

RESSALVA

Atendendo solicitação da autora, o texto completo desta tese será disponibilizado somente a partir de 09/04/2025.



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

**DESVENDANDO A ARQUITETURA GENÔMICA DE PEIXES *Megaleporinus*:
ANÁLISE DE SEQUÊNCIAS REPETITIVAS E SEU IMPACTO NOS SISTEMAS
SEXUAIS DAS ESPÉCIES**

CAROLINA CREPALDI

**Rio Claro – SP
2024**

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

**DESVENDANDO A ARQUITETURA GENÔMICA DE PEIXES *Megaleporinus*:
ANÁLISE DE SEQUÊNCIAS REPETITIVAS E SEU IMPACTO NOS SISTEMAS
SEXUAIS DAS ESPÉCIES**

CAROLINA CREPALDI

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

Orientador: Dr^a Patricia Pasquali Parise-Maltempi

**Rio Claro – SP
2024**

C917d Crepaldi, Carolina
Desvendando a arquitetura genômica de peixes Megaleporinus:
análise de sequências repetitivas e seu impacto nos sistemas sexuais
das espécies / Carolina Crepaldi. -- Rio Claro, 2024
72 p. : il., tabs., fotos

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (UNESP),
Instituto de Biociências, Rio Claro
Orientadora: Patricia Pasquali Parise-Maltempi

1. Genômica animal. 2. Cromossomos sexuais. 3. Citogenética
animal. 4. DNA repetitivo. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca da Universidade
Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, Rio Claro. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE: DESVENDANDO A ARQUITETURA GENÔMICA DE PEIXES Megaleporinus: ANÁLISE DE SEQUÊNCIAS REPETITIVAS E SEU IMPACTO NOS SISTEMAS SEXUAIS DAS ESPÉCIES

AUTORA: CAROLINA CREPALDI

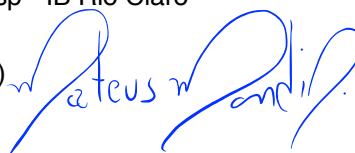
ORIENTADORA: PATRICIA PASQUALI PARISE MALTEMPI

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

Profa. Dra. PATRICIA PASQUALI PARISE MALTEMPI (Participação Virtual)
Departamento de Biologia Geral e Aplicada / Unesp - IB Rio Claro

Documento assinado digitalmente
 PATRICIA PASQUALI PARISE MALTEMPI
Data: 09/04/2024 12:49:33-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof. Dr. MATEUS MONDIN (Participação Virtual)
Departamento de Genética / USP



Prof. Dr. DIOGO CAVALCANTI CABRAL DE MELLO (Participação Virtual)
Departamento de Biologia Geral e Aplicada / Unesp - IB Rio Claro

Documento assinado digitalmente
 DIOGO CAVALCANTI CABRAL DE MELLO
Data: 14/04/2024 20:29:09-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof. Dr. MARCELO RICARDO VICARI (Participação Virtual)
Departamento de Biologia Estrutural, Molecular e Genética / Universidade Estadual de Ponta Grossa

Documento assinado digitalmente
 MARCELO RICARDO VICARI
Data: 09/04/2024 15:50:51-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Rio Claro, 09 de abril de 2024

AGRADECIMENTOS

Ficam aqui meus mais sinceros agradecimentos a todos que contribuíram de alguma forma com a realização desta tese, com a minha formação como pesquisadora ou com a minha evolução como pessoa. Apesar dos desafios durante este doutorado, passando por uma pandemia por praticamente metade do período e pela infelicidade do incêndio no antigo Departamento de Biologia e da perda do nosso laboratório, entrego este trabalho sabendo que a ajuda dos que caminharam comigo foi essencial para esta fase.

À toda a minha família que sempre me deu amor incondicional, especialmente meus pais, Regina e Luiz, por todo o apoio, cuidado e ternura. Vocês são maravilhosos em tantos aspectos. Hoje só é possível me chamar de cientista graças a vocês dois. Obrigada por tudo!

Ao meu namorado, companheiro de vida e melhor amigo, Caio Zamuner. Nós caminhamos unidos já faz tanto tempo e cada dia que passa nosso amor só transborda ainda mais. Somos tão fortes juntos e prestes a vencer mais esta etapa juntos também. Te amo!

Aos meus melhores amigos e irmãos de formação do CB 2011, desde os que convivo todos os dias até os que estão um pouco mais longe. Sempre fomos vistos como uma grande família por muitas pessoas e isso é a mais completa verdade. A companhia e amizade de vocês foi e sempre será fundamental, levo todos vocês sempre juntos comigo.

À minha orientadora e exemplo de mulher forte, Prof.^a Dr.^a Patricia Pasquali Parise-Maltempi. Obrigada pelo carinho e dedicação durante todos esses anos trabalhando juntas, e pela confiança depositado em mim em mais uma etapa da minha formação.

Ao pessoal do nosso laboratório que caminha comigo já há muitos anos, em especial Luiza, Marcelo, Murilo, Gabriel, Evélin, vocês são pessoas maravilhosas. Obrigada a vocês e tantos outros amigos que conviveram comigo por anos debaixo do mesmo teto científico.

Aos integrantes do Departamento de Biologia Geral e Aplicada, em especial ao Prof. Diogo Cabral e seu grupo e aos alunos dos laboratórios de microbiologia, pelo convívio diário e pelas amizades tanto novas quanto mais antigas.

À Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, campus de Rio Claro, e ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas - Biologia Celular e Molecular.

Ao financiamento de processo nº 2017/00195-7, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP).

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

“Existe uma teoria que diz que, se um dia alguém descobrir exatamente para que serve o Universo e por que ele está aqui, ele desaparecerá instantaneamente e será substituído por algo ainda mais estranho e inexplicável. Existe uma segunda teoria que diz que isso já aconteceu.”

Douglas Adams, O Guia do Mochileiro das Galáxias.

RESUMO

A caracterização da porção repetitiva do material genético pode trazer informações sobre a composição e a estrutura genômica de uma espécie, bem como sobre os mecanismos envolvidos na evolução de seu genoma e no aparecimento de inovações genéticas, como os cromossomos sexuais, por exemplo. Uma característica intrínseca à evolução de cromossomos sexuais é o acúmulo de DNAs repetitivos, como DNAs satélites (satDNAs) e elementos transponíveis (TEs), envolvidos em sua diferenciação e diversificação em vertebrados. Cromossomos sexuais se apresentam como entidades dinâmicas dentro de um genoma, com evolução, morfologia e conteúdo genéticos únicos. Estes elementos específicos evoluíram de maneiras independentes dentro de linhagens de vertebrados, se apresentando nos mais diversos sistemas, especialmente em peixes, anfíbios e répteis. O presente trabalho teve como objetivo buscar descrever o conteúdo repetitivo em espécies de peixes neotropicais relacionados com diferentes sistemas de cromossomos sexuais: *Megaleporinus elongatus* ($Z_1Z_1Z_2Z_2/Z_1W_1Z_2W_2$), *Megaleporinus macrocephalus* (ZZ/ZW) e *Leporinus friderici* (sem cromossomos sexuais heteromórficos). Assim, nosso foco foi investigar as diferenças interespecíficas destas sequências, avaliando suas possíveis contribuições para a evolução genômica e de cromossomos sexuais. Para isto, associamos o uso de plataformas de Sequenciamento de Próxima Geração (NGS) com análises de bioinformática para um acesso mais refinado ao genoma das espécies, permitindo a anotação destes DNAs repetitivos, avaliação de suas dinâmicas e evolução, bem como a distribuição física de satDNAs nos cromossomos. Primeiramente caracterizamos e descrevemos o satelitoma (conjunto de famílias de satDNAs) de *Megaleporinus elongatus* (CAPÍTULO 1), onde comparamos as composições de satDNAs entre os sexos da espécie. Constatamos que apesar de possuir o cromossomo sexual altamente diferenciado e heterocromático, a fêmea não apresenta uma diversidade de famílias tão maior do que o macho – ambos possuem uma alta diversidade de famílias enviesadas para seus genomas em comparação ao outro sexo. Constatamos então que foi o acúmulo e a expansão de apenas algumas famílias mais abundantes na fêmea que levou à alta diferenciação do cromossomo sexual, e não necessariamente a presença de uma grande diversidade de satDNAs diferentes ancorados a esse cromossomo. A história evolutiva das duas sequências mais abundantes também dita como suas cópias se expandiram de maneiras diferentes entre *M. elongatus* e *M. macrocephalus*. Estes dados corroboraram a hipótese de composições diferentes e evolução espécie-específica para satDNAs, mesmo entre espécies próximas, e, neste caso, com cromossomos sexuais heteromórficos. Em seguida, avaliamos a composição de elementos transponíveis (TEs)

(CAPÍTULO 2) para a descrição e a comparação dos mobilomas de fêmeas de *M. elongatus* e *M. macrocephalus* juntamente de uma terceira espécie, *Leporinus friderici*, completando três sistemas sexuais diferentes entre si. Concluimos que apesar da diversidade de famílias de TEs ser relativamente semelhante entre os três genomas, as dinâmicas de invasão e amplificação destas sequências também são espécie-específicas. Eventos de expansão foram particulares de cada genoma estudado, e a expansão rápida e massiva de TEs ocorreu em um período evolutivo curto, especialmente após a separação das espécies e o surgimento dos cromossomos sexuais em *Megaleporinus*. Os dados obtidos nesta tese fornecem mais informações sobre as características e a organização de satDNAs e transposons e suas respectivas dinâmicas nas espécies estudadas, bem como sua distribuição, incidência e influência ao longo da evolução dos cromossomos sexuais do grupo.

Palavras-chave: Citogenômica; elementos repetitivos; elementos transponíveis; satDNAs; cromossomos sexuais heteromórficos.

ABSTRACT

The characterization of the repetitive portion of the genomic material can provide information about the composition and genomic structure of a species, as well as the mechanisms involved in the evolution of its genome and the emergence of genetic innovations, such as sexual chromosomes. An intrinsic feature in the evolution of sexual chromosomes is the accumulation of these repetitive DNAs, such as satellite DNAs (satDNAs) and transposable elements (TEs), which are involved in their differentiation and diversification in vertebrates. Sex chromosomes present themselves as dynamic entities within a genome, with unique evolution, morphology, and genetic content. These specific elements have evolved independently within vertebrate lineages, appearing in various systems, especially in fish, amphibians, and reptiles. The present work aimed to describe the repetitive content in related neotropical fish species with different sexual chromosome systems: *Megaleporinus elongatus* ($Z_1Z_1Z_2Z_2/Z_1W_1Z_2W_2$), *Megaleporinus macrocephalus* (ZZ/ZW), and *Leporinus friderici* (without heteromorphic sexual chromosomes). Thus, our focus was to investigate interspecific differences in these sequences, evaluating their possible contributions to genomic and sexual chromosome evolution. To achieve this, we employed Next-Generation Sequencing (NGS) platforms along with bioinformatics analyses for a more refined access to the species' genomes, allowing the annotation of these repetitive DNAs, assessment of their dynamics and evolution, as well as the physical distribution of satDNAs on chromosomes. Firstly, we characterized and described the satellitome (the whole set of satDNA families) of *Megaleporinus elongatus* (CHAPTER 1), comparing the satDNA composition between the sexes. Despite having a highly differentiated and heterochromatic sex chromosome, the female does not exhibit a significantly greater diversity of families than the male – both have equally high diversity of sex-biased satDNAs families. We then observed that the accumulation and expansion of only a few more abundant families in the female led to the extreme differentiation of the sex chromosome, not necessarily the presence of a larger diversity of different satDNAs anchored to this chromosome. The evolutionary history of the two most abundant sequences also dictated how their copies expanded differently between *M. elongatus* and *M. macrocephalus*. These data supported the hypothesis of different compositions and species-specific evolution for satDNAs, even among closely related species, and, in this case, with heteromorphic sex chromosomes. Next, we evaluated the composition of transposable elements (TEs) (CHAPTER 2) for the description and comparison of the mobilomes of *M. elongatus* and *M. macrocephalus* females, along with a third species, *Leporinus friderici*, representing three distinct sex chromosome systems. We

concluded that despite the relatively similar diversity of TE families among the three genomes, the dynamics of invasion and amplification of these sequences are also species-specific. Expansion events are unique to each studied genome, and the rapid and massive expansion of TEs occurred in a short evolutionary period, especially after the separation of species and the emergence of sexual chromosomes in *Megaleporinus*. The data obtained in this thesis provide more information about the characteristics and organization of satDNAs and transposons and their respective dynamics in the studied species, as well as their distribution, incidence, and influence throughout the evolution of the sex chromosomes in the group.

