



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA AQUÁTICA E PESCA

THAYANA AYRES ALVES

MAPEAMENTO FÍSICO DE DNAs REPETITIVOS EM ESPÉCIES DA
SUBFAMÍLIA HYPOSTOMINAE (LORICARIIDAE)

Belém – PA
2016

Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)
Sistema de Bibliotecas da UFPA

Alves, Thayana Ayres, 1984-

Mapeamento físico de dnas repetitivos em espécies da subfamília hypostominae (loricariidae) / Thayana Ayres Alves. - 2016.

Orientadora: Renata Coelho Rodrigues Noronha.

Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Pará, Instituto de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aquática e Pesca, Belém, 2016.

1. Ecologia aquática. 2. Pesca. 3. Citogenética. 4. DNA. I. Título.

CDD 23. ed. 577.6

THAYANA AYRES ALVES

MAPEAMENTO FÍSICO DE DNAs REPETITIVOS EM ESPÉCIES DA
SUBFAMÍLIA HYPOSTOMINAE (LORICARIIDAE)

Dissertação apresentado ao Colegiado do Curso de Pós Graduação em Ecologia Aquática e Pesca, da Universidade Federal do Pará, como requisito para do título de mestre em Ecologia Aquática e Pesca.

Orientadora: Prof^ª. Dr^ª. Renata Coelho Rodrigues Noronha.

Belém – PA
2016

THAYANA AYRES ALVES

MAPEAMENTO FÍSICO DE DNAs REPETITIVOS EM ESPÉCIES DA
SUBFAMÍLIA HYPOSTOMINAE (LORICARIIDAE)

Dissertação apresentado ao Colegiado do Curso de Pós Graduação em Ecologia Aquática e Pesca, da Universidade Federal do Pará, como requisito para do título de mestre em Ecologia Aquática e Pesca.

Banca Examinadora:

Prof^a. Dr^a. Renata Coelho Rodrigues Noronha (Presidente)

Prof^o. Dr. Julio Cesar Pieczarka (membro)

Prof^o. Dr. Pablo Suárez (membro)

Prof^o. Dr. Leonardo dos Santos Sena (membro)

Prof^o. Dr. Carlos Eduardo Matos Carvalho Bastos (suplente)

Belém – PA

2016

THAYANA AYRES ALVES

MAPEAMENTO FÍSICO DE DNAs REPETITIVOS EM ESPÉCIES DA
SUBFAMÍLIA HYPOSTOMINAE (LORICARIIDAE)

Dissertação apresentado ao Colegiado do Curso de Pós Graduação em Ecologia Aquática e Pesca, da Universidade Federal do Pará, Instituto de Ciências Biológicas.

Banca Examinadora:

Prof^a. Dr^a. Renata Coelho Rodrigues Noronha (Presidente)
Laboratório de Citogenética Animal da UFPA

Prof^o. Dr. Julio Cesar Pieczarka (Membro)

Prof^o. Dr. Pablo Suárez (Membro)

Prof^o. Dr. Leonardo dos Santos Sena (Membro)

Prof^o. Dr. Carlos Eduardo Matos Carvalho Bastos (suplente)

Apresentado em 29 de Fevereiro de 2016

Belém – PA
2016

“... Tudo posso naquele
que me fortalece ...”

Filipenses 4:13

Dedico este trabalho aos amores
incondicionais da minha vida:
minha mãe, Lindalva Ayres;
minha filha, Andressa Vitória;
e meu marido, João Emílio.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente à Deus, pela vida, por me proporcionar essa experiência repleta de aprendizagem, pela força diante de tantas dificuldades e pelos anjos que colocou na minha vida durante essa trajetória.

À minha orientadora, Prof^a Dr^a. Renata Coelho Rodrigues Noronha por ter me ensinado a dar os primeiros passos nas técnicas de citogenética molecular (PCRs, marcações de sonda, FISHs, etc), por ter me proporcionado essa experiência maravilhosa e cheia de aprendizado, ter puxado minha orelha, mas também ter me dado colo quando eu precisei, por ter me ajudado a crescer como profissional, pela confiança, compreensão, força, orientação, incentivo e apoio incondicional.

Ao MSc. Aduino Lima Cardoso, que tenho como exemplo de competência e inspiração, por ter acreditado no meu potencial, por toda paciência, compreensão e orientação.

À prof^a Dr^a. Cleusa Yoshiko Nagamachi e ao Prof^o Dr. Julio Cesar Pieczarka por todo apoio, infraestrutura e contribuição neste trabalho.

Ao prof. Dr^o. Cesar Martins (UNESP) que gentilmente me cedeu os primers.

Ao Prof^o Dr^o. Leandro Melo de Sousa pela identificação das espécies.

Aos anjos que Deus colocou em minha vida: a Bióloga Jéssica Silva e a MSc. Thayse Benathar, que sempre me auxiliaram com a edição das imagens, formatação dos trabalhos, etc; bióloga Veriana Paixão, amiga incansável nas FISHs e REFISHs; MSc Bruno Almeida e Dr. Carlos Eduardo Bastos, pela orientação nas PCRs, visualização dos géis, marcação das sondas, enfim; MSc Willam, pela orientação com os mapas. Mais que colegas de trabalho, tenho vocês como verdadeiros amigos e anjos, muito obrigada por tudo, inclusive por aturarem minhas choradeiras.

Aos meus amigos peixólogos meus sinceros agradecimentos: Ananda, Milla, Fernando, Patrícia, Luciano, Luan. As que não são peixólogas, mas também tenho grande carinho: Monique e Manoella.

A todos os outros integrantes do Laboratório de Citogenética que de alguma forma contribuíram para este trabalho: Pablo, Karina, Stella, Marlyson, Danielle, Luana, Clara, Tássia, Jamilly, Melque, Jorge, Shirley, Conceição, Ramon, Natália, Celina, Talita, Mayara.

À minha mãe, meu porto seguro que com seu amor me transmitiu a garra de lutar e a vontade de vencer. Obrigada minha mãezinha por sempre ter acreditado em

mim, nunca ter me deixado desistir, por todo apoio, amor, colo e compreensão. Ao meu marido João Emílio Santana Pinto, meu amor, por sempre ter acreditado em mim, por ter me dado força todas as vezes que queria fraquejar, pelas noites em claro ao meu lado, pelo apoio incondicional, por todo amor, carinho, paciência e compreensão.

À minha filha, minha razão de viver e lutar por dias melhores. Mais que filha, é uma grande amiga. Obrigada minha princesa por todo apoio, carinho e compreensão.

Aos meus padrinhos Maria Luiza e Manoel Freitas, pela criação e educação que me proporcionaram em parte da minha vida, além de muito amor, carinho e apoio nessa trajetória.

Aos avós paternos da minha filha, Osmarina e José Luiz, obrigada por terem cuidado maravilhosamente bem da minha princesa para que eu pudesse dar continuidade aos meus estudos.

Às minhas amigas e irmãs Miriam, Patricia Santana, Alessandra, Hilda, Cleinha por todo apoio, amizade e compreensão.

Às minhas amigas da turma de mestrado Yanne, Carolzinha e Janaína, por estarem sempre ao meu lado, me ajudando a superar todas as dificuldades. Amigas que levarei pra toda vida.

A todos os professores do mestrado pela grande contribuição na minha formação profissional.

A todas as instituições e órgãos que deram apoio financeiro e estrutural para a realização deste trabalho: UFPA, PPGEAP, CAPES, Projeto Arapaima, Vale do Rio Doce, FAPESPA.

SUMÁRIO

RESUMO	vi
ABSTRACT	vii
1. INTRODUÇÃO	1
1.1 CONSIDERAÇÕES SOBRE A FAMÍLIA LORICARIIDAE	1
1.2 CONSIDERAÇÕES SOBRE OS GÊNEROS <i>Panaque</i> , <i>Panaqolus</i> e <i>Scobinancistrus</i>	3
1.3 ESTUDOS DE CITOGENÉTICA CLÁSSICA EM LORICARIIDAE	7
1.4 DNAs REPETITIVOS	8
1.4.1 Aspectos gerais e classificação	8
1.4.2 Mapeamento físico de DNAs repetitivos em Loricariidae:	11
2. OBJETIVOS	12
2.1 OBJETIVO GERAL	12
2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	13
3. CAPÍTULO I	14
Karyotypic evolution and chromosomal organization of repetitive DNA sequences in species of <i>Panaque</i> , <i>Panaqolus</i> , and <i>Scobinancistrus</i> (Siluriformes, Loricariidae) from the Amazon basin	14
4. CONCLUSÕES	36
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	37
APÊNDICE A - REVISÃO DA CARACTERIZAÇÃO CROMOSSÔMICA POR CITOGENÉTICA EM LORICARIIDAE	49
APÊNDICE B - REVISÃO DOS GENES DE rDNA 18S E 5S MAPEADOS EM LORICARIIDAE	59
APÊNDICE C - REVISÃO DE DNAs REPETITIVOS MAPEADOS EM LORICARIIDAE	63

RESUMO

Em Loricariidae, a subfamília Hypostominae apresenta maior riqueza de espécies, com mais de 400 espécies válidas, distribuídas em 40 gêneros, dentre eles, *Panaque*, *Panaqolus* e *Scobinancistrus*. Estudos citogenéticos têm demonstrado grande variação cariotípica, sugerindo a ocorrência de vários rearranjos cromossômicos em Loricariidae. Várias classes de sequências de DNAs repetitivos constituem o genoma dos eucariotos. Atualmente sabe-se que esse tipo de DNA está envolvido na organização estrutural e funcional do genoma, agindo na regulação gênica, replicação, reparo de DNA, mudanças estruturais (rearranjos cromossômicos), entre outros, podendo influenciar fortemente no processo evolutivo das espécies. Sequências de DNAs repetitivos são altamente conservadas entre alguns grupos, ao passo que em outros, são hipervariáveis, constituindo assim, excelentes marcadores de mapeamento e caracterização genômica. Neste contexto, a técnica de hibridização *in situ* fluorescente (FISH), permitiu a localização precisa de sequências específicas de DNA, gerando informações mais detalhadas sobre a organização cromossômica e genômica em vários grupos de animais. Desde modo, fizemos a primeira caracterização citogenética de *Panaque armbrusteri* e *Panaqolus* sp., e adicionalmente mapeamos sequências de DNAs repetitivos, incluindo rDNAs 18S e 5S, retrotransposons *Rex1* e *Rex3*, além do transposon *Tc1-mariner* nestas duas espécies e em *Scobinancistrus aureatus* e *Scobinancistrus pariolispos*. Nossos resultados evidenciaram que *Panaque armbrusteri*, *Panaqolus* sp., *S. aureatus* e *S. pariolispos* apresentam o mesmo número diploide $2n=52$, mas diferem pela fórmula cariotípica, padrão de distribuição de heterocromatina e localização da NOR; que os genes de DNAs ribossomais 18S e 5S localizam-se em um único par cromossômico em *Panaqolus* sp., diferindo de *Panaque armbrusteri*, *S. aureatus* e *S. pariolispos* que apresentam esses rDNAs localizados em pares cromossômicos distintos; os elementos transponíveis *Rex1*, *Rex3* e *Tc1-mariner* estão predominantemente dispersos nas quatro espécies aqui analisadas, e em associação com rDNAs. Essa diversidade cariotípica evidenciada em nosso estudo pode ser explicada por rearranjos cromossômicos como inversões e eventos de retrotransposições e transposições; sugerimos que tais rearranjos e dinâmicas de transposições podem ser os principais mecanismos de evolução cromossômica de Hypostominae.

Palavras-chaves: DNAs ribossomais, Retrotransposons, transposons, citogenômica.

ABSTRACT

In Loricariidae, the Hypostominae subfamily is the richest in species, with more than 400 valid species, distributed in 40 genera, among them, *Panaque*, *Panaqolus* and *Scobinancistrus*. Cytogenetic studies have shown great karyotype variation, suggesting the occurrence of many chromosomal rearrangements in Loricariidae. Several classes of repetitive DNA sequences constitute the eukaryotic genome. Currently, it is known that this class of DNA is involved in structural and functional genome organization, acting on gene regulation, replication, DNA repair, structural changes (Chromosomal rearrangements), among others, and can strongly influence the species evolutionary process. Repetitive DNA sequences are highly conserved in some groups and highly variable in others, constituting excellent markers for genomic mapping and characterization. In this context, the fluorescent *in situ* hybridization (FISH) technique enabled the precise localization of specific DNA sequences, generating more detailed information on genomic and chromosomal organization on many animal groups. Thus, we did the first cytogenetic characterization of *Panaque armbrusteri* and *Panaqolus* sp., and additionally we mapped repetitive DNA sequences, including 18S and 5S rDNA, *Rex1* and *Rex3* retrotransposons, and *Tc1-mariner* transposon on those species and on *Scobinancistrus aureatus* and *Scobinancistrus pariolispos*. Our results showed that *Panaque armbrusteri*, *Panaqolus* sp., *S. aureatus* and *S. pariolispos* have the same diploid number $2n=52$, but differ on karyotypic formula, heterochromatin distribution pattern and NOR localization. The 18S and 5S ribosomal DNA genes are located in a single chromosome pair on *Panaqolus* sp., differing from *Panaque armbrusteri*, *S. aureatus* and *S. pariolispos* that have those rDNAs located on distinct chromosome pairs; the transposable elements *Rex1*, *Rex3* and *Tc1-mariner* are predominantly scattered on the four analyzed species, and in association with the rDNAs. This karyotypic diversity evidenced in our study can be explained by chromosomal rearrangements like inversions and retrotransposition; we suggest that those rearrangements and transposition dynamics may be the main chromosomal evolution mechanism in Hypostominae.

Key-words: ribosomal DNA, Retrotransposons, transposons, cytogenomics.

1. INTRODUÇÃO

1.1 CONSIDERAÇÕES SOBRE A FAMÍLIA LORICARIIDAE

A família Loricariidae apresenta maior riqueza de peixes bagres neotropicais, com mais de 800 espécies válidas (ESCHMEYER, 2014). Os peixes da família Loricariidae possuem grande diversidade biológica, ocupam habitats lóticos, estando amplamente distribuídos na região neotropical (LUJAN et al., 2015), representando um importante componente da ictiofauna dulcícola (ISBRÜCKER, 1980).

Os loricarídeos são popularmente conhecidos como cascudos ou acaris e caracterizam-se pela presença de placas ósseas cobrindo a parte anterior do corpo, boca inferior com grandes lábios adaptados para sucção e dentes dérmicos chamados odontodes (BURGESS, 1989; SILVANO et al., 2001) (Figura 1). São peixes tipicamente de pequeno a médio porte (>20cm), embora existam espécies com quase 1m total de comprimento (LUJAN et al. 2010); alimentam-se de algas, detritos (BUCK & SAZIMA, 1995), além de espécies com especializações morfológicas para o consumo de madeira, sementes e até macroinvertebrados (LUJAN et al., 2011).

Em Loricariidae a exploração de peixes ornamentais constitui um fator de grande relevância, em especial no estado do Pará, o qual é o principal exportador de peixes desta família, com cerca de 60 espécies de loricarídeos exportados pelo mercado de espécies ornamentais brasileiro, sem contar as espécies que são comercializadas ilegalmente, ou que não possuem classificação taxonômica definida (PRANG, 2007).

A sistemática desta família tem sido constantemente revisada, de acordo com Lujan et al. (2015) foram realizados aproximadamente 36 estudos de relações filogenéticas utilizando análises morfológicas e moleculares em Loricariidae. A maioria desses estudos propõe que a família Loricariidae está dividida em seis subfamílias: Lithogeninae, Delturinae, Hypoptopomatinae, Neoplecostominae, Loricariinae e Hypostominae (ARMBRUSTER, 2004; REIS et al., 2006; CRAMER et al., 2011).

A subfamília Hypostominae foi dividida em cinco tribos: Corymbophanini, Rhinelepini, Hypostomini, Ancistrini e Pterygoplichthyini - com os dois últimos formando o clado mais derivado (ARMBRUSTER, 2004) -, contudo, recentemente Lujan et al. (2015) reorganizaram esta subfamília em 9 clados: Peckoltia, Hypostomini, Hemiancistrus, Acanthicus, 'Pseudancistrus, Lithoxus, Pseudancistrus, Ancistrini e Chaetostoma (Figura 2). Hypostomoninae apresenta maior riqueza de espécies com 40

gêneros e mais de 400 espécies válidas (ARMBRUSTER, 2004; LUJAN et al., 2015; REIS et al., 2006). Assim, considerando a grande diversidade dos loricariídeos e o vasto número de espécies ainda sem solução taxonômica, poucos são os estudos relacionados à família Loricariidae.

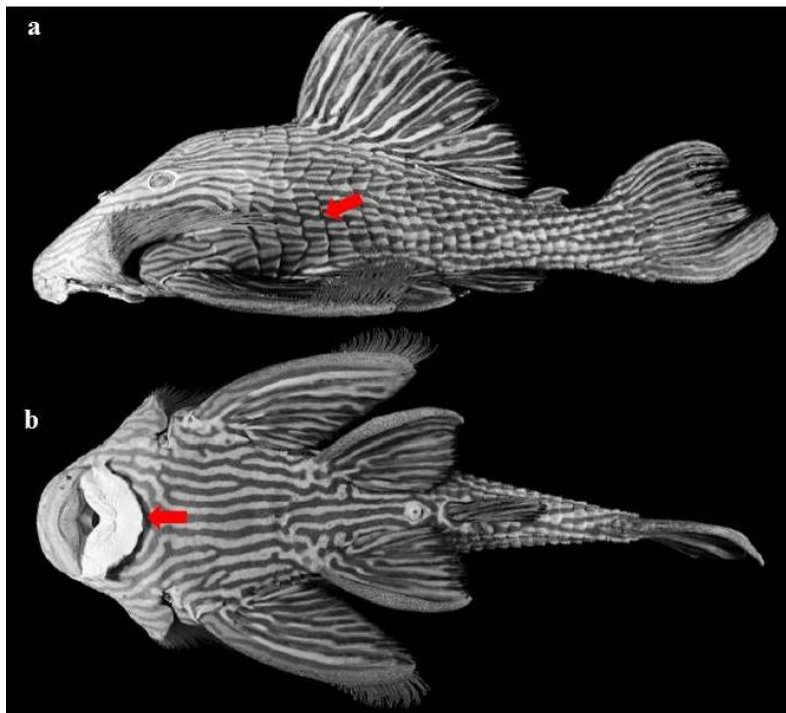


Figura 1: Exemplar da espécie *Panaque armbrusteri*, 344.7 mm de comprimento: a) placas ósseas na parte anterior do corpo (seta vermelha); b) boca com grandes lábios adaptados para sucção (seta vermelha) (fonte: adaptado de LUJAN et al. 2010).

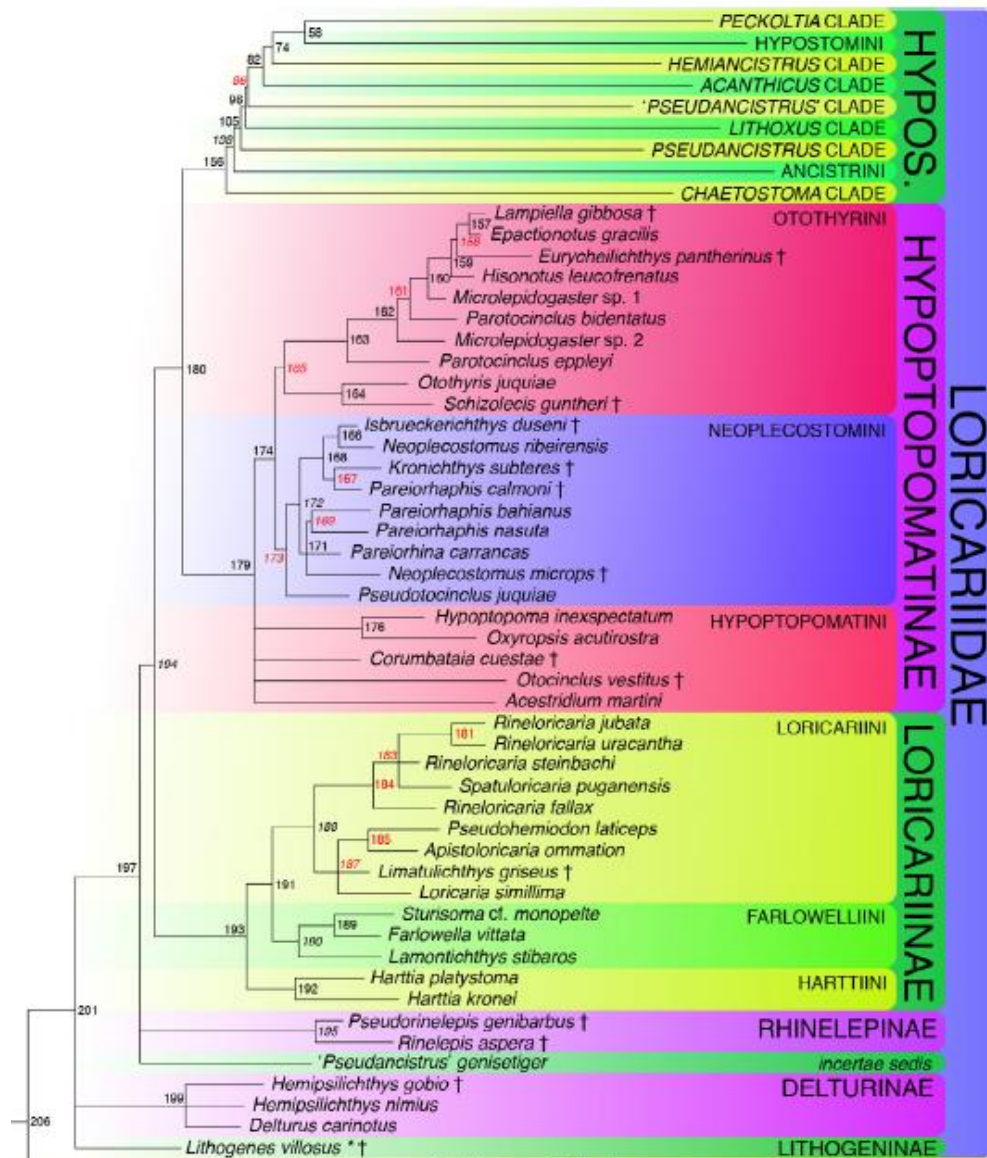


Figura 2: Relações filogenéticas da subfamília Hypostominae, baseada em dados moleculares, proposta por Lujan et al., (2015). HYPOS = HYPOSTOMINAE (Fonte: LUJAN et al., 2015).

