

RESSALVA

Atendendo solicitação do(a) autor(a), o texto completo deste documento será disponibilizado somente a partir de 19/09/2027.

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS – *CAMPUS* DE BOTUCATU

PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (ZOOLOGIA)

PANORAMA SOBRE O TAMANHO DO GENOMA EM
CRUSTÁCEOS ANOMURA MacLeay, 1838

MATEUS PEREIRA SANTOS

Orientador: Prof. Dr. Antonio Leão Castilho

Coorientador: Prof. Dr. Kaio Cesar Chaboli Alevi

Botucatu – São Paulo

2025

PANORAMA SOBRE O TAMANHO DO GENOMA EM CRUSTÁCEOS ANOMURA MacLeay, 1838:

MATEUS PEREIRA SANTOS

Orientador: Prof. Dr. Antonio Leão Castilho

Coorientador: Prof. Dr. Kaio Cesar Chaboli Alevi

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia), do Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” - UNESP - Campus de Botucatu, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas (Zoologia).

Botucatu – São Paulo

2025

S237p Santos, Mateus Pereira
Panorama sobre o tamanho do genoma em crustáceos
Anomura MacLeay, 1838 / Mateus Pereira Santos. --
Botucatu, 2025
169 p. : tabs., fotos, mapas

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista
(UNESP), Instituto de Biociências, Botucatu
Orientador: Antonio Leão Castilho
Coorientador: Kaio Cesar Chaboli Alevi

1. Genética. 2. Tamanho do Genoma. 3. Citometria de
fluxo. 4. C-value. 5. Anomura. I. Título.

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

ATA DA DEFESA PÚBLICA DA TESE DE DOUTORADO DE MATEUS PEREIRA SANTOS, DISCENTE DO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (ZOOLOGIA), DO INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS - CÂMPUS DE BOTUCATU.

Aos 19 dias do mês de setembro do ano de 2025, às 9h, no(a) Sala da pós-graduação - Central de aulas 2, realizou-se a defesa de TESE DE DOUTORADO de MATEUS PEREIRA SANTOS, intitulada **Panorama sobre o tamanho do genoma em crustáceos Anomura MacLeay, 1838**. A Comissão Examinadora foi constituída pelos seguintes membros: Prof. Dr. ANTONIO LEÃO CASTILHO (Orientador(a) - Participação Presencial) do(a) Departamento de Biodiversidade e Bioestatística / Instituto de Biociências de Botucatu Unesp Câmpus de Botucatu, Pós-doutoranda ISABELA RIBEIRO ROCHA DE MORAES (Participação Presencial) do(a) Departamento de Zoologia / Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Prof. Dr. GUSTAVO MONTEIRO TEIXEIRA (Participação Presencial) do(a) Departamento de Biologia Animal e Vegetal / Universidade Estadual de Londrina, Prof. Dr. EMILIANO HERNAN OCAMPO (Participação Virtual) do(a) BIOLOGY / INSTITUTO DE INVESTIGACIONES MARINAS Y COSTERAS, Pós-doutorando GABRIEL FELLIPE BARROS RODRIGUES (Participação Presencial) do(a) Departamento Biodiversidade e Bioestatística / Universidade Estadual Paulista - UNESP. Após a exposição pelo doutorando e arguição pelos membros da Comissão Examinadora que participaram do ato, de forma presencial e/ou virtual, o discente recebeu o conceito final: **APROVADO**. Nada mais havendo, foi lavrada a presente ata, que após lida e aprovada, foi assinada pelo(a) Presidente(a) da Comissão Examinadora.

Documento assinado digitalmente
 **ANTONIO LEAO CASTILHO**
Data: 17/11/2025 11:53:53-0300
Verifique em <https://validar.itl.gov.br>

Prof. Dr. ANTONIO LEÃO CASTILHO

DEDICATÓRIA

A quem sonhou, antes de mim, com o neto doutor:

Dona Telma Ribeiro (*in memoriam*)

AGRADECIMENTOS

Sou imensamente grato pelo presente mais valioso que essa vida me deu: de ter três mulheres incríveis que me proporcionaram chegar até aqui. Rose minha mãe, Marta minha tia, e Telma minha avó. Eu sou eternamente grato a vocês. Vocês são meu norte, aconchego e segurança. É paz e refúgio, colo e abrigo. Muito obrigado. A fé de vocês me mantém salvo. Eu amo muito vocês.

Agradeço ao meu namorado, parceiro, amigo e amor da minha vida: Mário. Você foi cuidado e carinho, ombro nos melhores e piores momentos. Você é a sorte de um amor tranquilo. E que bom que a gente se tem. Obrigado por fazer questão da presença, da surpresa e do romance. Você tem muita participação neste processo e sem você, seria tudo muito mais difícil. Você foi escuta e calma nos momentos que eu pensei que não daria conta. Você foi (e é) o amor nos pequenos gestos. Viva a gente, viva todas as formas de amor. Obrigado, bê.

Agradeço à minha família baiana: meus irmãos, tios, tias, primos e primas. Eu sou muito sortudo de ter vocês comigo. E também agradeço à minha família paulista: minha sogra Dê, tia Dete e minha enteada maravilhosa e linda, Lia. Eu sou sortudo duas vezes.

Ao meu professor e orientador Dr. Antonio Leão Castilho. Tony, obrigado por aceitar me orientar e pela dedicação ao longo destes anos. Obrigado pela compreensão e por todo suporte neste período. Você me proporcionou duas das maiores oportunidades que eu sequer imaginaria realizar um dia: lecionar por um ano na graduação e fazer um programa de mobilidade no exterior. Essas oportunidades foram fundamentais na minha formação. Obrigado pela confiança e por sempre impulsionar, defender e ouvir seus alunos. Você foi fundamental neste processo. Muito obrigado, eu aprendi e continuo aprendendo muito com você.

Ao meu coorientador Dr. Kaio Chaboli pelo suporte na fase inicial do projeto de doutorado e por toda ajuda. Obrigado pelos ensinamentos, pelas tentativas nos protocolos de citogenética, aprendizados e pelas correções durante todo este período.

Mas, chegar até aqui não teria sido possível sem minhas mestras e mestres que vieram antes: Vocês também salvaram a minha vida. Me mostraram que a ciência vale a pena e que eu podia chegar onde eu quisesse. Mestras!! Mestres!! Por isso, agradeço A UESB, a UNIVERSIDADE ESTADUAL DO SUDOESTEDA BAHIA, que me deu bagagem e me provou que vale a pena cair no mundo para fazer o que se gosta. Foi na UESB que eu conheci professores e professoras incríveis que carrego até hoje com muito carinho. Eles me encorajaram a sair do conforto. Muito obrigado por persistirem e, resistirem. A educação pública, gratuita e de qualidade também transformam vidas. E vocês fazem parte disso. Em especial, agradeço à Vivian, minha professora e amiga que me apresentou ao mundo da carcinologia. Obrigado por sempre reforçar que era possível.