Keywords: Cytogenomics; repetitive elements; transposable elements; satDNAs; genome evolution; heteromorphic sex chromosomes.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL	12
1.1	CONSIDERAÇÕES SOBRE CROMOSSOMOS SEXUAIS E SUA OCORRÊNCIA EM PEIXES	12
1.2	CROMOSSOMOS SEXUAIS HETEROMÓRFICOS E SEU CONTEÚDO REPETITIVO	16
1.3	OS SISTEMAS DE CROMOSSOMOS SEXUAIS E SEUS CONTEÚDOS REPETITIVOS NO GRUPO DE PEIXES <i>MEGALEPORINUS</i> ...	22
2	OBJETIVOS.....	27
3	INTRODUÇÃO AOS CAPÍTULOS	29
3.1	CAPÍTULO I: GENOMIC DIFFERENCES BETWEEN THE SEXES IN A FISH SPECIES SEEN THROUGH SATELLITE DNAs	30
3.2	CAPÍTULO II: COMPARATIVE ANALYSIS OF TRANSPOSABLE ELEMENTS DYNAMICS IN FISH WITH DIFFERENT SEX CHROMOSOME SYSTEMS.....	42
4.	CONSIDERAÇÕES FINAIS	60
5.	OUTROS TRABALHOS DESENVOLVIDOS DURANTE O DOUTORADO	62
6.	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	64

1 INTRODUÇÃO GERAL

1.1 Considerações sobre cromossomos sexuais e sua ocorrência em peixes

A determinação sexual é um processo vital para vertebrados, uma vez que dita quais indivíduos irão se desenvolver em machos e quais serão fêmeas. Muitas espécies apresentam determinação genética do sexo, no qual genes determinantes de características sexuais ou supressoras de características do sexo oposto irão estabelecer qual será o sexo do embrião em desenvolvimento. Os cromossomos que adquirem estes genes determinantes são denominados cromossomos sexuais, tornando-se as entidades genômicas responsáveis pela determinação do sexo e se diferenciando de seu par e do restante do conjunto cromossômico do indivíduo (Charlesworth, 1991; Bachtrog, 2006; Graves, 2008; Bergero and Charlesworth, 2009; Wright *et al.*, 2016; Charlesworth, 2021b). As origens e parâmetros de evolução de cromossomos sexuais ainda são alvos de pesquisas atuais uma vez que se mostram como elementos altamente dinâmicos, constituindo bons modelos para estudos evolutivos, genômicos e comparativos.

Os sistemas de cromossomos sexuais geralmente são categorizados em heterogametias feminina e masculina, caracterizados pela presença de cromossomos sexuais W nas fêmeas (sistema ZW) e de cromossomos sexuais Y (sistema XY) nos machos, respectivamente. Estes cromossomos, no entanto, podem assumir as mais diversas configurações, com sua identidade se mantendo ou se alterando através de diversos mecanismos evolutivos (Figura 1) (Wright *et al.*, 2016; Palmer *et al.*, 2019; Furman *et al.*, 2020).

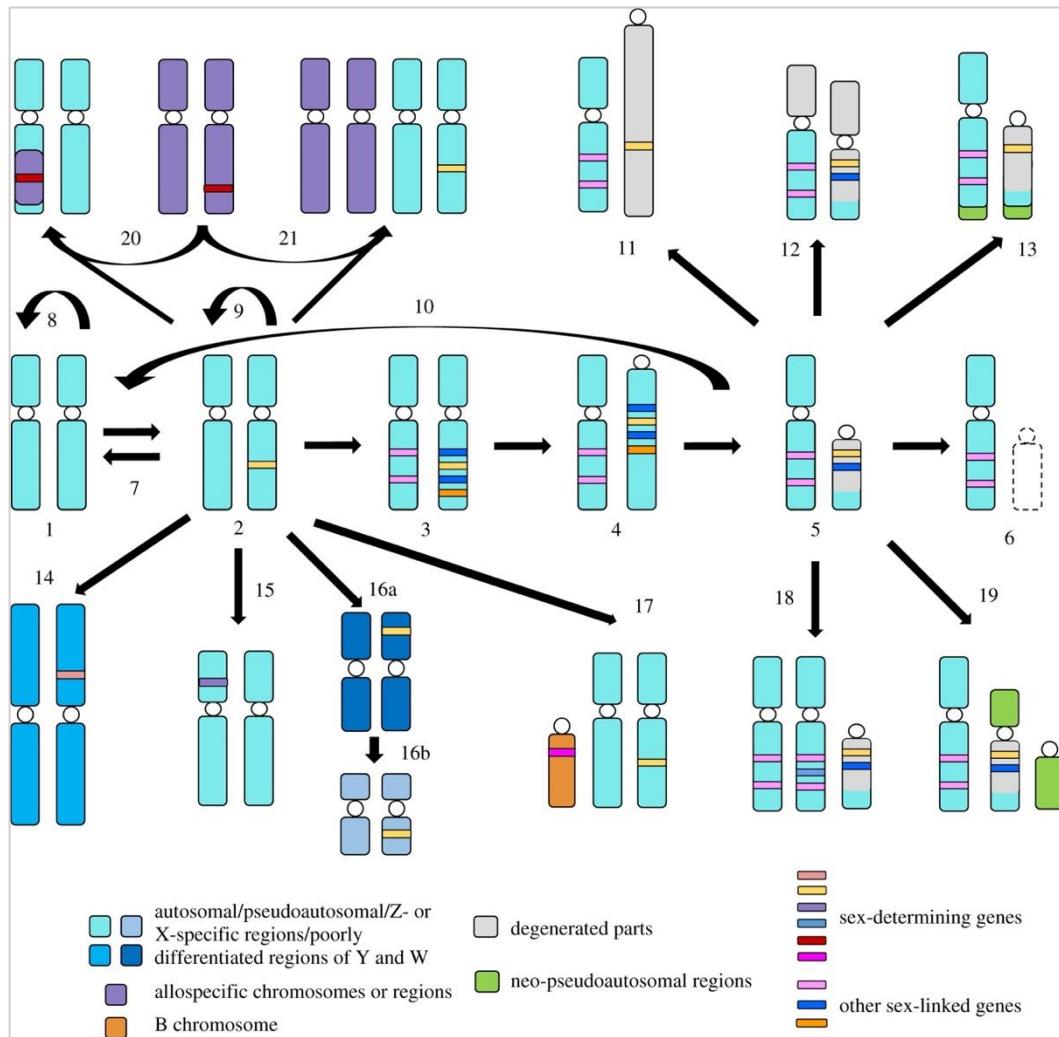


Figura 1. Visão geral dos passos na evolução dos cromossomos sexuais em vertebrados. Esta rede hipotética de trajetórias evolutivas pode ramificar-se em resultados potencialmente infinitos, com a possibilidade de estagnar por um longo período e até mesmo reverter para certos estados. Os passos (1-6) são os eventos considerados canônicos, mas genes sexualmente antagonistas não estão necessariamente envolvidos e podem ser substituídos aqui por genes ligados ao sexo em geral; (7) - mudança para hermafroditismo ou ESD, onde não há cromossomos sexuais presentes; (8) - evolução de longo prazo sem emergência de cromossomos sexuais; (9) - persistência de longo prazo de cromossomos sexuais pouco diferenciados; (10) - reversão para estágios com cromossomos sexuais menos diferenciados; (11) - expansão de repetições no cromossomo sexual específico do sexo causando sua mudança de tamanho; (12) - acumulação de repetições em ambos os cromossomos sexuais; (13) - fusão dos cromossomos sexuais com um autossomo levando à expansão da região pseudoautosomal; (14) - emergência de um novo *locus* de determinação sexual em outro cromossomo; (15) - emergência de um novo *locus* de determinação sexual dentro dos cromossomos sexuais existentes; (16a, b) - duas translocações do mesmo *locus* de determinação sexual para outros cromossomos; (17) - origem de um novo sistema de determinação sexual com envolvimento de cromossomos B; (18) - emergência de sistemas de determinação sexual com três cromossomos sexuais homólogos; (19) - fusão de cromossomos sexuais com um autossomo levando a

múltiplos neo-cromossomos sexuais; (20) - introgressão de um gene determinante do sexo de uma população ou espécie diferente; (21) - aloploidização conectada com a emergência de um novo sistema de determinação sexual em um genoma de origem híbrida. Para simplificação, apenas o sexo heterogamético é representado. Fonte: Kratochvíl *et al.* (2021).

Assim, a evolução de um cromossomo sexual não segue necessariamente um processo unilateral de diferenciação. Este cromossomo especializado pode se manter idêntico ou se alterar completamente de seu par; pode sofrer degeneração completa; ou até mesmo ser trocado por um novo par cromossômico que se torna o novo par sexual (evento denominado de *turnover*) (Bachtrog, 2006; Graves, 2008; Wright *et al.*, 2016; Furman *et al.*, 2020) (Figura 1, passo 14).

Esses diversos eventos evolutivos e configurações de cromossomos sexuais se refletem igualmente na diversidade de ocorrência deles ao longo dos grupos de eucariotos (Figura 2). Embora tenham funcionalidade universal no caso, a determinação do sexo cromossomos sexuais são bons exemplos de evolução convergente à nível genômico, no qual embora apresentem funcionalidade semelhante, estes evoluíram repetidas vezes, de maneira independente e nas mais diversas configurações ao longo dos organismos.

