



**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

**COMPORTAMENTO REPRODUTIVO EM ESPÉCIES DA TRIBO
BRASSOLINI BOISDUVAL, 1836 (LEPIDOPTERA: NYMPHALIDAE):
UMA REVISÃO BIBLIOGRÁFICA**

Matheus Alves da Silva

Buri (SP)
2023

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
CENTRO DE CIÊNCIAS DA NATUREZA

Matheus Alves da Silva

**Comportamento reprodutivo em espécies da tribo Brassolini Boisduval, 1836
(Lepidoptera: Nymphalidae): uma revisão bibliográfica**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Centro de Ciências da Natureza, Universidade Federal de São Carlos, como requisito para a obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas com ênfase em Biologia da Conservação.

Orientador: Prof. Dr. Marcos Gonçalves Lhano

Buri (SP)
2023

Alves da Silva, Matheus

Comportamento reprodutivo em espécies da tribo Brassolini Boisduval, 1836 (Lepidoptera: Nymphalidae): uma revisão bibliográfica / Matheus Alves da Silva – 2023.
33f.

TCC (Graduação) – Universidade Federal de São Carlos,
campus Lagoa do Sino, Buri
Orientador: Marcos Gonçalves Lhano
Banca Examinadora: André Pereira da Silva, Carlos Eduardo
Signorini

1. Brassolini. 2. Papilionoidea. 3. Satyrinae. 4. Reprodução. 5.
Borboletas. I. Alves da Silva, Matheus. II. Título



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 27/2023/CCCBio-LS/CCN

Graduação: Defesa Pública de Trabalho de Conclusão de Curso

Folha Aprovação (GDP-TCC-FA)

FOLHA DE APROVAÇÃO

MATHEUS ALVES DA SILVA

COMPORTAMENTO REPRODUTIVO EM ESPÉCIES DA TRIBO BRASSOLINI BOISDUVAL, 1836 (LEPIDOPTERA:

NYMPHALIDAE): UMA REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

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	Carlos Eduardo Signorini
Membro da Banca 2	André Pereira da Silva



Documento assinado eletronicamente por **Marcos Goncalves Lhano, Docente**, em 01/04/2023, às 17:26, 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 **Andre Pereira da Silva, Técnico(a) de Laboratório**, em 03/04/2023, às 14:56, 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 **0996792** e o código CRC **8AD2A135**.

Referência: Caso responda a este documento, indicar expressamente o Processo nº 23112.009962/2023-67

SEI nº 0996792

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



Documento assinado digitalmente

CARLOS EDUARDO SIGNORINI

Data: 03/04/2023 19:43:12-0300

Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Agradecimentos

À Universidade Federal de São Carlos, em especial ao *campus* Lagoa do Sino por todo o suporte dado, e à todos os professores que fizeram e fazem parte do corpo docente, vocês foram essenciais nessa jornada.

Aos que me concederam orientação acadêmica, minha eterna gratidão, principalmente ao meu orientador Marcos Gonçalves Lhano, por toda a atenção dada, tempo, dedicação e, especialmente, pela confiança a mim depositada para produzir este trabalho.

À minha família, especialmente aos meus pais Roseli e Sérgio, assim como à minha irmã Monique Alves, pelo apoio durante toda a graduação em todos os aspectos, sem vocês não teria tirado forças para seguir o meu sonho de ser biólogo.

Aos meus amigos e colegas do Borboletário Municipal de Osasco onde realizei o estágio obrigatório em 2022, especialmente à Paulina Arce e Amanda Rocha, coordenadora e supervisora do borboletário respectivamente, sem vocês eu, com certeza, não teria descoberto a minha vocação para a entomologia, sou eternamente grato pela nossa amizade.

Às grandes amizades que fiz durante a graduação: Breno Souza, Erick Ferreira, Kethlyn Sanches, Fernanda Paiva, Stefanie Rodrigues, Patrick Faria, Yuri Nobre e Tainara Nobre.

Aos membros da banca também deixo os meus agradecimentos, especialmente ao André que tive a honra de atuar de 2018 à 2022 no Cursinho Popular Carolina Maria de Jesus, um grande aprendizado que levarei para toda a vida.

“Os poderosos podem matar uma, duas ou
três rosas, mas jamais conseguirão deter a
chegada da primavera”

Luiz Inácio Lula da Silva
(Adaptado de Che Guevara)

SILVA, MATHEUS ALVES da. Comportamento reprodutivo em espécies da tribo Brassolini (Lepidoptera: Nymphalidae): uma revisão bibliográfica. Bacharelado em Ciências Biológicas. Trabalho de Conclusão de Curso - Universidade Federal de São Carlos, campus Lagoa do Sino. Buri, 2023.

Resumo.

Brassolini constitui uma tribo de borboletas neotropicais de grande relevância nos ecossistemas, mas que pouco se conhece sobre o comportamento reprodutivo das espécies que compõe este clado. Neste sentido, o presente estudo teve como objetivo realizar uma extensa revisão bibliográfica e reunir o que está registrado na literatura especializada nos últimos 40 anos a respeito dos comportamentos relativos à reprodução em Brassolini. Dos 17 gêneros pertencentes ao táxon, apenas 5 apresentaram estudos relacionados à reprodução, sendo *Caligo* o gênero mais estudado, seguido de *Opsiphanes*. No geral, observou-se que, mesmo próximos evolutivamente, os gêneros adotam algumas estratégias reprodutivas distintas quanto à interação entre machos e fêmeas, sobretudo por conta das diferenças anatômicas entre eles, além disso, observou-se que a territorialidade é um aspecto importante na reprodução, assim como, a coloração indica uma importante sinalização ao sexo oposto, como a iridescência azul-violeta em *Eryphanis*, e nas adaptações para esta finalidade, como nos ocelos em *Caligo*. Compreender o comportamento reprodutivo deste grupo é importante no aspecto conservacionista, visto que são animais símbolos de beleza e que podem auxiliar na conservação de outros táxons ao utilizá-las como espécie guarda-chuva.

Palavras-chave: Brassolini; Papilionoidea; Satyrinae; Reprodução; Borboletas.

SILVA, MATHEUS ALVES da. Reproductive behavior in species of the tribe Brassolini (Lepidoptera: Nymphalidae): a bibliographic review. Degree Requirement Monograph – Universidade Federal de São Carlos, campus Lagoa do Sino, Buri, 2023.

Abstract.

Brassolini is a neotropical butterfly tribe essential to the ecosystems. However, there is a lack of knowledge regarding the species reproductive behavior of this clade. Therefore, this article aims to conduct an extensive bibliographic review and reunite the studies of the last 40 years about the reproductive behavior of Brassolini. Among the 17 genera belonging to the taxon, only 5 had studies regarding their reproduction, with *Caligo* being the most studied genus, followed by *Opsiphanes*. In general, even if evolutionarily close, the genera adopt some distinct reproductive strategies regarding the interaction between males and females, mainly due to their anatomical differences. Nevertheless, territoriality is a salient aspect in their reproduction as well coloration indicates significant signaling to the opposite sex, as the blue-violet iridescence in *Eryphanis*, and in the adaptations for this purpose, as in the eyespots in *Caligo*. In a nutshell, comprehending the reproductive behavior of this group is crucial in the conservationist aspect, considering that these animals are symbols of beauty and can assist the conservation of other taxons by utilizing them as an umbrella species.