1.2 CONSIDERAÇÕES SOBRE OS GÊNEROS *Panaque*, *Panaqolus* e *Scobinancistrus*

Os gêneros *Panaque*, *Panaqolus* e *Scobinancistrus* pertencem à subfamília Hypostominae (CRAMER et al., 2011; LUJAN et al., 2015) e assim como muitos taxa dentro de Loricariidae apresentam problemas taxonômicos. Isbrücker et al. (2001) descrevem *Panaqolus* como um novo gênero incluindo pequenos membros de *Panaque*. Chockley & Armbruster (2002) consideram *Panaqolus* como sinônimo de *Panaque*. Armbruster (2004) e Lujan et al. (2010) reconhecem três subgêneros: *Panaque*, *Panaqolus* e *Scobinancistrus* em *Panaque* (Figura 3B). Ferraris (2007) considera

Panaqolus e *Panaque* como gêneros distintos e válidos, assim como dados moleculares de Cramer et al. (2011) e Fisch-Muller et al. (2012). Lujan et al. (2015) por análise molecular, realocaram os gêneros *Panaqolus* e *Scobinancistrus* no clado *Peckoltia*, e o gênero *Panaque* no clado *Hemiancistrus* (Figura 4a, b).

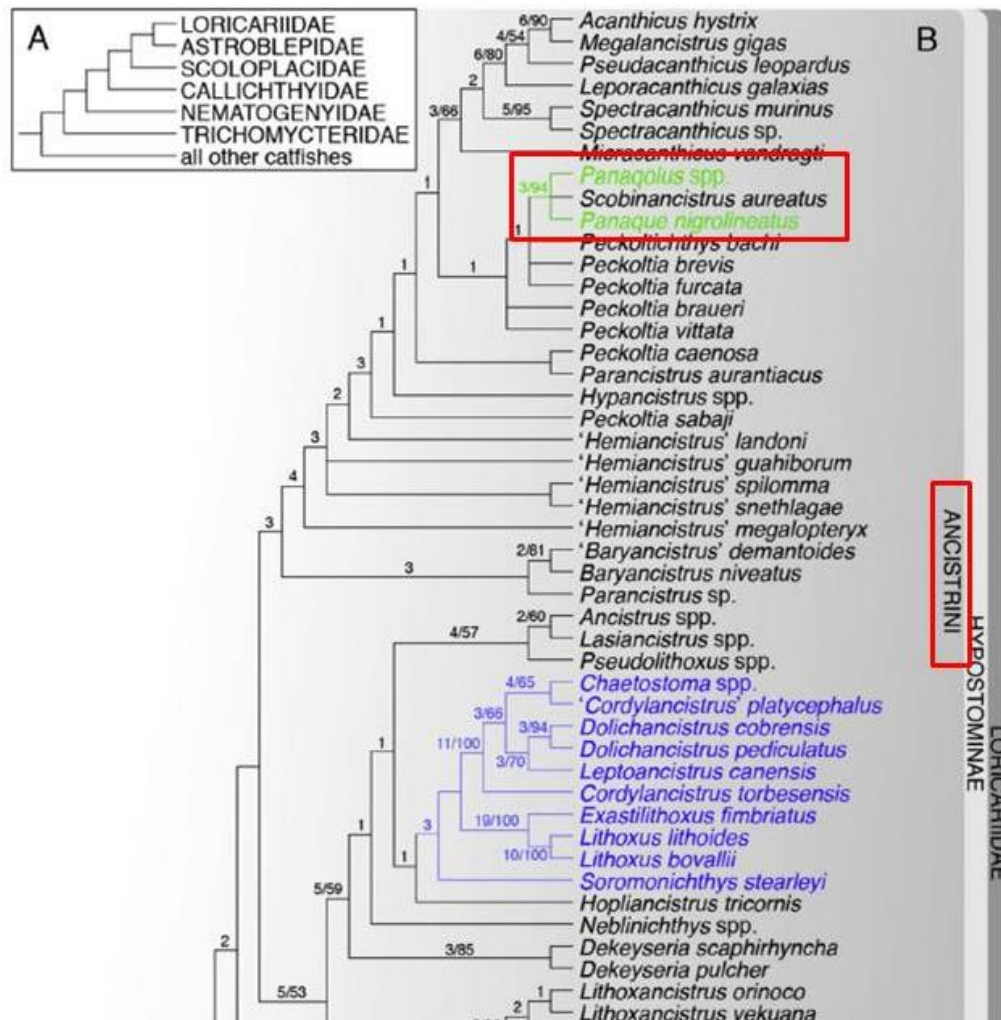


Figura 3: Relações filogenéticas da família Loricariidae, com destaque para a tribo Ancistrini e os gêneros *Panaque*, *Panaqolus* e *Scobinancistrus* (caixas vermelhas), baseada em dados morfológicos, A) proposta por Sullivan et al.(2006) e B) de Armbruster (2004, 2008). (Fonte: LUJAN et al.,2015).

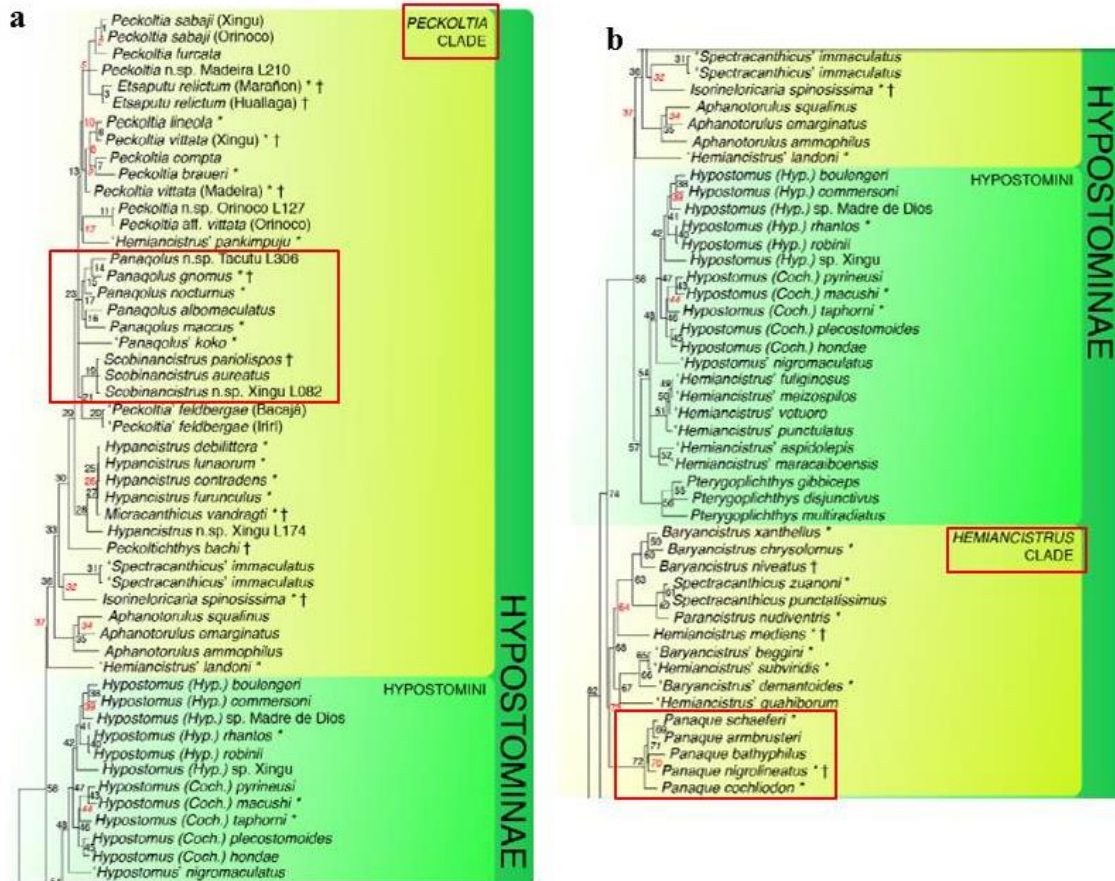


Figura 4: Relações filogenéticas da subfamília Hypostominae, baseada em análises moleculares com genes mitocondriais (16S, Cit b) e nucleares (RAG1, RAG2, MyH6), a) destaque para o clado Peckoltia (caixas vermelhas) e b) destacando o clado Hemiancistrus (caixas vermelhas). (Fonte: LUJAN et al., 2015).

Atualmente são descritas 16 espécies para o gênero *Panaque*, oito espécies para *Panaqolus* e duas de *Scobiancistrus* (Quadro 1) (Fishbase). Dentre as espécies do gênero *Panaque* está *Panaque armbrusteri* (Figura 5a) que apresenta como características o corpo alto, boca grande e olhos avermelhados, coloração de fundo castanho, com faixas enegrecidas distribuídas por toda a superfície corporal e estão distribuídos na bacia do Rio Xingu (CAMARGO et al., 2012), alimentam-se pelo consumo de madeira (LUJAN et al. 2015). As espécies do gênero *Panaqolus* (Figura 5b) têm ampla ocorrência nos rios Amazonas, Orinoco e rios costeiros às Guianas. Geralmente são peixes de pequeno porte, coloração castanho escuro com padrões de faixas ou manchas, dentes em forma de colher adaptados ao consumo de madeira (LUJAN et al. 2013). *Scobiancistrus pariolispos* tem distribuição nos rios Tocantins e Tapajós enquanto que *Scobiancistrus aureatus* é endêmica do rio Xingu – PA (FISCH-MULLER, 2003; CAMARGO et al., 2012). A presença de um opérculo totalmente invertido e barbatana sem coloração alaranjada em

forma de raio que se estende ao longo do tecido adiposo diferem *S. pariolispos* de *S. aureatus* (Figura 5c, d) (CAMARGO et al., 2012).

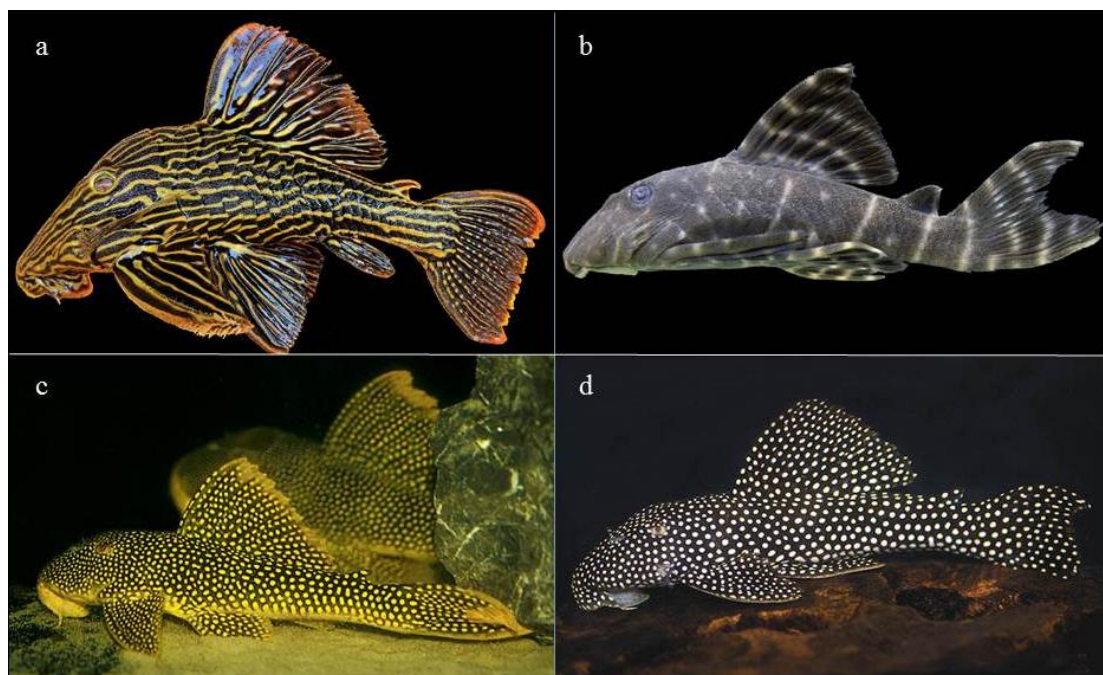


Figura 5: Exemplos das espécies a) *Panaque armbrusteri*; b) *Panaqolus albivermis*; c) *Scobinancistrus aureatus*; d) *Scobinancistrus pariolispos* (fontes: LUJAN et al. 2010; LUJAN et al. 2013; <http://www.fishbase.org/photos/PicturesSummary.php?ID=53555&what=species>, respectivamente).

Quadro 1: Relação das espécies dos gêneros *Panaque*, *Panaqolus* e *Scobinancistrus*. Fonte: Fishbase.

	<i>Panaque albomaculatus</i>	Kanazawa, 1958
	<i>Panaque armbrusteri</i>	Lujan, Hidalgo & Stewart, 2010
	<i>Panaque bathyphilus</i>	Lujan & Chamon, 2008
	<i>Panaque changae</i>	Chockley & Armbruster, 2002
	<i>Panaque cochliodon</i>	Steindachner, 1879
	<i>Panaque dentex</i>	Günther, 1868
	<i>Panaque dentex</i>	Schaefer & Stewart, 1993
	<i>Panaque maccus</i>	Schaefer & Stewart, 1993
<i>Panaque</i>	<i>Panaque nigrolineatus</i>	Peters, 1877
	<i>Panaque nocturnus</i>	Peters, 1877
	<i>Panaque oculus</i>	Fowler, 1943
	<i>Panaque purusiensis</i>	La Monte, 1935
	<i>Panaque schaeferi</i>	Lujan, Hidalgo & Stewart, 2010
	<i>Panaque suttoni</i>	Schultz, 1944
	<i>Panaque suttonorum</i>	Schultz, 1944
	<i>Panaque titan</i>	Lujan, Hidalgo & Stewart, 2010
	<i>Panaqolus albivermis</i>	Lujan, Steele & Velasquez, 2013
	<i>Panaqolus albomaculatus</i>	Kanazawa, 1958
	<i>Panaqolus changae</i>	Chockley & Armbruster, 2002
	<i>Panaqolus dentex</i>	Günther, 1868
<i>Panaqolus</i>	<i>Panaqolus gnomus</i>	Schaefer & Stewart, 1993
	<i>Panaqolus koko</i>	Fisch-Muller & Covain, 2012
	<i>Panaqolus maccus</i>	Schaefer & Stewart, 1993
	<i>Panaqolus nocturnus</i>	Schaefer & Stewart, 1993
	<i>Panaqolus purusiensis</i>	La Monte, 1935
<i>Scobinancistrus</i>	<i>Scobinancistrus aureatus</i>	Burgess, 1994
	<i>Scobinancistrus pariolispos</i>	Isbrücker & Nijssen, 1989

1.3 ESTUDOS DE CITOGENÉTICA CLÁSSICA EM LORICARIIDAE

Apesar da família Loricariidae ser considerada a maior da ordem Siluriformes (REIS et al., 2003), sua evolução cariotípica é pouco conhecida (ARTONI & BERTOLLO, 2001), mesmo com a descrição de mais de 140 espécies citogeneticamente. Os gêneros *Hypostomus* (Hypostomini) e *Ancistrus* (Ancistrini) são os mais estudados com 43 e 23 espécies cariotipadas respectivamente (Apêndice A).

Loricariidae demonstra uma grande variação no número diplóide que vai de 34 cromossomos em *Ancistrus cuiabae* (MARIOTTO et al., 2009) a 96 cromossomos em

Upsilon sp. (KAVALCO et al., 2005), apresentando $2n=54$ como provável número diplóide ancestral (ARTONI & BERTOLLO, 2001). Dentre os loricarídeos a subfamília Hypostominae é a que apresenta maior variação para o número diplóide, que vai de 52 cromossomos em *Hypostomus emarginatus* (ARTONI & BERTOLLO, 2001) a 84 em *Hypostomus* sp. 2 (CEREALI et al., 2008). Essa grande variação cariotípica sugere a ocorrência de vários rearranjos cromossômicos direcionando para uma evolução cariotípica bastante divergente (ARTONI & BERTOLLO, 2001).

A ocorrência de sistemas de cromossomos sexuais heteromórficos não é frequente em Loricariidae, e foi evidenciado em algumas espécies, principalmente do gênero *Ancistrus*, tais como *Ancistrus* sp. 1, com o sistema XX/X0 (ALVES et al., 2006); *Ancistrus* sp. Purus, *Ancistrus* sp. Macoari (DE OLIVEIRA et al., 2009), *Ancistrus* cf. *dubius* (MARIOTTO & MYIAZAWA, 2006) com o sistema XX/XY; em *Ancistrus* sp. Balbina foi evidenciado o sistema XX/XY₁Y₂ (DE OLIVEIRA et al., 2008); ZZ/ZW foi descrito para *Ancistrus* cf. *dubius* (MARIOTTO et al., 2004), *Ancistrus ranunculus*, *Ancistrus* sp. Piagaçu (DE OLIVEIRA et al., 2007), *Hypostomus* sp. (ARTONI et al., 1998), e Z₁Z₁Z₂Z₂/Z₁Z₂W₁W₂ em *Ancistrus* sp. Barcelos (DE OLIVEIRA et al., 2008) (Apêndice A).

Outro polimorfismo pouco frequente nesta família é a presença de cromossomos B, encontrados em *Harttia longipinna* (BLANCO et al., 2012), *Hisonotus leucofrenatus* (ANDREATA et al., 2010), *Hypostomus* sp. Xingu-3 (MILHOMEM et al., 2010) e *Hypostomus* sp. 3 (CEREALI et al., 2008). Considerando a ampla diversidade de espécies deste grupo, bem como alta diversidade cariotípica já descrita, as análises citogenéticas precisam ser mais bem exploradas, principalmente no que se refere ao mapeamento físico de DNAs repetitivos.

1.4 DNAs REPETITIVOS

1.4.1 Aspectos gerais e classificação

Sequências de DNAs repetitivos também são fragmentos de DNA presentes em múltiplas cópias no genoma (PATHAK & ALI, 2012). Estas sequências podem estar repetidas centenas ou milhares de vezes no genoma nuclear dos eucariotos, representando em algumas espécies mais da metade do teor total de DNA nuclear da célula (BISCOTTI et al., 2015). Por um longo período DNAs repetitivos foram considerados como sequências não-codificantes ou “DNA entulho”, entretanto, atualmente sabe-se que estas

sequências podem estar envolvidas na organização estrutural e funcional do genoma em geral (KAZAZIAN, 2004; BIÉMONTTE & VIEIRA, 2006).

Muitas classificações foram propostas para as sequências de DNAs repetitivas presentes no genoma nuclear. De acordo com Cabral-de-Mello & Martins (2010), DNAs repetitivos podem ser classificados em famílias multigênicas, sequências repetitivas organizadas *in tandem* e sequências repetitivas dispersas ou elementos transponíveis (ETs).

Nas famílias multigênicas estão os genes ribossomais que em eucariotos superiores são organizados em duas famílias: rDNA 45S, responsável pela organização do nucléolo, incluindo os genes que codificam os rRNAs 18S, 5,8S e 28S; e o rDNA menor, composto pela família gênica que codifica as moléculas de rRNA 5S; e as histonas, que contêm sequências gênicas responsáveis por codificar cinco tipos de proteínas: H1, H2A, H2B, H3 e H4 (CABRAL-DE-MELLO & MARTINS, 2010). As sequências repetitivas organizadas *in tandem* contêm os DNAs satélites (satélites minissatélites e microssatélites) (RAO et al., 2010). E as sequências repetidas dispersas (ETs) podem ser agrupadas em duas categorias: Retrotransposons ou elementos de classe I, que realizam o mecanismo de amplificação e transposição usando um intermediário de RNA, e Transposons ou elementos de classe II, que transpõem-se usando cópias de seu DNA (BISCOTTI et al., 2015) (Figura 6).

Os retrotransposons podem ainda ser separados utilizando critério de presença/ausência de longas repetições terminais (LTR, *Long Terminal Repeat*) em retrotransposons com LTR e sem LTR (PATHAK & ALI et al., 2012). Entre os diversos retrotransposons encontram-se os da família *Rex* (*Rex1*, *Rex3* e *Rex6*), que parecem bastante abundantes em Teleósteos (CHALOPIN et al., 2015; VOLFF et al., 1999, 2000). Já os transposons podem ser divididos ainda em duas subclasses, de acordo com a quantidade de cadeias de DNAs clivadas: subclasse I em que ambas as cadeias de DNA são clivadas, utilizando uma transposase e se move através de um mecanismo de “cortar e colar”; e subclasse II que se replicam através de Helitrons, usando mecanismo de rolamento circular (WICKER et al., 2007). Dentre inúmeros transposons está a superfamília *Tc1-mariner*, bastante diversificada em peixes Teleósteos, sendo também encontrada em outros diversos vertebrados (CHALOPIN et al., 2015).