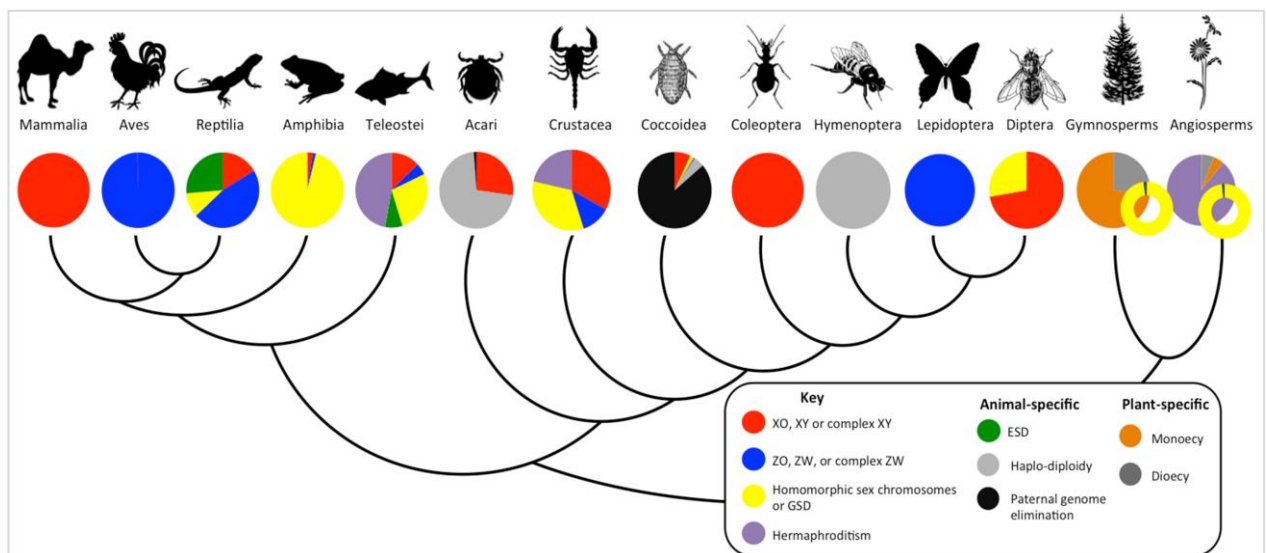


Figura 2. Modelo esquemático para os tipos de sistemas de cromossomos sexuais encontrados em diversos grupos eucarióticos. Na legenda estão descritos os sistemas de cromossomos sexuais mais comuns, incluindo sistemas de heterogametia masculina (machos com o cromossomo sexual, sistemas XO, XY), heterogametia feminina (fêmeas com cromossomos sexuais, sistemas ZO, ZW), determinação genética do sexo sem cromossomos sexuais diferenciados (GSD – *genetic sex determination*), determinação ambiental do sexo (ESD – *environmental sex determination*), entre outros. Atente para a diversidade de sistemas

encontrada dentro do grupo dos vertebrados à esquerda da ilustração. Fonte: Bachtrog *et al.* (2014).

Dentro do grupo dos vertebrados já é possível ver essa diversidade significativa entre os principais grupos, visto que evoluíram repetidas vezes e nas mais diversas configurações (Bachtrog, 2006; Bachtrog *et al.*, 2011; Furman *et al.*, 2020; Kratochvíl *et al.*, 2021) (Figura 2). Mamíferos e aves, por exemplo, apresentam sistemas antigos, conservados e bem definidos, com heterogametias masculina XY e feminina ZW, respectivamente; já peixes, répteis e anfíbios exibem uma miríade de sistemas, com surgimentos independentes, mais recentes e muito rápidos.

Em se tratando de peixes, especificamente, os cromossomos sexuais podem estar configurados em sistemas simples ou múltiplos, com cromossomos sexuais sem diferenciação morfológica de seu par (homomórficos) ou altamente diferenciados (Figura 2). A ocorrência de mais de um cromossomo sexual, ditando um sistema sexual múltiplo, por exemplo, segue inclusive outros padrões evolutivos do convencional para a diferenciação de um cromossomo heteromórfico. O surgimento constante e individual de sistemas múltiplos e simples em peixes é muito comum, especialmente considerando os mecanismos variáveis e transitórios de determinação sexual genética no grupo (Parise-Maltempo *et al.*, 2007; Kitano and Peichel, 2012; Blanco *et al.*, 2014; Bueno *et al.*, 2015; De Oliveira *et al.*, 2018).

Há também exemplos de transições entre as heterogametias de machos e fêmeas e frequentes eventos de *turnover* (o recrutamento de um novo par para ser o determinante do sexo) (Graves, 2008; Bachtrog *et al.*, 2011; Charlesworth, 2019; Furman *et al.*, 2020; Kratochvíl *et al.*, 2021) (Figura 1, passo 14). Este *turnover* inclusive é um dos aspectos que dita essa variedade de sistemas sexuais em peixes, além dessa ocorrência de sistemas de cromossomos sexuais mais jovens e recentes em termos evolutivos em relação aos sistemas mais antigos e conservados de mamíferos e aves (Kitano and Peichel, 2012; Myosho *et al.*, 2015; Scharl *et al.*, 2016; Charlesworth, 2019). Com isso, a aparição de novos cromossomos sexuais em teleósteos pode ocorrer repetidas vezes, acarretando em sistemas distintos entre espécies próximas e até populações distintas (Mank *et al.*, 2006; Mank and Avise, 2009; Chalopin *et al.*, 2015b; Scharl *et al.*, 2016) (Figura 3), como é o caso do gênero *Triportheus*, onde cada espécie apresenta tamanhos distintos de cromossomos W entre si (Yano *et al.*, 2016a; Cioffi *et al.*, 2017) (Figura 3a), e de diversos indivíduos do gênero *Oryzias*, com diferentes

sistemas de cromossomos sexuais e inclusive diferentes genes determinantes do sexo entre espécies próximas (Gammerdinger and Kocher, 2018) (Figura 3b).

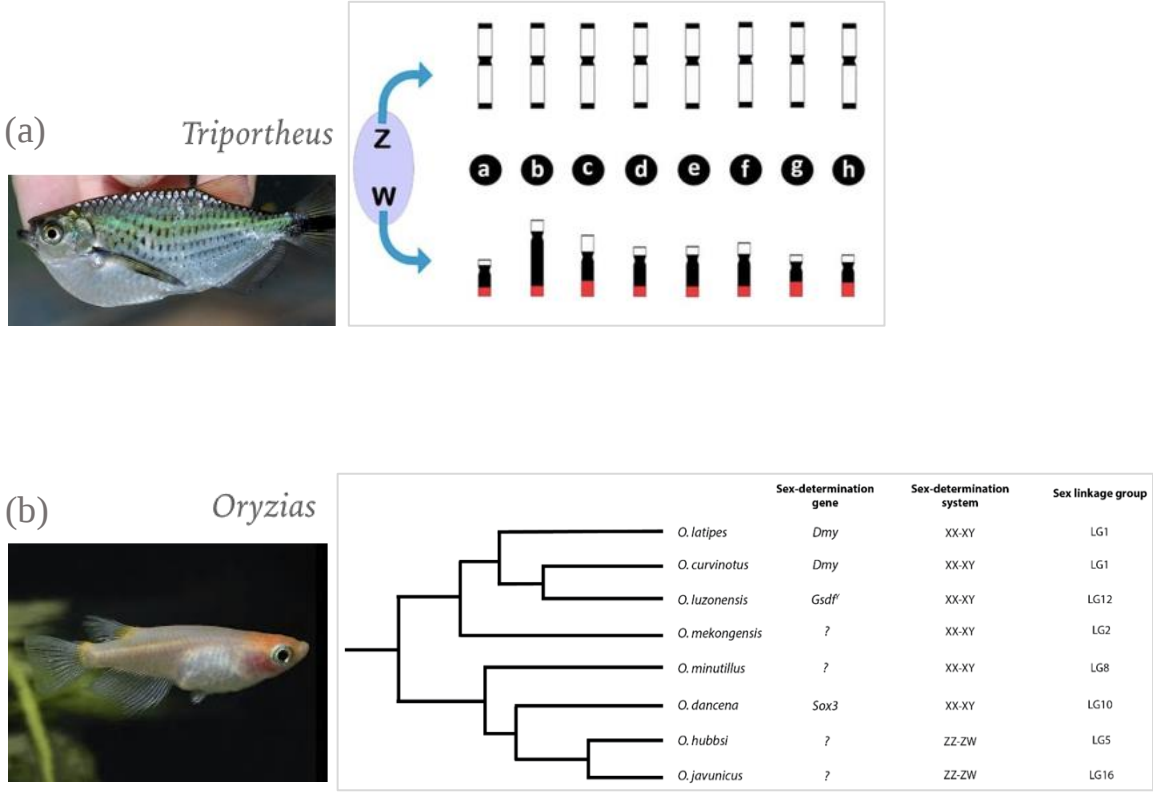


Figura 3. Exemplos esquemáticos de gêneros distintos de peixes teleósteos e suas respectivas variedades de sistemas de cromossomos sexuais, tanto em diferenças de morfologia do cromossomo sexual quanto em diferentes sistemas ocorrendo entre espécies próximas. Gênero *Triportheus* (a) com modelo esquemático de cromossomos sexuais W de diferentes tamanhos para fêmeas de diferentes espécies (a-h). Fonte: foto de J. Grad (PyBio Paraguay Biodiversidad); esquematização dos cromossomos sexuais adaptada de Cioffi *et al.* (2017). Gênero *Oryzias* (b) com ocorrência de diferentes genes de determinação sexual (*sex-determination gene*), diferentes sistemas de heterogametia (*sex-determination system*) para diferentes espécies. Fonte: foto de diapteron.co.uk; filogenia e dados de determinação sexual de Gammerdinger and Kocher (2018).

1.2 Cromossomos sexuais heteromórficos e seu conteúdo repetitivo

O entendimento dos processos evolutivos que regem a formação dos sistemas sexuais em peixes ainda permanece limitado, especialmente devido à diversidade de espécies e à alta labilidade dos cromossomos no grupo. A variação de sistemas sexuais é geralmente atribuída à alta capacidade de *turnover* destes cromossomos no grupo (Kitano and Peichel, 2012; Yoshida

et al., 2014; Charlesworth, 2019; Palmer *et al.*, 2019) e também ao dinamismo de DNAs repetitivos em seus genomas, muitas vezes acumulados nos cromossomos sexuais (Chalopin *et al.*, 2015b; Charlesworth, 2019). O acúmulo de DNAs repetitivos inclusive pode proporcionar diferenças na estrutura e na composição destes cromossomos, o que também ocasiona a diferenciação entre o sexual com seu par, gerando os chamados cromossomos sexuais heteromórficos (como exemplo demonstrado acima, os cromossomos W com morfologias discrepantes tanto entre si quanto com seus pares Z em espécies de *Triportheus* (Figura 3a)). Esta diferenciação de forma geralmente ocorre por supressão de recombinação entre o novo cromossomo sexual e seu par, o que gera um consequente acúmulo de DNA não-codificante (heterocromatina) em especial em sistemas de cromossomos sexuais simples. Por consequência, cromossomos sexuais podem então se tornar heteromórficos (diferentes de seus pares) tanto em conteúdo genético quanto em estrutura com o acúmulo massivo destes DNAs repetitivos (Bergero and Charlesworth, 2009; Wright *et al.*, 2016; Furman *et al.*, 2020; Charlesworth, 2021a).

DNAs repetitivos são sequências de DNA que, diferentes dos genes e das sequências determinantes do sexo por exemplo, são não-codificantes e podem se encontrar repetidas vezes dentro do genoma eucariótico. Assim, um cromossomo sexual nascente pode adquirir, além da nova característica sexual, esse acúmulo de sequências repetidas não-codificantes o que pode vir mudar a sua forma, tornando-o discrepante do seu par. Esse DNA repetitivo acumulado pode estar distribuído ao longo de toda a estrutura do cromossomo sexual, até estarem completamente tomados, ou presentes em apenas partes deles, denotando mais um grau de variedade para cromossomos sexuais no grupo.