Keywords: Brassolini; Papilionoidea; Satyrinae; Reproduction; Butterflies.

SUMÁRIO

1	Referencial Teórico	1
1.1	Grupo Rhopalocera: contextualização	1
1.2	Brassolini	2
1.3	Comportamento reprodutivo em borboletas: a diversidade reprodutiva	4
1.4	A influência de características físicas para seleção de parceiros reprodutivos: O dimorfismo sexual e o papel da coloração	5
2	Objetivos	8
2.1	Objetivo geral	8
2.2	Objetivos específicos	8
	ARTIGO	9
3	Introdução	9
4	Material e Métodos	11
5	Resultados e discussões	11
6	Considerações finais	16
7	Agradecimentos	17
8	Referências	17
9	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	20

1 Referencial Teórico

1.1 Grupo Rhopalocera: contextualização

Os Insecta hoje ostentam o título de grupo mais diversificado dentre todos os seres vivos já catalogados, e são, ainda, organismos imprescindíveis aos ecossistemas terrestres, responsáveis por muitas funções importantes nos nichos que ocupam (KOZLOV *et al.*, 2022). Nessa classe taxonômica é onde encontra-se a ordem Lepidoptera, que compreende borboletas e mariposas, cuja diversidade global atualmente descrita é estimada em torno de 180.000 espécies (MALLET, 2014), com possibilidade de haver cerca de 500.000 espécies em toda a biosfera terrestre (KRISTENSEN; SCOBLE; KARSHOLT, 2007). O grupo é representado por uma diversidade acima de 13.000 espécies no Brasil, sendo 129 delas exclusivas (endêmicas) dessa região (CARNEIRO, 2023). A ordem representa a segunda maior diversidade entre os insetos, somente atrás dos besouros (Coleoptera), distribuída em todos os ambientes naturais da Terra.

De maneira geral, Lepidoptera divide-se em mariposas (Heterocera), comumente ativas durante o período noturno, e borboletas (Rhopalocera), geralmente ativas durante o dia, sendo, a primeira, subdividida ainda em micro e macro mariposas (BROWN JR.; FREITAS, 1999; PERVEEN; KHAN, 2017). Na atualidade as borboletas estão agrupadas em uma única superfamília (Papilionoidea) e classificadas em sete diferentes famílias: Hedyliidae, Hesperiiidae, Lycaenidae, Nymphalidae, Papilionidae, Pieridae e Riodinidae (MITTER; DAVIS; CUMMINGS, 2017).

Estes insetos desempenham papéis essenciais na natureza, como a herbivoria, polinização e decomposição, bem como são consideradas notáveis bioindicadores (VIEIRA *et al.*, 2020). Por serem animais holometabólicos e, em geral, mastigadores de vegetais (quando lagartas) e sugadores de líquidos (quando adultos) podemos classificá-las em duas guildas tróficas distintas: as frugívoras, com sua dieta baseada em líquidos de frutas fermentadas, já em processo de decomposição, e em nectarívoras, que se alimentam de néctar floral (BROWN JR.; FREITAS, 1999; SANTORO; SILVA; NANYA, 2019). Os ninfalídeos (família Nymphalidae) compõem o maior grupo taxonômico dentre as frugívoras, tanto em formas larvais, como em relações ecológicas com as plantas hospedeiras (SILVA, 2008).

A família Nymphalidae destaca-se como uma das mais numerosas dentre as borboletas, pertencentes à fauna tropical e contam com aproximadamente 6.000 espécies

descritas em todo o planeta (CHOI *et al.*, 2021). No Brasil, o grupo é quantificado em cerca de 859 espécies conhecidas, que estão divididas em 164 diferentes gêneros (CASAGRANDE *et al.*, 2023). Nymphalidae é reconhecida como bem estabelecida taxonomicamente e tem, em regra, seus integrantes como ótimos indicadores de impactos ambientais, pois são sensíveis às perturbações (GONZÁLEZ-VALDIVIA *et al.*, 2016).

Geralmente chamadas de “borboletas de pés escovados” ou “borboletas de quatro patas”, por conta do formato reduzido das patas dianteiras, estima-se que a família Nymphalidae tenha surgido por volta de 94 milhões de anos atrás, no Cretáceo, tendo a sua diversificação se acentuado no final do período, com as subfamílias do clado surgidas na transição entre o Cretáceo e o Paleogénico (KHYADE; GAIKWAD; VARE, 2018). Neste clado é que encontra-se a tribo Brassolini.

1.2 Brassolini

Casagrande (1995), resumidamente, informa-nos que o táxon “Brassolides” foi, a princípio, estabelecido por Boisduval em 1836, baseado em caracteres de adultos e de larvas, sendo que em 1861 “Brassolinae” foi classificada como subfamília de Nymphalidae por Bates. Atualmente o táxon é reconhecido como tribo da família Nymphalidae, reclassificado a partir de estudos filogenéticos (WAHLBERG *et al.*, 2009).

A tribo Brassolini é amplamente reconhecida pelo seu grande tamanho em relação aos demais lepidópteros, por possuírem, em regra, hábitos crepusculares, fugindo da regra em Rhopalocera que é diurna, e por serem, exclusivamente, neotropicais com cores exuberantes na maioria dos membros do grupo. Além disso, ostentam desenhos semelhantes a olhos em suas asas, como por exemplo a borboleta olho-de-coruja, *Caligo illioneus* (Cramer, 1775) (Figura 1), o que possibilitou ao táxon, no decorrer da história, ser acentuadamente importante no folclore e na literatura (CASAGRANDE, 1995; SALGADO-NETO, 2010).

Quanto à diversidade, Brassolini possui 102 espécies catalogadas, divididas em 3 subtribos e 17 gêneros (Quadro 1) (FRICHTER, 2012), catalogadas em solo brasileiro são, ao todo, 60 espécies em 16 gêneros distintos (Casagrande *et al.*, 2023). De acordo, ainda, com Casagrande *et al.* (2023), apenas o gênero *Mielkella* Casagrande, 1982 não é encontrado no Brasil, restringindo-se ao México sua presença.

Segundo Casagrande (1983), algumas espécies de Brassolini são consideradas genuínas pragas em vegetações, como nas plantações de bananeiras e palmeiras, sendo, tais espécies, representantes dos gêneros *Brassolis*, *Opsiphanes* e *Caligo*.

Figura 1: *Caligo illioneus* (Cramer, 1775) em repouso.



Fonte: autoria própria.

Quadro 1: Subtribos e gêneros da tribo Brassolini (Insecta: Lepidoptera).

Subtribos	Gêneros
Biina	<i>Bia</i> Hübner, [1819].
Naropina	<i>Aponarope</i> Casagrande, 1982; <i>Narope</i> Doubleday, [1849].
Brassolina	<i>Blepolenis</i> Röber, 1906; <i>Brassolis</i> Fabricius, 1807; <i>Caligo</i> Hübner, [1819]; <i>Caligopsis</i> Seydel, 1924; <i>Catoblepia</i> Stichel, 1901; <i>Dasyophthalma</i> Westwood, 1851; <i>Dynastor</i> Doubleday, [1849]; <i>Eryphanis</i> Boisduval, 1870; <i>Mielkella</i> Casagrande, 1982; <i>Ooptera</i> Aurivillius, 1882; <i>Opsiphanes</i> Doubleday, [1849]; <i>Orobrassolis</i> Casagrande, 1982; <i>Penetes</i> Doubleday, [1849]; <i>Selenophanes</i> Staudinger, 1887.