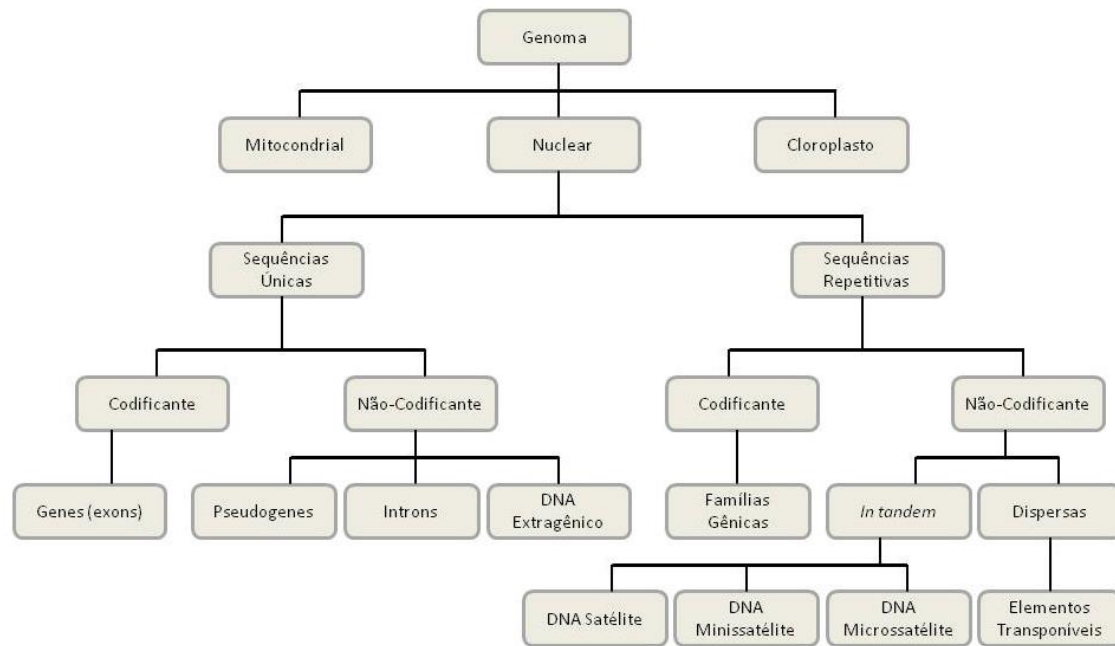


Figura 6: Organização das diferentes classes de seqüências de DNAs em eucariotos superiores (Fonte: adaptado de MARTINS et al., 2011).

Em relação à funcionalidade dos elementos transponíveis, atualmente sabe-se que estas seqüências desempenham importantes funções na regulação gênica das espécies, inclusive atuando como estruturas de recombinação, manutenção da integridade de centrômeros e telômeros, proporcionando regiões promotoras alternativas por silenciamento transcricional, criação de locais de splicing (BELAN, 2013), podendo assim, trazer efeitos negativos, neutros e positivos ao genoma das espécies (MIOUSSE et al., 2015). De acordo com Burns & Boeke (2012) ETs através de recombinação podem também gerar rearranjos cromossômicos como duplicações, inversões e translocações. Estudos têm demonstrado ainda que, a amplificação de ETs em regiões específicas tem sido relacionada com a determinação do sexo de alguns peixes, devido à supressão de recombinação no par proto-sexual, contribuindo assim para sua diferenciação (YANO et al., 2014; CHALOPIN et al., 2015). Desta forma, os DNAs repetitivos constituem importante marcador cromossômico, sendo úteis para estudos citogenéticos, que por sua vez, podem ajudar na elucidação de problemas taxonômicos (GUERRA, 1988; RUBERT et al., 2008), além de contribuir do ponto de vista genético, evolutivo e biogeográfico (RUBERT et al., 2008; PATHAK & ALI et al., 2012).

1.4.2 Mapeamento físico de DNAs repetitivos em Loricariidae:

Sequências de DNAs repetitivos são altamente conservadas entre alguns grupos, ao passo que em outros, são hipervariáveis (BISCOTTI et al., 2015), constituindo assim, excelentes marcadores de mapeamento, caracterização genômica e ecologia molecular (PATHAK & ALI, 2012). Neste contexto, nas últimas décadas, a técnica de hibridização *in situ* fluorescente (FISH), permitiu a localização precisa de sequências específicas de DNA, gerando informações mais detalhadas sobre a organização cromossômica e genômica em vários grupos de animais (CABRAL-DE-MELLO & MARTINS, 2010).

Em Loricariidae o mapeamento de sequências de DNAs repetitivos foi focado nos DNAs ribossomais. Diversos estudos citogenéticos tem sido realizados com sondas de rDNAs 18S e 5S em Loricariidae, entre eles, os gêneros *Hypostomus* (BUENO et al., 2014; PANSONATO-ALVES et al., 2013; RUBERT et al., 2011; TRALDI et al., 2013), *Hypancistrus* (DA SILVA et al., 2014), *Harttia* (BLANCO et al., 2014; CENTOFANTE et al., 2006), *Ancistrus* (MARIOTTO et al., 2011), entre outros (Apêndice B). Tais estudos tem demonstrado grande variação tanto no número desses sítios quanto a sua localização. Outra família multigênica utilizada em estudos citogenômicos são as Histonas (MARTINS et al., 2011). Na família Loricariidae o mapeamento cromossômico das sequências repetitivas de histonas é restrito ao gênero *Hypostomus*, sendo descrita apenas a histona H3 para três espécies: *Hypostomus ancistroides*, *H. strigaticeps* e *H. nigromaculatus*, localizadas predominantemente em região pericentromérica, mas também em região terminal de alguns cromossomos (PANSONATO-ALVES et al., 2013) (Apêndice C).

No que se referem ao mapeamento das sequências de DNAs satélites em Loricariidae, há poucas descrições da organização, composição e localização dessas sequências, sendo descritas apenas para cinco espécies: *Hisonotus leucofrenatus* (ANDREATA et al., 2010), *Hypostomus ancistroides*, *H. iheringii*, *H. nigromaculatus* e *H. tapijara* (TRALDI et al., 2013) (Apêndice C). Outra classe de DNAs satélites são as sequências teloméricas, que tem sido bastante utilizadas em estudos citogenéticos no grupo de peixes, sendo uma ferramenta útil na identificação de rearranjos cromossômicos relacionados a redução do número diplóide ou geração de cromossomos sexuais (CIOFFI et al., 2010). No que se refere ao mapeamento cromossômico das sequências teloméricas em Loricariidae, as análises são escassas, sendo identificadas em poucas espécies, dentre elas *Rineloricaria lanceolata* (PORTO et al., 2014), *Spatuloricaria* sp. (FERREIRA et

al., 2014), *Scobinancistrus aureatus*, *Scobinancistrus pariolispos* (CARDOSO et al., 2013), *Hypostomus ancistroides*, *H. strigaticeps*, *H. nigromaculatus* (PERSONATO-ALVES et al., 2013), *Hypostomus ancistroides*, *H. iheringii*, *H. nigromaculatus* e *H. tapijara* (TRALDI et al., 2013) (Apêndice C).

Os peixes têm chamado atenção em relação à grande diversidade de classes de elementos transponíveis encontradas em seus genomas (VOLFF et al., 2003), entretanto seu mapeamento físico foi somente realizado para um número reduzido de espécies até o momento (FERREIRA et al., 2011; VALENTE et al., 2011). Para Loricariidae, apenas os retroelementos *Rex1* e *Rex3* foram descritos (Apêndice C). Da Silva et al., (2014) identificaram *Rex 3* em *Hypancistrus zebra* amplamente disperso na região eucromática, *Hypancistrus cf. debilitera* apresentou blocos conspícuos em quase todos os cromossomos predominantemente localizados em região heterocromática. Os retroelementos *Rex1* e *Rex3* apresentaram-se organizados em pequenos clusters dispersos nos cromossomos de *Hisonotus leucofrenatus*, *Pseudotocinclus tietensis* e *Parotocinclus maculicauda* (FERREIRA et al., 2011). Pansonato-Alves et al., (2013) também evidenciaram *Rex1* predominantemente disperso e pequenos clusters em alguns cromossomos de *Hypostomus ancistroides*, *H. strigaticeps* e *H. nigromaculatus*.

Os dados disponíveis sobre as distintas classes de DNAs repetitivos permitem inferências importantes no entendimento de organizações cromossômicas, diversificação de cromossomos sexuais, além de considerações de natureza filogenética, dispersão e biogeografia de populações naturais em peixes da família Loricariidae. Assim sendo, esses estudos evidenciam o enorme potencial que a investigação de DNAs repetitivos apresenta para aprimorar o conhecimento da diferenciação cariotípica e da evolução da ictiofauna de Loricariidae.

2. OBJETIVOS

2.1 OBJETIVO GERAL

O presente estudo tem por objetivo descrever a organização cromossômica dos DNAs repetitivos em espécies dos gêneros *Panaque*, *Panaqolus* e *Scobinancistrus* (Hypostominae, Loricariidae), e contribuir para melhor compreensão do papel das sequências de DNAs repetitivos na organização e evolução cariotípica destes grupos.

2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Isolar as sequências repetitivas de DNAs ribossomais e elementos transponíveis;
- Mapear fisicamente DNAs ribossomais, retroelementos e transposons;
- Comparar os padrões de organização cromossômica dos DNAs repetitivos entre as espécies estudadas e com os dados da literatura.

3. CAPÍTULO I

**Karyotypic evolution and chromosomal organization of repetitive DNA sequences
in species of *Panaque*, *Panaqolus*, and *Scobinancistrus* (Siluriformes, Loricariidae)
from the Amazon basin**

Thayana Ayres Alves¹, Adauto Lima Cardoso², Cleusa Yoshiko Nagamachi^{1,4}, Leandro
Melo de Sousa³, Julio Cesar Pieczarka^{1,4}, Renata Coelho Rodrigues Noronha¹

Title: Karyotypic evolution and chromosomal organization of repetitive DNA sequences in species of *Panaque*, *Panaqolus*, and *Scobinancistrus* (Siluriformes, Loricariidae) from the Amazon basin

Authors: Thayana Ayres Alves¹, Adauto Lima Cardoso², Cleusa Yoshiko Nagamachi^{1,4}, Leandro Melo de Sousa³, Julio Cesar Pieczarka^{1,4}, Renata Coelho Rodrigues Noronha¹

¹*Laboratório de Citogenética, Centro de Estudos Avançados da Biodiversidade, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Pará, Belém, PA, Brazil*

²*Integrative Genomics Laboratory, Department of Morphology, Institute of Biosciences, São Paulo State University, Botucatu, SP, Brazil*

³*Faculdade de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Pará, Altamira, PA, Brazil*

⁴*CNPq Researcher*

E-mails:TAA: ayresthayana@gmail.com, ALC: adautolimacardoso@gmail.com, CYN: cleusanagamachi@gmail.com; LMS: leandro.m.sousa@gmail.com, JCP: juliopieczarka@gmail.com, RCRN: renatarcrn@gmail.com

***Correspondence address:** Renata Coelho Rodrigues Noronha
Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Pará.
Campus do Guamá
Av. Perimetral, s/n. Guamá
66075-900 Belém – Pará, Brazil
E-mail: renatarcrn@gmail.com

Abstract

The Loricariidae family comprises the greatest variability of Neotropical catfish species, with more than 800 valid species. This family also shows significant chromosomal diversity within the 90 species karyotyped to date. Mapping of repetitive DNA sequences can be very useful in exploring such diversity, especially among groups that appear to share a preserved karyotypic macrostructure. Here, we describe the karyotypes of *Panaque armbrusteri* and *Panaqolus* sp., as assessed using classical cytogenetic methods. Moreover, we offer a map of their repetitive sequences, including the 18S and 5S ribosomal DNAs, the *Rex1* and *Rex3* retrotransposons, and the *Tc1-mariner* transposon in *Panaque armbrusteri*, *Panaqolus* sp, *Scobinancistrus aureatus* and *S. pariolispos*. The four studied species share chromosome numbers of $2n=52$, but are divergent in their chromosome structures and the distributions of their repetitive DNA sequences. *In situ* hybridization with 18S and 5S rDNA fluorochrome (FISH) confirms chromosome location in different pairs; in *Panaqolus* sp. these sites are co-located. This multigene family organization can be explained by the occurrence of chromosome rearrangements, and possible events, such as transposition and unequal crossing-over. Retrotransposons *Rex 1* and *Rex 3* and the *Tc1-mariner* transposon appeared predominantly dispersed and in small clusters in some chromosomes. These data emphasize the importance of repetitive sequences in promoting the karyotypic evolution of these species.

Keywords: ribosomal DNA, retrotransposon, transposon, FISH mapping, Ancistrini

Introduction

The Loricariidae family comprises the greatest variability of Neotropical catfish species, with more than 800 valid species (Eschmeyer 2014). Fish of the Loricariidae family present great biological diversity, occupy lotic habitats, and are widely distributed in the Neotropical region (Lujan et al. 2015). They are typically small to medium in size (> 20 cm), although some species reach nearly 1m in total length (Lujan et al. 2010).

The systematics of the Loricariidae family has been revised many times. Indeed, Lujan et al. (2015) reported that 36 studies have used morphological and molecular analyses to examine the phylogenetic relationships within the Loricariidae. Some of these studies proposed that the Loricariidae should be divided into six subfamilies: Lithogeninae, Delturinae, Hypoptopomatinae, Neoplecostominae, Loricariinae, and Hypostominae (Armbruster 2004; Reis et al. 2006; Cramer et al. 2011). Among these subfamilies, Hypostominae has the greatest species amount, including 40 valid genera (Lujan et al. 2015) divided into the five tribes Corymbophanini, Rhineleporini, Hypostomini, Ancistrini, and Pterygoplichthyini (Armbruster 2004). Of them, the Ancistrini tribe contains numerous groups, such the genera *Panaque*, *Panaqolus*, and *Scobinancistrus*, that have taxonomic problems (Alves et al. 2003; Armbruster 2004).

The Loricariidae vary widely in the diploid numbers of chromosomes, from 34 in *Ancistrus cuiabae* (Mariotto et al. 2009), to 96 in *Upsilon* sp. (Kavalco et al. 2005), which reportedly has $2n=54$ as its provable ancestral diploid number (Artoni and Bertollo 2001). Although cytogenetic characterizations have been performed on some 90 loricariid species (da Silva et al. 2014), most of these karyotypic studies were performed on species of the *Hypostomus* genus. Thus, there is a gap in our understanding of the karyotypic evolution of the Loricariidae.

The eukaryotic genome includes a large amount of repetitive DNA (Charlesworth et al. 1994), including the multigene families that encode the ribosomal DNAs (the 45S and 5S rDNAs) and histone genes; repeated sequences arranged in tandem (e.g., satellite DNAs, etc.); and dispersed sequences that have the capacity to move around the genome (e.g., transposon and retrotransposon elements) (Martins et al. 2011). Repetitive sequences are known to be generally involved in the structural and functional organization of the genome (Kazazian 2004; Biémonte and Vieira 2006). They may also be involved in chromosomal rearrangements, accounting for the karyotypic variations observed in many groups (Kidwell 2002). Thus, repetitive DNAs are important

chromosome markers that can be useful for cytogenetic studies aimed at clarifying taxonomic problems and making phylogenetic inferences (Guerra 1988; Rubert et al. 2008) from the genetic, evolutionary, and biogeographic perspectives (Rubert et al. 2008).

Physical mapping of chromosomes has focused on the predominant locations of ribosomal sites, especially in species of genus *Hypostomus* (Rubert et al. 2011; Bitencourt et al. 2012; Pansonato-Alves et al. 2013; Traldi et al. 2013; Bueno et al. 2014). Few cytogenetic studies have examined transposon elements in Loricariidae, despite research showing that such elements are important to several aspects of the eukaryotes genome (Belan 2013). With respect to retrotransposons, mapping has been performed only for *Rex1* in three species of the genus *Hypostomus* (Pansonato-Alves et al. 2013), *Rex3* in two species of *Hypancistrus* (da Silva et al. 2013), and *Rex3* and *Rex1* in *Partocinclus maculicaudas*, *Hisonotus leucofrenatus*, and *Pseudotocinclus tietensis* (Ferreira et al. 2011).

In the present study, we provide the first descriptions of the karyotypes of *Panaque armbrusteri* and *Panaqolus* sp., and compare them with the existing chromosomal data on *Scobinancistrus aureatus* and *S. pariolispos*, which was previously described by Cardoso et al. (2013). Additionally we mapped sequences of repetitive DNA in the karyotypes to understand the organization and their roles in karyotypic evolution.

Materials and Methods

Samples were analyzed for four species of the Loricariidae family: *Panaque armbrusteri* (4 males, 3 females), *Scobinancistrus aureatus* (7 females), and *Scobinancistrus pariolispos* (5 males, 2 females) collected on the Xingu River, near Belo Monte (S=03°06'12.8", W=51°43'53.9") and Gorgulho da Rita, Altamira - PA (S=03°20'06.2", W=52°10'32.9"); and *Panaqolus* sp. (3 males and 1 of indeterminate sex) collected from the Camarapi River near Portel - PA (S=2°13'18.14", W=49°28'50.71") (Fig. 1). Collected specimens were fixed in 10% formaldehyde and preserved in 70% ethanol. They were deposited in the fish collection of the Museu Paraense Emílio Goeldi (Research Center), Belém-PA, under registration numbers 31952 (*Panaqolus* sp.), 31595, 31596 (*Panaque armbrusteri*), 33411, 33412 (*S. pariolispos*), 33413, and 33414 (*S. aureatus*).

For classical cytogenetic analysis, the animals were anesthetized with eugenol and mitotic chromosomes were obtained from fish cephalic kidney cells as proposed by

Bertollo et al. (1972). Conventional staining techniques were applied, including Giemsa, C-banding (Sumner 1972), and detection of nucleolus organizing regions (NORs) by silver nitrate impregnation (Howell and Black 1980). Chromosomes were classified as m (metacentric), sm (submetacentric), or st/a (subtelocentric/acrocentric), and arranged in descending order of size as described by Levan et al. (1964).

Genomic DNA was extracted from muscle tissues and fixed in 100% ethanol using the phenol-chloroform method described by Sambrook and Russell (2001). The 5S and 18S rDNA sequences and the *Rex1*, *Rex3*, and *Tc1-mariner* elements were all obtained by PCR using the primers detailed in Table 1.

Probes were obtained by PCR via incorporation of biotinylated dUTP, or by nick-translation with a Bionick kit (to mark with biotin) and Dig-nick (for digoxigenin marking). Fluorescent *in situ* hybridization (FISH) was performed as described by Pinkel et al. (1986) with modifications.

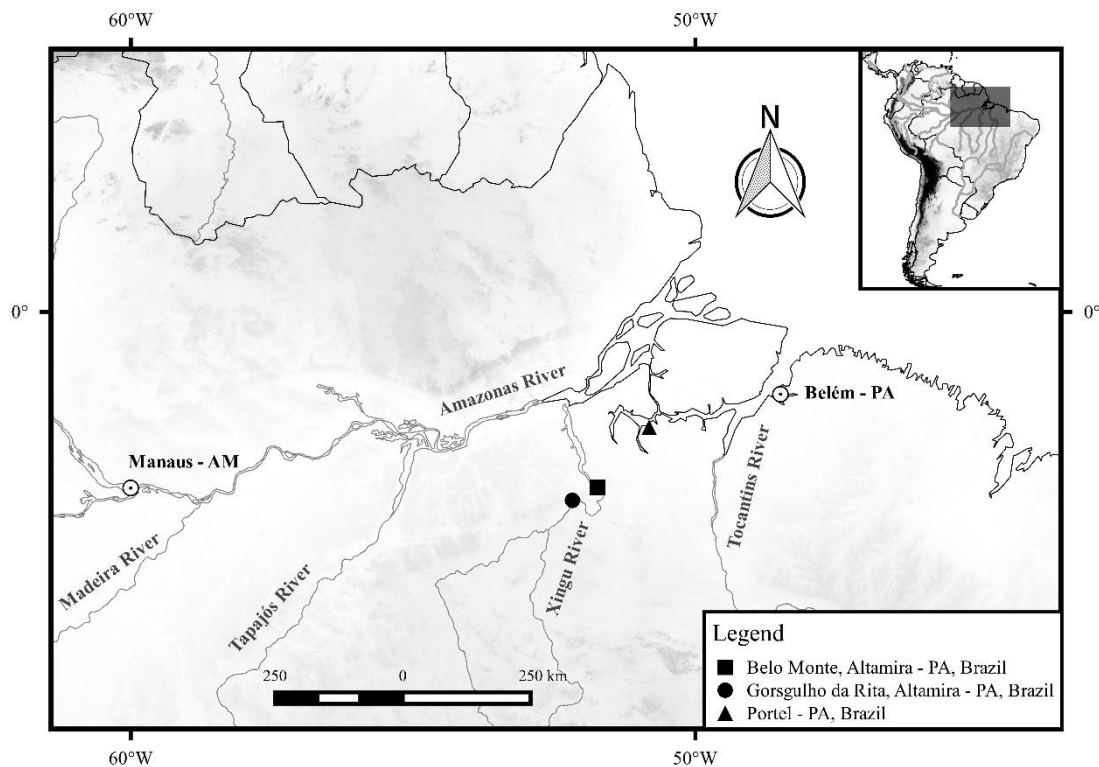


Figure 1: Location of sample collection analyzed. ■ ● *Panaque armbrusteri*, *Scobinancistrus aureatus*, *Scobinancistrus pariolispos*; ▲ *Panaqolus* sp.

Table 1: Sequence of primers used for DNA probes production in the present work.

Repetitive DNA	PRIMERS	References
5S	5SF 5'-TACGCCCGATCTCGTCCGATC 5SR 5'-CAGGCTGGTATGGCCGTAAGC	Komiya e Takemura, 1979
18S	18SF 5'-TCTAAGTACRCRCGGCCGGTA 18SR 5'-CAAGAACGAAAGTCGGAGGTT	Gross et al., 2010
<i>Rex1</i>	RTX1-F 5'TTCTCCAGTGCCTTCAACACC RTX1-R 5'TCCCTCAGCAGAAAGAGTCTGCTC	Volff et al., 2000
<i>Rex3</i>	RTX3-F3 5'CGGTGAYAAAGGGCAGCCCTG RTX3-R3 5'TGGCAGACNGGGGTGGTGGT	Volff et al., 1999
<i>Tc1-Mariner</i>	MAR-188F5' ATCTGRAGCTATAAATCACT MAR-251R 5' CAAAGATGTCCTTGGGTGTG	Lampe et al. 2003

Results

Classical cytogenetic analysis of Panaque armbrusteri and Panaqolus sp.