DNAs repetitivos são intrínsecos de genomas de eucariotos e podem estar presentes nas mais diversas abundâncias e configurações, inclusive nos cromossomos sexuais heteromórficos. Essencialmente, genomas eucarióticos apresentam sequências nucleotídicas divididas essencialmente em dois grandes grupos: regiões gênicas, com cópias únicas codificantes de genes funcionais; e estes DNAs repetitivos, regiões do material genético com sequências presentes em diversas cópias, repetidas inúmeras vezes ao longo do DNA, com tamanhos variáveis e correspondendo a grandes frações genômicas (Charlesworth *et al.*, 1994; Plohl *et al.*, 2012a; Garrido-Ramos, 2017).

Apesar de majoritariamente não-codificantes, DNAs repetitivos são responsáveis por estrutura, tamanho e variação genômica entre espécies (Meštrović *et al.*, 2015; Garrido-Ramos, 2017; Jagannathan *et al.*, 2018). Estas sequências podem também se inserir em locais de genes

ativos, participar da formação e manutenção de regiões centroméricas, levar à diferenciação de cromossomos sexuais e até contribuir com a especiação (Makałowski, 2000; Plohl *et al.*, 2008; Pezer *et al.*, 2012; Plohl *et al.*, 2014; Scharl *et al.*, 2016; Jagannathan *et al.*, 2018; Serrato-Capuchina and Matute, 2018; Camacho *et al.*, 2021b).

São sequências que estão frequentemente submetidas à diversos processos de amplificação, deleção e mutações, sendo altamente variáveis e podendo evoluir também de maneira independente entre espécies (Ugarković and Plohl, 2002; Lorite *et al.*, 2004; Feschotte and Pritham, 2007; Lorite *et al.*, 2017; Utsunomia *et al.*, 2017; Shao *et al.*, 2019). Assim, DNAs repetitivos possuem uma notória variabilidade no que concerne sua ocorrência, abundância, acúmulo e composição molecular (Kejnovsky *et al.*, 2009; Garrido-Ramos, 2017; Šatović-Vukšić and Plohl, 2023).

DNAs repetitivos geralmente são encontrados em sequências altamente específicas e repetidas *in tandem*, como DNAs satélites (satDNAs), ou em sequências dispersas como as diversas famílias de elementos transponíveis (TEs), sejam de transposons de DNA ou retrotransposons (Figura 4).

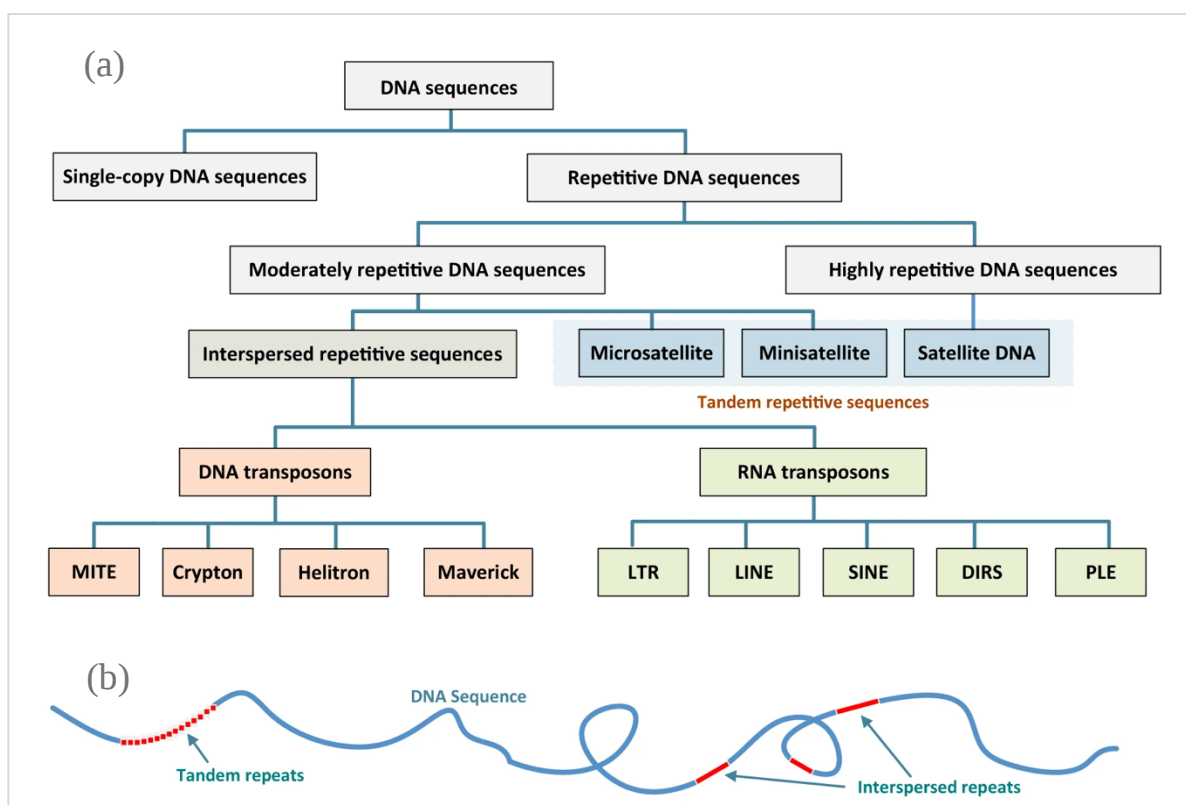


Figura 4. Classificação geral de sequências de DNAs repetitivos no material genético (a), com a organização usual dos dois grandes tipos de repetição de cópias (elementos repetidos *in tandem* e elementos dispersos) em um genoma (b). Fonte: adaptado de Liao *et al.* (2023).

O grupo de DNAs repetitivos classificado como DNAs satélite (satDNAs), constitui uma fração significativa do genoma de animais, peixes teleósteos especialmente, com unidades de repetição, ou monômeros, de tamanhos variáveis e organizados repetidas vezes *in tandem* (Vicari *et al.*, 2010; Schemberger *et al.*, 2011; Garrido-Ramos, 2017; Camacho *et al.*, 2021a) (Figura 4b). São sequências que podem formar longos arranjos de dezenas a milhares de nucleotídeos, sendo tipicamente encontradas em regiões heterocromáticas como centrômeros, telômeros, regiões pericentroméricas (Jagannathan *et al.*, 2018; Rodrigues *et al.*, 2019; Suntronpong *et al.*, 2020; Thakur *et al.*, 2021; Ugarković, 2021) ou outras ocorrências de acúmulo de heterocromatina, como os cromossomos sexuais diferenciados e cromossomos B (Yano *et al.*, 2016b; Crepaldi and Parise-Maltempi, 2020; Stornioli *et al.*, 2021).

O caminho evolutivo de uma família de satDNA se dá a partir do nascimento e duplicação de uma sequência preexistente no genoma. Estas muitas vezes são provenientes de um elemento transponível e podem formar arranjos (*arrays*) de sequências repetidas, que se amplificam de maneira massiva ao serem disseminadas pelo genoma (Meštrović *et al.*, 2015;

Ruiz-Ruano *et al.*, 2016; Ruiz-Ruano *et al.*, 2017; Paço *et al.*, 2019). As dinâmicas evolutivas de sequências de satDNAs costumam envolver a chamada hipótese da biblioteca (Fry and Salser, 1977; Meštrović *et al.*, 2006), que sugere que espécies próximas compartilham satDNAs provenientes de um ancestral comum; estes, no entanto, podem sofrer pressões seletivas diferentes ao longo da evolução das espécies e resultar em graus de amplificação, fixação e localização distintos (Dover, 1986; Dover *et al.*, 1993; Meštrović *et al.*, 2006; Plohl *et al.*, 2012b; Ruiz-Ruano *et al.*, 2016).

O compartilhamento de sequências de satDNA é uma ocorrência que já foi documentada em peixes (Schemberger *et al.*, 2011; Silva *et al.*, 2017; Utsunomia *et al.*, 2017; Crepaldi *et al.*, 2021; Dos Santos *et al.*, 2021; Goes *et al.*, 2023), mostrando que os dois aspectos não excludentes de sequências de DNAs satélites: um alto grau de diversidade de nucleotídeos em suas sequências que estão sob frequente pressão seletiva e podem mudar rapidamente, mas também a ocorrência compartilhada de sequências iguais entre diferentes espécies. Assim, diferentes composições repetitivas podem ditar perfis espécie-específicos, onde diferem no que concerne a sua dinâmica de expansão e abundância dentro de um genoma, apesar da origem compartilhada (Ugarković and Plohl, 2002; Utsunomia *et al.*, 2017; Sember *et al.*, 2018).

Elementos transponíveis (TEs) ou transposons, por sua vez, são sequências de DNAs repetitivos que podem se mover e se inserir em locais diferentes dentro de um genoma. Estão presentes todos os genomas conhecidos até o momento e costumam compreender grandes porções do material genético com sequências grandes, podendo chegar até milhares de pares de base dispersas em múltiplas cópias (Feschotte and Pritham, 2007). São componentes intrínsecos de genomas de teleósteos, e podem contribuir significativamente para a estrutura e tamanho genômicos de peixes (Biémont and Vieira, 2006; Wicker *et al.*, 2007; Carducci *et al.*, 2020), influenciando a dinâmica evolutiva de um genoma tanto a curto quanto a longo prazo (Ferreira *et al.*, 2011; Belyayev, 2014; Carducci *et al.*, 2018; Hayward and Gilbert, 2022).

TEs possuem uma grande diversidade de sequências e elementos que os compõem, sendo tipicamente classificados com base em seus mecanismos de replicação. Eles podem disseminar suas cópias utilizando transcriptases reversas (RT) e intermediários de RNA para se copiarem em novas localizações, caracterizando TEs Classe I, ou retrotransposons; ou utilizando transposases (TPase) e sem nenhum RNA intermediário, operando diretamente ao nível de DNA e sendo retirado e recolocado no genoma, compreendendo TEs Classe II ou transposons de DNA (Wicker *et al.*, 2007; Bourque *et al.*, 2018) (Figura 4a). Essas duas classes amplas ainda podem ser desmembradas em subclasses, superfamílias e famílias que diferem em

estrutura, arranjo e intermediários produzidos, como as subclasses de retrotransposons LTRs (*long terminal repeats*) e non-LTRs, cada uma com diferentes representantes específicos, e as subclasses polintrons, helitrons, cryptons e transposons que utilizando transposase (hats e marienrs) para transposons de DNA (Feschotte and Pritham, 2007; Shao *et al.*, 2019).