Fonte: PENZ *et al.*, 2013.

1.3 Comportamento reprodutivo em borboletas: a diversidade reprodutiva

Há tempos é estudado, de forma bastante ampla, o processo reprodutivo em borboletas, cujos resultados vêm evidenciando o fato de que machos e fêmeas podem usufruir de uma complexa quantidade de comportamentos de namoro, muitos deles na busca pelo parceiro (SCOTT, 1972; PEIXOTO; MEDINA; MENDOZA-CUENCA, 2014). Em geral, as fêmeas mostram-se como mais exigentes e menos disponíveis, elevando a pressão seletiva dos machos que, por sua vez, apresentam como tendência um investimento reprodutivo mais acentuado em comparação com as fêmeas (PEIXOTO; MENDOZA-CUENCA, 2014).

O modo de encontro de diversas espécies de borboletas dependerá, principalmente, de seu modo de vida, como o comportamento de voo que as classifica em espécies de patrulha e espécies territoriais (UCHIDA; IMAFUKU, 2016). Em espécies de patrulha, nas quais integrantes machos executam voos entre diferentes pontos em uma velocidade reduzida (o que requer uma maior sustentação aérea), ora os integrantes podem se interagir em pleno voo, ora o macho voador pode ir de encontro com a fêmea em repouso, podendo os eventos adjacentes, ainda, serem descritos como aéreos e terrestres; por outro lado, nas espécies territoriais, que têm uma estratégia de sentar, esperar e defender determinado território, os machos buscam interceptar as fêmeas que passam no local e se aproximam de indivíduos invasores com o voo acelerado na disputa pela fêmea (SCOTT, 1972; BERWAERTS; VAN DYCK; AERTS, 2002; UCHIDA; IMAFUKU, 2016).

Dada a disparidade entre os gêneros, grande parte das características sexuais quanto aos comportamentos de localização e aquisição de parceiros são descritas para os integrantes machos (PEIXOTO; MENDOZA-CUENCA, 2014), enquanto em fêmeas são notáveis os comportamentos de rejeição de machos a fim de evitar a cópula, como a elevação abdominal, observada por exemplo em *Pieris napi* (Linnaeus, 1758) (SHREEVE; DENNIS; WAKEHAM-DAWSON, 2006), fechamento de asas e até mesmo tanatose (encenar morte), como em *Pararge aegeria* (Linnaeus, 1758) (SHREEVE, 1985).

Ainda a respeito do comportamento reprodutivo e sua importância no sucesso ecológico das borboletas, Scott (1972, p. 102) descreve que:

Espécies intimamente relacionadas geralmente têm movimentos de côrte semelhantes. O acasalamento tem duas funções: promover o acasalamento entre indivíduos da mesma espécie e impedir o acasalamento com outras espécies. Por causa da segunda função e da necessidade de distinguir companheiros de predadores, os indivíduos não devem ser receptivos à maioria dos animais em seu habitat, e serão

selecionadas características visuais ou olfativas que permitam o reconhecimento mútuo dos sexos, mesmo que essas características possam ter nenhuma outra função.

Powell (2009) postula que a busca por parceiros, na maioria das vezes, ocorre por intermédio de pistas visuais, contudo alguns feromônios produzidos de curto alcance podem contribuir ao cortejo.

O fato é que associar os diferentes modos de movimento com os seus comportamentos reprodutivos muitas vezes é desafiador, tanto que, em alguns casos, as motivações internas que acompanham o comportamento de lepidópteras em geral, são ocultas (EVANS et al., 2020). A fim de contornar isso, houve uma maior adesão das pesquisas que optam, em sua metodologia, pela coleta de dados de movimento, muito aprimorado pelos avanços tecnológicos nas últimas décadas, com o uso de sistemas de posicionamento global (GPS) por exemplo, e com isso temos a impressão de que através de técnicas estatísticas é possível inferir muito mais a respeito dos modos comportamentais dos Rhopalocera (SEIDEL et al., 2018; EVANS et al., 2020).

Evans et al. (2020) ao analisar os modos comportamentais de borboletas com modelos estatísticos, observando como espécie representativa do grupo *Maniola jurtina* (Linnaeus, 1758), da família Nymphalidae, qualificou e quantificou a variação de modos, entre os sexos, relacionando-os com a densidade de recursos encontrados em um determinado habitat.

A partir disso, descobriu-se que os machos detinham um comportamento mais diversificado que as fêmeas, estas eram primariamente inativas ou nectaríferas, aqueles, por sua vez, investindo-se em um modo aéreo único de voo alto, estimulando assim a pressão seletiva sobre o sexo masculino (SCOTT, 1972; EVANS et al., 2020).

1.4 A influência de características físicas para seleção de parceiros reprodutivos: O dimorfismo sexual e o papel da coloração

Boa parte da morfologia e desempenho na cópula dos lepidópteros, assim como em outros insetos holometabólicos, dependem dos recursos adquiridos durante a fase larval (KARLSSON; WICKMAN, 1990). Em regra, é feita uma alocação de recursos resguardados da fase anterior no momento em que os adultos saem das pupas, em seguida, os recursos, de forma expressiva, são transferidos ao abdômen, que, por sua vez, consiste, em sua maior parcela, de órgãos reprodutivos, hemolinfa e reservas energéticas, sendo esta muito utilizada pelos adultos para a produção de ovos e ejaculados (KARLSSON, 1995).

Contudo, observa-se um contraste em diferentes grupos, marcado por diferenças biogeográficas. Enquanto em borboletas de regiões temperadas, a dieta dos adultos é pobre em proteínas e os recursos recolhidos pela lagarta são a principal fonte de nutrientes a serem usados na reprodução, as borboletas neotropicais, como por exemplo o gênero *Heliconius*, são menos limitadas por reservas derivadas da fase jovial, uma vez que adultos dispõem não só de néctar, mas também de pólen, uma rica fonte proteica (GILBERT, 1972).

Assim, ao dispor dos recursos necessários para a sobrevivência e reprodução, as borboletas fêmeas podem dedicar-se a seleção sexual e, muitas delas, fazem-na com base nos traços físicos, o que contribui também ao dimorfismo sexual, já que o acesso desigual aos parceiros conduz para evolução dimórfica - seleção de certas características físicas entre os indivíduos - capazes de diferenciá-los anatomicamente ao longo das gerações (ALLEN; ZWAAN; BRAKEFIELD, 2011).

Allen, Zwaan e Brakefield (2011, p. 446) cita-nos, ainda, que

Por exemplo, se o tamanho grande do corpo dá aos machos uma vantagem competitiva, de modo que apenas os maiores indivíduos acasalam, mas o tamanho não tem efeito sobre a habilidade da fêmea ter acesso a parceiros, a diferença sexual na oportunidade de seleção resulta em seleção para dimorfismo sexual de tamanho.

Nota-se que a característica marcante na escolha de parceiros sexuais não deve atrapalhar a capacidade de sobrevivência dos indivíduos, portanto, a seleção sexual e a seleção natural caminham de forma entrelaçada no processo evolutivo (ALLEN; ZWAAN; BRAKEFIELD, 2011).