Da UESB, eu cheguei na UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JULIO DE MESQUITA FILHO”, a minha UNESP. Muito obrigado. Aqui me fiz mestre. MESTRE é a palavra mais bonita, na minha opinião e nada tem a ver com título. Sou mestre pela orientação de outra importante referência: a professora Maria Lucia. Prof, você me fez acreditar que era possível ir além. E aqui, cheguei.

Já dizia a minha avó: conhecimento nunca é demais. E conhecimento também é algo que ninguém nos tira.

Ao longo do doutorado, eu contei com a ajuda e participação de muitas pessoas. O produto final de um trabalho é fruto da colaboração e parceria várias pessoas. É por isso que agradeço:

À Isa (Dra. Isabela Moraes). MUITO OBRIGADO. Ter chegado até aqui tem muito da sua participação. “Isa, tudo que estou fazendo está dando errado”. “Calma, e se você pensasse por esse lado?”. Você pegou na minha mão. Me mostrou passo a passo. Da

coleta, processamento e análises dos dados. Contribuiu na banca de qualificação, me apontou caminhos. Me instigou a pensar sobre tamanho do genoma. Te agradeço muito. E não apenas academicamente, agradeço pelo acolhimento em um dos momentos mais difíceis que passei em Botucatu. Você me acolheu, me fez sentir em um lar. Me trouxe para a melhor varandinha do mundo. Eu fui muito feliz morando aqui, aliás, fomos. Este “anexo” também é casa. Obrigado pela nossa amizade nestes anos de doutorado.

Ao Silvio, servidor técnico da UNESP. “Silvio, preciso ir para Avaré coletar eglas” (perdão o erro taxômico). Silvio também me ensinou o que é trabalho de campo. Os resultados daqui tem sua participação. Obrigado pela dedicação e suporte. Aproveito para agradecer aos técnicos e funcionários da UNESP: Rose (secretaria) e as funcionárias terceirizadas que cuidam do nosso ambiente de trabalho, em especial a Maria e Patrícia.

À professora Dra. Grazielle Romagnolli (UNIOESTE) pelo imenso suporte nos experimentos do genoma nesta reta final e também à Larissa Ragazzo, técnica no setor de Microbiologia e Imunologia (UNESP-Botucatu) também pelo suporte.

À Dani (Dra. Danielle Yamauchi), técnica de biologia molecular na UNIPEX (Unidade de Pesquisa Experimental – FMB –UNESP, Botucatu), que me ajudou e MUITO, nas análises filogenéticas. “Calma, lindo. Vai dar tudo certo”. Obrigado pela nossa amizade. Você é sensacional!

À magrela (Mariana Antunes). Amiga noveleira. Eu nunca vou esquecer da sua “singela” reação ao saber que o carro da localiza que estava em meu nome para irmos coletar em Ubatuba não podia ser retirado. Era a coleta mais importante deste doutorado. Você com sua maestria, soube conduzir a situação. Muito obrigado, binha.

Ao professor Claudio de Oliveira e ao pessoal do laboratório de Biologia e Genética de Peixes (UNESP-Botucatu), em especial, a Leti (Letícia Soares), pelas várias tentativas de conseguirmos os cromossomos de eglas. Não conseguimos, mas o que fica é o aprendizado que adquiri neste período. Aprendi sobre resiliência. “E se tentarmos

mudar essa parte do protocolo”. “Vamo tentar cultura de células?”. Leti, aprendi e, muito, com você. Obrigado!

Ao professor Dr. Fernando Zara (UNESP-Jaboticabal) e ao professor Dr. Rogério Caetano da Costa (Cebola) (UNESP-Bauru), pelo suporte em algumas coletas em Ubatuba e também aos seus alunos do LABCAM. Agradeço também ao professor Dr. George Yasui (CEPTA-Piracicaba), por toda contribuição e ajuda. E a Dra. Jéssica Colavite (MZUSP-USP) pelas considerações de grande importância no exame de qualificação.

Ao professor Dr. Gustavo Teixeira (Guga) e a professora Dra. Lenice Shibatta, da UNIVERSIDADE ESTADUAL DE LONDRINA e toda equipe que me recebeu na UEL. Foi lá que tive o primeiro contato prático com a bancada da molecular. Vocês também fazem parte deste trabalho. Muito obrigado.

Agradeço também ao meu amigo José Iago pela ajuda na confecção dos mapas. Muito obrigado, amigo.

Nesta reta final tive a oportunidade de participar de um programa de mobilidade internacional (AUGM - Associação de Universidades do Grupo de Montevideú). És por esto que agradezco la profesora Dra. Karine Colpo y al profesor Dr. Francisco Brusa de la UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA por recibirme y por dar pleno apoyo durante el período que estuve en Argentina, compartiendo tiempo, espacio y recursos. En ese periodo amplié mis redes de colaboración. Agradezco también al profesor Dr. Emilio Ocampo de la UNIVERSIDAD DE MAR DEL PLATA/CONICET y a la profesora Dra. Natalia Calvo y todo su equipo del INALI (INSTITUTO NACIONAL DE LIMNOLOGIA - CONICET). Gracias por todo el apoyo y logística para recibirme. Ustedes también tienen participación en los resultados de esta tesis. Gracias.

Quero agradecer também à CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) pela concessão da bolsa durante todo o doutorado. Sem a bolsa,

difficilmente conseguiria realizar este sonho. Torço para que as políticas públicas e os investimentos na ciência e tecnologia deste país avance e que o acesso a pós graduação seja possível para todos.

Aproveito para agradecer ao meu psicólogo Gustavo Giodarni, que teve um papel essencial durante estes anos. A terapia é uma ferramenta importantíssima, principalmente quando somos estudantes de pós graduação. Viver a pós graduação nos exige uma inteligência emocional gigante para lidar com prazos, com mudanças de planos e de rotas, com a ansiedade e tantos outros desafios que nos são impostos. Muito obrigado, Gustavo. Sem o cuidado da saúde mental, chegar até aqui seria bem mais difícil.

Não poderia deixar de agradecer a todos os meus amigos do LABIAQUA. Só quem viveu sabe?! Em especial quero agradecer ao reba (Gabriel), Greg (Renan) e VINIIIIII ?! (Vinicius). Vocês foram essenciais nessa trajetória. Sentirei muitas saudades. Obrigado por serem meu alívio, meu lugar seguro para desabafar e meu escape sempre que eu precisava “oxigenar o cérebro”.

MUITO. MUITO OBRIGADO!!

Não posso deixar de agradecer a Botucatu. SÃO PAULO. Botucatu me tornou um adulto. Me fez “gente”. Me mostrou que “a vida presta”. É por isso que essa cidade estará pra sempre no meu coração. Aqui eu fiz amigos. Amigos de verdade. Irmãos.

Meus amigos acolhem todo tipo de gente. Acolhe quem chega. Chama pra junto. É com eles que conto. Eles me trouxeram para a realidade em muitos momentos. Compartilharam as dores, alegrias, sorrisos, choros, perdas e ganhos. Se amigos são a família que a gente escolhe, modéstia parte, eu escolhi muito bem.