Devido à sua diversidade e natureza dinâmica, transposons são grandes candidatos a análises genômicas, especialmente em estudos de espécies não-modelo (Makałowski *et al.*, 2019; Etchegaray *et al.*, 2022). A anotação de bibliotecas espécie-específicas de TEs e de suas características é uma ferramenta útil para o entendimento da evolução destas sequências e seu consequente impacto em genomas de peixes, já tendo sido atrelados à evolução de cromossomos sexuais (Chen *et al.*, 2014; Chalopin *et al.*, 2015b; Schemberger *et al.*, 2019), cromossomos B (Coan and Martins, 2018), rearranjos cromossômicos (Rodríguez *et al.*, 2021) e até comportamentos migratórios (Carotti *et al.*, 2021) dentro do grupo. A análise de diferenças em variedade, abundância e histórico de proliferação entre genomas, por exemplo, podem trazer respostas aos fatores que regem a dinâmica evolutiva destas sequências e de seus hospedeiros (Feschotte and Pritham, 2007; Shao *et al.*, 2019; O'Neill *et al.*, 2020; Carotti *et al.*, 2021; Colonna Romano and Fanti, 2022).

DNAs repetitivos são altamente difundidos em vertebrados, com sua dinâmica de frequentes ampliações e deleções contribuindo significativamente para a variação de tamanhos e diversidade genômica (Plohl *et al.*, 2012a; Almojil *et al.*, 2021; Colonna Romano and Fanti, 2022).

No caso dos peixes, informações sobre a organização e a evolução genômica como um todo ainda são limitadas a poucas espécies em comparação à diversidade do grupo. É sabido, no entanto, que apresentam a maior variedade de elementos repetitivos, especialmente transponíveis, em comparação a outros vertebrados (Chalopin *et al.*, 2015a). A proporção genômica que compreende TEs em peixes, por exemplo, é bastante variável, correspondendo a menos de 10% do genomas de tetraodon e fugu e mais de 50% do genoma de zebrafish (Chalopin *et al.*, 2015a) (Figura 5), e costumam estar presentes em diferentes famílias com tamanhos, localização, abundância e constituições diferentes, (Garrido-Ramos, 2017; Thakur *et al.*, 2021).

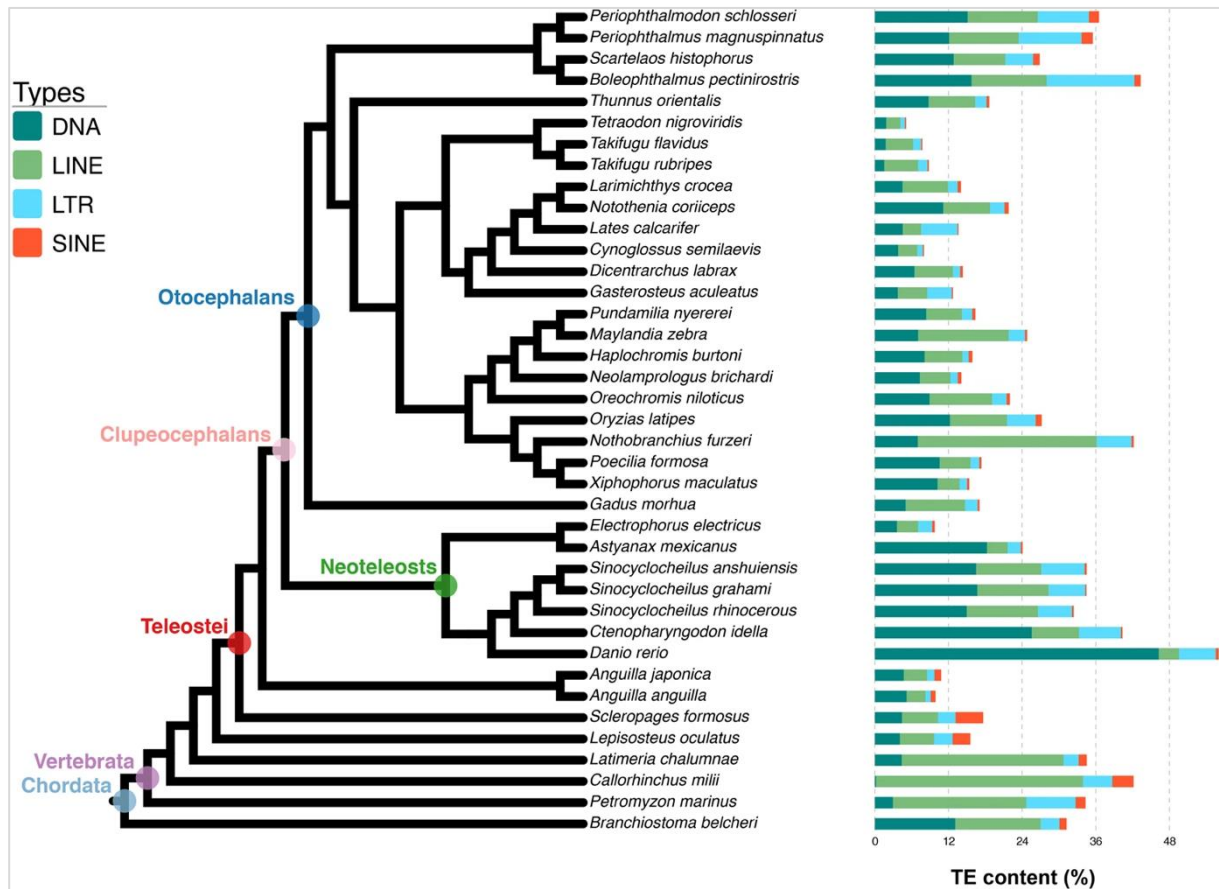


Figura 5. Diversidade de tipos e proporção genômica (%) de elementos transponíveis (transposons de DNA e retrotransposons) em genomas de diferentes espécies de peixes (anfioxo inclusive). Fonte: Shao *et al.* (2019).

Assim, tem-se crescido o interesse na busca, descrição e análise de DNAs repetitivos justamente por sua natureza intrínseca à evolução genômica do grupo, sendo considerados úteis em estudos de evolução cromossômica, evolução de cromossomos sexuais, comparação e caracterização de espécies. O avanço em análises de dados de sequenciamento, atrelado às ferramentas bioinformáticas cada vez mais acessíveis e refinadas, garantiram maior eficiência na detecção destas sequências, incluindo seus padrões de origem, dinâmica e evolução em genomas de espécies não-modelo.

1.3 Os sistemas de cromossomos sexuais e seus conteúdos repetitivos no grupo de peixes *Megaleporinus*

Considerando os dois pontos principais levantados acima para o grupo dos peixes, como a alta variedades de composições genômicas, especialmente de elementos repetitivos, e uma alta diversidade de sistemas de cromossomos sexuais, o foco da presente tese foram os peixes dos gêneros *Megaleporinus* e *Leporinus*, conhecidos popularmente como piaus ou piaparas (Birindelli and Britski, 2013; Eschmeyer and Fong, 2015) (Figura 6). Um dos aspectos mais relevantes desses dois gêneros é a estrutura conservada de $2n = 54$ cromossomos entre eles, com morfologias muito similares dos seus pares cromossômicos, com exceção da presença de um par de cromossomos sexuais heteromórficos altamente diferenciados nas fêmeas de *Megaleporinus* e que estão ausentes em *Leporinus* (Parise-Maltempi *et al.*, 2007; Da Silva *et al.*, 2012; Marreta *et al.*, 2012; Ramirez *et al.*, 2017b) (Figura 6a). Esta heterogametia feminina em *Megaleporinus* apresenta cromossomos W como os maiores do cariótipo, muito diferenciado e com uma alta taxa de heterocromatina e DNA repetitivo especialmente nos braços longos. A ocorrência destes cromossomos sexuais foi inclusive uma das características que levou ao desmembramento das espécies nos dois gêneros, uma vez que todas eram previamente classificadas como *Leporinus* (Galetti Jr and Foresti, 1986; Ramirez *et al.*, 2017b) (Figura 6b).

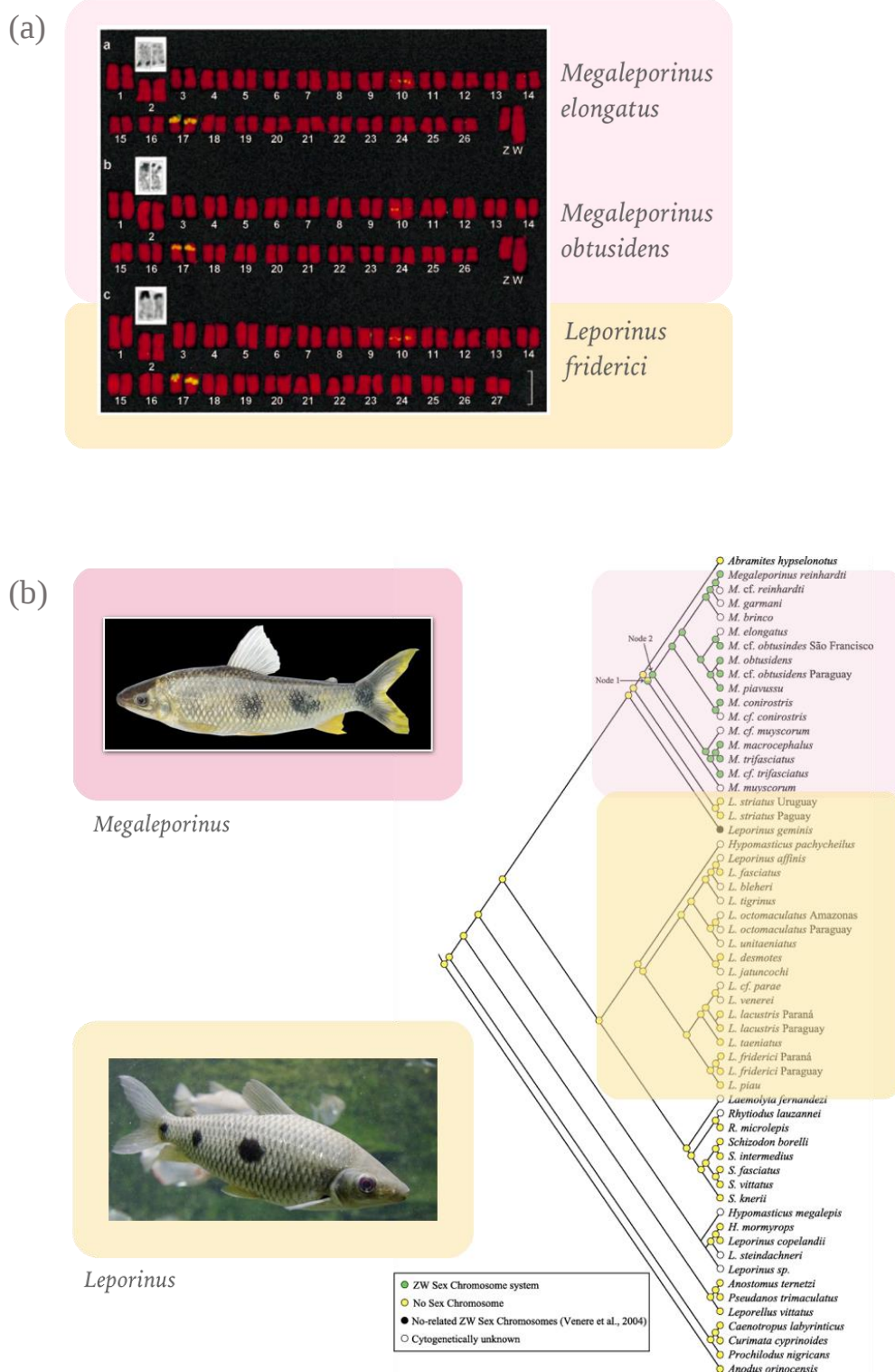


Figura 6. Comparação entre os gêneros *Megaleporinus* e *Leporinus* em especial quanto ao seu cariótipo e cromossomos sexuais apesar da proximidade filogenética. Cariótipos (a) de *M. elongatus*, *M. obtusidens* (fundo vermelho) e *L. friderici* (fundo amarelo). Note a semelhança entre seus conjuntos cromossômicos, com exceção dos pares sexuais ZW em *Megaleporinus* e seus cromossomos W gigantes. Fonte: adaptado de Martins and Galetti (1999) Filogenia dos dois gêneros (b), mostrando sua proximidade filogenética e respectivas ocorrências de sistemas sexuais. Fonte: adaptado de Ramirez *et al.* (2017a).