Panaque armbrusteri and *Panaqolus sp.* have the same diploid number of $2n=52$ but differ with respect to their karyotypic formulas (Fig. 2a, d). *Panaque armbrusteri* has 26 metacentric chromosomes, 20 submetacentrics, and 6 subtelocentric/acrocentrics, while *Panaqolus sp.* has 24 metacentric chromosomes, 18 submetacentrics, and 10 subtelocentric/acrocentrics. Morphologically, we did not identify any differentiated sex chromosome in these species.

In *P. armbrusteri*, conspicuous blocks of constitutive heterochromatin (CH) were identified on the short arms of pairs 1, 2, 5, 10, and 11; on the pericentromeric regions of pairs 3, 4, 14, 15, 21, 22, 23, and 25; and in the distal portion of the long arm of pair 14 (Fig. 2b). In *Panaqolus sp.*, CH was detected in the interstitial regions of the short arm and the distal region of the long arm in pair 1; in the interstitial region of the long arm of pair 5; in the pericentromeric regions of pairs 6, 21, and 24; and extending through the interstitial and distal regions of the long arms of pairs 14 and 22 (Fig. 2e).

Both species have a single chromosome pair carrying the NOR. It was identified in a pericentromeric region of the *P. armbrusteri* karyotype, extending around the interstitial region of the short arm of pair 4, adjacent to a CH block (Fig. 2c). In *Panaqolus sp.*, in contrast, the NOR was located in the interstitial region of the long arm of pair 14 (Fig. 2f).

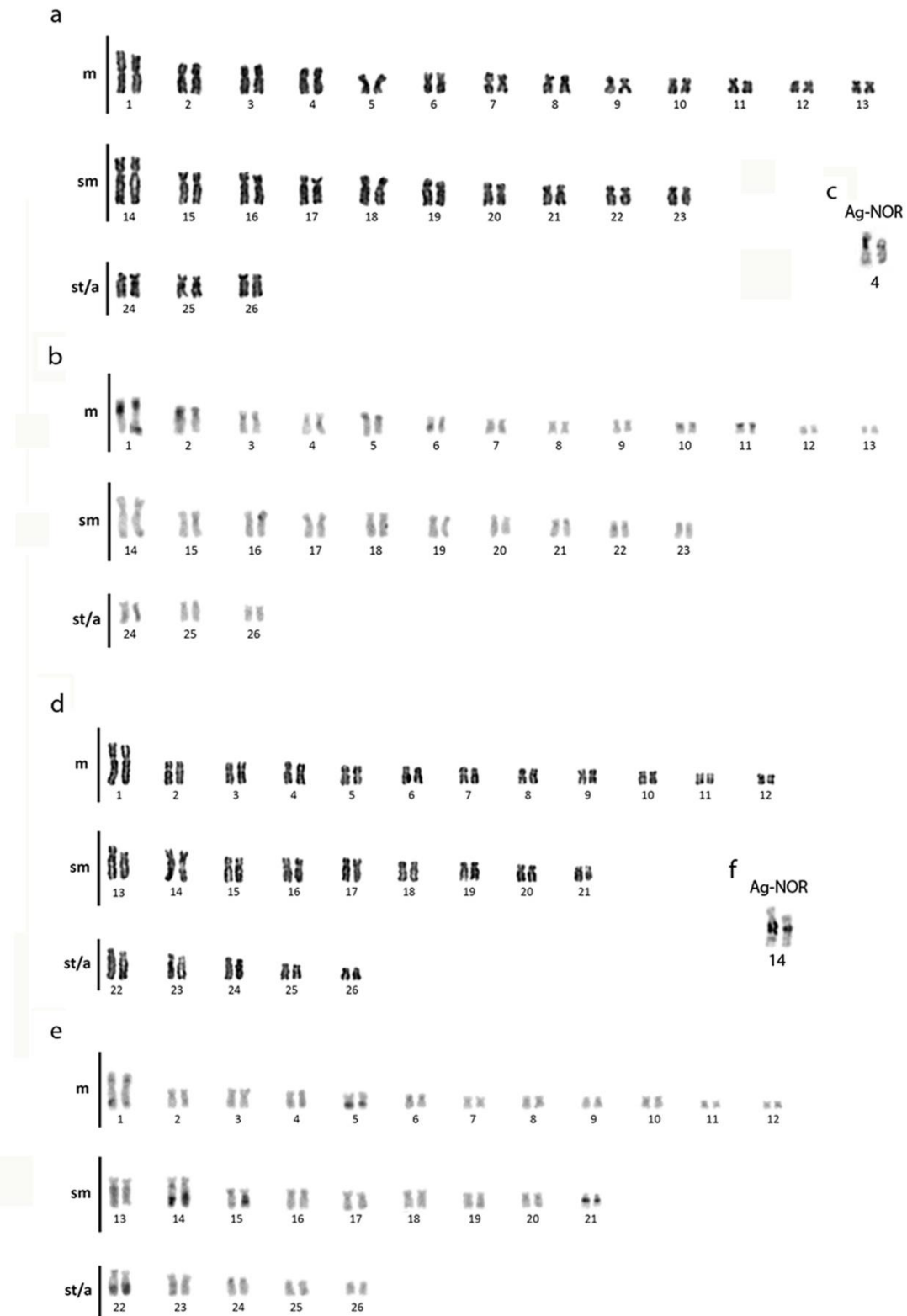


Figure 2: Karyotype of *Panaque armbrusteri* (a,b,c) and *Panaqolus* sp. (d,e,f), karyotype in Giemsa (a,d), C-banding karyotype (b,e), NOR carrier pair (c,f). Bar = 10 μ M.

Repetitive sequence mapping

The hybridizations with 18S rDNA probes confirmed data obtained by impregnation of silver nitrate for *P. armbrusteri* and *Panaqolus* sp. (Fig. 3a, b, green).

The 5S rDNA probes hybridized with a single chromosome pair in each species (Fig. 3a, b, c, d): in the pericentromeric region of pair 11 for *P. armbrusteri* (Fig. 3a, red); in the interstitial region of the long arm of pair 14 (adjacent to the 18S rDNA signal) for *Panaqolus* sp. (Fig. 3b), in the pericentromeric region of pair 5 for *S. aureatus* (Fig. 3c); and in the pericentromeric region of pair 6 for *S. pariolispos* (Fig. 3d).

The hybridization signals for the *Rex1* retrotransposon were dispersed throughout the chromosomes (Fig. 4a, c, e, g), however, between-species differences were observed: in *P. armbrusteri*, the *Rex1* signals clustered in the pericentromeric region of pair 14 (Fig. 4a); in *Panaqolus* sp., they were dispersed throughout the genome (Fig. 4c); in *S. aureatus* they accumulated in the interstitial region of the long arm of pair 3 (co-localizing with the 18S rDNA signal) (Fig. 4e); and in *S. pariolispos*, they accumulated in the same regions as the 5S rDNA signals (Fig. 4g).

The signals corresponding to the *Rex3* transposon were scattered throughout the chromosomes; some accumulations co-localized with the 18S rDNA signals in *P. armbrusteri* and *Panaqolus* sp. (Fig. 4b and d), whereas this transposon were found to be dispersed throughout the genomes of *S. aureatus* and *S. pariolispos* (Fig. 4f and h).

The signals for the *Tc1-mariner* transposon were dispersed throughout the genomes of all four species (Fig. 5a, b, c, and d). In *P. armbrusteri* and *Panaqolus* sp. (Fig. 5a and b) they were somewhat concentrated in regions with conspicuous blocks of HC, whereas in *S. aureatus* and *S. pariolispos*, the signals for this transposon were stronger in the heterochromatic region of the long arm of pair 6 e 5 respectively, and also in the 5S rDNA region (Fig. 5 c and d).

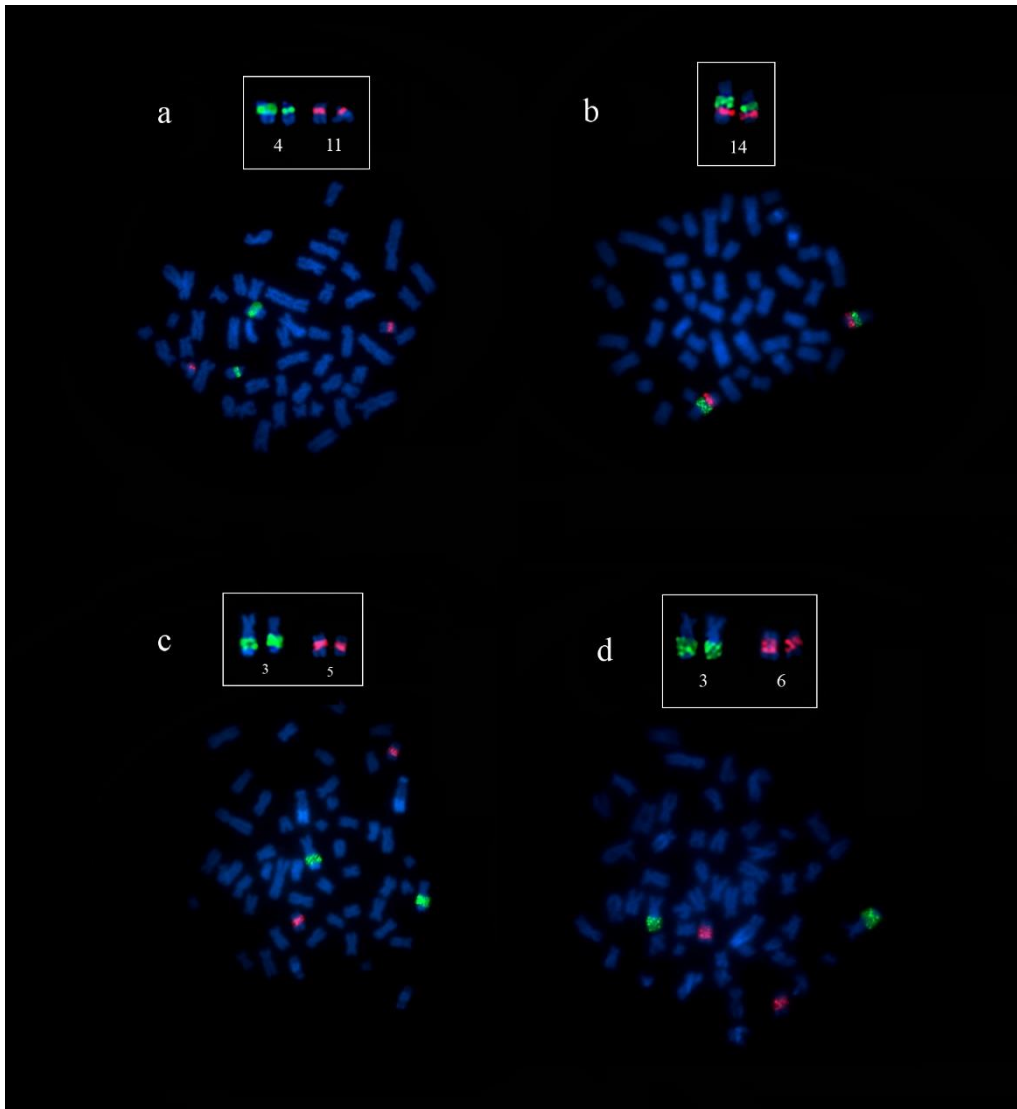


Figure 3: Physical mapping of rDNA sequences, double-FISH with 5S (red) and 18S (green) rDNA evidenced in the boxes, *Panaque armbrusteri* (a), *Panaqolus* sp. (b), *S. aureatus* (c), *S. pariolispos* (d).

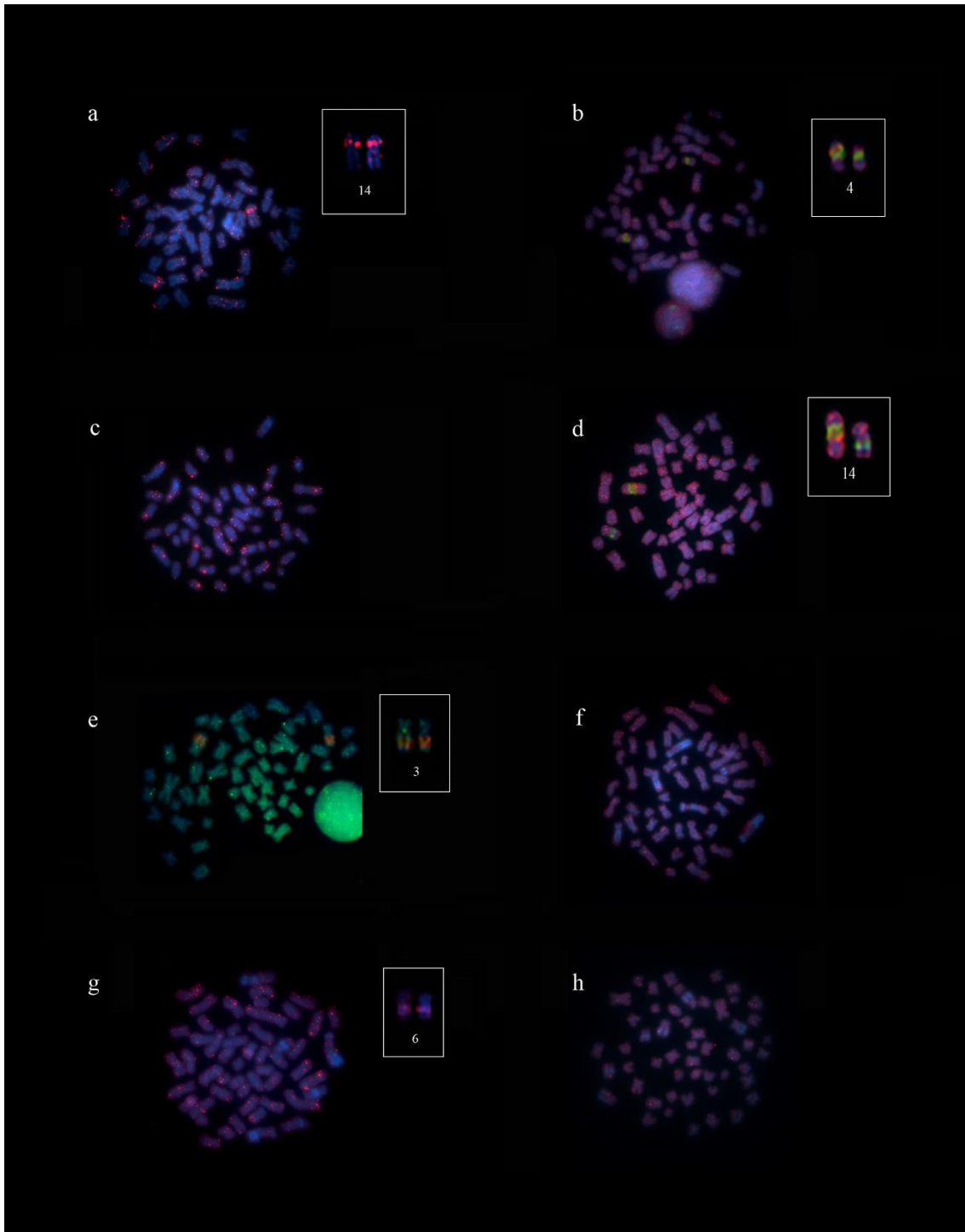


Figure 4: Physical mapping of the retrotransposable elements Rex1 in genome of (a) *Panaque armbrusteri*, disperse on the karyotype and in cluster on pair 14, (c) *Panaqolus* sp., (e) *S. aureatus* disperse (green) and colocalized with 18S rDNA (red), (g) *S. pariolispos* disperse and accumulated on the 5s rDNA site; and Rex3 in genome of, (b) *Panaque armbrusteri* disperse (red) and colocalized with 18S rDNA (green), (d) *Panaqolus* sp. disperse (red) and colocalized with 18S rDNA (green), (f) *S. aureatus*, (h) *S. pariolispos*.

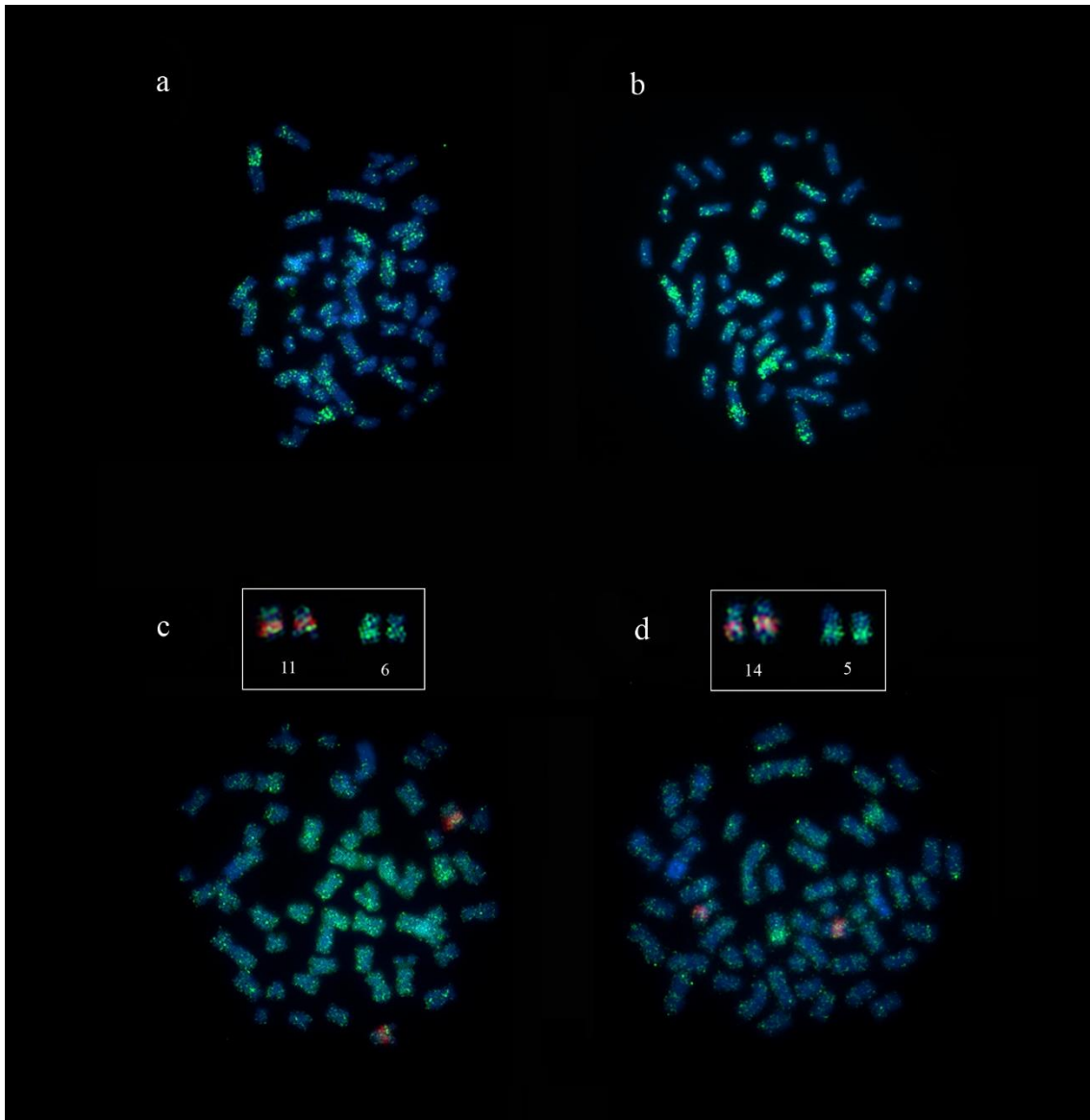


Figure 5: Physical mapping of the *TC-Mariner* transposable element in genome of (a) *Panaque armbrusteri*, (b) *Panaqolus* sp., (c) *S. aureatus*, (d) *S. pariolis*. Chromosome pairs in the boxes indicate higher accumulation of Tc1-Mariner (c) and (d) and colocalization of this transposon with 5S rDNA (red).

Discussion

Panaque armbrusteri, *Panaqolus* sp., *S. aureatus* and *S. pariolispos* share the same diploid number ($2n = 52$) and have different karyotypic formulae, confirming the inversions as the primary mechanisms of chromosomal evolution in Ancistrini (Alves et al. 2003; de Oliveira et al. 2006; Cardoso et al. 2013; da Silva et al. 2014).

The CH distribution patterns differed among the four species (Table 2), which may reflect various type of chromosome rearrangements (in addition to inversions) (Alves et al. 2003; de Oliveira et al. 2006; Cardoso et al., 2013), as well as processes (e.g., transposition) related to the dynamics of repetitive DNA, which is the main constituent of CH (Gross et al. 2009, 2010; Cardoso et al. 2013). In addition, in all four species it was not possible to evidence the presence of CH in some chromosome pairs, including centromeric regions. However, heterochromatin is known to be important to the functions of centromeres (Pidoux and Alshire, 2005), suggesting that CH must be present in these species, despite our being unable to detect it in our C-banding experiments.

The NOR was located on one chromosome pair per species, as has been reported for most members of the Ancistrini tribe (Artoni and Bertollo 2001; Alves et al. 2003; Souza et al. 2004; de Oliveira et al. 2009; Cardoso et al. 2013). However, the chromosomal locations differed among the species tested herein (Table 2). We speculate that the NOR-carrying chromosome pairs are homologous among these four species, and the variations in chromosome morphology and NOR positioning arose via inversions (Alves et al. 2003; de Oliveira et al. 2006, 2007). Alternatively, the NOR-carrying pairs may differ due to translocations; these could have been mediated by transposition events, as the NOR sites are associated with CH in these species (Gross et al. 2009, 2010; Cardoso et al. 2013).