Também foi em Botucatu que aprendi a lidar com as ausências. Ausência da família, da Bahia, dos meus amigos de lá e também dos amigos que fiz aqui, afinal Botucatu é assim: terra passageira. De despedidas. De (re)encontros. Botucatu é amor à

primeira vista. É o sentimento de pertencer. De uma forma ou de outra, quem viveu em Botucatu sempre dá um jeitinho para voltar.

A terra do Saci tem seus encantos e seus encantados e, eu, sou um deles.

Às minhas amigas, parceiras de graduação e de vida: Cata, Mi, Manu e Gabe. Estamos juntos. Entramos juntos na graduação, depois seguimos para a pós, cada um em lugar deste Brasil. E permanecemos juntinhos. Vocês foram as primeiras a me ensinarem que a amizade é um laço que a distância não rompe.

Obrigado, meus grandes amigos, meus amores.

*Quero novos rumos
Derrubar os muros
Quero ver os frutos do novo estatuto
Com salvo conduto*

*Quero recomeço
Pela igualdade
Sem pagar o preço de mais um tropeço com a liberdade*

*Quero a ousadia
E a democracia
Sobre a burguesia sem a fantasia dessa tirania
(...)*

*Minha teimosia
Na filosofia, não me valeria se a maioria fosse minoria
Sonho pelos homens
Pela vida sã
Pois não somos reféns, nem tampouco apaches, como foi de
praxe*

*Quero meu destino
Traçado por mim
Sem cantar o hino como fosse um bandido, chegando o seu
fim”*

Novos rumos – Margareth Menezes

RESUMO

O tamanho do genoma (GS), também referido como conteúdo de DNA ou “C-value”, representa a quantidade total de DNA em um único conjunto de cromossomos em determinada espécie. O “enigma do C-value” refere-se ao desafio de explicar por que o tamanho do genoma varia tão amplamente entre os organismos e se traços adaptativos podem estar associados ao GS. Ao longo dos dois capítulos, os principais objetivos foram compreender como se dá esta variação na infraordem Anomura e quais traços adaptativos poderiam estar associados à essa variação sob uma perspectiva filogenética em dois níveis taxonômicos: no gênero *Aegla* Leach, 1820 e na infraordem Anomura MacLeay, 1838.

No capítulo I, a partir da ausência de registros do GS para *Aegla*, os objetivos foram preencher esta lacuna e fornecer um panorama da variação do GS entre as superfamílias de Anomura e, nesta etapa, comprovamos que o GS em *Aegla* tende a ser compacto e pouco variável comparado com as outras superfamílias. Hipotetizamos que estas características do genoma poderiam estar associadas às características compartilhadas por todas as espécies do gênero, i.e., o hábito dulcícola e o modo de desenvolvimento epimórfico/direto. Em seguida, investigamos a variação intragênerica do GS, com a inclusão de espécies pertencentes a diferentes clados, i.e., basais (representado pela espécie *A. abtao*, proveniente do Chile) e derivados, no Brasil (*A. castro* sensu lato e *A. parana*) e na Argentina (*A. uruguayana*).

A abordagem filogenética bayesiana, baseada no gene *COI*, foi utilizada para avaliar se espécies filogeneticamente distantes divergiam em relação ao GS. Houve uma tendência de menores valores de GS para as espécies agrupadas em clados mais basais (*A. abtao*), ao passo que nas espécies dos clados mais derivados, os genomas foram maiores. Também foi observado que espécies filogeneticamente mais próximas possuem

GS similares. Concluimos que, embora a estabilidade genômica seja essencial na manutenção de fenótipos adaptados ao ambiente, a aptidão ideal seria um contraponto e/ou equilíbrio entre estabilidade e plasticidade, visto que existe variação nas diferentes linhagens de *Aegla*.

No segundo capítulo buscamos compreender o efeito das características reprodutivas (como o tipo de desenvolvimento), ecológicas (tipo de habitat) e morfológicas (padrões corpóreos) na variação do GS de Anomura. O primeiro passo antes das análises foi investigar se o traço avaliado (GS) apresentava sinal filogenético, ou seja, se o tamanho do genoma era conservado dentro das linhagens devido à ancestralidade comum ou se, ao contrário, estaria associado a outros processos evolutivos, como a influência de pressões ecológicas relacionadas ao tipo de habitat e dos diferentes padrões corpóreos.

As métricas utilizadas (Blomberg's K e Pagel's λ) mostraram que em Anomura parte da variação do GS poderia ser explicada pela filogenia e outra parte poderia estar associada às pressões ecológicas e/ou morfológicas (padrão corpóreo). Por isso, antes de testar as variáveis e seu efeito no GS, construímos uma árvore filogenética bayesiana com as espécies cujo genoma já havia sido estimado, utilizando os genes *COI*, *16S* e *18S*. Em seguida, aplicamos métodos comparativos filogenéticos (ANOVA filogenética e RRPP) e verificamos que tanto o modo de desenvolvimento, quanto o tipo de habitat apresentaram efeito significativo sobre a variação do GS em Anomura, o que não foi observado para o padrão corpóreo.

A tendência geral mostrou que, ao contrário do que é reportado para outros grupos em decápodes, menores tamanhos de GS foram encontrados em espécies com desenvolvimento indireto abreviado e epimórfico e maiores genomas em espécies com desenvolvimento estendido. Consequentemente, espécies dulcícolas apresentaram

genomas menores, enquanto aquelas que habitam fontes hidrotermais e maiores profundidades (condições extremas) apresentaram genomas maiores. Genomas expandidos em espécies de ambientes extremos podem estar associados tanto à expansão de famílias gênicas relacionadas à tolerância ambiental quanto à proliferação de transposons e outros elementos repetitivos, os quais podem modular a expressão gênica e aumentar a plasticidade fenotípica em resposta a essas condições adversas.

Palavras-chave: c-value, espécies neotropicais, plasticidade genômica, desenvolvimento ontogenético.

ABSTRACT

Genome size (GS), also referred to as DNA content or “C-value,” represents the total amount of DNA in a single set of chromosomes of a given species. The "C-value enigma" refers to the challenge of explaining why genome size varies so widely among organisms and whether adaptive traits can be associated with GS. Throughout the two chapters, the goal was to understand how this variation occurs within the infraorder Anomura and what adaptative characteristics could be related to this variation from a phylogenetic perspective at two taxonomic levels: in the genus *Aegla* Leach, 1821, and in the infraorder Anomura MacLeay, 1838.

In Chapter I, based on the absence of GS records for *Aegla*, the aims were to fill this gap and provide an overview of GS variation among Anomura superfamilies. In this step, we proved that GS in *Aegla* tends to be compact and less variable compared to other superfamilies. We hypothesized that these genomic characteristics to selective pressures shared by all species of the genus, i.e., the freshwater habit and the epimorphic/direct mode of development. We discussed how natural selection at the taxonomic level can favor genome sizes that confer greater fitness to organisms. Next, we investigated the intrageneric variation of GS, with the inclusion of species belonging to different clades, i.e., basal (represented by the species *A. abtao*, from Chile) and derived, in Brazil (*A. castro* sensu lato, *A. parana*) and Argentina (*A. uruguayana*).