A espécie *Megaleporinus elongatus* é ainda um caso além, uma vez que (Parise-Maltempi *et al.*, 2007) levantaram a suspeita da existência de um sistema múltiplo de cromossomos sexuais do tipo $Z_1Z_1Z_2Z_2/Z_1W_1Z_2W_2$. Assim, foi sugerido que seus cromossomos sexuais estariam em um outro processo de diferenciação comparado a seus congêneres. Apesar de compartilhar um ancestral comum com o restante do gênero e com *Leporinus* (Ramirez *et al.*, 2017b), *M. elongatus* possui características moleculares distintas na composição de seu cromossomo heteromórfico que levariam à diferenciação de seus sexuais em um sistema múltiplo (Hashimoto *et al.*, 2009; Parise-Maltempi *et al.*, 2013; Crepaldi and Parise-Maltempi, 2020).

A presença dos cromossomos sexuais heteromórficos em *Megaleporinus* e, por consequência, sua ausência em *Leporinus* (Figura 6) tornaram estes grupos ótimos exemplos para estudos da evolução e diferenciação de sistemas de cromossomos sexuais, tidos como relativamente recentes em termos evolutivos (Parise-Maltempi *et al.*, 2013; Ramirez *et al.*, 2017b; Crepaldi and Parise-Maltempi, 2020).

É aceita a hipótese do acúmulo massivo de elementos repetitivos nos cromossomos W como sendo um dos maiores responsáveis pela sua diferenciação em *Megaleporinus* (Parise-Maltempi *et al.*, 2007; Da Silva *et al.*, 2012; Marreta *et al.*, 2012; Dulz *et al.*, 2024). O acúmulo de algumas sequências pontuais e a comparação por sondas de cromossomos totais entre as espécies iniciaram a busca por este conteúdo, inclusive demonstrando diferenças em cada cromossomo W e denotando mais um grau de complexidade no que concerne a formação dos sexuais dentro do gênero (Nakayama *et al.*, 1994; Parise-Maltempi *et al.*, 2007; Hashimoto *et al.*, 2009; Utsunomia *et al.*, 2019; Crepaldi and Parise-Maltempi, 2020; Crepaldi *et al.*, 2021).

Apesar da semelhança morfológica dos cromossomos W de *Megaleporinus* e da origem comum atribuída a estes cromossomos (Figura 6), cada espécie possui um sexual com composição e distribuição repetitiva específica (Marreta *et al.*, 2012; Crepaldi and Parise-Maltempi, 2020; Crepaldi *et al.*, 2021; Dulz *et al.*, 2024). Utilizando ferramentas bioinformáticas e técnicas refinadas de prospecção de sequências repetitivas, foi possível acessar o conteúdo de DNAs satélites (satDNAs) de espécies de *Megaleporinus* maneira mais abrangente, bem como avaliar quais as implicações nos seus sistemas sexuais ao buscar detalhes da composição dos mesmos (Utsunomia *et al.*, 2019; Crepaldi and Parise-Maltempi, 2020; Crepaldi *et al.*, 2021; Dulz *et al.*, 2024).

Assim, os gêneros *Megaleporinus* e *Leporinus* podem trazer importantes contribuições para o entendimento da estrutura genômica e de elementos repetitivos na diferenciação de

sexuais em peixes, e a presente tese de doutorado pretende dar continuidade a trabalhos em nosso laboratório sobre este grupo de peixes e seus cromossomos sexuais. No presente trabalho, investigamos a ocorrência e a distribuição de sequências de DNAs repetitivos, como satDNAs e TEs, em genomas de peixes destes dois gêneros. Também buscamos relacionar estas sequências ao surgimento e diferenciação de sistemas sexuais dentro deste grupo, a fim de entender as características genômicas destes elementos repetitivos que venham a estar relacionadas com sistemas de cromossomos sexuais diferenciados.

4. CONSIDERAÇÕES FINAIS

A presente tese reúne dados relacionados à composição repetitiva genômica entre espécies de peixes próximas com sistemas de cromossomos sexuais distintos no intuito de investigar a influência desta porção repetitiva e sua dinâmica na formação dos cromossomos sexuais entre estas espécies. Os dados geraram dois manuscritos que fornecem informações sobre a composição repetitiva e a evolução genômica em espécies destes peixes neotropicais. Os resultados aqui apresentados evidenciam a riqueza e a diversidade de DNAs repetitivos em *Megaleporinus* e *Leporinus*, destacando seu acúmulo recente nos genomas das três espécies estudadas. Apesar de *Megaleporinus* compartilharem satDNAs e *Megaleporinus* e *Leporinus* apresentarem mobilomas com diversidade de famílias semelhantes, os conteúdos repetitivos exibem dinâmicas específicas para cada espécie, especialmente em relação às famílias mais abundantes. A variabilidade na abundância, com acúmulo diferenciado em cromossomos sexuais (no caso de satDNAs – CAPÍTULO I) e eventos de inserção específicos (para TEs – CAPÍTULO II), evidenciam a organização altamente plástica destas sequências, desenvolvendo caminhos evolutivos independentes apesar da proximidade filogenética entre as espécies.

No contexto específico do cromossomo sexual heteromórfico de *M. elongatus* (CAPÍTULO I), a prevalência de apenas algumas famílias específicas e altamente abundantes na fêmea se mostrou um dos principais impulsionadores do acúmulo no cromossomo sexual heterocromático. Contrariando nossas expectativas, a fêmea não apresentou a maior diversidade de famílias de satDNAs entre os sexos; pelo contrário, o macho também exibiu famílias de satDNA enviesadas para seu sexo. Porém, com cópias muito raras e pouco acumuladas no genoma, os satDNA do macho não se mostraram altamente acumulados como visto na fêmea. Com isso, os principais contribuintes para a alta abundância de satDNAs no cromossomo sexual W₁ e possivelmente sua diferenciação foram a amplificação e a homogeneização das famílias mais abundantes da fêmea, promovendo a formação de grandes arranjos ao longo do cromossomo sexual heteromórfico.

Quanto ao conteúdo de elementos transponíveis (CAPÍTULO II), constatamos que a ocorrência e diversidade de TEs entre as espécies de *Megaleporinus*, com cromossomos sexuais heteromórficos, e *L. friderici* são relativamente semelhantes. São apenas alguns casos específicos de maior incidência de famílias em *Megaleporinus*, no geral, as famílias de TEs mais abundantes em seus genomas. As famílias mais prevalentes, como os transposons de DNA hAT e Tc-Mariners apresentaram dinâmicas espécie-específicas de inserção e acúmulo nas

espécies, com diferenças inclusive entre as duas espécies de *Megaleporinus*, e retrotransposons do tipo LTR se mostraram em abundância especificamente em *M. macrocephalus*. Assim, semelhante ao que constatamos para satDNAs, as maiores diferenças estão na dinâmica de acúmulo de determinadas famílias, e não necessariamente na diversidade de TEs encontrada para cada espécie.

As informações aqui geradas, em conjunto com estudos de genômica de outros vertebrados na literatura e aqueles desenvolvidos em tandem à esta tese, reiteram peculiaridades sobre elementos repetitivos em peixes, especialmente sua variabilidade e impacto na dinâmica de um genoma, além do suporte para a diferenciação de cromossomos sexuais heteromórficos.

Esforços futuros podem ser direcionados em incluir mais espécies de *Megaleporinus* e *Leporinus* expandindo o uso de dados genômicos, a fim de (a) traçar um histórico evolutivo destas sequências para melhor compreender mecanismos evolutivos como a hipótese de biblioteca de satDNAs; (b) integrar informações moleculares com dados de localização cromossômica também para transposons, em especial com foco nos mais proeminentes em fêmeas com cromossomos sexuais heteromórficos; (c) buscar marcadores genéticos de determinação do sexo por meio de outras técnicas, como o uso de sequenciamento RadSeq (*Restriction site associated DNA sequencing*), já atualmente utilizado para busca de marcadores sexuais em espécies não-modelo especialmente de peixes e anfíbios.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AHMAD, S. F.; JEHangIR, M.; SRIKULNATH, K.; MARTINS, C. Fish genomics and its impact on fundamental and applied research of vertebrate biology. **Reviews in Fish Biology and Fisheries**, 2021.
- ALMOJIL, D.; BOURGEOIS, Y.; FALIS, M.; HARIYANI, I.; WILCOX, J.; BOISSINOT, S. The Structural, Functional and Evolutionary Impact of Transposable Elements in Eukaryotes. **Genes**, v. 12, n. 6, 2021.
- ARKHIPOVA, I.; MESELSON, M. Deleterious transposable elements and the extinction of asexuals. **Bioessays**, v. 27, n. 1, p. 76-85, 2005.
- BACHTROG, D. A dynamic view of sex chromosome evolution. **Current opinion in genetics & development**, v. 16, n. 6, p. 578-585, 2006.
- BACHTROG, D.; KIRKPATRICK, M.; MANK, J. E.; MCDANIEL, S. F.; PIRES, J. C.; RICE, W.; VALENZUELA, N. Are all sex chromosomes created equal? **Trends in Genetics**, v. 27, n. 9, p. 350-357, 2011.
- BACHTROG, D.; MANK, J. E.; PEICHEL, C. L.; KIRKPATRICK, M.; OTTO, S. P.; ASHMAN, T.-L.; HAHN, M. W.; KITANO, J.; MAYROSE, I.; MING, R.; PERRIN, N.; ROSS, L.; VALENZUELA, N.; VAMOSI, J. C.; THE TREE OF SEX, C. Sex Determination: Why So Many Ways of Doing It? **PLOS Biology**, v. 12, n. 7, p. e1001899, 2014.
- BELL, E. A.; BUTLER, C. L.; OLIVEIRA, C.; MARBURGER, S.; YANT, L.; TAYLOR, M. I. Transposable element annotation in non-model species: The benefits of species-specific repeat libraries using semi-automated EDTA and DeepTE de novo pipelines. **Molecular Ecology Resources**, v. 22, n. 2, p. 823-833, 2022.
- BELYAYEV, A. Bursts of transposable elements as an evolutionary driving force. **Journal of evolutionary biology**, v. 27, n. 12, p. 2573-2584, 2014.
- BERGERO, R.; CHARLESWORTH, D. The evolution of restricted recombination in sex chromosomes. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 24, n. 2, p. 94-102, 2009.
- BIÉMONT, C.; VIEIRA, C. Junk DNA as an evolutionary force. **Nature**, v. 443, n. 7111, p. 521-524, 2006.
- BIRINDELLI, J. L. O.; BRITSKI, H. A. Two new species of *Leporinus* (Characiformes: Anostomidae) from the Brazilian Amazon, and redescription of *Leporinus striatus* Kner 1858. **Journal of Fish Biology**, v. 83, n. 5, p. 1128-1160, 2013.
- 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. Origin of the X1X1X2X2/X1X2Y sex chromosome system of *Harttia punctata* (Siluriformes, Loricariidae) inferred from chromosome painting and FISH with ribosomal DNA markers. **Genetica**, v. 142, n. 2, p. 119-126, 2014.
- BOURQUE, G.; BURNS, K. H.; GEHRING, M.; GORBUNOVA, V.; SELUANOV, A.; HAMMELL, M.; IMBEAULT, M.; IZSVÁK, Z.; LEVIN, H. L.; MACFARLAN, T. S.; MAGER, D. L.; FESCHOTTE, C. Ten things you should know about transposable elements. **Genome Biology**, v. 19, n. 1, p. 199, 2018.
- BUENO, V.; MORESCO, R. M.; KONERAT, J. T.; MOREIRA-FILHO, O.; MARGARIDO, V. P. Instability of Multiple Sex Chromosomes Systems in Fish: The Case of *Erythrinus erythrinus* (Bloch & Schneider, 1801) (Characiformes, Erythrinidae). **Zebrafish**, v. 13, n. 1, p. 26-32, 2015.
- CAMACHO; CABRERO, J.; LOPEZ-LEON, M. D.; MARTIN-PECINA, M.; PERFECTTI, F.; GARRIDO-RAMOS, M. A.; RUIZ-RUANO, F. J. On the contingent nature of satellite DNA evolution. **bioRxiv**, 2021a.
- CAMACHO; RUIZ-RUANO, F. J.; LÓPEZ-LEÓN, M. D.; CABRERO, J. Satellite DNA Is an Inseparable Fellow Traveler of B Chromosomes. **Progress in molecular and subcellular biology**, v. 60, p. 85-102, 2021b.
- CARDUCCI, F.; BARUCCA, M.; CANAPA, A.; BISCOTTI, M. A. Rex retroelements and teleost genomes: an overview. **International journal of molecular sciences**, v. 19, n. 11, p. 3653, 2018.