P. armbrusteri and *Panaqolus* sp. exhibited size heteromorphism in their NOR sites. Souza et al. (2004) observed heteromorphic NORs in *Baryancistrus aff. niveatus* (Loricariidae), and attributed this variation to heterochromatin amplification and/or the presence of ribosomal sites in one of the homologs. These proposals could also explain the variations found herein.

Table 2: Cytogenetics of the species *Panaque armbrusteri*, *Panaqolus* sp., *Scobinancistrus aureatus*, and *Scobinancistrus pariolispos*. 2n = diploid number; KF = karyotype formula; CH = Constitutive heterochromatin.

Species	2n	KF	C-Banding	Ag-NOR	References
<i>Panaque armbrusteri</i>	52	26 m, 20 sm, 6 st/a	Conspicuous HC blocks in pairs 1, 2, 5, 10, and 11	Pericentromeric region extending through interstitial region of the short arm of pair 4	Present study
<i>Panaqolus</i> sp.	52	24 m, 18 sm, 10 st/a	Conspicuous HC blocks in pairs 1, 5, 14, 21, and 22	Interstitial region in the long arm of pair 14	Present study
<i>Scobinancistrus aureatus</i>	52	22 m, 20 sm, 10 st	Conspicuous HC blocks of pairs 3, 5, 6, 12, 18, and 22	Interstitial region in the long arm of pair 3	CARDOSO <i>et al.</i> , 2013
<i>Scobinancistrus pariolispos</i>	52	24 m, 18 sm, 10 st	Conspicuous HC blocks in pairs 2, 3, and 5	Distal region in the long arm of pair 3	CARDOSO <i>et al.</i> , 2013

Chromosomal organization of repetitive DNA sequences

The 5S and 18S rDNA sites showed between-species differences in their localization patterns: the two gene families were linked in *Panaqolus* sp., whereas they appeared on different chromosomes of *P. armbrusteri*, *S. aureatus*, and *S. pariolispos*. These differences must reflect chromosomal translocation events or transpositions (see below for further discussion). Furthermore, no homology was observed between the ribosomal-gene-carrying pair of *P. armbrusteri* and those of the other species analyzed herein.

The *Rex1*, *Rex3*, and *Tc1-mariner* transposons presented with predominantly dispersed chromosomal organizations in the analyzed species, as is characteristic of this class of highly mobile elements (Biscotti et al. 2015). However, these sequences were examined by FISH, which has a segment resolution of ~10 kb (Jianget al. 1995), meaning that the detected signals are unlikely to represent unique copies of these elements, but rather indicate the presence of small clusters (Valente et al. 2011). Thus, there may be unique scattered copies that have not yet been identified due to technical limitations.

In addition to the small, scattered clusters identified herein, the mobile elements also formed larger clusters in some chromosomal regions (Table 3), often co-localizing with rDNA. The repetitive nature of rDNA makes it an ideal niche for transposon elements, potentially generating opportunities for expression of these elements through

recombination events (Zhang et al. 2008; Eagle and Crease 2012). The observed association between rDNA and transposon elements may explain the different locations of the rDNA genes in these species (i.e., they arose via TE mobilization events). In addition, the associations of all three transposon elements types with rDNA indicates that both transposon and retrotransposon events may have participated in the mobilization of ribosomal genes.

Table 3: Chromosomal organization of transposon elements *Rex1*, *Rex3*, and *Tc1-Mariner* in *Panaque armbrusteri*, *Panaqolus* sp., *Scobinancistrus aureatus*, and *Scobinancistrus pariolispos* species.

Species	<i>Rex1</i>	<i>Rex3</i>	<i>Tc1-Mariner</i>	Co-localization
<i>Panaque armbrusteri</i>	Dispersed, formed a cluster in the pericentromeric region of pair 14	Dispersed, more abundant in 18S region	Dispersed, more concentrated in the HC region	Rex3 and 18S
<i>Panaqolus</i> sp.	Dispersed	Dispersed, more abundant in the 18S region	Dispersed, more concentrated in HC region	Rex3 and 18S
<i>Scobinancistrus aureatus</i>	Dispersed, accumulated in the interstitial region of the long arm of pair 3, co-localized with 18S	Dispersed	Dispersed, enhanced in the 5S region and heterochromatic region of the long arm of pair 6	Rex1 and 18S; Mariner and 5S
<i>Scobinancistrus pariolispos</i>	Dispersed, more concentrated co-located with 5S	Dispersed	Dispersed, enhanced in the 5S region and heterochromatic region of the long arm of pair 5	Rex1 and 5S; Mariner and 5S

The strongest *Rex3* signal co-localized with the 18S rDNA in *P. armbrusteri* and *Panaqolus* sp., potentially favoring unequal crossovers in this region, once, high rates of recombination have been associated with other retrotransposon classes (Vitte and Panaud 2003; Liu et al. 2015), potentially suggesting that such recombination events could account for the size heteromorphism of the 18S rDNA sites in the studied species. Notably, species of genus *Hypancistrus* exhibit size heteromorphism of the 18S rDNA without any evidence of *Rex3* accumulation in the 18S rDNA regions (da Silva et al. 2013), suggesting that other factors must also be involved in generating heteromorphism.

The presence of these retrotransposons, both widely dispersed and clustered with rDNAs, seems to be involved in the great karyotypic variety identified in Hypostominae,

similar organizations of *Rex1* and *Rex3* have been found in most of the species of this subfamily described to date. However, few such studies have been performed in Hypostominae. In the future additional research should improve our understanding of the chromosomal organization and karyotypic evolution of the Loricariidae.

Acknowledgements

This study is part of Master dissertation of TAA who was a recipient of a CAPES Scholarship in Ecologia Aquática e Pesca, UFPA. This research was supported by: FAPESPA for financial supports (Edital Vale – Proc 2010/110447) and Banco Nacional de Desenvolvimento Econômico e Social – BNDS (Operação 2.318.697.0001) on a project coordinated by JCP. CNPq (Universal – Proc. 475013/2012-3) on a project coordinated by CYN. We thank Projeto Arapaima Ltda (Pará) for help with field sampling, Cesar Martins UNESP-Botucatu for primers for cytogenetic probes, and ICMBio (Instituto Brasileiro do Meio Ambiente) for the collection permit (ICMBio Registration: 21078-10).

References

- Alves AL, Oliveira C, Foreste F (2003) Karyotype variability in eight species of the subfamilies Loricariinae and Ancistrinae (Teleostei, Siluriformes, Loricariidae). *Caryologia*. 56(1): 57–63
- Armbruster JW (2004) Phylogenetic relationships of the suckermouth armoured catfishes (Loricariidae) with emphasis on the Hypostominae and the Ancistrinae. *Zoological Journal of the Linnean Society* 141: 1
- Armbruster JW (2008) The genus *Peckoltia* with the description of two new species and a reanalysis of the phylogeny of the genera of the Hypostominae (Siluriformes: Loricariidae). *Zootaxa* 1822, 1–76
- Artoni RF and Bertollo LA (2001) Trends in the karyotype evolution of Loricariidae fish (Siluriformes). *Hereditas* 134: 201-210

Belan E (2013) LINEs of evidence: noncanonical DNA replication as an epigenetic determinant. *Biol. Direct* 8:22.

Bertollo LAC, Takashi CS, Moreira-Filho O (1972) Citotaxonomic considerations on *Hopliaslacierdae*(Pisces, Erythrinidae). *Brazilian Journal of Genetics*. 2:103-120

Biémont C and Vieira C (2006) Junk DNA as an evolutionary force. *Nature*. 443: 521-524

Biscotti MA, Olmo E, Heslop-Harrison JS (Pat) (2015) Repetitive DNA in eukaryotic genomes. *Chromosome Res.* Doi: 10.1007/s10577-015-9499-z

Bitencourt JA, Affonso PRAM, Giuliano-Caetano L, Carneiro PLS, Dias AL (2012) Population divergence and peculiar karyoevolutionary trends in the loriciariid fish *Hypostomus aff. unae* from northeastern Brazil. *Genetics and Molecular Research*. 11 (2): 933-943

Bueno V, Venere PC, Konerat JT, Zawadzki CH, Vicari MR, Margarido VP (2014) Physical Mapping of the 5S and 18S rDNA in Ten Species of *Hypostomus* Lacépède 1803 (Siluriformes: Loricariidae): Evolutionary Tendencies in the Genus. *The Scientific World Journal*. Article ID 943825, 8 pages doi: org/10.1155/2014/943825

Cardoso AL, Sales KAH, Nagamachi CY, Pieczarka JC, Noronha RCR (2013) Comparative cytogenetics of two species of genus *Scobinancistrus* (Siluriformes, Loricariidae, Ancistrini) from the Xingu River, Brazil. *Comparative Cytogenetics*. 7(1): 43-51. doi: 10.3897/CompCytogen.v7i1.4128

Charlesworth B, Sniegowski P, Stephan W (1994) The evolutionary dynamics of repetitive DNA in eukaryotes. *Nature*. 371: 215-220

Cramer CA, Bonatto SL, Reis RE (2011) Molecular phylogeny of the Neoplecostominae and Hypoptopomatinae (Siluriformes: Loricariidae) using multiple genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 59 (2011) 43–52

Da Silva M, Ribeiro ED, Matoso DA, Sousa LM, Hrbek T, Py-Daniel LR, Feldberg E (2014). Chromosomal polymorphism in two species of *Hypancistrus* (Siluriformes: Loricariidae): an integrative approach for understanding their biodiversity. *Genetica*. 142:127-139. doi: 10.1007/s10709-014-9760-y

De Oliveira RR, Souza IL, Venere PC (2006) Karyotype description of three species of Loricariidae (Siluriformes) and occurrence of the ZZ/ZW sexual system in *Hemiancistrus pilomma* Cardoso & Lucinda, 2003. *Neotropical Ichthyology*. 4(1): 93–97

De Oliveira RR, Feldberg E, Anjos MB, Zuanon J (2007) Karyotype characterization and ZZ/ZW heteromorphism in two species of the catfish genus *Ancistrus* Kner, 1854 (Siluriformes: Loricariidae) from the Amazon basin. *Neotropical Ichthyology*. 5(3): 301–306

De Oliveira RR, Feldberg E, Anjos MB, Zuanon J (2009) Mechanisms of chromosomal evolution and its possible relation to natural history characteristics in *Ancistrus* catfishes (Siluriformes: Loricariidae). *Journal of Fish Biology*. 75: 2209–2225

Eagle and Crease TJ (2012) Copy number variation of ribosomal DNA and Pokey transposons in natural populations of *Daphnia* Shannon HC *Mobile DNA* 2012, 3:4

Eschmeyer WN (2014) *Catalog of Fishes: Genera, Species, References*. <http://research.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Accessed 10 October 2015

Ferreira DC, Oliveira C, Foresti F (2011) Chromosome Mapping of Retrotransposable Elements *Rex1* and *Rex3* in Three Fish Species in the Subfamily Hypoptopomatinae (Teleostei, Siluriformes, Loricariidae) *Cytogenet Genome Res*. 132:64–70 doi: 10.1159/000319620

Gross MC, Schneider CH, Valente GT, Porto JIR, Martins C, Feldberg E (2009) Comparative cytogenetic analysis of the genus *Symphysodon* (Discus Fishes, Cichlidae): Chromosomal characteristics of retrotransposons and minor ribosomal DNA. *Cytogenetic and Genome Research*. 127: 43–53

Gross MC, Schneider CH, Valente GT, Porto JIR, Martins C, Feldberg E (2010) Variability of 18S rDNA locus among *Symphysodon* fishes: chromosomal rearrangements. *Journal of Fish Biology*. 76: 1117–1127

Guerra M (1988) *Introdução à Citogenética Geral*. Editora Guanabara. Rio de Janeiro-RJ. pg. 13-35

Howell WM and Black DA (1980) Controlled Silver-Staining of Nucleolus Organizer Regions with a Protective Colloidal Developer: a 1-step Method. *Experientia*. Vol. 36, pg. 1014-1015

Jiang J, Gill BS, Wang GL, Ronald PC, Ward DC (1995) Metaphase and interphase fluorescence in situ hybridization mapping of the rice genome with bacterial artificial chromosomes. *Proc Natl Acad Sci USA* 92: 4487–4491

Kavalco KF, Pazza R, Bertollo LAC, Moreira-Filho (2005) Karyotypic diversity and evolution of Loricariidae (Pisces, Siluriformes). *Heredity*. 94: 180-186

Kazazian HH (2004) Mobile elements: drivers of genome evolution. *Science*. 303: 1626-1632

Kidwell MG (2002) Transposable elements and the evolution of genome size in eukaryotes. *Genetica*. 115: 49-63

Komiya H and Takemura S (1979) Nucleotide sequence of 5S ribosomal RNA from rainbow trout (*Salmo gairdnerii*) liver. *J. Biochem*. 86: 1067–1080

Lampe DJ, Witherspoon DJ, Soto-Adames FN, Robertson HM (2003) Recent horizontal transfer of mellifera subfamily Mariner transposons into insect lineages representing four different orders shows that selection acts only during horizontal transfer. *Mol. Biol. Evol.* 20: 554–562

Liu Z, Li X, Wang T, Messing J, Xu Jian-Hong (2015) The Wukong terminal-repeat retrotransposon in miniature (TRIM) elements in diverse maize germplasm

Levan A, Fredga K, Sandberg AA (1964) Nomenclature for centromeric position on chromosomes. *Hereditas*.52: 201-220

Lujan NK, Hidalgo M, Stewart DJ (2010). Revision of Panaque (Panaque), with descriptions of three new species from the Amazon Basin (Siluriformes, Loricariidae). *Copeia*.676–704

Lujan NK, Armbruster JW, Lovejoy NR, López-Fernández H (2015) Multilocus molecular phylogeny of the suckermouth armored catfishes (Siluriformes: Loricariidae) with a focus on subfamily Hypostominae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 82 269–288

Mariotto S, Centofante L, Miyazawa CS, Bertollo LAC, Moreira-Filho O (2009) Chromosome polymorphism in *Ancistrus cuiabae* Knaack, 1999 (Siluriformes: Loricariidae: Ancistrini). *Neotropical Ichthyology*. 7(4):595-600

Mariotto S, Centofante L, Vicari MR, Artoni RF, Moreira-Filho O (2011) “Chromosomal diversification in ribosomal DNA sites in *Ancistrus* Kner, 1854 (Loricariidae, Ancistrini) from three hydrographic basins of Mato Grosso, Brazil,” *Comparative Cytogenetics*. vol. 5, no. 4, pp. 31–42

Martins C, Cabral-de-Mello DC, Valente GT, Mazzuchelli J, Oliveira SG, Pinhal D (2011) *Animal genomes under the focus of cytogenetics*. Nova Science Publisher, Hauppauge. NY, USA. P. 53-74

Pansonato-Alves JC, Serrano EA, Utsunomia R, Scacchetti PC, Oliveira C, Foresti F (2013) Mapping five repetitive DNA classes in sympatric species of *Hypostomus* (Teleostei: Siluriformes: Loricariidae): analysis of chromosomal variability *Rev Fish Biol Fisheries* 23:477–489 doi: 10.1007/s11160-013-9303-0

Pidoux AL and Alshire RC (2005) The role of heterochromatin in centromere function. Published 29 March. doi: 10.1098/rstb.2004.1611

Pinkel D, Straume T, Gray JW (1986) Cytogenetic analysis using quantitative, high-sensitivity, fluorescence hybridization. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.83: 2934-2938

Reis RE, Pereira EHL, Armbruster JAW (2006). Delturinae, a new loricariid catfish subfamily (Teleostei, Siluriformes), with revisions of *Delturus* and *Hemipsilichthys*. Zool. J. Linn. Soc, v.147, p. 277–299

Rubert M, Zawadzki CH, Giuliano-Caetano L (2008) Cytogenetic characterization of *Hypostomus nigromaculatus* (Siluriformes, Loricariidae). Neotrop Ichthyol. 6:93–100. doi:10.1590/51679-62252008000100011

Rubert M, Rosa R, Jerep FC, Bertollo LAC, Giuliano-Caetano L (2011) Cytogenetic characterization of four species of the genus *Hypostomus* Lacépède, 1803 (Siluriformes, Loricariidae) with comments on its chromosomal diversity. Comp Cytogenet. 5(5):397–410. doi:10.3897/CompCytogen.v5i5.1589

Sambrook J and Russel DW (2001) Molecular Cloning. 3rd edition. 3 vol. Cold Spring Harbor Laboratory Press, New York Sumner AT (1972) A Simple Technique for Demonstrating Centromeric Heterochromatin. Experimental Cell Research. Vol. 75, pg. 304-306

Souza ACP, Nascimento AL, Carvalho-Jr, Barros RMS, Feldberg E, Nagamachi CY, Pieczarka JC (2004) Karyotypic analysis of *Baryancistrus aff. niveatus* (Ancistrinae-Loricariidae) by C-banding, Ag-NOR, CMA3, DAPI and FISH. Caryologia. 57(3): 219–223

Teixeira WG, Ferreira IA, Cabral-de-Mello DC, Mazzuchelli J, Valente GT, Pinhal D, Poletto AB, Venere PC, Martins C (2009) A Organization of Repeated DNA Elements in the Genome of the Cichlid Fish *Cichla kelberi* and Its Contributions to the Knowledge of Fish Genomes. Cytogenet Genome Res. 125:224–234 Doi: 10.1159/000230006

Traldi JB, Blanco DR, Vicari MR, Martinez JF, Lui RL, Barros AV, Artoni RF e Moreira-Filho O (2013) Chromosomal diversity in *Hypostomus* (Siluriformes, Loricariidae) with

emphasis on physical mapping of 18S and 5S rDNA sites *Genetics and Molecular Research*. 12 (1): 463-471

Valente GT, Mazzuchelli J, Ferreira IA, Poletto AB, Fantinatti BEA, Martins C (2011) Cytogenetic mapping of the retroelements *Rex1*, *Rex3* and *Rex6* among cichlid fish: new insights on the chromosomal distribution of transposable elements. *Cytogenetics Genome Research*. 133: 34-42

Vitte LC and Panaud O (2003) Formation of Solo-LTRs Through Unequal Homologous Recombination Counterbalances Amplifications of LTR Retrotransposons in Rice *Oryza sativa*

Volff JN, Körting C, Sweeney K, Scharl M (1999) The non-LTR retrotransposon *Rex3* from the fish *Xiphophorus* is widespread among teleosts. *Molecular and Biology Evolution*. 16: 1427–1438

Volff JN, Körting C, Scharl M (2000) Multiple lineages of the non-LTR retrotransposons *Rex1* with varying success in invading fish genomes. *Molecular and Biology Evolution*. 17:1673-1684

Yano CF, Bertollo LAC, Molina WF, Liehr T, Cioffi MB (2014) Genomic organization of repetitive DNAs and its implications for male karyotype and the neo-Y chromosome differentiation in *Erythrinus erythrinus* (Characiformes, Erythrinidae). *CompCytogen* 8(2): 139–151 doi: 10.3897/CompCytogen.v8i2.7597

Zhang X, Eickbush MT, Eickbush TH (2008) Role of recombination in the longterm retention of transposable elements in rRNA gene loci. *Genetics*. 180:1617-1627

Ziemniczak K, Barros AV, Rosa KO et al (2012) “Comparative cytogenetics of Loricariidae (Actinopterygii: Siluriformes): emphasis in Neoplecostominae and Hypoptopomatinae,” *Italian Journal of Zoology*. vol. 79, no. 4, pp. 492–501

4. CONCLUSÕES

- As espécies *Panaque armbrusteri*, *Panaqolus* sp., *Scobinancistrus aureatus* e *Scobinancistrus pariolispos* apresentam o mesmo número diploide $2n=52$, mas diferem pela fórmula cariotípica, padrão de distribuição de heterocromatina e localização da NOR, assim, sugerimos que essas diferenças foram mediadas por rearranjos cromossômicos como inversões, translocações e transposições.
- Os genes de DNAs ribossomais 18S e 5S localizam-se em um único par cromossômico em *Panaqolus* sp., diferindo de *Panaque armbrusteri*, *Scobinancistrus aureatus* e *Scobinancistrus pariolispos* que apresentam esses rDNAs localizados em pares cromossômicos distintos, portanto, a organização cromossômica desses genes é bastante variada em Hypostominae.
- O padrão de distribuição dos elementos transponíveis *Rex1*, *Rex3* e *Tc1-mariner* predominantemente disperso, evidenciado nas quatro espécies analisadas, bem como em associação com rDNAs, caracteriza a organização e dinâmica desses elementos dentre os Loricariidae, fato esse que corrobora os processos de estruturação e funcionalidade genômica que provavelmente estão atuando na regulação.
- Os resultados deste estudo são concordantes com indícios que rearranjos cromossômicos do tipo inversões e eventos de retrotransposições e transposições estão envolvidos na diversidade cariotípica encontrada em Hypostominae, e que esses rearranjos sejam os principais mecanismos de evolução cromossômica desta subfamília.
- A associação entre elementos transponíveis com DNAs ribossomais aqui evidenciada, aliada à natureza destes rDNAs, indica que eles são um nicho ideal para elementos de transposição, podendo gerar eventos de recombinação e consequentemente oportunidades de expressão dos ETs.
- Considerando que o mapeamento físico de elementos transponíveis em Hypostominae ainda são escassos, estudos adicionais desta natureza podem ajudar na melhor compreensão da organização e evolução cariotípica em Loricariidae.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALVES, A. L.; BORBA, R. S.; POZZOBON, A. P. B.; OLIVEIRA, C.; NIRCHIO, M.; GRANADO, A.; FORESTI, F. (2012). Localization of 18S ribosomal genes in suckermouth armoured catfishes Loricariidae (Teleostei, Siluriformes) with discussion on the Ag-NOR evolution. *CompCytogen* 6(3): 315–321. Doi: 10.3897/CompCytogen.v6i3.2667.
- ALVES, A. L.; OLIVEIRA, C.; NIRCHIO, M.; GRANADO, A.; FORESTI, F. (2006). Karyotypic relationships among the tribes of Hypostominae (Siluriformes:Loricariidae) with description of XO sex chromosome system in a Neotropical fish species. *Genetica* 128:1–9, Doi: 10.1007/s10709-005-0715-1.
- ALVES, A. L.; OLIVEIRA, C.; FORESTI, F. (2003). Karyotype variability in eight species of the subfamilies Loricariinae and Ancistrinae (Teleostei, Siluriformes, Loricariidae). *Caryologia*. Vol. 56, no. 1: 57-63.
- ANDREATA, R. A.; FERREIRA, D. C.; FORESTI, F.; OLIVEIRA, C. (2010). Molecular cytogenetic study of heterochromatin in *Hisonotus leucofrenatus* (Teleostei, Loricariidae, Hypoptopomatinae). *Hereditas*. 147: 10–17.
- ANDREATA, A. A.; ALMEIDA-TOLEDO, L. F.; OLIVEIRA, C. (1993). Chromosome studies in Hypoptopomatinae (Pisces, Siluriformes, Loricariidae). II. ZZ/ZW sex-chromosome system, B chromosomes, and constitutive heterochromatin differentiation in *Microlepidogaster leucofrenatus*. *Cytogenet. Cell Genet.* 63: 215–220.
- ARMBRUSTER, J. W. (2008). The genus *Peckoltia* with the description of two new species and a reanalysis of the phylogeny of the genera of the Hypostominae (Siluriformes: Loricariidae). *Zootaxa* 1822, 1–76.
- ARMBRUSTER, J. W. (2004). Phylogenetic relationships of the suckermouth armoured catfishes (Loricariidae) with emphasis on the Hypostominae and the Ancistrinae. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 141: 1.
- ARTONI, R. F. & BERTOLLO, L. A. C. (2001). Trends in the karyotype evolution of Loricariidae fish (Siluriformes). *Hereditas*. 134: 201-210.
- ARTONI, R. F. & BERTOLLO, L. A. C. (1999). Nature and distribution of constitutive heterochromatin in fishes, genus *Hypostomus* (Loricariidae). *Genetica* 106: 209–214.

