:126–152. doi: 10.1159/000337122

Pons J, Bruvo B, Petipierre E, Plohl M, Ugarković D, Juan C (2004) Complex structural features of satellite DNA sequences in the genus Pimelia (Coleoptera: Tenebrionidae): Random differential amplification from a common 'satellite DNA library'. Heredity 92(5). doi: 10.1038/sj.hdy.6800436

Pringle EG, Baxter SW, Webster CL, Papanicolaou A, Lee SF, Jiggins CD (2007) Synteny and chromosome evolution in the lepidoptera: evidence from mapping in Heliconius melpomene. Genetics 177(1):417-26. doi: 10.1534/genetics.107.073122

Quesada del Bosque ME, Navajas-Pérez R, Panero JL, Fernández-González A, Garrido-Ramos MA (2011) A satellite DNA evolutionary analysis in the North American endemic dioecious plant *Rumex hastatulus* (Polygonaceae). Genome 54(4). doi: 10.1139/g10-115

Reis AC, Steinhaus EA, Godoy DN, Warpechowski LF, Diniz LHM *et al.* (2025) Genetic basis of resistance to Cry1Ac in Rachiplusia nu (Lepidoptera: Noctuidae): inheritance mode, cross-resistance patterns and fitness cost. Pest Manag Sci. 81(2):727-735. doi: 10.1002/ps.8475

Ribas-Marquès E, Díaz-Calafat J and Boi M (2022) The role of adult noctuid moths (Lepidoptera: Noctuidae) and their food plants in a nocturnal pollen-transport network on a Mediterranean island. J Insect Conserv 26, 243–255. doi: 10.1007/s10841-022-00382-7

Rico-Porras JM, Mora P, Palomeque T, Lorite P, Cabral-de-Mello (2025) Advancing the understanding of the Bombyx mori genome through satellite DNA analysis: low strain differentiation and relationship with transposable elements. Preprint in BioRxiv. doi: 10.1101/2025.04.21.649856

Rico-Porras JM, Mora P, Palomeque T, Montiel EE, Cabral-de-Mello DC, Lorite P (2024) Heterochromatin Is Not the Only Place for satDNAs: The High Diversity of satDNAs in the Euchromatin of the Beetle *Chrysolina americana* (Coleoptera, Chrysomelidae). Genes 15:395. doi: 10.3390/genes15040395

Robinson, R (1971) Lepidoptera Genetics. Pergamon Press Oxford, 1ed.

Ruiz-Ruano EJ, López-Léon MD, Cabrero J, Camacho JPM (2016) High-throughtput analysis of the satellitome illuminates satellite DNA evolution. Sci Rep 6:28333. doi: 10.1038/srep28333

Sahara K, Yoshido A, Traut W (2012) Sex chromosome evolution in moths and butterflies. Chromosome Res. 20(1):83-94. doi: 10.1007/s10577-011-9262-z

Sahara K, Yoshido A, Yasukochi Y (2016) A history of chromosome identification in *Bombyx mori*. Chromosome Sci 19:3-9. doi: 10.11352/scr.19.3

Serrato-Capuchina A and Matute DR (2018) The role of Transposable Elements in speciation. Genes 9(5):254. doi: 10.3390/genes9050254

Šíchová J, Ohno M, Dincă V, Watanabe M, Sahara K, Marec F (2016) Fissions, fusions and translocations shaped the karyotype and multiple sex chromosome constitution of the northeast-Asian wood-white butterfly, Leptidea amurensis. Biol J Linn Soc 118:457–471. doi: 10.1111/bij.12756

Šíchová J, Voleníková A, Dincă V, Nguyen P *et al.* (2015) Dynamic karyotype evolution and unique sex determination systems in *Leptidea* wood white butterflies. BMC Evol Biol **15**, 89. doi: 10.1186/s12862-015-0375-4

Stacke RF, Arnemann JA, Rogers J, Stacke RS, Strahl TT *et al.* (2018) Damage assessment of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) in soybean reproductive stages. Crop Protection 112:10-17. doi: 10.1016/j.cropro.2018.05.002

Talla V, Suh A, Kalsoom F, Dinca V, Vila R, Friberg M *et al.* (2017) Rapid Increase in Genome Size as a Consequence of Transposable Element Hyperactivity in Wood-White (Leptidea) Butterflies. Genome Biol Evol. 9(10). doi: 10.1093/gbe/evx163

Tay WT, Meagher RL, Czepack C, Groot AT (2023) Spodoptera frugiperda: Ecology, Evolution, and Management Options of an Invasive Species. Annual Review of Entomology 68:299-317. doi: 10.1146/annurev-ento-120220-102548

Tay WT, Soria MF, Walsh T, Thomazoni D, Silvie P *et al.* (2013) A brave new world for an old world pest: Helicoverpa armigera (Lepidoptera: Noctuidae) in Brazil. PloS One 8(11) doi: 10.1371/journal.pone.0080134

Thakur J, Packiaraj J, Henikoff S (2021) Sequence, chromatin and evolution of satellite DNA. Int J Mol Sci 22:4309. doi: 10.3390/ijms22094309

Traut W, Sahara K, ffrench-Constant, RH (2023) Lepidopteran Synteny Units reveal deep chromosomal conservation in butterflies and moths. Genes 13:8 https://doi.org/10.1093/g3journal/jkad134

Traut W, Sahara K and Marec F (2007) Sex chromosomes and sex determination in Lepidoptera. Sex Dev 1(6), 332-346. doi: 10.1159/000111765

Van Nieukerken EJ, Kaila L, Kitching IJ *et al.* (2011) “Order Lepidoptera Linnaeus, 1758” in Animal Biodiversity: An Outline of Higher-Level Classification and Survey Taxonomic Richness, ed. Z. Q. Zhang (Auckland: Magnolia Press). doi: 10.11646/ZOOTAXA.3148.1.41

Věchtová P, Dalíková M, Sýkorová M, Žurovcová M, Füssy Z, Zrzavá M (2016) CpSAT-1, a transcribed satellite sequence from the coding moth, Cydia pomonella. Genetica 144:385–395. doi: 10.1007/s10709-016-9907-0

Wang X, Fang X, Yang P, Jiang X, Jiang F, Zhao D *et al.* (2014) The locust genome provides insight into swarm formation and long-distance flight. Nat Commun. 5:2957. doi: 10.1038/ncomms3957

Wright CJ, Absolon D, Gascoigne-Pees M, Vila R, Lawniczak MKN, Blaxter M (2025) Constraints on chromosome evolution revealed by the 229 chromosome pairs of the Atlas blue butterfly. Curr Biol. 35:472. doi: 10.1016/j.cub.2025.08.032

Wright CJ, Stevens L, Mackintosh A, Lawniczak M, Blaxter M (2024) Comparative genomics reveals the dynamics of chromosome evolution in Lepidoptera. Nat Ecol Evol 8,777–790. doi: 10.1038/s41559-024-02329-4

Yasukochi Y, Ashakumary LA, Baba K, Yoshido A, Sahara K (2006) A second-generation integrated map of the silkworm reveals synteny and conserved gene order between lepidopteran insects. Genetics. 173(3). doi:10.1534/genetics.106.055541