Uma grande diversidade de características físicas pode ser descrita em Papilionoidea, no entanto a coloração se mostra crucial para a seleção sexual nesses organismos. Esses insetos exibem uma ampla diversidade de coloração, cuja obtenção se dá por uma amplitude de mecanismos de geração de cores que, inclusive, serviu de inspiração para Darwin dispor sobre a seleção sexual, já que as borboletas são ideais para testar hipóteses sobre o potencial valor da coloração na escolha de parceiros reprodutivos (KEMP; RUTOWSKI, 2011).

Para dar início ao tema do papel da coloração, é necessário, antes, caracterizarmos o padrão geral de organização da visão de cores nesses lepidópteros. Segundo Klein (2015, p. 12), “*as borboletas evoluíram a partir das mariposas, que possuem três fotorreceptores, cada um contendo um pigmento visual específico*”, adicionalmente, o padrão visual das borboletas é semelhante ao de abelhas e zangões, sendo, nestes grupos, o sistema de visão

composto por três tipos de fotorreceptores, com sensibilidades máximas em faixas do azul, verde e do ultravioleta (KLEIN, 2015). Nota-se que alguns grupos preservaram o arranjo visual ancestral, contudo, em muitas espécies de borboletas há mais de três fotorreceptores, como em *Heliconius*, o que evidencia a seleção de sensibilidades espectrais nos fotopigmentos destes insetos (KLEIN, 2015).

A coloração, no geral, pode assumir diferentes papéis na evolução dos animais. Há casos em que os sinais visuais podem ter função exclusivamente para a defesa, como por exemplo as cores de “aviso” de espécies com mecanismos de proteção, em outros casos, os padrões de coloração na espécie anunciam sua identidade como parceiro, entre outras qualidades genéticas, mostrando-se como atrativas ao sexo oposto (KEMP; RUTOWSKI, 2011).

Vale destacar que, de acordo com Rutowski (1991), não há registro de nenhum sinal químico produzido por borboletas do sexo feminino que chame a atenção do macho a uma distância maior que alguns centímetros, em contrapartida, esses insetos reconhecem e localizam potenciais parceiros reprodutivos, sobretudo com características morfológicas observáveis a distância, como a coloração (COSTA, 2013).

Kemp e Rutowski (2011, p. 73), ao oferecer uma explicação ao valor adaptativo de cores na avaliação do parceiro, informam-nos ainda que

As maiores superfícies de sinalização de cores nas borboletas são as asas, e as cores que contribuem para os padrões nas asas são resultado das propriedades das escamas e sua distribuição nas asas. Cada escala atua como um pixel em uma imagem digitalizada, contribuindo com um ponto de cor para a imagem.

Em borboletas diurnas a coloração das asas funcionam, inclusive, para a termorregulação, proteção (aposematismo) e comunicação intraespecífica (LEDERHOUSE; SCRIBER, 1996). Como primeira evidência, Silberglied e Taylor (1978) observam que tons específicos de cor do macho podem ter sido selecionados no contexto da preferência do parceiro feminino, utilizando-se como modelos as espécies *Colias eurytheme* (Boisduval, 1852) e *Eurema hecabe* (Linnaeus, 1758).

Costa (2013), ao descrever o dimorfismo sexual no gênero *Heliconius*, pertencente à família Nymphalidae, reconhece que o macho possui a capacidade de discernir entre os sexos utilizando-se somente do padrão visual de coloração dimórfico, sendo tal diferença, entre os indivíduos, limitada a disposição das manchas e número de diferentes pigmentos. Somando-se aos estudos de reconhecimento sexual do referido gênero ao relacionar com

estímulos visuais (KLEIN; ARAÚJO, 2013; KLEIN, 2015), percebe-se que tal diferença na coloração entre os sexos são determinantes para o início do cortejo, sendo suficiente para atrair a atenção dos pretendentes e provocar tentativas de interação com as fêmeas.

Kemp e Rutowski (2011, p. 62) discorreram sobre os padrões de cores decorridos do dimorfismo sexual em Nymphalidae e em Pieridae:

as superfícies dorsais das asas masculinas são adornadas com elementos de padrão de cores brilhantes e/ou iridescentes que estão completamente ausentes no sexo oposto. Essas cores às vezes são obviamente apresentadas às fêmeas por meio de rotinas de namoro aéreo altamente ritualizadas, que apoiam a ideia de que elas evoluíram como sinais de acasalamento. Há boas evidências em muitas espécies de que tais padrões de cores são usados pelas fêmeas para reconhecer parceiros potenciais.

No entanto, mesmo com a quantidade de evidências acerca do papel da cor na seleção de parceiros reprodutivos, há muito o que se estudar para alcançarmos conclusões com uma maior confiança no tema, já que se tem muito mais perguntas do que respostas sobre o tema (KLEIN, 2015).

Em Brassolini, tribo dentro dos ninfalídeos, ocorre a discussão na literatura acerca de muitos pontos discutidos nesta seção que será detalhada com mais destaque no artigo escrito a seguir.

2 Objetivos

2.1 Objetivo geral

O objetivo deste trabalho foi realizar uma revisão bibliográfica do conhecimento atual a respeito dos comportamentos reprodutivos já relatados em Brassolini.

2.2 Objetivos específicos

- Compilar os trabalhos dos últimos 40 anos relativos ao tema geral;
- Discutir o conhecimento atual sobre o comportamento reprodutivo em espécies da tribo Brassolini;
- Contribuir para o conhecimento de Brassolini, embasando futuras pesquisas no que tange ao que se sabe sobre o tema;
- Possibilitar a verificação de lacunas no conhecimento de grupos menos estudados.

ARTIGO

Artigo a ser submetido e formatado em acordo com as normas da Revista Brasileira de Entomologia, disponíveis em: <https://www.scielo.br/journal/rbent/about/#instructions>

Comportamento reprodutivo em espécies da tribo Brassolini Boisduval, 1836 (Lepidoptera: Nymphalidae): uma revisão bibliográfica

Matheus Alves da Silva¹ & Marcos Gonçalves Lhano¹

1 – Curso de Bacharelado em Ciências Biológicas, Universidade Federal de São Carlos (UFSCar), Centro de Ciências da Natureza (CCN), campus Lagoa do Sino (Buri, SP)

3 Introdução

Lepidoptera constitui o segundo grupo taxonômico mais abundante entre os insetos, abrangendo mais de 180.000 espécies descritas (Mallet, 2014) e com uma estimativa de 500.000 espécies existentes (Kristensen; Scoble & Karsholt, 2007), somente atrás dos besouros (Coleoptera) no quesito diversidade (Brown Jr. & Freitas, 1999). No Brasil, o táxon é representado por uma diversidade acima de 13.000 espécies, sendo 129 delas endêmicas da região (Carneiro, 2023).

A ordem destaca-se como o maior grupo dentre os insetos cuja alimentação é predominantemente composta de plantas e seus derivados (Brown Jr. & Freitas, 1999; Mitter; Davis & Cummings, 2017), além de desempenharem funções importantíssimas para a manutenção dos ecossistemas, como a dispersão de sementes e a polinização, ajudando inclusive na ciclagem de nutrientes e decomposição de restos mortais (Gullan & Cranston, 2007). A evolução teve papel central na adaptação destes organismos, a qual a influenciou fortemente, dada a variedade de serviços ecossistêmicos desempenhados por estes animais (Ortiz-Acevedo *et al.*, 2020), além disso, são considerados notáveis bioindicadores na natureza (Vieira *et al.*, 2020).