ARTONI, R. F.; VENERE, P. C.; BERTOLLO, L. A. C. (1998). A heteromorphic ZZ/ZW sex chromosome system in fish, genus *Hypostomus* (Loricariidae). *Cytologia*. 63:421-425.

ARTONI, R. F. & BERTOLLO, L. A. C. (1996). Cytogenetic studies on Hypostominae (Pisces, Siluriformes, Loricariidae). Considerations on karyotype evolution in the genus *Hypostomus*. *Caryologia*. 49: 81–90.

BAUMGÄRTNER, L.; PAIZ, L. M.; ZAWADZKI, C. H.; MARGARIDO, V. P.; PORTELA, A. L. B. (2014). Castro1Heterochromatin Polymorphism and Physical Mapping of 5S and 18S Ribosomal DNA in Four Populations of *Hypostomus strigaticeps* (Regan, 1907) from the Parana´ River Basin, Brazil: Evolutionary and Environmental Correlation. *ZEBRAFISH*. Volume 11, Number 5. Doi: 10.1089/zeb.2014.1028

BELAN, E. (2013). LINEs of evidence: noncanonical DNA replication as an epigenetic determinant, *Biol. Direct* 8.22.

BERTOLLO, L. A. C.; TAKASHI, C. S.; MOREIRA-FILHO, O. Citotaxonomic considerations on *Hoplias lacerdae* (Pisces, Erythrinidae). *Brazilian Journal of Genetics* 2:103-120. 1972.

BIÉMONT, C. & VIEIRA, C. (2006). Junk DNA as an evolutionary force. *Nature*. 443: 521-524.

BISCOTTI, M. A.; OLMO, E.; HESLOP-HARRISON JS (Pat). (2015). Repetitive DNA in eukaryotic genomes. *Chromosome Res.* Doi: 10.1007/s10577-015-9499-z

BITENCOURT, J. A.; AFFONSO, P. R. A. M.; GIULIANO-CAETANO, L.; CARNEIRO, P. L. S.; DIAS, A. L. (2012). Population divergence and peculiar karyoevolutionary trends in the Loricariid fish *Hypostomus* aff. *unae* from northeastern Brazil. *Genetics and Molecular Research*. 11 (2): 933-943.

BITENCOURT, J. A.; AFFONSO, P. R. A. M.; GIULIANO-CAETANO, L.; DIAS, A. L. (2011). Heterochromatin heterogeneity in *Hypostomus* prope *unae* (Steindachner, 1878) (Siluriformes, Loricariidae) from Northeastern Brazil. *CompCytogen* 5(4): 329–344. Doi: 10.3897/CompCytogen.v5i4.1149.

BLANCO, D. R.; VICARI, M. R.; LUI, R. L.; ARTONI, R. F.; DE ALMEIDA, M. C.; TRALDI, J. B.; MARGARIDO, V. P.; MOREIRA-FILHO, O. (2014). Origin of the X1X1X2X2/X1X2Y sex chromosome system of *Harttia punctata* (Siluriformes, Loricariidae) inferred from chromosome painting and FISH with ribosomal DNA markers. *Genetica*. Apr. 142 (2):119-26. Doi: 10.1007/s10709-014-9759-4.

BLANCO, D. R.; VICARI, M. R.; LUI, R. L.; TRALDI, J. B.; BERTOLLO, L. A.; MOREIRA-FILHO, O. (2013). The role of the Robertsonian rearrangements in the origin of the XX/XY1Y2 sex chromosome system and in the chromosomal differentiation in *Harttia* species (Siluriformes, Loricariidae). *Rev Fish Biol Fish* 23:127–134

BLANCO, D. R.; VICARI, M. R.; ARTONI, R. F.; TRALDI, J. B.; MOREIRA-FILHO O. (2012). Chromosomal characterization of armored catfish *Harttia longipinna* (Siluriformes, Loricariidae): first report of B chromosomes in the genus. *Zoolog . Sci. Sep*;29(9):604-9. Doi: 10.2108/zsj.29.604.

BUCK, S. & SAZIMA, I. (1995). An assemblage of mailed catfishes (Loricariidae) in southeastern Brazil: distribution, activity, and feeding. *Ichthyol. Explor. Freshwaters* 6, 325–332.

BUENO, V.; VENERE, P. C.; KONERAT, J. T.; ZAWADZKI, C. H.; VICARI, M. R.; MARGARIDO, V. P. (2014). Physical Mapping of the 5S and 18S rDNA in Ten Species of *Hypostomus* Lacépède 1803 (Siluriformes: Loricariidae): Evolutionary Tendencies in the Genus. *Hindawi Publishing Corporation e Scientific World Journal*. Article ID 943825, 8 pages <http://dx.doi.org/10.1155/2014/943825>.

BUENO, V.; VENERE, P. C.; ZAWADZKI, C. H.; MARGARIDO, V. P. (2013). Karyotypic diversification in *Hypostomus* Lacépède, 1803 (Siluriformes, Loricariidae): biogeographical and phylogenetic perspectives. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, vol. 23, no. 1, pp. 103–112.

BUENO, V.; ZAWADZKI, C. H.; MARGARIDO, V. P. (2012). Trends in chromosome evolution in the genus *Hypostomus* Lacépède, 1803 (Osteichthyes, Loricariidae): a new perspective about the correlation between diploid number and chromosomes types. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, vol. 22, no. 1, pp. 241–250.

BURGESS, W.E. An atlas of freshwater and marine catfish. T. F. H. Publications. 784-1989.

BURNS, K. H. & BOEKE, J. D. (2012). Human transposon tectonics. *Cell* 149: 740–752

CABRAL-DE-MELO, D. C. & MARTINS C. (2010). Breaking down the genome organization and karyotype differentiation through the epifluorescence microscope lens:

insects and fish as models. *Microscopy: Science, Technology, Applications and Education A.* Méndez-Vilas and J. Díaz (Eds.) 659.

CAMARGO, M.; GIMÊNES-JUNIOR, H.; PY-DANIEL, L. R. (2012). *Acaris ornamentais do médiorio Xingu*. Belém, 177 pp.

CAMILO, F. M. & MOREIRA FILHO, O. (2005). Karyotypic Description of *Corumbataia cuestae* (Pisces, Loricariidae, Hypoptopomatinae) *Cytologia* 70(1): 47–51
CARDOSO, A. L.; SALES, K. A. H.; NAGAMACHI, C. Y.; PIECZARKA, J. C.; NORONHA, R. C. R. (2013). Comparative cytogenetics of two species of genus *Scobinancistrus* (Siluriformes, Loricariidae, Ancistrini) from the Xingu River, Brazil. *Comparative Cytogenetics*. 7:43-51. Doi:10.3897/CompCytogen.v7i1.4128.

CENTOFANTE, L.; VICARI, M. R.; ARTONI, R. F.; BUCKUP, P. A.; BERTOLLO, L. A. C.; MOREIRA-FILHO, O. (2011). Chromosome analyses in species of *Pareiorhina* (Siluriformes, Loricariidae) and cytotaxonomic considerations on the group *Nucleus*. 54(2):65–70. Doi:10.1007/s13237-011-0035-z

CENTOFANTE, L.; BERTOLLO, L. A.; MOREIRA-FILHO, O. (2006). Cytogenetic characterization and description of an XX/XY1Y2 sex chromosome system in catfish *Harttia carvalhoi* (Siluriformes, Loricariidae). *Cytogenet Genome Res.* 112(3-4):320-4.

CEREALI, S. S.; POMINI, E.; ROSA, R.; ZAWADZKI, C. H.; FROEHLICH, O.; GIULIANO-CAETANO, L. (2008). Karyotype description of two species of *Hypostomus* (Siluriformes, Loricariidae) of de Planalto da Bodoquena, Brazil. *Genetics and Molecular Research*. 7 (3): 583-591.

CHALOPIN, D.; VOLFF, J.N.; GALIANA, D.; ANDERSON, J.L.; SCHARTL, M. (2015). Transposable elements and early evolution of sex chromosomes in fish. *Chromosom Res.* Doi:10.1007/s10577-015-9490-8

CHARLESWORTH, B.; SNIEGOWSKI, P.; STEPHAN, W. (1994). The evolutionary dynamics of repetitive DNA in eukaryotes. *Nature*. 371: 215-220.

CHISTIYAKOV, D. A.; HELLEMANS, B.; VOLCKAERT, F. A. M. (2006). Microsatellites and their genomic distribution, evolution, function and applications: A review with special reference to fish genetics. *Aquaculture*. V. 255, p. 1-29.

CHOCKLEY, B. R. & ARMBRUSTER, J. W. (2002). *Panaque changae*, a new species of catfish (Siluriformes: Loricariidae) from eastern Peru. *Ichthyol. Explor. Freshw.*, 13: 81-90.

CIOFFI, M. B.; MARTINS, C.; BERTOLLO, L. A. C. (2010). Chromosome spreading of associated transposable elements and ribosomal DNA in the fish *Erythrinus erythrinus*. Implications for genome change and karyoevolution in fish. *BMC Evolution Biology*. V.10, p. 271.

CRAMER, C. A.; BONATTO, S. L.; REIS, R. E. (2011). Molecular phylogeny of the Neoplecostominae and Hypoptopomatinae (Siluriformes: Loricariidae) using multiple genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. V. 59, 43–52.

DA SILVA, M.; RIBEIRO, E. D.; MATOSO, D. A.; SOUSA, L. M.; HRBEK, T.; PY-DANIEL, L. R.; FELDBERG, E. (2014). Chromosomal polymorphism in two species of *Hypancistrus* (Siluriformes: Loricariidae): an integrative approach for understanding their biodiversity. *Genetica*. 142:127-139. DOI 10.1007/s10709-014-9760-y.

DE OLIVEIRA, R. R.; FELDBERG, E.; ANJOS, M. B.; ZUANON, J. (2009). Mechanisms of chromosomal evolution and its possible relation to natural history characteristics in *Ancistrus* catfishes (Siluriformes: Loricariidae). *Journal of Fish Biology*. 75: 2209–2225.

DE OLIVEIRA, R. R.; FELDBERG, E.; DOS ANJOS, M. B.; ZUANON, J. (2008). Occurrence of multiple sexual chromosomes (XX/XY₁Y₂ and Z₁Z₁Z₂Z₂/Z₁Z₂W₁W₂) in catfishes of the genus *Ancistrus* (Siluriformes: Loricariidae) from the Amazon basin. *Genetica*. 134:243–249. Doi 10.1007/s10709-007-9231-9.

DE OLIVEIRA, R. R.; FELDBERG, E.; ANJOS, M. B.; ZUANON, J. (2007). Karyotype characterization and ZZ/ZW heteromorphism in two species of the catfish genus *Ancistrus* Kner, 1854 (Siluriformes: Loricariidae) from the Amazon basin. *Neotropical Ichthyology*. 5(3): 301–306.

DE OLIVEIRA, R. R.; SOUZA, I. L.; VENERE, P. C. (2006). Karyotype description of three species of Loricariidae (Siluriformes) and occurrence of the ZZ/ZW sexual system in *Hemiancistrus spilomma* Cardoso & Lucinda, 2003. *Neotropical Ichthyology*. 4(1): 93–97.

DE SOUZA, A. C. P.; NAGAMACHI, C. Y.; MILHOMEM, S. S. R.; FELDBERG, E.; PIECZARKA, J. C. (2009). Cytogenetic analysis in catfish species of the genus *Peckoltia* Miranda Ribeiro, 1912 (Teleostei: Siluriformes: Loricariidae). *Comparative Cytogenetics*. Vol. 3, No. 2, P. 103-109.

ENDO, K. S.; MARTINEZ, E. R. M.; ZAWADZKI, C. H.; PAIVA, L. R. S.; JÚLIO JR., H. F. (2012). Karyotype description of possible new species of the *Hypostomus ancistroides* complex (Teleostei: Loricariidae) and other Hypostominae. *Acta Scientiarum* 34:181–189. Doi:10.4025/actascibiolsoci.v34i2.9318.

ESCHMEYER, W.N. (2014). Catalog of Fishes: Genera, Species, References. <http://research.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Accessed 10 October 2015.

FERRARIS, C. J. Jr. (2007). Checklist of catfishes, recent and fossil (Osteichthyes: Siluriformes), and catalogue of siluriform primary types. *Zootaxa*, 1418: 1-628.

FERREIRA, R. O.; PEREIRA, A. L.; NAGAMACHI, C. Y.; PIECZARKA, J. C.; , DE SOUSA, L. M.; NORONHA, R. C. R. (2014). Caracterização citogenética de uma espécie de *Spatuloricaria* (Siluriformes, Loricariidae) do rio Xingu, (Pará, Amazônia, Brasil). *Biota Amazônia*. Macapá, v. 4, n. 1, p. 30-36.

FERREIRA, D. C.; PORTO-FORESTI, F.; OLIVEIRA, C.; FORESTI, F. (2011). Transposable elements as a potential source for understanding the fish genome. *Mobile Genetic Elements*. 1: 112-117.

FERREIRA, D. C.; OLIVEIRA, C.; FORESTI, F. (2010). Chromosome Mapping of Retrotransposable Elements *Rex1* and *Rex3* in Three Fish Species in the Subfamily Hypoptopomatinae (Teleostei, Siluriformes, Loricariidae). *Cytogenet Genome Res*. 132:64–70. Doi: 10.1159/000319620

FISHBASE. Disponível em <<http://www.fishbase.org/search.php>>. Acesso em: 08 Ago. 2015.

FISCH-MULLER, S.; JUAN, I.; MONTOYA-BURGOS.; PIERRE-YVES LE BAIL.; COVAIN, R. (2012). Diversity of the Ancistrini (Siluriformes: Loricariidae) from the Guianas: the *Panaque* group, a molecular appraisal with descriptions of new species.

FISCH-MULLER, S. (2003) Loricariidae-Ancistrinae (Armored catfishes). In: Reis RE, Kullander SO, Ferraris CJ Jr (Eds). Checklist of the Freshwater Fishes of South and Central America. Porto Alegre, 373–400.

FLAVEL, R. B. (1986). Repetitive DNA and chromosomes. *Philos Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 312, 227-242.

GUERRA, M. (1988). Introdução à Citogenética Geral. Editora Guanabara. Rio de Janeiro-RJ. pg. 13-35.

ISBRÜCKER, I. J. H.; SEIDEL, I.; MICHELS, J. P.; SCHRAM, I. E.; WERNER, A. (2001). Diagnose vierzehn neuer Gattungen der Familie Loricariidae Rafinesque, 1815 (Teleostei, Ostariophysi). In: Stawikowski R, ed. Datz-Sonderheft Harnischwelse 2. Eugen Ulmer, Stuttgart, DE, 17–24.

ISBRÜCKER, I. J. H. (1980). Classification and catalogue of the mailed Loricariidae (Pisces, Siluriformes). Verslagen en Technische Gegevens, Instituut voor Taxonomische Zoölogie, Universiteit van Amsterdam. 22: 1–181.

KAVALCO, K. F.; PAZZA, R.; BERTOLLO, L. A. C.; MOREIRA-FILHO, O. (2005). Karyotypic diversity and evolution of Loricariidae (Pisces, Siluriformes). Heredity. 94: 180-186.

KAVALCO, K. F.; PAZZA, R.; BERTOLLO, L. A. C.; MOREIRA-FILHO, O. (2004). Heterochromatin characterization of four fish species of the family Loricariidae (Siluriformes). Hereditas 141: 237/242.

KAZAZIAN, H. H. (2004). Mobile elements: drivers of genome evolution. Science. 303: 1626-1632.

KEDES, L. H. (1979). Histone genes and histone messengers. Ann. Rev. Biochem. 48, 837-870.

KIDWELL, M. G. (2002). Transposable elements and the evolution of genome size in eukaryotes. Genetica. 115: 49-63.

KNAACK. (1999). (Siluriformes: Loricariidae: Ancistrini). Neotropical Ichthyology. 7(4):595-600.

KOMIYA, H. & TAKEMURA, S. (1979). Nucleotide sequence of 5S ribosomal RNA from rainbow trout (*Salmo gairdnerii*) liver. J. Biochem. 86: 1067–1080.

LONG, E. O. & DAWID, I. D. (1980). Repeated genes in eukaryotes. Annual Review of Biochemistry. 49:727-764.

LUJAN, N. K.; ARMBRUSTER, J. W.; LOVEJOY, N. R.; LÓPEZ-FERNÁNDEZ, H. (2015). Multilocus molecular phylogeny of the suckermouth armored catfishes

(Siluriformes: Loricariidae) with a focus on subfamily Hypostominae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 82 269–288.

LUJAN, N.; STEELE, S.; VELASQUEZ, M. (2013). A new distinctively banded species of *Panaqolus* (Siluriformes: Loricariidae) from the western Amazon Basin in Peru *Zootaxa* 3691 (1): 192–198. Doi:org/10.11646/zootaxa.3691.1.8.

LUJAN, N. K.; ARMBRUSTER, J. W. (2011). Two new genera and species of Ancistrini (Siluriformes: Loricariidae) from the western Guiana Shield. *Copeia* 2, 216–225.

LUJAN, N. K.; HIDALGO, M.; STEWART, D. J. (2010). Revision of Panaque (Panaque), with descriptions of three new species from the Amazon Basin (Siluriformes, Loricariidae). *Copeia*. 676–704

MAIA, T. P. A.; GIULIANO-CAETANO, L.; RODRIGUEZ, M. S.; RUBERT, M.; TAKAGUI, F. H.; DIAS, A. L. (2010). Chromosomal banding in three species of the genus *Rineloricaria* (Siluriformes, Loricariidae, Loricariinae). *Ichthyol Res.* 57:209–213. Doi:10.1007/s10228-009-0145-7

MARIOTTO, S.; CENTOFANTE, L.; VICARI, M. R.; ARTONI, R. F.; MOREIRA-FILHO, O. (2011). Chromosomal diversification in ribosomal DNA sites in *Ancistrus* Kner, 1854 (Loricariidae, Ancistrini) from three hydrographic basins of Mato Grosso, Brazil. *CompCytogen* 5(4): 289–300. Doi: 10.3897/CompCytogen.v5i4.1757.

MARIOTTO, S.; CENTOFANTE, L.; MIYAZAWA, C. S.; BERTOLLO, L. A. C.; MOREIRA FILHO, O. (2009). Chromosome polymorphism in *Ancistrus cuiabae*. *Neotropical Ichthyology*, 7(4):595-600.

MARIOTTO, S. & MIYAZAWA, C. S. (2006). *Ancistrus* cf. *dubius* (Siluriformes, Ancistrinae), a complex of species. 1. Chromosomic characterization of four populations and occurrence of sexual chromosomes of type XX/XY, in the Pantanal basin of Mato Grosso, Brazil. *Caryologia*. 59, 299–304.

MARIOTTO, S.; ARTONI, R. F. & Miyazawa, C. S. (2004). Occurrence of sexual chromosome, of the type ZZ/ZW in *Ancistrus* cf. *dubius* (Loricariidae, Ancistrinae) of the Paraguay River Basin, Mato Grosso, Brazil. *Caryologia*. 57, 327–331.

MARTINEZ, E. R. M.; ZAWADZKI, C. H.; FORESTI, F.; OLIVEIRA, C. (2011). Cytogenetic analysis of five *Hypostomus* species (Siluriformes, Loricariidae) *Genetics and Molecular Biology*. 34, 4, 562-568

MARTINS, C.; CABRAL-DE-MELLO, D. C.; VALENTE, G. T.; MAZZUCHELLI J.; OLIVEIRA, S. G.; PINHAL, D. (2011). Animal genomes under the focus of cytogenetics. Nova Science Publisher, Hauppauge. New York, USA. P. 53-74.

MENDES-NETO, E. O.; VICARI, M. R.; ARTONI, R. F.; MOREIRA-FILHO, O. (2011). Description of karyotype in *Hypostomus regani* (Ihering, 1905) (Teleostei, Loricariidae) from the Piumhi river in Brazil with comments on karyotype variation found in *Hypostomus* CompCytogen 5(2): 133–142. Doi:10.3897/CompCytogen.v5i2.964.