A Bayesian phylogenetic approach, based on the COI gene, was used to evaluate whether phylogenetically distant species diverged in GS. There was a tendency for smaller GS values for species grouped in more basal clades (*A. abtao*), whereas in species from more derived clades, genomes were larger. It was also observed that phylogenetically closer species have similar GS sizes. We concluded that, although genomic stability is essential for maintaining phenotypes adapted to the environment,

ideal fitness would be a counterpoint and/or balance between stability and plasticity, given the variation in different *Aegla* lineages.

In the second chapter, we understood the impact of reproductive characteristics (such as the type of development), ecological characteristics (type of habitat), and morphological characteristics (body patterns) on the genome size of Anomura. The first step before the analyses was to investigate whether the evaluated trait (GS) showed a phylogenetic signal, that is, whether genome size was conserved within lineages due to common ancestry or whether, on the contrary, it was associated with other evolutionary processes, such as the influence of ecological pressures related to habitat type and to the different body-plan patterns.

The metrics used (Blomberg's K and Pagel's λ) showed that in Anomura, part of the GS variation could be explained by phylogeny, and another part could be associated with ecological and/or morphological pressures (body pattern). Therefore, before testing the response variables and their effect on GS, we built a Bayesian phylogenetic tree with species whose genomes had already been estimated, using the COI, 16S, and 18S genes. Subsequently, we applied phylogenetic comparative methods (phylogenetic ANOVA and RRPP). We verified that both the mode of development and the type of habitat had a significant effect on GS variation in Anomura, which was not observed for body pattern.

The general trend showed that, contrary to what is reported for other groups in decapods, smaller GS sizes were found in species with abbreviated indirect and epimorphic development, and larger genomes in species with extended development. Consequently, freshwater species had smaller genomes, while those inhabiting hydrothermal vents and greater depths (extreme conditions) had larger genomes. Expanded genomes in species from extreme environments may be associated with both the expansion of gene families related to environmental tolerance and the proliferation of

transposons and other repetitive elements, which can modulate gene expression and increase phenotypic plasticity in response to these adverse conditions.

Keywords: c-value, neotropical species, genomic plasticity, ontogenetic development

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	18
1. Tamanho do genoma: conceito e histórico	18
2. Métodos para quantificação do conteúdo de DNA nuclear	22
2.1. Densitometria de Feulgen	22
2.2. Citometria de Fluxo	23
3. Estudos do tamanho do genoma em Malacostraca	25
4. Evolução dos padrões corporais em Anomura.....	28
Referências	34
OBJETIVOS E HIPÓTESES	45
 CAPÍTULO I	 47
Primeiros registros do tamanho do genoma para <i>Aegla</i> Leach, 1820	
(Decapoda:Aeglidae) e implicações filogenéticas no gênero	
Resumo	48
Abstract	49
Introdução	50
Material e Métodos	54
Resultados	63
Discussão	73
Referências	79

CAPÍTULO II	92
--------------------------	-----------

**Variação do tamanho do genoma em Anomura MacLeay 1838: relações com padrões
morfológicos, desenvolvimento e habitat**

Resumo	93
Abstract	94
Introdução	95
Material e Métodos	95
Resultados	99
Discussão	110
Referências	119

CONSIDERAÇÕES FINAIS	137
-----------------------------------	------------

APÊNDICES	139
------------------------	------------

INTRODUÇÃO GERAL

1. Tamanho do genoma: conceito e histórico

O genoma é o conjunto completo de material genético presente nas células somáticas e germinativas de um organismo. O termo “*genoma size*” (GS) ou, em português, tamanho do genoma, refere-se à quantidade total de ácido desoxirribonucleico (DNA) no núcleo haploide, podendo ser quantificado pelo número total de pares de bases de nucleotídeos e expresso em picogramas (pg), com 1 pg equivalente a, aproximadamente, 978 megabases de nucleotídeos (Gregory, 2005; Yuan *et al.* 2021).

O primeiro registro do GS em animais foi publicado, em 1948, pelos pesquisadores André Boivin, Roger Vendrely e Colette Vendrely, que analisaram o conteúdo de DNA nuclear em diferentes tecidos de *Bos taurus* Linnaeus, 1758 (Artiodactyla: Bovidae), uma espécie de bovino (Boivin *et al.*, 1948; Vendrely & Vendrely, 1948). Dentre os principais resultados, observaram que a quantidade de DNA nuclear entre os tecidos somáticos era constante, sendo esta quantidade representando cerca de o dobro da encontrada nos espermatozoides.

Embora esses autores tenham estabelecido os fundamentos experimentais para o conceito do GS, foi Hewson Swift quem introduziu formalmente, em 1950, o termo “C-value” para designar o conteúdo de DNA no núcleo haploide de uma célula. Em suas publicações, Swift utilizou inicialmente a expressão “Class 1C value”, consolidando o uso de “C-value” como sinônimo de tamanho do genoma, especialmente em organismos diploides. O “C” de “C-value” vem de “conteúdo” (ou “*content*” em inglês), referindo-se à quantidade total de DNA presente no núcleo haploide (Gregory, 2005; Greilhuber *et al.*, 2005; Greilhuber, 2008).

A partir desse marco, entre os anos de 1948 e 1950, uma série de estudos foram publicados, promovendo um aumento no conhecimento sobre o GS em espécies de diferentes grupos taxonômicos, abrangendo desde invertebrados até vertebrados (Mirsky & Ris, 1950). Comparando o GS entre essas espécies, era nítida a alta variabilidade entre os diferentes grupos de organismos, o que levou Mirsky e Ris a publicarem, em 1951, um trabalho de revisão intitulado “*The Desoxyribonucleic Acid Content of Animal Cells and Its Evolutionary Significance*”.

Nesse estudo pioneiro, os autores destacaram que, embora o conteúdo de DNA permanecesse constante dentro de uma mesma espécie, havia uma variação ampla interespecífica. Por exemplo, foi observado que o GS da salamandra do gênero *Amphiuma* Garden, 1821 (Urodela: Amphiumidae) continha cerca de 70 vezes mais DNA que o da galinha doméstica [*Gallus domesticus* (Linnaeus, 1758) (Galliformes: Phasianidae)] (Mirsky & Ris, 1951). Essa discrepância colocou em discussão que o tamanho do genoma não estaria diretamente correlacionado à complexidade do organismo (Mirsky & Ris, 1951; Gregory, 2005).

Com base nessas evidências, foi proposto o conceito do “paradoxo do valor de C” (*C-value paradox*), termo cunhado por Thomas em 1971. O paradoxo consiste no fato de que, apesar de o genoma armazenar toda a informação essencial ao desenvolvimento e funcionamento de um organismo, a quantidade total de DNA nuclear (valor de C) não se correlaciona diretamente com o número de genes ou com a complexidade do organismo (Thomas, 1971).