CARDUCCI, F.; BARUCCA, M.; CANAPA, A.; CAROTTI, E.; BISCOTTI, M. A. Mobile Elements in Ray-Finned Fish Genomes. **Life**, v. 10, n. 10, p. 221, 2020.

CARDUCCI, F.; BISCOTTI, M. A.; BARUCCA, M.; CANAPA, A. Transposable elements in vertebrates: species evolution and environmental adaptation. **The European Zoological Journal**, v. 86, n. 1, p. 497-503, 2019.

CAROTTI, E.; CARDUCCI, F.; CANAPA, A.; BARUCCA, M.; GRECO, S.; GERDOL, M.; BISCOTTI, M. A. Transposable Elements and Teleost Migratory Behaviour. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 22, n. 2, 2021.

CHALOPIN, D.; NAVILLE, M.; PLARD, F.; GALIANA, D.; VOLFF, J.-N. Comparative Analysis of Transposable Elements Highlights Mobilome Diversity and Evolution in Vertebrates. **Genome Biology and Evolution**, v. 7, n. 2, p. 567-580, 2015a.

CHALOPIN, D.; VOLFF, J.-N.; GALIANA, D.; ANDERSON, J. L.; SCHARTL, M. Transposable elements and early evolution of sex chromosomes in fish. **Chromosome Research**, v. 23, n. 3, p. 545-560, 2015b.

CHARLESWORTH, B. The evolution of sex chromosomes. **Science**, v. 251, n. 4997, p. 1030, 1991.

CHARLESWORTH, B.; SNIEGOWSKI, P.; STEPHAN, W. The evolutionary dynamics of repetitive DNA in eukaryotes. **Nature**, v. 371, n. 6494, p. 215-220, 1994.

CHARLESWORTH, D. Young sex chromosomes in plants and animals. **New Phytologist**, v. 224, n. 3, p. 1095-1107, 2019.

_____. The timing of genetic degeneration of sex chromosomes. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 376, n. 1832, p. 20200093, 2021a.

_____. When and how do sex-linked regions become sex chromosomes? **Evolution**, v. 75, n. 3, p. 569-581, 2021b.

CHEN, S.; ZHANG, G.; SHAO, C.; HUANG, Q.; LIU, G.; ZHANG, P.; SONG, W.; AN, N.; CHALOPIN, D.; VOLFF, J.-N. Whole-genome sequence of a flatfish provides insights into ZW sex chromosome evolution and adaptation to a benthic lifestyle. **Nature genetics**, v. 46, n. 3, p. 253-260, 2014.

CHEN, S. L.; ZHOU, Q.; SHAO, C. W. Genomic and Epigenetic Aspects of Sex Determination in Half-Smooth Tongue Sole. **Sex Control in Aquaculture**, p. 525-545, 2018.

CIOFFI, M. D. B.; YANO, C. F.; SEMBER, A.; BERTOLLO, L. A. C. Chromosomal Evolution in Lower Vertebrates: Sex Chromosomes in Neotropical Fishes. **Genes**, v. 8, n. 10, p. 258, 2017.

COAN, R. L. B.; MARTINS, C. Landscape of Transposable Elements Focusing on the B Chromosome of the Cichlid Fish *Astatotilapia latifasciata*. **Genes**, v. 9, n. 6, p. 269, 2018.

COLONNA ROMANO, N.; FANTI, L. Transposable Elements: Major Players in Shaping Genomic and Evolutionary Patterns. **Cells**, v. 11, n. 6, p. 1048, 2022.

CREPALDI, C.; MARTÍ, E.; GONÇALVES, É. M.; MARTÍ, D. A.; PARISE-MALTEMPI, P. P. Genomic differences between the sexes in a fish species seen through satellite DNAs. **Frontiers in Genetics**, v. 12, 2021.

CREPALDI, C.; PARISE-MALTEMPI, P. P. Heteromorphic Sex Chromosomes and Their DNA Content in Fish: An Insight through Satellite DNA Accumulation in *Megaleporinus elongatus*. **Cytogenetic and Genome Research**, v. 160, n. 1, p. 38-46, 2020.

DA SILVA, E. L.; DE BORBA, R. S.; PARISE-MALTEMPI, P. P. Chromosome mapping of repetitive sequences in Anostomidae species: implications for genomic and sex chromosome evolution. **Molecular Cytogenetics**, v. 5, n. 1, p. 45, 2012.

DE BARROS, L. C.; PISCOR, D.; PARISE-MALTEMPI, P. P.; FELDBERG, E. Differentiation and Evolution of the W Chromosome in the Fish Species of *Megaleporinus* (Characiformes, Anostomidae). **Sexual Development**, v. 12, n. 4, p. 204-209, 2018.

DE FREITAS, N. L.; AL-RIKABI, A. B.; BERTOLLO, L. A. C.; EZAZ, T.; YANO, C. F.; DE OLIVEIRA, E. A.; HATANAKA, T.; DE BELLO CIOFFI, M. Early stages of XY sex chromosomes differentiation in the fish *Hoplias malabaricus* (Characiformes, Erythrinidae) revealed by DNA repeats accumulation. **Current genomics**, v. 19, n. 3, p. 216-226, 2018.

DE OLIVEIRA, E. A.; SEMBER, A.; BERTOLLO, L. A. C.; YANO, C. F.; EZAZ, T.; MOREIRA-FILHO, O.; HATANAKA, T.; TRIFONOV, V.; LIEHR, T.; AL-RIKABI, A. B. H.; RÁB, P.; PAINS, H.; CIOFFI, M. D. B. Tracking the evolutionary pathway of sex chromosomes among fishes: characterizing the unique XX/XY1Y2 system in *Hoplias malabaricus* (Teleostei, Characiformes). **Chromosoma**, v. 127, n. 1, p. 115-128, 2018.

DECHAUD, C.; VOLFF, J.-N.; SCHARTL, M.; NAVILLE, M. Sex and the TEs: transposable elements in sexual development and function in animals. **Mobile DNA**, v. 10, n. 1, p. 42, 2019.

DESJARDINS, J.; FERNALD, R. Fish sex: why so diverse? **Current opinion in neurobiology**, v. 19, n. 6, p. 648, 2009.

DOS SANTOS, R. Z.; CALEGARI, R. M.; SILVA, D. M. Z. D. A.; RUIZ-RUANO, F. J.; MELO, S.; OLIVEIRA, C.; FORESTI, F.; ULIANO-SILVA, M.; PORTO-FORESTI, F.; UTSUNOMIA, R. A Long-Term Conserved Satellite DNA That Remains Unexpanded in Several Genomes of Characiformes Fish Is Actively Transcribed. **Genome Biology and Evolution**, v. 13, n. 2, 2021.

DOVER, G. A. Molecular drive in multigene families: How biological novelties arise, spread and are assimilated. **Trends in Genetics**, v. 2, p. 159-165, 1986.

DOVER, G. A.; LINARES, A. R.; BOWEN, T.; HANCOCK, J. M. [38] Detection and quantification of concerted evolution and molecular drive. **Methods in enzymology**, v. 224, p. 525-541, 1993.

DRUMMOND, A.; ASHTON, B.; CHEUNG, M.; HELED, J.; KEARSE, M.; MOIR, R.; STONES-HAVAS, S.; THIERER, T.; WILSON, A. Geneious v4. 8. 2009. DOI: <http://www.geneious.com>. Accessed, v. 21, 2015.

DULZ, T. A.; AZAMBUJA, M.; LORSCHIEDER, C. A.; NOLETO, R. B.; MOREIRA-FILHO, O.; NOGAROTO, V.; NASCIMENTO, V. D.; DINIZ, D.; DE MELLO AFFONSO, P. R. A.; VICARI, M. R. Repetitive DNAs and chromosome evolution in *Megaleporinus obtusidens* and *M. reinhardtii* (Characiformes: Anostomidae). **Genetica**, 2024.

DULZ, T. A.; LORSCHIEDER, C. A.; NASCIMENTO, V. D.; NOLETO, R. B.; MOREIRA-FILHO, O.; NOGAROTO, V.; VICARI, M. R. Comparative cytogenetics among *Leporinus friderici* and *Leporellus vittatus* populations (Characiformes, Anostomidae): focus on repetitive DNA elements. **Comparative cytogenetics**, v. 13, n. 2, p. 1, 2019.

EDGAR, R. C. MUSCLE: a multiple sequence alignment method with reduced time and space complexity. **BMC Bioinformatics**, v. 5, n. 1, p. 113, 2004.

ELLEGREN, H. Sex-chromosome evolution: recent progress and the influence of male and female heterogamety. **Nature Reviews Genetics**, v. 12, n. 3, p. 157-166, 2011.

ESCHMEYER, W.; FONG, J. **Catalog of fishes: genera, species, references**. San Francisco: California Academy of Sciences 2015.

ETCHEGARAY, E.; DECHAUD, C.; BARBIER, J.; NAVILLE, M.; VOLFF, J.-N. Diversity of Harbinger-like Transposons in Teleost Fish Genomes. **Animals**, v. 12, n. 11, p. 1429, 2022.

FERREIRA, D. C.; PORTO-FORESTI, F.; OLIVEIRA, C.; FORESTI, F. Transposable elements as a potential source for understanding the fish genome. **Mobile Genetic Elements**, v. 1, n. 2, p. 112-117, 2011.