MICHELE, J. L.; TAKAHASHI, C. S.; FERRARI, I. (1977). Karyotypic study of some species of the family Loricariidae (Pisces). Cytologia. 42:539–546.

MILHOMEM, S. S. R.; CASTRO, R. R.; NAGAMACHI, C. Y.; SOUZA, A. C. P.; FELDBERG, E.; PIECZARKA, J. C. (2010). Different cytotypes in fish of the genus *Hypostomus* Lcépède, 1803. (Siluriformes: Loricariidae) from Xingu river (Amazon region, Brazil). Comparative Cytogenetics. 4(1):45-54.

MIOUSSE, I.R.; CHALBOT, M.G.; LUMEN, A.; FERGUSON, A.; KAVOURAS, L.G.; KOTURBASH, I. (2015). Response of transposable elements to environmental stressors. Mutation Research 765, 19–39. Doi:org/10.1016/j.mrrev.2015.05.003.

MURAMOTO, J. I.; OHNO, S.; ATKIN, N. B. (1968). On the diploid state of the fish order Ostariophysi. Chromosoma. 24:59–66.

NAGODA, N.; FUKUDA, A.; NAKASHIMA, Y.; MATSUO, Y. (2005). Molecular characterization and evolution of the repeating units of histone genes in *Drosophila americana*: coexistence of quartet and quintet units in a genome. Insect Mol. Biol. 14, 6, 713-717.

PANSONATO-ALVES, J. C.; SERRANP, E. A.; UTSUNOMIA, R.; SCACCHETTI, P. C.; OLIVEIRA, C.; FORESTI, F. (2013). Mapping five repetitive DNA classes in sympatric species of *Hypostomus* (Teleostei: Siluriformes: Loricariidae): analysis of chromosomal variability. Rev Fish Biol Fisheries. 23:477–489. Doi: 10.1007/s11160-013-9303-0

PATHAK, D. & ALI, S. (2012). Repetitive DNA: A Tool to Explore Animal Genomes/Transcriptomes. Functional Genomics. Doi:org/10.5772/48259.

PINKEL, D.; STRAUME, T.; GRAY, J. W. (1986). Cytogenetic analysis using quantitative, high-sensitivity, fluorescence hybridization. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 83: 2934-2938.

PORTO, F. E.; GINDRI, B. S.; VIEIRA, M. M. R.; BORIN, L. A.; PORTELA-CASTRO, A. L. B.; MARTINS-SANTOS, C. (2014). Polymorphisms of the nucleolus organizing regions in *Loricaria cataphracta* (Siluriformes, Loricariidae) of the upper Paraguay River basin indicate an association with transposable elements. *Genet. Mol. Res.* 13 (1): 1627-1634.

PORTO, F. E.; PORTELA-CASTRO, A. L. B.; MARTINS-SANTOS, I. C. (2011). Chromosome polymorphism in *Rineloricaria pentamaculata* (Loricariidae, Siluriformes) of the Parana´ River basin. *Ichthyol Res.* 8:225–231.

PORTO, F. E.; PORTELA-CASTRO, A. L. B.; MARTINS-SANTOS, I. C. (2010). Possible origins of B chromosomes in *Rineloricaria pentamaculata* (Loricariidae, Siluriformes) from the Paraná River basin. *Genetics and Molecular Research.* 9 (3): 1654-1659.

PRANG, G. (2007). An Industry Analysis of the Freshwater Ornamental Fishery with Particular Reference to the Supply of Brazilian Freshwater Ornamentals to the UK Market. *UAKARI.* V. 3, n. 1, p. 7 – 51.

PROKOPOWICH, C. D.; GREGORY, T. R.; CREASE, T. J. (2003). The correlation between rDNA copy number and genome size in eukaryotes. *Genome.* 46, 48-50.

RAO, S. R.; TRIVEDI, S.; EMMANUEL, D.; MERITA, K.; HYNNEWTA, M. (2010). DNA repetitive sequences-types, distribution and function: A review. *Journal of Cell and Molecular Biology* 7(2) & 8(1): 1-11.

REIS, R. E.; KULLANDER, S. O.; FERRARIS, Jr. C. J. (2003). Check list of the freshwater fish of South America. Porto Alegre. EDIPUCRS. 742p.

REIS, R. E.; PEREIRA, E. H. L.; ARMBRUSTER, J. A.W. (2006). Delturinae, a new loricariid catfish subfamily (Teleostei, Siluriformes), with revisions of *Delturus* and *Hemipsilichthys*. *Zool. J. Linn. Soc.* V.147, p. 277–299.

RIBEIRO, M. O.; NOLETO, R. B.; LORSCHIEDER, C. A.; PORTO, F. E.; PRIZON, A. C.; ZAWADZKI, C. H.; OLIVEIRA, L. C.; PORTELA CASTRO, A. L. B. (2015). Cytogenetic description of *Ancistrus abilhoai* (Siluriformes: Loricariidae) from Iguaçu River basin, southern Brazil. *Genetics and Molecular Research* 14 (2): 4051-4057. Doi: <http://dx.doi.org/10.4238/2015.April.27.20>

RUBERT, M.; DA ROSA, R.; JEREP, F. C.; BERTOLLO, L. A. C.; GIULIANO-CAETANO, L. (2011). Cytogenetic characterization of four species of the genus *Hypostomus* Lacépède, 1803 (Siluriformes, Loricariidae) with comments on its chromosomal diversity. *CompCytogen* 5(5): 397–410 doi: 10.3897/CompCytogen.v5i5.1589.

RUBERT, M.; ZAWADZKI, C.H.; GIULIANO-CAETANO, L. (2008). Cytogenetic characterization of *Hypostomus nigromaculatus* (Siluriformes, Loricariidae). *Neotrop Ichthyol.* 6:93–100. Doi:10.1590/51679-62252008000100011.

SCAVONE, M. D & JULIO JR., H. F. (1995). Cytogenetics analysis and heterochromatin distribution in ZZ/ZW sex chromosomes of the mailed catfish *Loricariichthys platymetopon* (Loricariidae: Siluriformes). *Rev. Brasil. Genet.* 18. 1. 31-35.

SILVANO, R. A. M.; OYAKAWA, O. T.; DO ANIARAL, B. D.; BEGOSSI, A. (2001). *Peixes do alto rio Juruá (Amazônia, Brasil)*. São Paulo: Editora da Universidade de São Paulo: Imprensa Oficial do Estado, 298p.

SULLIVAN, J. P.; LUNDBERG, J. G.; HARDMAN, M. (2006). A phylogenetic analysis of the major groups of catfishes (Teleostei: Siluriformes) using RAG1 and RAG2 nuclear gene sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.* 41, 636–662.

TEIXEIRA, W. G.; FERREIRA, I. A.; CABRAL-DE-MELLO, D. C.; MAZZUCHELLI, J.; VALENTE, G. T.; MARTINS, C. (2009). Organization of repeated DNA elements in the genome of the cichlid fish *Cichla kelberi* and its contributions to the knowledge of fish genomes. *Cytogenetics Genome Research* 125: 224-234.

TRALDI, J. B.; BLANCO, D. R.; VICARI, M. R.; MARTINEZ, J. F.; LUI, R. L.; ARTONI, R. F.; MOREIRA-FILHO, O. (2013). Physical mapping of (GATA)*n* and (TTAGGG)*n* sequences in species of *Hypostomus* (Siluriformes, Loricariidae). *J. Genet.* 92, 127–130.

VALENTE, G. T.; MAZZUCHELLI, J.; FERREIRA, I. A.; POLETTI, A. B.; FANTINATTI, B. E. A.; MARTINS, C. (2011). Cytogenetic mapping of the retroelements Rex1, Rex3 and Rex6 among cichlid fish: new insights on the chromosomal distribution of transposable elements. *Cytogenetics Genome Research.* 133: 34-42.

VICARI, M. R.; NOGAROTO, V.; NOLETO, R. B.; CESTARI, M. M.; CIOFFI, M. B.; ALMEIDA, M. C. (2010). Satellite DNA and chromosomes in Neotropical fishes: methods, applications and perspectives. *J Fish Biol.* 76:1094–1116. Doi:10.1111/j.1095-8649.2010.02564.x.

VOLFF, J. N.; KÖRTING, C.; SWEENEY, K.; SCHARTL, M. (1999). The non-LTR Retrotransposon *Rex3* from the fish *Xiphophorus* is widespread among teleosts. *Molecular and Biology Evolution*. 16: 1427–1438.

VOLFF, J. N.; KÖRTING, C.; SCHARTL, M. (2000). Multiple lineages of the non-LTR retrotransposons *Rex1* with varying success in invading fish genomes. *Molecular and Biology Evolution*. 17:1673-1684.

VOLFF, J. N.; KÖRTING, C.; SWEENEY, K.; SCHARTL, M. (2001). Non-LTR retrotransposons encoding a restriction enzyme-like endonuclease in vertebrates. *J Mol. Evol.* 52:351-36.

VOLFF, J.N.; BOUNEAU, L.; OZOUF-COSTAZ, C.; FISCHER, C. (2003). Diversity of retrotransposable elements in compact pufferfish genomes. *Trends in Genetics*. 19: 674-678.

WICKER, T.; SABOT, F.; HUAVAN, A.; BENNETZEN, J. L.; CAPY, P.; CHALHOUB, B.; FLAVELL, A.; LEROY, P.; MORGANTE, M.; PANAUD, O.; PAUX, E.; SANMIGUEL, P.; SCHULMAN, A. H. (2007). A unified classification system for eukaryotic transposable elements. *Nat Rev Genet*. 8:973–982.

YANO, C.F.; BERTOLLO, L.A.C.; MOLINA, W.F.; LIEHR, T.; CIOFFI, M.B. (2014). Genomic organization of repetitive DNAs and its implications for male karyotype and the neo-Y chromosome differentiation in *Erythrinus erythrinus* (Characiformes, Erythrinidae). *CompCytogen* 8(2): 139-151. DOI: 10.3897/CompCytogen.v8i2.7597.

APÊNDICE A - REVISÃO DA CARACTERIZAÇÃO CROMOSSÔMICA POR CITOGENÉTICA EM LORICARIIDAE

Subfamília	Espécie	Localidade	2n	FÓRMULA CARIOTÍPICA	Sis. Sex.	NOR		BC	Refênci
						Simp.	Mult.		
	<i>Ancistrus multispinnis</i>	rio Itapocu - SC	52	28 m/sm, 24 st/a					Alves et al. (2003)
	<i>Ancistrus</i> n sp.	rio São Francisco - AC	38	30 m/sm, 8 st					Alves et al. (2003)
	<i>Ancistrus</i> n sp.	rio Betari - SP	52	32 m/sm, 20 st/a					Alves et al. (2003)
	<i>Ancistrus multispinnis</i>	Itapocu - SC	52	28 m/sm + 24 st/a			x		Alves et al. (2003)
	<i>Ancistrus</i> n sp. 1	rio Vermelho - GO	40	33 m, 6 sm	XX/X0				Alves et al. (2006)
Hypostominae	<i>Ancistrus</i> n sp. 2	rio Garuva - SC	52	10 m, 16 sm, 12 st, 14 a					Alves et al. (2006)
	<i>Ancistrus</i> n sp. 1 "Balbina"	rio Uatumã - AM	39/38	27 m, 10 sm, 2 st - 26 m, 10 sm, 2 st	XX/XY1Y2		x	x	de Oliveira et al. (2008)
	<i>Ancistrus</i> n sp. 2 "Barcelos"	rio Demeni - Barcelos	52	12 m, 12 sm, 4 st, 24 a - 11 m, 12 sm, 4 st, 25 a	Z1Z1Z2Z2/Z1Z2W1W2		x	x	de Oliveira et al. (2008)
	<i>Ancistrus claro</i>	rio Caxipó, Mato Grosso	54	22m/sm, 32st/a					Mariotto et. al 2011
	<i>Ancistrus cf. dubius</i>	Coórrego Flechas, Fundo e Pari, MG	42	34m/sm, 8st					Mariotto et. al 2011
	<i>Ancistrus cuiabae</i>	Baía Arrombado, Mato Grosso	34	28m/sm, 6st					Mariotto et. al 2011
	<i>Ancistrus cf. dubius</i>	rio Pantanal - MT	44	18 m, 10 sm, 8 st, 8 a	ZZ/ZW				Mariotto et al. 2004
	<i>Ancistrus</i> n sp. 1	rio Vermelho - GO	39/40	33 m, 6 sm, 34 m, 6 sm	XX/X0				Alves et al. (2006)

	<i>Ancistrus</i> n sp. 2	rio Garuva - SC	52	10 m, 16 sm, 12 st, 14 a				Alves et al. (2006)
	<i>Ancistrus</i> cf. <i>dubius</i>	rio Pantanal - MT	42	24 m + 10 sm + 8 st	XX/XY			Mariotto e Myiazawa (2006)
	<i>Ancistrus ranunculus</i>	rio Xingu - PA	48	20 m, 8 sm, 6 st, 14 a - 19 m, 9 sm, 6 st, 14 a	ZZ/ZW			de Oliveira et al. (2007)
	<i>Ancistrus</i> sp. Piagaçu	rio Purus - AM	52	14 m, 10 sm, 2 st, 26 a - 14 m, 11 sm, 2 st, 25 a	ZZ/ZW			de Oliveira et al. (2007)
	<i>Ancistrus</i> sp. Purus	rio Purus - AM	34	21 m, 11 sm, 2 st,- 20 m, 12 sm, 2 st	XX/XY			de Oliveira et al. (2009)
	<i>Ancistrus</i> sp. Vermelho	rio Demeni - AM	42	26 m, 6 sm, 4 st, 6 a				de Oliveira et al. (2009)
Hypostominae	<i>Ancistrus</i> sp. Trombetas	rio Trombetas - PA	38	22 m, 8 sm, 5 st, 3a				de Oliveira et al. (2009)
	<i>Ancistrus</i> sp. Macoari	rio Branco - RR	46	18 m, 11 sm, 6 st, 11 a - 18 m, 12 sm, 6 st, 10 a	XX/XY			de Oliveira et al. (2009)
	<i>Ancistrus</i> sp. Dimona	rio Dimona - AM	52	16 m, 8 sm, 2 st, 26 a				de Oliveira et al. (2009)
	<i>Ancistrus abilhoai</i>	rio Iguaçu - PR / Timbo - SC	48	22 m, 14 sm, 6 st, 6 a				Ribeiro et al. (2015)
	<i>Baryancistrus</i> aff. <i>Niveatus</i>	rio Xingu - PA	52	16 m, 32 sm, 4 st		x	x	de Souza et al. (2004)
	<i>Hemiancistrus</i> sp.	rio Araguaia - MT	52	20 m, 20 sm, 8 st, 4 a				Artoni e Bertollo (2001)
	<i>Hypancistrus zebra</i>	rio Xingu - PA	52	38 m/sm, 14 st		x	x	da Silva et al. (2014)
	<i>Hypancistrus</i> cf. <i>debilittera</i>	rio Uatumã - AM	52	34 m/sm, 18 st			x	da Silva et al. (2014)
	<i>Panaque</i> cf. <i>nigrilineatus</i>	rio Araguaia - MT	52	26 m, 20 sm, 6 st				Artoni e Bertollo (2001)

	<i>Peckoltia vittata</i>	Rio Xingu - PA	52	36 m/sm, 14 st, 2s	x	x	de Souza et al. (2009)
	<i>Peckoltia</i> sp. 1	rio Jari - PA	52 + B	44 m/sm, 6 st, 2s		x	x de Souza et al. (2009)
	<i>Peckoltia</i> sp. 2	rio Jari - PA	52	32 m/sm, 18 st, 2s		x	x de Souza et al. (2009)
	<i>Scobinancistrus aureatus</i>	rio Xingu - PA	52	22 m, 20 sm, 10 st	x		x Cardoso et al. (2013)
	<i>Scobinancistrus pariolispos</i>	rio Xingu - PA	52	24 m, 18 sm, 10 st	x		x Cardoso et al. (2013)
	<i>Hypostomus</i> aff. <i>Agna</i>	riacho Cavalo	74	8 m, 10 sm, 32 st, 24 a		x	Martinez et al. (2011)
Hypostominae	<i>Hypostomus affinis</i>	Bacia do rio Araguaia, riacho Jacuí	66	14 m, 14 sm, 12 st, 26 a		x	Kavalco et al. (2004, 2005)
	<i>Hypostomus albopunctatus</i>	rio Piquiri	74	8 m, 14 sm, 16 st, 36 a	x		Bueno et al. (2013)
	<i>Hypostomus albopunctatus</i>	Piracicaba e Mogi Guaçu	74	10 m, 20 sm, 44 st		x	Artoni e Bertollo (1996)
	<i>Hypostomus ancistroides</i>	rio Piquiri	68	14 m, 14 sm, 8 st, 32 a		x	Bueno et al. (2012, 2013)
	<i>Hypostomus ancistroides</i>	Piracicaba e Mogi Guaçu	68	16 m, 18 sm, 34 st		x	Artoni e Bertollo (1996)
	<i>Hypostomus ancistroides</i>	rio Araquá	68	18 m, 10 sm, 12 st, 28 a		x	Alves et al. (2006)
	<i>Hypostomus ancistroides</i>	bacia do rio Paranapanema	68	10 m, 26 sm, 32 st		x	Rubert et al. (2011)
	<i>Hypostomus ancistroides</i>	bacia do rio Paranapanema	68	14 m, 16 sm, 22 st, 16 a			Traldi et al. (2013)
	<i>Hypostomus ancistroides</i>	rio Paranapanema - SP	68	10 m, 20 sm, 10 st, 28 a		x	x Pansonato-Alves et al. (2013)

	<i>Hypostomus ancistroides</i>	riacho Dourados	68	14 m, 12 sm, 18 st, 24 a	x	Endo et al. (2012)
	<i>Hypostomus ancistroides</i>	riacho Maringá - PR	68	16 m, 12 sm, 18 st, 22 a	x	Endo et al. (2012)
	<i>Hypostomus ancistroides</i>	riacho Ximbaúva	68	14 m, 10 sm, 26 st, 30 a	x	Endo et al. (2012)
	<i>Hypostomus ancistroides</i>	sem informação	68	10 m, 28 sm, 30 st		Michele et al. (1977)
	<i>Hypostomus ancistroides</i>	bacia do rio Paraná	68	14 m, 14 sm, 8 st, 32 a		Bueno et al. (2014)
	<i>Hypostomus</i> cf. <i>heraldoi</i>	rio Mogi Guaçu	72	6 m, 6 sm, 26 st, 34 a	x	Martinez et al. (2011)
Hypostominae	<i>Hypostomus</i> aff. <i>Auroguttatus</i>	Piracicaba e Mogi Guaçu	76	8 m, 30 sm, 38 st	x	Artoni e Bertollo (1996)
	<i>Hypostomus</i> cf. <i>topavae</i>	riacho Carrapato	80	6 m, 8 sm, 42 st, 24 a	x	Martinez et al. (2011)
	<i>Hypostomus</i> cf. <i>wuchereri</i>	rio Mutum	76	10 m, 18 sm, 48 st	x	Bitencourt et al. (2011)
	<i>Hypostomus</i> cf. <i>wuchereri</i>	rio Uma	76	10 m, 18 sm, 48 st	x	Bitencourt et al. (2011)
	<i>Hypostomus cochliodon</i>	rio Iguaçu	64	12 m, 16 sm, 16 st, 20 a	x	Bueno et al. (2013)
	<i>Hypostomus cochliodon</i>	rio Paraná	64	12 m, 16 sm, 16 st, 20 a		Bueno et al. (2014)
	<i>Hypostomus commersoni</i>	rio Iguaçu	68	12 m, 14 sm, 14 st, 28 a	x	Bueno et al. (2013)
	<i>Hypostomus commersoni</i>	rio Piquiri	68	12 m, 14 sm, 14 st, 28 a		Bueno et al. (2014)
	<i>Hypostomus emarginatus</i>	rio Araguaia-MG	52	16 m, 30 sm, 6 st		Artoni e Bertollo (2001)

	<i>Hypostomus faveolus</i>	rio Araguaia	64	18 m, 8 sm, 22 st, 16 a		x		Bueno et al. (2013)
	<i>Hypostomus goyazensis</i>	rio Vermelho	72	10 m, 16 sm, 10 st, 36 a		x		Alves et al. (2006)
	<i>Hypostomus hermanni</i>	rio Piquiri	72	10 m, 8 sm, 32 st, 22 a			x	Bueno et al. (2013)
	<i>Hypostomus iheringii</i>	riacho Lapa	80	8 m, 16 sm, 28 st, 28 a			x	Traldi et al. (2012)
	<i>Hypostomus macrops</i>	sem informação	68	10 m, 14 st, 44 a	XX/XY			Michele et al. (1977)
	<i>Hypostomus nigromaculatus</i>	rio Mogi Guaçu	76	8 m, 20 sm, 48 st			x	Rubert et al. (2008)
Hypostominae	<i>Hypostomus nigromaculatus</i>	rio Tibagi	76	6 m, 20 sm, 50 st			x	Rubert et al. (2008)
	<i>Hypostomus nigromaculatus</i>	rio Paranapanema - SP	76	8 m, 18 sm, 20 st, 30 a		x	x	Pansonato-Alves et al. (2013)
	<i>Hypostomus nigromaculatus</i>	bacia do rio Paranapanema	76	12 m, 22 sm, 30 st, 12 a				Rubert et al. (2011)
	<i>Hypostomus paulinus</i>	bacia do rio Paranapanema	76	6 m, 16 sm, 54 st		x		Rubert et al. (2011)
	<i>Hypostomus paulinus</i>	sem informação	74	10 m, 20 sm, 44 st				Michele et al. (1977)
	<i>Hypostomus aff. Paulinus</i>	rio Piquiri	74	10 m, 12 sm, 20 st, 32 a			x	Bueno et al. (2013)
	<i>Hypostomus plecostomus</i>	sem informação	54	24 m, 12 st, 18 a				Muramoto et al. (1968)
	<i>Hypostomus prope plecostomus</i>	bacia do rio Orinoco	68	12 m, 16 sm, 12 st, 28 a				Alves et al. (2012)