Estes organismos podem ser classificados de diversas formas, no entanto, são divididos em borboletas (Rhopalocera), geralmente diurnas, e em mariposas (Heterocera), geralmente noturnas, podendo a última ser subdividida em micro e macro mariposas (Brown Jr. & Freitas, 1999; Perveen & Khan, 2017).

As borboletas, na atualidade, estão reunidas em uma única superfamília: Papilionoidea, que agrupa sete famílias ao todo, sendo elas: Hedyliidae, Hesperiiidae, Lycaenidae, Nymphalidae, Papilionidae, Pieridae e Riodinidae (Mitter; Davis & Cummings, 2017).

Em sua fase adulta, as borboletas dividem-se em duas guildas distintas: as nectarívoras, com uma dieta baseado em néctar floral, e as frugívoras, que se alimentam do líquido de frutas fermentadas, já em processo de decomposição (Santoro; Silva & Nanya, 2019). A família Nymphalidae se apresenta como a mais diversificada entre as frugívoras, tanto em formas larvais, como em relações ecológicas com as plantas hospedeiras (Silva, 2008).

Nela, encontra-se a tribo Brassolini, cuja diversidade de espécies gira em torno de 102 espécies descritas, divididas em 3 subtribos e 17 gêneros (Frichter, 2012). Estas são conhecidas pelo seu grande porte, por possuírem, em sua maioria, hábitos crepusculares e por serem exclusivamente neotropicais com cores exuberantes na maioria dos membros do grupo, além disso, é possível encontrar desenhos semelhantes a olhos em suas asas, como por exemplo a borboleta olho-de-coruja (*Caligo illioneus* (Cramer, 1775)), o que possibilitou ao táxon, no decorrer da história, ser acentuadamente importante no folclore e na literatura (Casagrande, 1995; Salgado-Neto, 2010).

Há tempos é de nosso conhecimento que as borboletas se envolvem em modos comportamentais guiados a fins específicos, sendo um deles o comportamento reprodutivo, cuja importância evidencia o papel fundamental das adaptações nas funções biológicas e nas interações ecológicas dos organismos com o meio em que vivem (Snowdon, 1999; Evans *et al.*, 2020). Em seu estágio de imago (fase adulta apta à reprodução), as borboletas fêmeas podem acasalar uma única vez (monandria) ou diversas vezes (poliandria) dependendo do táxon (Brown Jr. & Freitas, 1999; Silva, 2009).

Na cópula, o macho transfere para a fêmea o espermatóforo, uma estrutura produzida pelo macho que é composto por algumas substâncias que podem ser de grande importância para a fêmea na manutenção fisiológica reprodutiva (Boggs & Gilbert, 1979). Silva (2009) ressalta, ainda, que a qualidade nutricional dos espermatóforos pode variar de acordo com a estratégia reprodutiva.

As interações comportamentais guiadas à reprodução sexuada variam de acordo com o táxon nas borboletas, assim como os hábitos, fisiologia e demais características inerentes a seu nicho ecológico. Diante de tamanha complexidade e ao analisar a literatura, percebe-se que são pouco abundantes os trabalhos reunindo todos estes parâmetros

etológicos que foram selecionados evolutivamente por milhões de anos. Essa lacuna observa-se para a tribo Brassolini, cujas informações se encontram pouco sintetizadas e dispersas na literatura científica.

Portanto, o presente trabalho objetivou realizar uma síntese do conhecimento relativo aos últimos 40 anos sobre o comportamento reprodutivo das borboletas da tribo Brassolini.

4 Material e Métodos

Foi realizada uma extensa revisão bibliográfica, com o objetivo de contemplar com eficiência o que há de mais relevante nos aspectos comportamentais de borboletas da tribo Brassolini, com consultas aos trabalhos publicados na literatura especializada (artigos, dissertações, teses, dissertações, monografias e livros) que se encontram disponíveis em meio digital, sendo pesquisadas as seguintes plataformas: *Google Scholar*, *ScienceDirect*, *Web of Science*, *Scielo*, *Springer* e periódicos CAPES.

Os termos empregados para a realização da pesquisa nas plataformas citadas foram relacionadas as palavras “comportamento reprodutivo”, “acasalamento”, “reprodução” e “aspectos comportamentais”, assim como os seus respectivos termos em inglês (“*reproductive behavior*”, “*mating*”, “*reproduction*”, “*behavioral aspects*”), ligados aos termos: “Brassolinae”(Brassolini), “Nymphalidae” e “borboletas”, sendo este também em sua forma em inglês (*butterfly*), selecionando apenas os trabalhos relativos aos membros da tribo Brassolini estudada nos últimos 40 anos.

5 Resultados e discussão

Ao todo foram encontrados 10 trabalhos nos últimos 40 anos que descrevem, ou apenas relatam, o comportamento reprodutivo de pelo menos um membro da tribo Brassolini, conforme demonstra a tabela 1.

Dessas pesquisas, percebe-se que a maioria das publicações relata comportamentos reprodutivos do gênero *Caligo*, aparecendo como foco principal ou um dos focos, em seis trabalhos analisados, seguido de *Opsiphanes* em quatro dos estudos levantados. Os gêneros *Bia*, *Brassolis* e *Eryphanis* aparecem com um trabalho publicado para cada táxon e para o restante dos gêneros não foram encontrados, na busca realizada, estudos neste tema nos últimos 40 anos. Destaca-se que os Estados Unidos não sendo um país localizado na zona neotropical (onde estão presentes majoritariamente as brassolinis),

apresentam o maior número de participações nessas pesquisas comportamentais (7 no total), com o Brasil (3), Panamá (2) e Costa Rica (1), estes neotropicais, aparecendo em seguida.

Tabela 1: Relação dos trabalhos encontrados referentes ao comportamento reprodutivo em gêneros da tribo Brassolini.

Autor(es)	Ano	Táxon(s) estudado(s)	País(es)
Cubero	1985	<i>Opsiphanes e Eryphanis</i>	Costa Rica
Carvalho; Queiroz & Ruszczyk	1998	<i>Brassolis</i>	Brasil
Cress; Devries & Penz	2020	<i>Caligo e Opsiphanes</i>	Estados Unidos da América
Freitas <i>et al.</i>	1997	<i>Caligo</i>	Brasil
Freitas; Murray & Brown Jr.	2002	<i>Bia</i>	Brasil / Estados Unidos da América
Frichter	2012	<i>Caligo e Opsiphanes</i>	Estados Unidos da América
Penz & Mohammadi	2013	Brassolini (geral)	Estados Unidos da América
Penz & Willians	2020	<i>Caligo e Opsiphanes</i>	Estados Unidos da América
Srygley	1994	<i>Caligo</i>	Estados Unidos da América
Srygley & Penz	1999	<i>Caligo</i>	Estados Unidos da América / Panamá

Nos gêneros de Brassolini, observa-se que, mesmo próximos evolutivamente, os comportamentos relacionados à reprodução podem variar de acordo com os diferentes gêneros. Frichter (2012) e Penz & Willians (2020), além de constatarem diferenças anatômicas em relação às asas de dois gêneros dentro da subtribo, *Caligo* e *Opsiphanes* (Figura 2), os mesmos as relacionam de acordo com suas estratégias reprodutivas, onde o machos de *Caligo* ostentam asas curtas e largas devido ao comportamento de “sentar e esperar”, no qual aguardam a aproximação das fêmeas, e com os indivíduos machos de *Opsiphanes* apresentando tanto o formato das asas, quanto o comportamento reprodutivo,

antagônicas às *Caligo*, com asas estreitas e alongadas e exibições de voo em elevada velocidade podendo viajar, inclusive, grandes distâncias para ir de encontro com o gênero oposto.