Estudos moleculares e filogenéticos têm reforçado esta constatação, uma vez que organismos morfologicamente simples podem apresentar genomas consideravelmente maiores do que organismos mais complexos (Gregory, 2001, 2005; Dufresne & Jeffery, 2011; Eddy, 2012; Blommaert, 2020). Por exemplo, o platelminto *Mesostoma ehrenbergii* (Focke, 1836) Örsted, 1843 (Rhabdocoela: Typhloplanidae) possui um GS

de 16,5 picogramas, enquanto o anfíbio *Leiopelma archeyi* Turbott, 1942 (Anura: Leiopelmatidae) apresenta 8,4 pg (Gregory, 2025). Além disso, espécies filogeneticamente distantes podem apresentar GS semelhantes, por exemplo, o Ctenophora *Haeckelia rubra* (Kölliker, 1853) (Cydippida: Haeckeliidae) apresenta um GS de 3,16 pg, valor muito próximo ao do leão marinho *Zalophus californianus* (Lesson, 1828) (Carnivora: Otariidae), com 3,15 pg (Gregory, 2025).

A amplitude desta variação é bastante visível entre os metazoários, cujo menor GS é reportado para *Pratylenchus coffeae* (Zimmermann, 1898) Filipjev & Schuurmans Stekhoven, 1941 (Nematoda: Tylenchidae), um nematódeo parasita com, aproximadamente, 0,019 pg (Gregory, 2005), enquanto o maior GS é encontrado em um peixe pulmonado da América do Sul, *Lepidosiren paradoxa* Fitzinger, 1837 (Dipnoi: Lepidosirenidae), cujo genoma possui, aproximadamente, 93,05 pg (Schartl *et al.*, 2024).

Com os avanços da biologia molecular, o paradoxo do valor C passou a ser parcialmente esclarecido pela descoberta de que grande parte do DNA em alguns táxons de eucariotos é composta por sequências repetitivas não codificantes (Lander *et al.*, 2001; Biémont & Vieira, 2006), as quais respondem por uma parcela substancial da variação no tamanho genômico entre espécies (Ohno, 1972; Petrov, 2001; Palazzo & Gregory, 2014; Elliot & Gregory, 2015). Essas sequências incluem tanto repetições em tandem como DNA satélite, minissatélites e microsatélites, quanto elementos dispersos no genoma, com destaque para os elementos transponíveis (ETs), que representam uma das principais classes de DNA repetitivo (Elliot & Gregory, 2015). De acordo com Kidwell (2002), variações mais graduais no GS geralmente decorrem da amplificação e/ou deleções dessas sequências repetitivas em tandem ou dos próprios elementos transponíveis.

Alguns estudos têm mostrado que, geralmente, grandes genomas possuem maior conteúdo de DNA repetitivo e de ETs (Schnable *et al.* 2009; Chénais *et al.*, 2012; Sun *et al.*, 2011; Schartl *et al.*, 2024). Através da montagem genômica a nível cromossômico do

krill antártico *Euphausia superba* Dana, 1850 (Euphausiacea: Euphausiidae), foi possível estimar um genoma com 48,01 gigabases (Gb) e, desse total, cerca de 74,48% é composto por sequências repetitivas, incluindo, aproximadamente, 56,60% de ETs (Shao *et al.*, 2023). Estudos sugerem que o DNA repetitivo pode estar envolvido no processo de replicação do DNA, expressão e recombinação gênica, além de rearranjos cromossômicos (Li *et al.*, 2001; Kidwell, 2002). A partir de então, o termo “paradoxo do valor de C” passou a ser gradualmente substituído pela expressão “Enigma do valor de C” (Gregory, 2005; Elliott & Gregory, 2015).

Nas últimas décadas, diversos estudos têm investigado que características fenotípicas e/ou ecológicas dos organismos, como, por exemplo, o tamanho das células, as taxas de divisão celular, a velocidade metabólica, o tamanho corporal, a biomassa e o hábitat, estão correlacionadas à variação do GS nos diferentes táxons de Metazoa (Hessen & Persson, 2009; Dufresne & Jeffery, 2011; Bainard & Gregory, 2013).

Nesse contexto, a compreensão da evolução do genoma no sentido de elucidar as causas da variação do GS e as implicações na fisiologia, ecologia e evolução dos organismos continua em constante debate na comunidade científica (Gregory, 2005; Hessen & Persson, 2009; Jeffery *et al.*, 2016; Blommaert, 2020; Liu *et al.*, 2020; Zhao *et al.* 2025; Moraes *et al.*, 2025).

Pode-se destacar duas vertentes teóricas que buscam explicar a evolução do tamanho do genoma: a hipótese neutra e a hipótese seletiva/adaptativa (Shi *et al.*, 2017; Blommaert, 2020). A hipótese neutra propõe que grande parte da variação observada entre os organismos resulta de processos não adaptativos, como a deriva genética e o acúmulo aleatório de elementos repetitivos do DNA, em vez de seleção natural direta (Lynch & Conery, 2003; Petrov, 2002; Wright, 2017). Enquanto a hipótese seletiva/adaptativa propõe que o GS pode atuar como um traço adaptativo, influenciando

nas características fenotípicas e, conseqüentemente, estando sujeito à seleção natural (Gregory & Hebert, 1999).

Dentro dessa vertente, a hipótese nucleotídica pressupõe que o GS tem conseqüências biológicas por si só, independentemente da codificação dos genes, isso porque o GS influencia diretamente nos parâmetros celulares, resultando em uma correlação positiva com o tamanho celular e nuclear (células maiores associadas a maiores genomas) e uma correlação negativa com a taxa de divisão celular, já que genomas maiores demandam de mais tempo para replicação do material genético (Gregory, 2001, 2005). Conseqüentemente, estas características celulares podem influenciar as taxas metabólicas, o crescimento, o tamanho corporal e desenvolvimento, como evidenciado em alguns grupos de invertebrados, aves, peixes e mamíferos (Stingo *et al.*, 1980; Vinogradov, 1997; Gregory, 2002; Olmo, 2006).

REFERÊNCIAS

- Ahyong, S.T., Baba, K., Macpherson, E. & Poore, G.C.. 2010. A new classification of the Galatheoidea (Crustacea: Decapoda: Anomura). *Zootaxa* **2676**: 57–68.
- Ahyong, S.T., Schnabel, K.E. & Maas, E. 2009. Anomuran phylogeny: new insights from molecular data. In: Martin, J.W., Crandall, K.A. & Felder, D.L. (eds.), *Decapod Crustacean Phylogenetics*. CRC Press, Boca Raton, Florida, pp. 399–414.
- Alfsnes, K., Leinaas, H. P., & Hessen, D. O. 2017. Genome size in arthropods; different roles of phylogeny, habitat and life history in insects and crustaceans. *Ecology and evolution*, **7**(15), 5939-5.
- Alvarez-Barrientos, A., Arroyo, J., Cantón, R., Nombela, C., & Sánchez-Pérez, M. 2000. Applications of flow cytometry to clinical microbiology. *Clinical microbiology reviews*, **13**(2): 167.
- Bernot, J. P., Owen, C. L., Wolfe, J. M., Meland, K., Olesen, J., & Crandall, K. A. 2022. Major revisions in pancrustacean phylogeny with recommendations for resolving challenging nodes. *Molecular Biology and Evolution*, **40**: [msad175
- Bertho, A. L. 2001. *Citometria de fluxo. Sebenta de Citometria de Fluxo*. Instituto Oswaldo Cruz. Brasil. picf. ioc. fiocruz. br/apostila.doc. -195.
- Biémont, C., & Vieira, C. 2006. Junk DNA as an evolutionary force. *Nature*, **443**(7111): 521-524.
- Blommaert, J. 2020. Genome size evolution: towards new model systems for old questions. *Proceedings of the Royal Society B*, **287**(1933): 20201441.
- Boivin, A., R.Vendrely, and C.Vendrely. 1948. L'acide désoxy—ribonucléique du noyau cellulaire dépositaire des caractères héréditaires; arguments d'ordre analytique.