	<i>Hypostomus regani</i>	rio Piquiri	72	12 m, 8 sm, 10 st, 42 a		x	Bueno et al. (2013)
	<i>Hypostomus regani</i>	Piracicaba e Mogi Guaçu	72	10 m, 20 sm, 42 st			Artoni e Bertollo (1996)
	<i>Hypostomus regani</i>	rio Araquá	72	12 m, 18 sm, 26 st, 16 a		x	Alves et al. (2006)
	<i>Hypostomus regani</i>	rio Mogi Guaçu	72	6 m, 6 sm, 32 st, 28 a		x	Martinez et al. (2011)
	<i>Hypostomus regani</i>	rio Piumhi	72	8 m, 16 sm, 20 st, 28 a		x	Mendes-Neto et al. (2011)
	<i>Hypostomus regani</i>	bacia do rio Paranapanema	72	10 m, 18 sm, 44 st		x	Rubert et al. (2011)
	<i>Hypostomus regani</i>	rio Ivaí	72	12 m, 14 sm, 26 st, 20 a		x	Endo et al. (2012)
Hypostominae	<i>Hypostomus regani</i>	bacia do rio Paraná	72	12 m, 8 sm, 10 st, 42 a			Bueno et al. (2014)
	<i>Hypostomus</i> sp.	rio Mogi Guaçu	68	6 m, 6 sm, 32 st, 24 a		x	Martinez et al. (2011)
	<i>Hypostomus</i> sp.	rio Araguaia-MG	64	14 m, 24 sm, 26 st/a			Artoni e Bertollo (1996)
	<i>Hypostomus</i> sp.	sem informação	64	14 m, 24 sm, 26 st/a	ZZ/ZW		Artoni et al. (1998)
	<i>Hypostomus</i> sp. 2	rio Perdido	84	6 m, 16 sm, 62 st		x	Cereali et al. (2008)
	<i>Hypostomus</i> sp. 3	riacho Salobrinha	82+B	6 m, 12 sm, 64 st			Cereali et al. (2008)
	<i>Hypostomus</i> sp. A	Piracicaba e Mogi Guaçu	70	18 m, 14 sm, 38 st		x	Artoni e Bertollo (1996)
	<i>Hypostomus</i> sp. B	Piracicaba e Mogi Guaçu	72	12 m, 18 sm, 42 st		x	Artoni e Bertollo (1996)
	<i>Hypostomus</i> sp. C	Piracicaba e Mogi Guaçu	72	10 m, 18 sm, 44 st		x	Artoni e Bertollo (1996)
	<i>Hypostomus</i> sp. D1	Piracicaba e Mogi Guaçu	72	10 m, 26 sm, 36 st		x	Artoni e Bertollo (1996)

	<i>Hypostomus</i> sp. D2	Piracicaba e Mogi Guaçu	72	14 m, 20 sm, 38 st		x		Artoni e Bertollo (1996)
	<i>Hypostomus</i> sp. E	Piracicaba e Mogi Guaçu-SP	80	8 m, 16 sm, 56 st		x		Artoni e Bertollo (1996)
	<i>Hypostomus</i> sp. F	rio São Francisco-MG	76	10 m, 16 sm, 50 st				Artoni e Bertollo (1999)
	<i>Hypostomus</i> sp. G	rio Araguaia	64	14 m, 24 sm, 26 st		x		Artoni et al. (1998)
	<i>Hypostomus</i> sp. Xingu 1	rio Xingu	64	16 m, 16 sm, 32 st		x		Milhomem et al. (2010)
	<i>Hypostomus</i> sp. Xingu 2	rio Xingu	66	18 m, 14 sm, 34 st		x		Milhomem et al. (2010)
Hypostominae	<i>Hypostomus</i> sp. Xingu 3	rio Xingu	64 + B	15 m, 23 sm, 26 st		x		Milhomem et al. (2010)
	<i>Hypostomus strigaticeps</i>	rio Piquiri	72	12 m, 12 sm, 18 st, 30 a		x		Bueno et al. (2013)
	<i>Hypostomus strigaticeps</i>	bacia do rio Paranapanema	72	10 m, 16 sm, 46 st		x		Rubert et al. (2011)
	<i>Hypostomus strigaticeps</i>	rio Paranapanema - SP	72	10 m, 18 sm, 18 st, 26 a		x	x	Pansonato-Alves et al. (2013)
	<i>Hypostomus strigaticeps</i>	rio Ivaí	72	10 m, 14 sm, 18 st, 30 a		x		Endo et al. (2012)
	<i>Hypostomus strigaticeps</i>	sem informação	74	8 m, 4 sm, 62 st				Michele et al. (1977)
	<i>Hypostomus strigaticeps</i>	córrego Atlântico - PR	72	12 m, 12 sm, 18 st, 30 a		x	x	Baumgärtner et al. (2014)
	<i>Hypostomus strigaticeps</i>	rio Piquiri - PR	72	12 m, 12 sm, 18 st, 30 a		x	x	Baumgärtner et al. (2014)

	<i>Hypostomus strigaticeps</i>	rio Paraná - PR	72	12 m, 12 sm, 18 st, 30 a	x	x	Baumgärtner et al. (2014)
	<i>Hypostomus strigaticeps</i>	rio Iguassu - PR	72	12 m, 12 sm, 18 st, 30 a	x	x	Baumgärtner et al. (2014)
	<i>Hypostomus tapijara</i>	bacia Ribeira do Iguape	66	14 m, 24 sm, 14 st, 14 a			Traldi et al. (2013)
	<i>Hypostomus topavae</i>	bacia do rio Paraná	80	14 m, 10 sm, 26 st, 30 a	x		Bueno et al. (2012, 2013)
	<i>Hypostomus tietensis</i>	rio Paranapanema - MT	68	14 m, 12 sm, 42 st/a			Oliveira & Foresti (1993)
	<i>Hypostomus aff. Unae</i>	Rio Contas, Bahia	76	28m/sm, 48st/a			Bitencourt et. al 2012
Hypostominae	<i>Hypostomus aff. Unae</i>	Rio Preto da Costa, Bahia	76	32m/sm, 44st/a			Bitencourt et. al 2012
	<i>Hypostomus aff. Unae</i>	Rio Oricó, Bahia	76	24m/sm, 52st/a			Bitencourt et. al 2012
	<i>Hypostomus aff. Unae</i>	Rio Preto do Criciuma, Bahia	76	30m/sm, 46st/a			Bitencourt et. al 2012
	<i>Liposarcus anisitsi</i>	rio Preto - SP	52	16 m, 24 sm, 8 st, 4 a			Artoni e Bertollo (1996)
	<i>Liposarcus anisitsi</i>	rio Tietê - SP	52	28 m, 12 sm, 8 st, 4 a			Alves et al. (2006)
	<i>Liposarcus anisitsi</i>	rio Miranda - MS	52	8 m, 14 sm, 14 st, 16 a			Alves et al. (2006)
	<i>Liposarcus multiradiatus</i>	Rio Orinoco, Venezuela	52	40m/sm+12st			Alves et al. (2012)
	<i>Liposarcus multiradiatus</i>	rio Orinoco - Venezuela	52	22 m, 18 sm, 12 st			Alves et al. (2006)
	<i>Pterygoplichthys multiradiatus</i>	Rio Orinoco, Venezuela	52	40m/sm+12st			Alves et al. (2012)

	<i>Loricariichthys platymetopon</i>	sem informação	54	6 m, 20 sm, 4 st, 24 a	ZZ/ZW			Scavone e Júlio Jr. (1995)
	<i>Pogonopoma wertheimeri</i>	rio Mucuri	54	20 m, 30 sm, 4 st				Artoni e Bertollo (2001)
	<i>Rhinelepis aspera</i>	rio Paraná	54	20 m, 26 sm, 8 st				Artoni e Bertollo (2001)
	<i>Corumbataia cuestae</i>	rio Paraná	54	14 m, 10 sm, 3 st/a		x		Camilo e Moreira-Filho (2005)
	<i>Hisonotus leucofrenatus</i>	sem informação	54	22 m, 26 sm, 4 st, 2 a	ZZ/ZW			Andreato et al. (1993)
Hypoptopomatinae	<i>Hisonotus leucofrenatus</i>	sem informação	54	24 m, 26 sm, 2 st, 2 a	ZZ/ZW			Andreato et al. (1993)
	<i>Hisonotus leucofrenatus</i>	rio Marumbi - Paraná	54 + B	22 m, 24 sm, 4 st, 4 a		x		Andreato et al. (2010)
	<i>Glyptoperichthys gibbiceps</i>	rio Orinoco - Venezuela	52	20 m, 24 sm, 8 st				Alves et al. (2006)
	<i>Harttia carvalhoi</i>	rio Paraíba do Sul - SP	52	16 m, 16 sm, 12 st, 8 a - 15 m, 16 sm, 12 st, 10 a	XX/XY1Y2	x	x	Blanco et al. (2013)
	<i>Harttia carvalhoi</i>	Córrego Ribeirão Grande, SP	52/53	36m/sm+16st/a - 35m/sm+18st/a	XX/XY1Y2	x	x	Centofante et al. (2006)
	<i>Harttia longipinna</i>	Rio São Francisco, MG	58 + B	16 m, 12 sm, 16 st, 14 a		x	x	Blanco et al. (2012)
	<i>Harttia Kronei</i>	rio Açungui - PR	58	14 m, 20 sm, 14 st, 10 a		x	x	Blanco et al. (2013)
Loricariinae	<i>Harttia punctata</i>	rio Itiquira - Goiás	58/57	16 m, 20 sm, 12 st, 10 a - 16 m, 21 sm, 12 st, 8 a	X1X1X2X2/X1X2Y	x	x	Blanco et al. (2014)
	<i>Harttia torrenticola</i>	rio São Francisco - MG	56	16 m, 10 sm, 16 st, 14 a		x	x	Blanco et al. (2013)
	<i>Harttia loricariformis</i>	sem informação	56	16 m, 22 sm, 10 st, 8 a				Kavalco et al. (2004)

	<i>Rineloricaria cadeae</i>	lago Guaíba - RS	64	2 m/sm, 62 st/a		x		Maia et al. (2010)
	<i>Rineloricaria strigilata</i>	rio Forquetinha - RS	68	6 m/sm, 62 st/a		x		Maia et al. (2010)
	<i>Rineloricaria strigilata</i>	Tibagi - PR	56	8 m/sm, 48 st/a		x		Maia et al. (2010)
	<i>Rineloricaria pentamaculata</i>	Córrego Tatupeba, Paraná	56	8m/sm, 48st/a				Porto et al. (2011)
	<i>Rineloricaria pentamaculata</i>	Córrego Tauá, Paraná	56	8m/sm, 48st/a				Porto et al. (2011)
	<i>Rineloricaria pentamaculata</i>	Rio Keller, Paraná	56	8m/sm, 48st/a				Porto et al. (2011)
	<i>Rineloricaria cataphracta</i>	Córrego da Onça - MS	64	20m/sm, 44st/a				Porto et al. (2014)
	<i>Sturisoma cf. nigrirostrum</i>	rio Araguaia - MT	74	10 m, 18 sm, 36 st/ a		x		Artoni & Bertollo (2001)
	<i>Kronichthys lacerta</i>	Rio Murumbi, Santa Catarina	54	40m/sm, 14st				Alves et al. (2012)
	<i>Neoplecostomus micros</i>	Rio Murumbi, Santa Catarina	54	44m/sm, 10st				Kavalco et al. (2005)
Neoplecostominae	<i>Pareiorhaphis splendens</i>	Rio Murumbi, Santa Catarina	54	40m/sm, 14st				Alves et al. (2012)
	<i>Pareiorhina brachyrhyncha</i>	Riacho Ribeirão Preto - SP	54	48m/sm, 6st		x	x	Centofante et al. (2011)
	<i>Pareiorhina rudolphi</i>	Riacho Morimbondo - RJ	54	50m/sm, 4st		x	x	Centofante et al. (2011)

APÊNDICE B - REVISÃO DOS GENES DE rDNA 18S E 5S MAPEADOS EM LORICARIIDAE

Subfamília	Espécie	Localidade	18S		5S		Refência
			Simp.	Mult. (Nº)	Simp.	Mult. (Nº)	
	<i>Ancistrus claro</i>	Rio Caxipó, MG	x				Mariotto et. al 2011
	<i>Ancistrus cf. dubius</i>	Coórrego Flechas, Fundo e Pari, MG	x				Mariotto et. al 2011
	<i>Ancistrus cuiabae</i>	Baía Arrombado, MG	x				Mariotto et. al 2011
	<i>Hypancistrus zebra</i>	Rio Xingu - PA	x			x	da Silva et al. (2014)
	<i>Hypancistrus cf. debilittera</i>	rio Uatumã - AM	x			x	da Silva et al. (2014)
	<i>Scobinancistrus aureatus</i>	Rio Xingu - PA	x				Cardoso et al. (2013)
Hypostominae	<i>Scobinancistrus pariolispos</i>	Rio Xingu - PA	x				Cardoso et al. (2013)
	<i>Hisonotus leucofrenatus</i>	rio Marumbi - Paraná	x				Andreatta et al. (2010)
	<i>Hypostomus ancistroides</i>	rio Paranapanema, SP		x	x		Pansonato-Alves et al. (2013)
	<i>Hypostomus strigaticeps</i>	rio Paranapanema, SP		x		x	Pansonato-Alves et al. (2013)
	<i>Hypostomus nigromculatus</i>	rio Paranapanema, SP	x			x	Pansonato-Alves et al. (2013)
	<i>Hypostomus cochliodon</i>	rio Paraná	x			x	Bueno et al. (2014)
	<i>Hypostomus faveolus</i>	rio Araguaia	x			x	Bueno et al. (2014)
	<i>Hypostomus affinis</i>	Bacia do rio Araguaia, riacho Jacuí		x		x	Kavalco et al. (2004 e 2005)
	<i>Hypostomus tapijara</i>	bacia Ribeira do Iguape		x		x	Traldi et al. (2013)

	<i>Hypostomus prope plecostomus</i>	bacia do rio Orinoco	x			Alves et al. (2012)
	<i>Hypostomus ancistroides</i>	bacia do rio Paranapanema		x		Rubert et al. (2011)
	<i>Hypostomus ancistroides</i>	bacia do rio Paraná		x	x	Bueno et al. (2014)
	<i>Hypostomus ancistroides</i>	bacia do rio Paranapanema		x		Traldi et al. (2013)
	<i>Hypostomus commersoni</i>	rio Iguaçu		x		Bueno et al. (2014)
	<i>Hypostomus commersoni</i>	rio Piquiri		x		Bueno et al. (2014)
	<i>Hypostomus hermanni</i>	rio Piquiri		x		Bueno et al. (2014)
	<i>Hypostomus regani</i>	rio Piumhi	x			Mendes-Neto et al. (2011)
Hypostominae	<i>Hypostomus regani</i>	bacia do rio Paranapanema		x		Rubert et al. (2011)
	<i>Hypostomus regani</i>	bacia do rio Paraná		x	x	Bueno et al. (2014)
	<i>Hypostomus strigaticeps</i>	bacia do rio Paranapanema		x		Rubert et al. (2011)
	<i>Hypostomus strigaticeps</i>	rio Piquiri		x		Bueno et al. (2014)
	<i>Hypostomus strigaticeps</i>	córrego Atlântico - PR		x		Baumgärtner et al. (2014)
	<i>Hypostomus strigaticeps</i>	rio Piquiri - PR		x		Baumgärtner et al. (2014)
	<i>Hypostomus strigaticeps</i>	rio Paraná - PR		x		Baumgärtner et al. (2014)
	<i>Hypostomus strigaticeps</i>	rio Iguassu - PR		x		Baumgärtner et al. (2014)
	<i>Hypostomus albopunctatus</i>	rio Piquiri	x		x	Bueno et al. (2014)
	<i>Hypostomus paulinus</i>	rio Piquiri	x		x	Bueno et al. (2014)

	<i>Hypostomus paulinus</i>	bacia do rio Paranapanema	x		Rubert et al. (2011)
	<i>Hypostomus nigromaculatus</i>	bacia do rio Paranapanema	x	x	Rubert et al. (2011)
	<i>Hypostomus iheringii</i>	bacia do rio Paranapanema		x	Traldi et al. (2012)
Hypostominae	<i>Hypostomus topavae</i>	bacia do rio Paraná	x	x	Bueno et al. (2014)
	<i>Hypostomus aff. unae</i>	Rio Contas, Bahia	x		Bitencourt et. al 2012
	<i>Hypostomus aff. unae</i>	Rio Preto da Costa, Bahia	x		Bitencourt et. al 2012
	<i>Hypostomus aff. unae</i>	Rio Oricó, Bahia	x		Bitencourt et. al 2012
	<i>Hypostomus aff. unae</i>	Rio Preto do Criciuma, Bahia	x		Bitencourt et. al 2012
	<i>Liposarcus multiradiatus</i>	Rio Orinoco, Venezuela	x		Alves et al. (2012)
	<i>Pterygoplichthys multiradiatus</i>	Rio Orinoco, Venezuela	x		Alves et al. (2012)
Hypoptopomatinae	<i>Hisonotus leucofrenatus</i>	rio Marumbi - Paraná	x		Andreatta et al. (2010)
	<i>Harttia carvalhoi</i>	Córrego Ribeirão Grande, SP	x	x	Centofante et al. (2006)
	<i>Harttia carvalhoi</i>	rio Paraíba do Sul - SP	x		Blanco et al. (2013)
	<i>Harttia kronei</i>	Rio Açungui, Paraná	x		Blanco et al. (2013)
	<i>Harttia longipinna</i>	Rio São Franscisco, Minas Gerais	x	x	Blanco et al. (2012)
	<i>Harttia carvalhoi</i>	rio Paraíba do Sul - SP	x	x	Blanco et al. (2013)
Loricariinae	<i>Harttia Kronei</i>	rio Açungui - PR	x	x	Blanco et al. (2013)

	<i>Harttia punctata</i>	rio Itiquira - Goiás	x	x	Blanco et al. (2014)
	<i>Harttia torrenticola</i>	rio São Francisco - MG	x	x	Blanco et al. (2013)
	<i>Harttia loricariformis</i>	sem informação		x	Kavalco et. al 2004
	<i>Rineloricaria cataphracta</i>	Córrego da Onça, MS		x	Porto et al. (2014)
	<i>Rineloricaria pentamaculata</i>	Córrego Tatupeba, Paraná	x		Porto et al. (2011)
	<i>Rineloricaria pentamaculata</i>	Córrego Tauá, Paraná	x		Porto et al. (2011)
	<i>Rineloricaria pentamaculata</i>	Rio Keller, Paraná	x		Porto et al. (2011)
	<i>Kronichthys lacerta</i>	Rio Murumbi, Santa Catarina	x		Alves et. al 2012
Neoplecostominae	<i>Neoplecostomus microps</i>	Rio Murumbi, Santa Catarina	x	x	Kavalco et. al 2004, 2005
	<i>Pareiorhaphis splendens</i>	Rio Murumbi, Santa Catarina	x		Alves et. al 2012
	<i>Pareiorhina brachyrhyncha</i>	Riacho Ribeirão Preto, São Paulo	x		Centofante et. al 2011
	<i>Pareiorhina rudolphi</i>	Riacho Morimbondo, Rio de Janeiro	x		Centofante et. al 2011

APÊNDICE C - REVISÃO DE DNAs REPETITIVOS MAPEADOS EM LORICARIIDAE

Subfamília	Espécie	Localidade	Genes de histona H3	Telomérica	Sat	RETROELEMENTOS		Refêrencia	
						Rex1	Rex3		
Hypostominae	<i>Hypancistrus zebra</i>	Rio Xingu - PA					Disperso	da Silva et al. (2014)	
	<i>Hypancistrus cf. debilitera</i>	rio Uatumã - AM					Blocos de HC	da Silva et al. (2014)	
	<i>Scobinancistrus aureatus</i>	Rio Xingu - PA			Marc. Terminais			Cardoso et al. (2013)	
	<i>Scobinancistrus pariolispos</i>	Rio Xingu - PA			Marc. Terminais			Cardoso et al. (2013)	
	<i>Hypostomus ancistroides</i>	rio Paranapanema, SP	Clusters		Marc. Terminais		Clusters/disperso	Pansonato-Alves et al. (2013)	
	<i>Hypostomus strigaticeps</i>	rio Paranapanema, SP	Clusters		Marc. Terminais		Clusters/disperso	Pansonato-Alves et al. (2013)	
	<i>Hypostomus nigromculatus</i>	rio Paranapanema, SP	Clusters		Marc. Terminais		Clusters/disperso	Pansonato-Alves et al. (2013)	
Hypoptopomatinae	<i>Hisonotus leucofrenatus</i>	rio Marumbi - Paraná				Hleu2		Andreatta et al. (2010)	
	<i>Partocinclus maculicaudas</i>	sem informação					Disperso	Disperso	Ferreira et al. (2010)
	<i>Hisonotus leucofrenatus</i>	sem informação					Disperso	Disperso	Ferreira et al. (2010)
	<i>Pseudotocinclus tietensis</i>	sem informação					Disperso	Disperso	Ferreira et al. (2010)
Loricariinae	<i>Harttia carvalhoi</i>	rio Paraíba do Sul - SP		Marc. Intersticiais				Blanco et al. (2013)	
	<i>Harttia Kronei</i>	rio Açungui - PR				Marc. Terminais		Blanco et al. (2013)	
	<i>Harttia punctata</i>	rio Itiquira - Goiás				Marc. Terminais	GATA	Blanco et al. (2014)	
	<i>Harttia torrenticola</i>	rio São Francisco - MG		Marc. Intersticiais				Blanco et al. (2013)	
	<i>Harttia longipinna</i>	Rio São Francisco, MG				Marc. Terminais		Blanco et al. (2012)	
	<i>Rineloricaria cataphracta</i>	Córrego da Onça, MS		Marc. Intersticiais				Porto et al. (2014)	