Figura 2: *Opsiphanes* sp. macho: vista dorsal e ventral.



Fonte: Foto por Didier Descouens (2012).

Para *Caligo* e *Opsiphanes* observou-se também que, no momento de competição intraespecífica dos machos pelas fêmeas férteis, ambos os táxons elevam gradativamente a temperatura torácica, funcionando como um preparatório para encontros reprodutivos, como observado e demonstrado por Srygley (1994).

Srygley & Penz (1999) contribuíram sobremaneira para o entendimento das estratégias reprodutivas nas borboletas-coruja (*Caligo*), analisando os comportamentos de duas espécies, *C. illioneus* e *C. oileus* (Felder, 1861). Os autores demonstraram que o acasalamento nestas espécies são em “leks”, no qual, machos da mesma espécie empoleiram-se em locais sem recursos aparentes, passam a defender tais territórios e gastam tempo e energia consideráveis ao competirem por fêmeas receptivas.

Comportamentos relativos à defesa territorial também foram noticiados em *C. idomeneus* (Linnaeus, 1758), embora não se tenha visto o acasalamento (Freitas *et al.*, 1997). Contudo, os *Opsiphanes* machos não se reúnem em leks, pois patrulham em busca das fêmeas (Cress; Devries & Penz, 2020).

Ainda em borboletas-coruja, as manchas oculares (ocelos) ventrais nas asas posteriores (figura 3) funcionam como uma importante ferramenta utilizada pelas fêmeas para a identificação visual de machos empoleirados que, quando abordados, iniciam o comportamento de côrte aérea, evidenciando o papel fundamental da coloração no reconhecimento de parceiros reprodutivos no sistema em *lekking* e não só no

comportamento de defesa anti-predatória (Penz & Mohammadi, 2013; Cress; Devries & Penz, 2020).

Figura 3: Mancha ocular em *Caligo illioneus* (Cramer, 1775).



Fonte: Autoria própria.

Carvalho, Queiroz & Ruszczyk (1998) ao observar espécies protândricas, no qual há surgimento de machos antes das fêmeas, como *Brassolis sophorae* (Linnaeus, 1758) (Figura 4), sugeriram que os machos obtêm maior sucesso no acasalamento ao emergirem da pupa mais precocemente que o sexo oposto, aumentando a probabilidade de encontrarem fêmeas maiores e mais fecundas, assim como, aumentar o número de cópulas durante sua curta vida adulta, visto que os adultos de *B. sophorae* possuem uma probóscide degenerada, sendo quase todas as suas atividades atreladas à reprodução.

Figura 4: Indivíduo macho de *Brassolis sophorae* (Linnaeus, 1758): vista dorsal e ventral.



Fonte: Foto por Didier Descouens (2012).

Em brassolinis do gênero *Bia* (figura 5), segundo Freitas, Murray & Brown Jr (2002), o comportamento reprodutivo é longo e complexo e assemelha-se ao de outros gêneros já relatados (*Brassolis*, *Caligo* e *Opsiphanes*), incluindo diferentes padrões de voo, contato do macho com a fêmea tanto durante o voo quanto no solo, sendo, este último, quando as fêmeas empoleiradas tremiam suas asas. Além disso, os autores observaram a ocorrência esporádica de comportamentos de cômte entre dois machos.

Figura 5: *Bia* sp. macho: vista dorsal e ventral.



Fonte: Foto por Didier Descouens (2012).

Por fim, Cubero (1985) ao estudar o comportamento de *Eryphanis aesacus* Herrich-Schäffer, 1850, que, assim como a maioria dos brassolinis, o comportamento de cômte da espécie ocorre predominantemente ao entardecer. O autor observou também que que é expressiva a territorialidade dos machos ao longo das margens de rios, com as fêmeas recepcionando-os, geralmente, em folhas largas e sempre próximas às quedas d'água. Além disso, constatou que a iridescência azul-violeta das asas masculinas (figura 6) durante o voo é muito perceptível, podendo ser uma característica visual, por meio da coloração, para sinalização às fêmeas (Cubero, 1985).

Figura 6: *Eryphanis* sp. macho: vista dorsal e ventral.



Fonte: Foto por Didier Descouens (2012).

6 Considerações finais

Apesar da pequena quantidade de estudos publicados sobre o tema para a tribo Brassolini, pode-se generalizar para os gêneros algumas particularidades no comportamento reprodutivo, mais especificamente em *Bia*, *Caligo*, *Eryphanis* e *Opsiphanes*.

Foi visto que as estratégias de encontro entre machos e fêmeas podem variar de acordo com o táxon, por exemplo: machos *Caligo* ficam em repouso e esperam as fêmeas aproximarem-se, já machos de *Opsiphanes* são mais ativos que as fêmeas e vão de encontro ao gênero oposto.

Observou-se também que a defesa territorial, como os sistemas em *lekking* vistos em *Caligo*, e a competição entre machos são características marcantes em muitos táxons em Brassolini quando a reprodução está envolvida, o que já era esperado, já que a família Nymphalidae apresenta variadas estratégias reprodutivas.

Por fim, é relevante destacar a importância, como objeto de estudo, do comportamento reprodutivo desses animais, visto que eles desempenham um papel fundamental no equilíbrio ecológico dos ecossistemas, atuando, principalmente, como polinizadores e na ciclagem de nutrientes, além de serem visualmente exuberantes ao público em geral, considerados, por muitos, animais símbolo de beleza, o que é bastante positivo, já que as borboletas podem ser utilizadas como espécies guarda-chuva, auxiliando assim na conservação de outros táxons em unidades de conservação.

7 Agradecimentos

Ao meu orientador Marcos G. Lhano e à Paulina Arce, coordenadora e gestora do Borboletário de Osasco, pelos ensinamentos e revisão deste artigo.