- Comptes Rendus Hebdomadaires Des Seances De L Academie Des Sciences*, **226**(13): 1061-1063.
- Bouvier EL. 1895. Les affinités des Lithodes & des Lomis avec les pagurides. *Annales Des Sciences Naturelles, Zoologie et Paléontologie* 7: 157–213.
- Bracken-Grissom, H.D., Cannon, M.E., Cabezas, P., Feldmann, R.M., Schweitzer, C.E., Ah Yong integrative reconstruction of evolutionary history for Anomura (Crustacea: Decapoda). *BMC Evolutionary Biology*, S.T., Felder, D.L., Lemaitre, R., Crandall, K.A., 2013. A comprehensive and. **128**(13): 1-29.
- Braig, F., Haug, C., & Haug, J. T. 2024. Morphological diversity in true and false crabs reveals the plesiomorphy of the megalopa phase. *Scientific Reports*, **14**(1): 8682.
- Brown, M., & Wittwer, C. 2000. Flow cytometry: principles and clinical applications in hematology. *Clinical chemistry*, **46**(8): 1221-1229.
- Chablais, J., Feldmann, R. M., & Schweitzer, C. E. 2011. A new Triassic decapod, *Platykotta akaina*, from the Arabian shelf of the northern United Arab Emirates: earliest occurrence of the Anomura. *Paläontologische Zeitschrift*, **85**(1): 93-102.
- Chénais, B., Caruso, A., Hiard, S., & Casse, N. 2012. The impact of transposable elements on eukaryotic genomes: from genome size increase to genetic adaptation to stressful environments. *Gene*, **509**(1): 7-15.
- Cunningham CW, Blackstone NW, Buss LW. 1992. Evolution of king crabs from hermit crab ancestors. *Nature*, **355**: 539–542.
- De Grave, S., Pentcheff, N.D., Ah Yong, S.T., Chan, T.-Y., Crandall, K.A., Dworschak, P.C., Felder, D.L., Feldmann, R.M., Fransen, C.H.J.M., Goulding, L.Y.D., Lemaitre, R., Low, M.E.Y., Martin, J.W., Ng, P.K.L., Schweitzer, C.E., Tan, S.H., Tshudy, D. & Wetzer, R. 2009. A classification of living and fossil genera of decapod Crustaceans. *Raffles Bulletin of Zoology*, **21**: 1–109.

- Doležel, J., & Greilhuber, J. 2010. Nuclear genome size: are we getting closer?. *Cytometry Part A*, **77**(7): 635.
- Dolezel, J., Greilhuber, J., & Suda, J. (Eds.). 2007. *Flow cytometry with plant cells: analysis of genes, chromosomes and genomes*. John Wiley & Sons.
- Drescher, H., Weiskirchen, S., & Weiskirchen, R. 2021. Flow cytometry: A blessing and a curse. *Biomedicines*, **9**(11): 1613.
- Drew, M. M., Harzsch, S., Stensmyr, M., Erland, S., & Hansson, B. S. 2010. A review of the biology and ecology of the robber crab, *Birgus latro* (Linnaeus, 1767) (Anomura: Coenobitidae). *Zoologischer Anzeiger-A Journal of Comparative Zoology*, **249**(1): 45-67.
- Dufresne, F., & Jeffery, N. 2011. A guided tour of large genome size in animals: what we know and where we are heading. *Chromosome research*, **19**: 925-938.
- Eddy, S. R. 2012. The C-value paradox, junk DNA and ENCODE. *Current biology*, **22**(21):
- Elliott, T. A., & Gregory, T. R. 2015. What's in a genome? The C-value enigma and the evolution of eukaryotic genome content. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **370**(1678): 20140331.
- Feulgen R, Rossenbeck H. 1924. Mikroskopisch-chemischer Nachweis einer Nucleisäure vom Typus der Thymonucleinsäure und die darauf beruhende elektive Färbung von Zellkernen in mikroskopischen Präparaten. *Hoppe-Seyler's Zeitschrift für Physiologische Chemie* **135**:203–248.
- Full, R. J. 1987. Locomotion energetics of the ghost crab: I. Metabolic cost and endurance. *Journal of Experimental Biology*, **130**(1), 137-153.
- Gabriel, H., & Kindermann, W. 1995. Flow cytometry: principles and applications in exercise immunology. *Sports Medicine*, **20**: 302-320.

- Gregory, T. R. 2001. Coincidence, coevolution, or causation? DNA content, cell size, and the C-value enigma. *Biological reviews*, 76:65–101.
- Gregory, T. R. 2002. Genome size and developmental complexity. *Genetica*, **115**: 131-146.
- Gregory, T. R. 2004. Macroevolution, hierarchy theory, and the C-value enigma. *Paleobiology*, **30**(2): 179-202.
- Gregory, T. R., & Hebert, P. D. 1999. The modulation of DNA content: proximate causes and ultimate consequences. *Genome research*, **9**(4): 317-324.
- Gregory, T. R., Nicol, J. A., Tamm, H., Kullman, B., Kullman, K., Leitch, I. J., & Bennett, M. D. 2007. Eukaryotic genome size databases. *Nucleic acids research*, **35**: D332-D338.
- Gregory, T.R. 2005. Genome size evolution in animals, pp. 3–87. In: *The evolution of the genome* (T.R. Gregory, ed.). Elsevier Academic Press, San Diego, CA, USA.
- Gregory, T.R. 2025. Animal genome size database [<https://www.genomesize.com/>].
- Greilhuber J. 2008. Cytochemistry and C-values: the less-well-known world of nuclear DNA amounts. *Annals of Botany*, **101**(6): 791-804.
- Greilhuber, J., Doležel, J., Lysák, M. A., & Bennett, M. D. 2005. The origin, evolution and proposed stabilization of the terms ‘genome size’ and ‘C-value’ to describe nuclear DNA contents. *Annals of botany*, **95**(1): 255-260.
- Hardie, D. C., Gregory, T. R., & Hebert, P. D. 2002. From pixels to picograms: a beginners' guide to genome quantification by Feulgen image analysis densitometry. *Journal of Histochemistry & Cytochemistry*, **50**(6): 735-749.
- Herreid, C. F., & Full, R. J. 1986a. Locomotion of hermit crabs (*Coenobita compressus*) on beach and treadmill. *Journal of Experimental Biology*, 120(1), 283-296.
- Herreid, C. F., & Full, R. J. 1986b Energetics of hermit crabs during locomotion: the cost of carrying a shell. *Journal of Experimental*