8 Referências

- Boggs, C. L., Gilbert, L. E., 1979. Male contribution reproduction in butterflies: evidence for transfer of nutrients at mating. *Science* 206, 83-84.
- Brown JR, K. S., Freitas, A. V. L., 1999. Lepidoptera. In: Brandão, C. R. F., Canello, E. M., 1999. Biodiversidade do Estado de São Paulo, Brasil: síntese do conhecimento no final do século XX - Invertebrados terrestres. São Paulo: FAPESP, p. 226-243.
- Carneiro, E., 2023. Lepidoptera in Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. PNUD. Disponível em: <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/84> (Acessado em: 10 Janeiro 2023)
- Carvalho, M. C., Queiroz, P. C. D., Ruszczyk, A., 1998. Protandry and female size-fecundity variation in the tropical butterfly *Brassolis sophorae*. *Oecologia* 116, 98-102.
- Casagrande, M. M., 1995. Notas sistemáticas sobre Brassolinae. I. Tribos (Lepidoptera, Nymphalidae). *Revista Brasileira de Zoologia* 12 (3), 671-699.
- Cress, L. D., DeVries, P., Penz, C. M., 2020. Do Hind Wing Eyespots of *Caligo* Butterflies Function in Both Mating Behavior and Antipredator Defense? (Lepidoptera, Nymphalidae). *Annals of the Entomological Society of America* 20 (10), 1-9. <https://doi.org/10.1093/aesa/saaa050>.
- Cubero, R., 1985. Notes on the life cycle and natural history of *Opsiphanes quiteria quirinus* Godman and *Eryphanis aesacus buboculus* Butler (brassolidae). *Journal of the Lepidopterists Society* 39 (1), 33-42.
- Evans, L. C., Oliver, T. H., Sims, I., Greenwell, M. P., Melero, Y., Watson, A., Townsend, F., Walters, R. J., 2020. Behavioural modes in butterflies: their implications for movement and searching behaviour. *Animal Behaviour* 169, 23-33. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2020.09.001>.

- Freitas, A. V. L., Benson, W. W., Marini-Filho, O. J., Carvalho, R. M., 1997. Territoriality by the dawn's early light: the Neotropical owl butterfly *Caligo idomenaeus* (Nymphalidae: Brassoliniinae). *Journal of Research on the Lepidoptera* 34, 14-20.
- Freitas, A. V. L., Murray, D., Brown Jr., K. S., 2002. Immatures, natural history and the systematic position of *Bia actorlon* (nymphalidae). *Journal of the Lepidopterists Society* 56 (3), 117-122.
- Frichter, S. E., 2012. Influence of male mating behavior on wing morphology in Brassolini butterflies. Tese de Bacharelado, Departamento de Ciências Biológicas, Universidade de Nova Orleães, Nova Orleães, 20 p.
- Gullan, P. J., Cranston, P. S., 2007. Os insetos: um resumo de entomologia. São Paulo: Roca, 440 p.
- Kristensen, N. P., Scoble, M. J., Karsholt, O., 2007. Lepidoptera phylogeny and systematics: the state of inventorying moth and butterfly diversity. *Zootaxa* 1668, 699-747. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1668.1.30>.
- Mallet, J. The Lepidoptera Taxome Project Draft Proposals and Information. University College of London. 2014. Disponível em: <https://www.ucl.ac.uk/taxome/> (Acessado em: 10 Novembro 2022)
- Mitter, C., Davis, D. R., Cummings, M. P., 2017. Phylogeny and evolution of Lepidoptera. *Annu. Rev. Entomol.* 62, 265-283. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-031616-035125>.
- Ortiz-Acevedo, E., Gomez, J. P., Espeland, M., Toussaint, E. F. A., Willmott, K. R., 2020. The roles of wing color pattern and geography in the evolution of Neotropical Preponini butterflies. *Ecology and Evolution* 10, 12801-12816. <https://doi.org/10.1002/ece3.6816>.
- Penz, C. M., Mohammadi, N., 2013. Wing pattern diversity in Brassolini butterflies (Nymphalidae, Satyrinae). *Biota Neotropica* 13 (3), 154-180. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032013000300020>.
- Penz, C. M., Williams, S. F., 2020. Wing Morphology and Body Design in *Opsiphanes* and *Caligo* Butterflies Match the Demands of Male Mating Displays (Lepidoptera: Nymphalidae). *Annals of the Entomological Society of America* 113 (3), 207-215. <https://doi.org/10.1093/aesa/saz073>.
- Perveen, F. K., Khan, A., 2017. Introductory Chapter: Lepidoptera. Londres: Intech, 18 p.

- Salgado-Neto, G., 2010. *Lepidópteros do Brasil (agenda de campo)*.
- Santoro, A., Silva, G. B. V., Nanya, S., 2019. Comportamento de Acasalamento de *Methona themisto* (Lepidoptera: Nymphalidae) em Laboratório. In: Encontro Internacional de Produção Científica. Maringá: UNICESUMAR, 9 p.
- Silva, E. S. C., 2009. Estratégias de acasalamento e qualidade do espermátforo em *Heliconius* (Lepidoptera, Nymphalidae). Tese de Mestrado, Centro de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Natal, 37 p.
- Silva, G. C., 2008. Diversidade de borboletas Nymphalidae na Mata Atlantica do Parque Municipal da Lagoa do Peri, Florianopolis, SC. Tese de Bacharelado, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, 34 p.
- Snowdon, C. T., 1999. O significado da pesquisa em Comportamento Animal. *Estudos de Psicologia* 4 (2), 365-373. <https://doi.org/10.1590/S1413-294X1999000200011>.
- Srygley, R., 1994. Shivering and its cost during reproductive behaviour in Neotropical owl butterflies, *Caligo* and *Opsiphanes* (Nymphalidae: Brassolinae). *Animal Behaviour* 47, 23-32.
- Srygley, R., Penz, C. M., 1999. Lekking in Neotropical Owl Butterflies, *Caligo illioneus* and *C. oileus* (Lepidoptera: Brassolinae). *Journal of Insect Behavior* 12 (1), 81-103.
- Vieira, L. R., Silva, L. D., Oliveira, L. A., Rosa, A. H. B., Souza, M. M., 2020. Borboletas (Lepidoptera, Papilionoidea) em floresta estacional semidecidual do sul do estado de Minas Gerais, Brasil. *Nature and Conservation* 13 (2), 14-25. <http://doi.org/10.6008/CBPC2318-2881.2020.002.0002>.

9 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALLEN, C. E.; ZWAAN, B. J.; BRAKEFIELD, P. M. Evolution of Sexual Dimorphism in the Lepidoptera. **Annu. Rev. Entomol.**, Danvers, v. 56, s. n., p. 445–64, 2011.

BERWAERTS, K.; VAN DYCK, H.; AERTS, P. Does flight morphology relate to flight performance? An experimental test with the butterfly *Pararge aegeria*. **Functional Ecology**, Londres, v. 16, s. n., p. 484–491, 2002.

BROWN JR, K. S.; FREITAS, A. V. L. Lepidoptera. In: BRANDÃO, C. R. F.; CANCELLO, E. M. **Biodiversidade do Estado de São Paulo, Brasil: síntese do conhecimento no final do século XX - Invertebrados terrestres**. São Paulo: FAPESP, 1999. p. 226-243.

CARNEIRO, E. **Lepidoptera in Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil**. PNUD. 2023. Disponível em: <<http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/84>>. Acesso em: 10 Jan. 2023.

CASAGRANDE, M. M. **Classificação dos Brassolinae até o nível de gênero (Lepidoptera : Nymphalidae)**. 1983. 178 f. Tese (Doutorado em Ciências) - Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 1983.

CASAGRANDE, M. M. *et al.* **Nymphalidae in Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil**. PNUD. 2023. Disponível em: <<http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/148720>>. Acesso em: 11 Jan. 2023.

CASAGRANDE, M. M. Notas sistemáticas sobre Brassolinae. I. Tribos (Lepidoptera, Nymphalidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, Curitiba, v. 12, n. 3, p. 671-699, 1995.

CHOI, J. B. *et al.* Checklist of the family Nymphalidae (Lepidoptera: Papilionoidea) from Myanmar. **Journal of Asia-Pacific Biodiversity**, Seul, v. 14, n. 4, p. 544-556, 2021.