- Hessen, D. O., & Persson, J. 2009. Genome size as a determinant of growth and life-history traits in crustaceans. *Biological Journal of the Linnean Society*, **98**(2): 393-399.
- Hultgren, K. M., Chak, S. T., Bjelajac, J., & Macdonald, K. S. 2021. Correlated evolution of larval development, egg size and genome size across two genera of snapping shrimp. *Journal of Evolutionary Biology*, **34**(11): 1827-1839.
- Hultgren, K. M., Chak, S. T., Bjelajac, J., & Macdonald, K. S. 2021. Correlated evolution of larval development, egg size and genome size across two genera of snapping shrimp. *Journal of Evolutionary Biology*, **34**(11): 1827-1839.
- Hultgren, K. M., Jeffery, N. W., Moran, A., & Gregory, T. R. 2018. Latitudinal variation in genome size in crustaceans. *Biological Journal of the Linnean Society*, **123**(2): 348-359.
- Iannucci, A., Saha, A., Cannicci, S., Bellucci, A., Cheng, C. L., Ng, K. H., & Fratini, S. 2022. Ecological, physiological and life-history traits correlate with genome sizes in decapod crustaceans. *Frontiers in Ecology and Evolution*, **10**: 930888.
- Jeffery, N. 2015. Genome size diversity and evolution in the Crustacea (Doctoral dissertation, University of Guelph).
- Jeffery, N. W., & Gregory, T. R. 2014. Genome size estimates for crustaceans using Feulgen image analysis densitometry of ethanol-preserved tissues. *Cytometry Part A*, **85**(10): 862-868.
- Jeffery, N. W., Yampolsky, L., & Gregory, T. R. 2017. Nuclear DNA content correlates with depth, body size, and diversification rate in amphipod crustaceans from ancient Lake Baikal, Russia. *Genome*, **60**(4): 303-309.
- Keiler, J., Wirkner, C. S., & Richter, S. 2017. One hundred years of carcinization—the evolution of the crab-like habitus in Anomura (Arthropoda: Crustacea). *Biological Journal of the Linnean Society*, **121**(1): 200-222.

- Komai, T., Tsuchida, S., & Fujiwara, Y. 2023. Squat lobsters of the superfamily Chirostyloidea (Decapoda: Anomura) from seamounts on the Nishi-Shichito and Mariana ridges, North-West Pacific off Japan, with descriptions of two new species. *Zootaxa*, **5293**(1): 45-73.
- Lander, E.S. 2001. International Human Genome Sequencing Consortium. Initial sequencing and analysis of the human genome. *Nature*, **409**: 860–921 (2001).
- Lemaitre, R., & McLaughlin, P. A. 2009. Recent advances and conflicts in concepts of anomuran phylogeny (Crustacea: Malacostraca). *Arthropod Systematics & Phylogeny*, **67**: 119-135.
- Lemaitre, R., McLaughlin, P. A., & Sorhannus, U. 2009. Phylogenetic relationships within the Pylochelidae (Decapoda: Anomura: Paguroidea): A cladistic analysis based on morphological characters. *Zootaxa*, **2022**(1): 1-14.
- Li, W. H., Gu, Z., Wang, H., & Nekrutenko, A. 2001. Evolutionary analyses of the human genome. *Nature*, **409**(6822): 847-849.
- Lynch, M., & Conery, J. S. 2003. The origins of genome complexity. *science*, 302(5649), 1401-1404.
- Macpherson, E., & Baba, K. 2011. *Taxonomy of squat lobsters*. In: Poore, G. C. B., Ahyong, S. T., & Taylor, J. (Eds.). *The Biology of Squat Lobsters* (pp. 39–71). CSIRO Publishing, Melbourne.
- McLaughlin, P. A., & Lemaitre, R. 1997. Carcinization in the Anomura-fact or fiction? I. Evidence from adult morphology. *Contributions to Zoology*, **67**(2): 79-123.
- McLaughlin, P. A., Komai, T., Lemaitre, R., & Rahayu, D. L. 2010. Annotated checklist of anomuran decapod crustaceans of the world (exclusive of the Kiwaoidea and families Chirostylidae and Galatheididae of the Galatheoidea) Part I–Lithodoidea, Lomisoidea and Paguroidea. *The Raffles Bulletin of Zoology*, **23**(i): 131-137.

- McLaughlin, P.A., Lemaitre, R., & Sorhannus, U. 2007. Hermit crab phylogeny: a reappraisal and its "fall-out". *Journal of Crustacean Biology*, **27**: 97–115.
- Mirsky, A. E., & Ris, H. 1951. The desoxyribonucleic acid content of animal cells and its evolutionary significance. *The Journal of general physiology*, **34**(4): 451.
- Moraes, I. R., Castilho, A. L., & Hultgren, K. M. 2025. Effects of developmental mode on genome size in shrimps (Dendrobranchiata and Caridea). *Journal of Crustacean Biology*, **45**(3).
- Moraes, I. R., Pardo, L. M., Araya-Jaime, C., Wolf, M. R., Yasui, G. S., Solano Iguaran, J. J., ... & Castilho, A. L. 2022. Patterns of genome size variation in caridean shrimps: new estimates for non-gambarelloides *Synalpheus* species. *Genome*, **65**(8): 459-468.
- Morrison, C. L., Harvey, A. W., Lavery, S., Tieu, K., Huang, Y., & Cunningham, C. W. 2002. Mitochondrial gene rearrangements confirm the parallel evolution of the crab-like form. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **269**(1489): 345-350.
- Moscone E.A., Baranyi M., Ebert I., Greilhuber J., Ehrendorfer F., Hunziker A.T. 2003. Analysis of nuclear DNA content in Capsicum (Solanaceae) by flow cytometry and feulgen densitometria. *Annals of Botany*. **92**: 21-29.
- Ng, P. K., Guinot, D., & Davie, P. J. 2008. Systema Brachyurorum: Part I. An annotated checklist of extant brachyuran crabs of the world. *The raffles bulletin of zoology*, **17**(1): 1-286.
- Nolan, J. P., & Condello, D. (2013). Spectral flow cytometry. *Current protocols in cytometry*, **63**(1): 1-27.
- Ohno, Susumu. *Evolution by Gene Duplication*. 1. ed. Berlin: Springer-Verlag, 1970. ISBN 978-3-642-86659-3.