COSTA M. C **Dimorfismo sexual e reconhecimento de parceiros em *Heliconius ethilla narcaea* (Lepidoptera, Nymphalidae)**. 2013. 31 f. Trabalho de Conclusão de Curso (Bacharelado em Ciências Biológicas) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2013.

EVANS, L. C. *et al.* Behavioural modes in butterflies: their implications for movement and searching behaviour. **Animal Behaviour**, Glenview, v. 169, s. n, p. 23-33, 2020.

- FRICHTER, S. E. **Influence of male mating behavior on wing morphology in Brassolini butterflies**. 2012. 20 f. Tese (Bacharelado em Ciências Biológicas) - Departamento de Ciências Biológicas, Universidade de Nova Orleães, Nova Orleães, 2012.
- GILBERT, L. E. Pollen feeding and reproductive biology of *Heliconius* butterflies. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, v. 69, s. n., p. 1402-1407, 1972.
- GONZÁLES-VALDIVIA, N. A. *et al.* Nymphalidae frugívoras (Lepidoptera: Papilionoidea) asociadas a un ecosistema agropecuario y de bosque tropical lluvioso en un paisaje del sureste de México. **Revista Mexicana de Biodiversidad**, Cidade do México. v. 87, s. n., p. 251-464, 2016.
- KARLSSON, B. Resource allocation and mating systems in butterflies. **Evolution**, Nova Iorque, v. 49, n. 5, p. 955-961, 1995.
- KARLSSON, B.; WICKMAN, P. O. Increase in reproductive effort as explained by body size and resource allocation in the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria* (L.). **Functional Ecology**, Londres, v. 4, s. n., p. 609–617, 1990.
- KEMP, D. J.; RUTOWSKI, R. L. The Role of Coloration in Mate Choice and Sexual Interactions in Butterflies. **Advances in the Study of Behavior**, Londres, v. 43, s. n., p. 55-92, 2011.
- KHYADE, V. B.; GAIKWAD, P. M.; VARE, P. R. Explanation of Nymphalidae Butterflies. **International Academic Journal of Science and Engineering**, Mumbai, v. 5, n. 4, p. 24-47, 2018.
- KLEIN, A. L. **Mimetismo e reconhecimento específico em borboletas do Sul do Brasil**. 2015. 195 f. Tese (Doutorado em Ciências) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2015.
- KLEIN, A. L.; ARAÚJO, A. M. Sexual size dimorphism in the color pattern elements of two mimetic *Heliconius* butterflies. **Neotropical entomology**, Londrina, v. 42, n. 6, p. 600-606, 2013.
- KOZLOV, M. V. *et al.* Recovery of moth and butterfly (Lepidoptera) communities in a polluted region following emission decline. **Science of the Total Environment**, Los Angeles, v. 838, s. n., p. 1-12, 2022.

KRISTENSEN, N. P.; SCOBLE, M. J.; KARSHOLT, O. Lepidoptera phylogeny and systematics: the state of inventorying moth and butterfly diversity. **Zootaxa**, Auckland, v. 1668, s. n., p. 699-747, 2007.

LEDERHOUSE, R. C.; SCRIBER, J. M. Intrasexual selection constrains the evolution of the dorsal color pattern of male black swallowtail butterflies, *Papilio polyxenes*. **Evolution**, Nova Iorque, v. 50, s. n., p. 717–722, 1996.

MALLET, J. **The Lepidoptera Taxome Project Draft Proposals and Information**. University College of London. 2014. Disponível em: <<https://www.ucl.ac.uk/taxome/>>. Acesso em: 10 Nov. 2022.

MITTER, C.; DAVIS, D. R.; CUMMINGS, M. P. Phylogeny and evolution of Lepidoptera. **Annu. Rev. Entomol.**, Danvers, v. 62, s. n., p. 265-283, 2017.

PEIXOTO, P. E. C.; MEDINA, A. M.; MENDOZA-CUENCA, L. Do territorial butterflies show a macroecological fighting pattern in response to environmental stability?. **Behavioural Processes**, Amsterdam, v. 109, s. n., p. 14-20, 2014.

PEIXOTO, P. E. C.; MENDOZA-CUENCA, L. Chapter 4 - Territorial Mating Systems in Butterflies: What We Know and What Neotropical Species Can Show. In: MACEDO, R. H.; MACHADO, G. **Sexual Selection: perspectives and models from the Neotropics**. Londres: Elsevier, 2014. p. 85-113.

PERVEEN, F. K.; KHAN, A. **Introductory Chapter: Lepidoptera**. s. ed. Londres: Intech, 2017. 18 p.

POWELL, J. A. Chapter 151 - Lepidoptera: Moths, Butterflies. In: RESH, V. H.; CARDÉ, R. T. **Encyclopedia of Insects**. Londres: Elsevier, 2009. p. 559-587.

RUTOWSKI, R. L. The evolution of male mate-locating behavior in butterflies. **The American Naturalist**, Chicago, v. 138, n. 5, p. 1121-1139, 1991.

SALGADO-NETO, G. **Lepidópteros do Brasil (agenda de campo)**. [S.I: s. n.], 2010.

SANTORO, A.; SILVA, G. B. V.; NANYA, S. Comportamento de Acasalamento de *Methona themisto* (Lepidoptera: Nymphalidae) em Laboratório. In: **Encontro Internacional de Produção Científica**. Maringá: UNICESUMAR, 2019. 9 p.

SCOTT, J. A. Mating of butterflies. **Journal of Research on the Lepidoptera**, Arcadia, v. 11, n. 2, p. 99-127, 1973.

SEIDEL, D. P. *et al.* Ecological metrics and methods for GPS movement data. **International Journal of Geographical Information Science**, Londres, v. 32, n. 11, p. 2272-2293, 2018.

SHREEVE, T. G. Habitat selection, mate location, and micro-climate constraints on the activity of the speckled wood butterfly *Parage aegeria*. **Oikos**, Lund, v. 42, s. n., p. 371–377, 1985.

SHREEVE, T. G.; DENNIS, R. L. H.; WAKEHAM-DAWSON, A. Phylogenetic, habitat, and behavioural aspects of possum behaviour in European Lepidoptera. **Journal of Research on the Lepidoptera**, Arcadia, v. 39, s. n., p. 80-85, 2006.

SILBERGLIED, R. E.; TAYLOR, O. R. Ultraviolet reflection and its behavioral role in the courtship of the sulphur butterflies *Colias eurytheme* and *C. philodice* (Lepidoptera, Pieridae). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, Berlim, v. 3, s. n., p. 203–243. 1978.

UCHIDA, A.; IMAFUKU, M. Ecological and phylogenetic perspectives on wing stiffness in nine Theclini species (Lepidoptera: Lycaenidae). **Entomological Science**, Tóquio, v. 20, n. 5, p. 7-14, 2016.

VIEIRA, L. R. *et al.* Borboletas (Lepidoptera, Papilionoidea) em floresta estacional semidecidual do sul do estado de Minas Gerais, Brasil. **Nature and Conservation**, Aracaju, v. 13 , n. 2, p. 14-25, 2020.

WAHLBERG, N. *et al.* Nymphalid butterflies diversity following near demise at the Cretaceous/Tertiary boundary. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**. Londres, v. 276, s. n., p. 4295-4302, 2009.