- Olmo, E. 2006. Genome size and evolutionary diversification in vertebrates. *Italian Journal of Zoology*, **73**(2): 167-171.
- Palazzo AF, Gregory TR. 2014. The Case for Junk DNA. *PLOS Genetics*, **10**(5): e1004351.
- Petrov DA. 2001. Evolution of genome size: new approaches to an old problem. *TRENDS in Genetics*, **17**(1): 23-8.
- Petrov, D.A. 2002. Mutational equilibrium model of genome size evolution. *Theoretical population biology*.**61**(4): 531-44.
- Regier, J. C., Shultz, J. W., & Kambic, R. E. 2005. Pancrustacean phylogeny: hexapods are terrestrial crustaceans and maxillopods are not monophyletic. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **272**(1561): 395-401.
- Reimann, A., Richter, S., & Scholtz, G. 2011. Phylogeny of the Anomala (Crustacea, Decapoda, Reptantia) based on the ossicles of the foregut. *Zoologischer Anzeiger- A Journal of Comparative Zoology*, **250**(4): 316-342.
- Richter, S. & Scholz, G. 1994. Morphological evidence for a hermit crab ancestry of lithodids (Crustace, Decapoda, Anomala, Paguroidea). *Zoologischer Anzeiger*, **233**: 187-187.
- Ritchie, H., Jamieson, A. J., & Piernney, S. B. 2017. Genome size variation in deep-sea amphipods. *Royal Society Open Science*, **4**(9): 170862.
- Sales, M. M., & Vasconcelos, D. D. M. 2013. Citometria de Fluxo: aplicações no laboratório clínico e de pesquisa. In *Citometria de Fluxo: aplicações no laboratório clínico e de pesquisa* (pp. 610-610).
- Santos, S., Bond-Buckup, G., Gonçalves, A. S., Bartholomei-Santos, M. L., Buckup, L., & Jara, C. G. 2017. Diversity and conservation status of *Aegla* spp.(Anomura, Aeglidae): an update. *Nauplius*, **25**: e2017011.

- Santos, S., Bond-Buckup, G., Gonçalves, A. S., Bartholomei-Santos, M. L., Buckup, L., & Jara, C. G. 2017. Diversity and conservation status of *Aegla* spp.(Anomura, Aeglidae): an update. *Nauplius*, **25**: e2017011.
- Schartl, M., Woltering, J. M., Irisarri, I., Du, K., Kneitz, S., Pippel, M., & Meyer, A. (2024). The genomes of all lungfish inform on genome expansion and tetrapod evolution. *Nature*, **634**(8032): 96-103.
- Schifino-Wittmann, M. T. 2001. Determinação da quantidade de DNA nuclear em plantas. *Ciência Rural*, **31**: 897–902
- Schnabel, K. E., Ahyong, S. T., & Maas, E. W. 2011. Galatheaidea are not monophyletic—molecular and morphological phylogeny of the squat lobsters (Decapoda: Anomura) with recognition of a new superfamily. *Molecular phylogenetics and Evolution*, **58**(2), 157-168.
- Schnable, P. S., Ware, D., Fulton, R. S., Stein, J. C., Wei, F., Pasternak, S., *et al.* 2009. The B73 maize genome: complexity, diversity, and dynamics. *Science*, **326**(5956): 1112-1115.
- Scholtz, G., & Richter, S. 1995. Phylogenetic systematics of the reptantian Decapoda (Crustacea, Malacostraca). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **113**(3): 289-328.
- Shao, C., Sun, S., Liu, K., Wang, J., Li, S., Liu, Q., *et al.* 2023. The enormous repetitive Antarctic krill genome reveals environmental adaptations and population insights. *Cell*, **186**(6): 1279-1294.
- Shapiro, H. M. 2005. *Practical flow cytometry*. John Wiley & Sons.
- Stingo, V., Du Buit, M. H., & Odierna, G. 1980. Genome size of some selachian fishes. *Italian Journal of Zoology*, **47**(1-2): 129-137.

- Sun, C., Shepard, D. B., Chong, R. A., López Arriaza, J., Hall, K., Castoe, T. A., *et al.*, 2012. LTR retrotransposons contribute to genomic gigantism in plethodontid salamanders. *Genome biology and evolution*, **4**(2): 168-183.
- Swift, H. 1950. The constancy of desoxyribose nucleic acid in plant nuclei. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **36**(11): 643-654.
- Tan, M. H., Gan, H. M., Lee, Y. P., Linton, S., Grandjean, F., Bartholomei-Santos, M. L., & Austin, C. M. 2018. ORDER within the chaos: Insights into phylogenetic relationships within the Anomura (Crustacea: Decapoda) from mitochondrial sequences and gene order rearrangements. *Molecular phylogenetics and evolution*, **127**: 320-331.
- Thomas, C. A. 1971. The genetic organization of chromosomes. *Annual Review of Genetics*, **5**:237–256.
- Tsang, L. M., Chan, T. Y., Ahyong, S. T., & Chu, K. H. 2011. Hermit to king, or hermit to all: multiple transitions to crab-like forms from hermit crab ancestors. *Systematic biology*, **60**(5): 616-629.
- Tsang, L. M., Ma, K. Y., Ahyong, S. T., Chan, T. Y., & Chu, K. H. 2008. Phylogeny of Decapoda using two nuclear protein-coding genes: origin and evolution of the Reptantia. *Molecular phylogenetics and Evolution*, **48**(1): 359-368.
- Vendrely, R., & C.Vendrely. 1949. La teneur du noyau cellulaire en acide désoxyribonucléique à travers les organes, les individus et les espèces animales: Etude particulière des Mammifères. *Experientia*, **5**:327–329.
- Vinogradov, A. E. 1997. Nucleotypic effect in homeotherms: body-mass independent resting metabolic rate of passerine birds is related to genome size. *Evolution*, **51**(1): 220-225.
- Wang, Z., Wang, Z., Chen, X., Jiang, W., Cui, C., & Cui, L. 2025. Based on Mitochondrial Genomes and Gene Order Rearrangements: Phylogenetic

Relationships and Terrestrial Adaptability in Paguroidea (Crustacea: Decapoda).

Ecology and Evolution, **15**(8), e71975.

Wang, Z., Xu, X., Zheng, Y., Wang, J., Yu, Q., & Liu, B. 2023. Taxonomic status and phylogenetic relationship of Anomura (Crustacea: Decapoda) based on mitochondrial sequences and gene order rearrangements. *Gene*, **851**: 147042.

Wolfe, J. M., Breinholt, J. W., Crandall, K. A., Lemmon, A. R., Lemmon, E. M., Timm, L. E., & Bracken-Grissom, H. D. 2019. A phylogenomic framework, evolutionary timeline and genomic resources for comparative studies of decapod crustaceans. *Proceedings of the Royal Society B*, 286(1901), 20190079.

Wright S., I. 2017. *Evolution of genome size*. Chichester, UK: John Wiley & Sons.

Yuan, H., Huang, Y., Mao, Y., Zhang, N., Nie, Y., Zhang, X., & Mao, S. 2021. The evolutionary patterns of genome size in Ensifera (Insecta: Orthoptera). *Frontiers in Genetics*, **12**: 693541.

Zoldos, V., Papes, D., Brown, S. C., Panaud, O., & Siljak-Yakovlev, S. 1998. Genome size and base composition of seven *Quercus* species: inter-and intra-population variation. *Genome*, **41**(2): 162-168.