FESCHOTTE, C.; PRITHAM, E. J. DNA Transposons and the Evolution of Eukaryotic Genomes. **Annual Review of Genetics**, v. 41, n. 1, p. 331-368, 2007.

FINN, R. D.; CLEMENTS, J.; EDDY, S. R. HMMER web server: interactive sequence similarity searching. **Nucleic Acids Research**, v. 39, n. suppl_2, p. W29-W37, 2011.

FLUTRE, T.; DUPRAT, E.; FEUILLET, C.; QUESNEVILLE, H. Considering Transposable Element Diversification in De Novo Annotation Approaches. **PLOS ONE**, v. 6, n. 1, p. e16526, 2011.

FRY, K.; SALSER, W. Nucleotide sequences of HS- α satellite DNA from kangaroo rat *dipodomys ordii* and characterization of similar sequences in other rodents. **Cell**, v. 12, n. 4, p. 1069-1084, 1977.

FU, L.; NIU, B.; ZHU, Z.; WU, S.; LI, W. CD-HIT: accelerated for clustering the next-generation sequencing data. **Bioinformatics**, v. 28, n. 23, p. 3150-3152, 2012.

FURMAN, B. L.; METZGER, D. C.; DAROLTI, I.; WRIGHT, A. E.; SANDKAM, B. A.; ALMEIDA, P.; SHU, J. J.; MANK, J. E. Sex chromosome evolution: So many exceptions to the rules. **Genome Biology and Evolution**, v. 12, n. 6, p. 750-763, 2020.

GALETTI JR, P.; FORESTI, F. Evolution of the ZZ/ZW system in *Leporinus* (Pisces, Anostomidae). **Cytogenetic and Genome Research**, v. 43, n. 1-2, p. 43-46, 1986.

GAMMERDINGER, W. J.; KOCHER, T. D. Unusual Diversity of Sex Chromosomes in African Cichlid Fishes. **Genes**, v. 9, n. 10, p. 480, 2018.

GAO, B.; SHEN, D.; XUE, S.; CHEN, C.; CUI, H.; SONG, C. The contribution of transposable elements to size variations between four teleost genomes. **Mobile DNA**, v. 7, n. 1, p. 4, 2016.

GARRIDO-RAMOS, M. A. Satellite DNA: An Evolving Topic. **Genes**, v. 8, n. 9, 2017.

GOES, C. A. G.; DOS SANTOS, N.; RODRIGUES, P. H. D. M.; STORNIOLI, J. H. F.; SILVA, A. B. D.; DOS SANTOS, R. Z.; VIDAL, J. A. D.; SILVA, D. M. Z. D. A.; ARTONI, R. F.; FORESTI, F.; HASHIMOTO, D. T.; PORTO-FORESTI, F.; UTSUNOMIA, R. The Satellite DNA Catalogues of Two Serrasalminae (Teleostei, Characiformes): Conservation of General satDNA Features over 30 Million Years. **Genes**, v. 14, n. 1, p. 91, 2023.

GRAVES, J. A. M. Weird Animal Genomes and the Evolution of Vertebrate Sex and Sex Chromosomes. **Annual Review of Genetics**, v. 42, n. 1, p. 565-586, 2008.

HASHIMOTO, D. T.; PARISE-MALTEMPI, P. P.; LAUDICINA, A.; BORTOLOZZI, J.; SENHORINI, J. A.; FORESTI, F.; PORTO-FORESTI, F. Repetitive DNA probe linked to sex chromosomes in hybrids between Neotropical fish *Leporinus macrocephalus* and *Leporinus elongatus* (Characiformes, Anostomidae). **Cytogenetic and Genome Research**, v. 124, n. 2, p. 151-157, 2009.

HAYWARD, A.; GILBERT, C. Transposable elements. **Current Biology**, v. 32, n. 17, p. R904-R909, 2022.

JAGANNATHAN, M.; CUMMINGS, R.; YAMASHITA, Y. M. A conserved function for pericentromeric satellite DNA. **Elife**, v. 7, p. e34122, 2018.

JURKA, J.; KAPITONOV, V. V.; PAVLICEK, A.; KLONOWSKI, P.; KOHANY, O.; WALICHIEWICZ, J. Repbase Update, a database of eukaryotic repetitive elements. **Cytogenetic and Genome Research**, v. 110, n. 1-4, p. 462-467, 2005.

KEJNOVSKY, E.; HOBZA, R.; CERMAK, T.; KUBAT, Z.; VYSKOT, B. The role of repetitive DNA in structure and evolution of sex chromosomes in plants. **Heredity**, v. 102, p. 533, 2009.

KENT, T. V.; UZUNOVIĆ, J.; WRIGHT, S. I. Coevolution between transposable elements and recombination. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 372, n. 1736, p. 20160458, 2017.

KITANO, J.; PEICHEL, C. L. Turnover of sex chromosomes and speciation in fishes. **Environmental Biology of Fishes**, v. 94, n. 3, p. 549-558, 2012.

KOHANY, O.; GENTLES, A. J.; HANKUS, L.; JURKA, J. Annotation, submission and screening of repetitive elements in Repbase: RepbaseSubmitter and Censor. **BMC Bioinformatics**, v. 7, n. 1, p. 474, 2006.

KRATOCHVÍL, L.; STÖCK, M.; ROVATSOS, M.; BULLEJOS, M.; HERPIN, A.; JEFFRIES, D. L.; PEICHEL, C. L.; PERRIN, N.; VALENZUELA, N.; POKORNÁ, M. J. Expanding the classical paradigm: what we have learnt from vertebrates about sex chromosome evolution. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, v. 376, n. 1833, p. 20200097, 2021.

LEHMANN, R.; KOVAŘÍK, A.; OCALEWICZ, K.; KIRTIKLIS, L.; ZUCCOLO, A.; TEGNER, J. N.; WANZENBÖCK, J.; BERNATCHEZ, L.; LAMATSCH, D. K.; SYMONOVÁ, R. DNA Transposon Expansion is Associated with Genome Size Increase in Mudminnows. **Genome Biology and Evolution**, v. 13, n. 10, p. evab228, 2021.

LI, S.-F.; GUO, Y.-J.; LI, J.-R.; ZHANG, D.-X.; WANG, B.-X.; LI, N.; DENG, C.-L.; GAO, W.-J. The landscape of transposable elements and satellite DNAs in the genome of a dioecious plant spinach (*Spinacia oleracea* L.). **Mobile DNA**, v. 10, n. 1, p. 3, 2019.

LIAO, X.; ZHU, W.; ZHOU, J.; LI, H.; XU, X.; ZHANG, B.; GAO, X. Repetitive DNA sequence detection and its role in the human genome. **Communications Biology**, v. 6, n. 1, p. 954, 2023.

LORITE, P.; CARRILLO, J. A.; TINAUT, A.; PALOMEQUE, T. Evolutionary dynamics of satellite DNA in species of the Genus *Formica* (Hymenoptera, Formicidae). **Gene**, v. 332, p. 159-168, 2004.

LORITE, P.; MUÑOZ-LÓPEZ, M.; CARRILLO, J. A.; SANLLORENTE, O.; VELA, J.; MORA, P.; TINAUT, A.; TORRES, M. I.; PALOMEQUE, T. Concerted evolution, a slow process for ant satellite DNA: study of the satellite DNA in the *Aphaenogaster* genus (Hymenoptera, Formicidae). **Organisms Diversity & Evolution**, v. 17, n. 3, p. 595-606, 2017.

MAKAŁOWSKI, W. Genomic scrap yard: how genomes utilize all that junk. **Gene**, v. 259, n. 1, p. 61-67, 2000.

MAKAŁOWSKI, W.; GOTEA, V.; PANDE, A.; MAKALOWSKA, I. Transposable Elements: Classification, Identification, and Their Use As a Tool For Comparative Genomics. In: ANISIMOVA, M. (Ed.). **Evolutionary Genomics: Statistical and Computational Methods**. New York, NY: Springer New York, 2019. p.177-207. ISBN 978-1-4939-9074-0.

MANK, J. E.; AVISE, J. C. Evolutionary Diversity and Turn-Over of Sex Determination in Teleost Fishes. **Sexual Development**, v. 3, n. 2-3, p. 60-67, 2009.

MANK, J. E.; PROMISLOW, D. E.; AVISE, J. C. Evolution of alternative sex-determining mechanisms in teleost fishes. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 87, n. 1, p. 83-93, 2006.

MARRETA, M. E.; FALDONI, F. L. C.; PARISE-MALTEMPI, P. P. Cytogenetic mapping of the W chromosome in the genus *Leporinus* (Teleostei, Anostomidae) using a highly repetitive DNA sequence. **Journal of Fish Biology**, v. 80, n. 3, p. 630-637, 2012.

MARTINS, C.; GALETTI, P. M. Chromosomal Localization of 5S rDNA Genes in *Leporinus* Fish (Anostomidae, Characiformes). **Chromosome Research**, v. 7, n. 5, p. 363-367, 1999.

MÉROT, C.; OOMEN, R. A.; TIGANO, A.; WELLENREUTHER, M. A Roadmap for Understanding the Evolutionary Significance of Structural Genomic Variation. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 35, n. 7, p. 561-572, 2020.

MEŠTROVIĆ, N.; CASTAGNONE-SERENO, P.; PLOHL, M. Interplay of Selective Pressure and Stochastic Events Directs Evolution of the MEL172 Satellite DNA Library in Root-Knot Nematodes. **Molecular Biology and Evolution**, v. 23, n. 12, p. 2316-2325, 2006.

MEŠTROVIĆ, N.; MRAVINAC, B.; PAVLEK, M.; VOJVODA-ZELJKO, T.; ŠATOVIĆ, E.; PLOHL, M. Structural and functional liaisons between transposable elements and satellite DNAs. **Chromosome research**, v. 23, n. 3, p. 583-596, 2015.

MISTRY, J.; CHUGURANSKY, S.; WILLIAMS, L.; QURESHI, M.; SALAZAR, G. A.; SONNHAMMER, E. L.; TOSATTO, S. C.; PALADIN, L.; RAJ, S.; RICHARDSON, L. J. Pfam: The protein families database in 2021. **Nucleic acids research**, v. 49, n. D1, p. D412-D419, 2021.

MYOSHO, T.; TAKEHANA, Y.; HAMAGUCHI, S.; SAKAIZUMI, M. Turnover of sex chromosomes in celebensis group medaka fishes. **G3: Genes, Genomes, Genetics**, v. 5, n. 12, p. 2685-2691, 2015.

NAKAYAMA, I.; FORESTI, F.; TEWARI, R.; SCHARTL, M.; CHOURROUT, D. Sex chromosome polymorphism and heterogametic males revealed by two cloned DNA probes in the ZW/ZZ fish *Leporinus elongatus*. **Chromosoma**, v. 103, n. 1, p. 31-39, 1994.

NOVÁK, P.; NEUMANN, P.; MACAS, J. Global analysis of repetitive DNA from unassembled sequence reads using RepeatExplorer2. **Nature protocols**, v. 15, n. 11, p. 3745-3776, 2020.

NOVÁK, P.; NEUMANN, P.; PECH, J.; STEINHAIŠL, J.; MACAS, J. RepeatExplorer: a Galaxy-based web server for genome-wide characterization of eukaryotic repetitive elements from next-generation sequence reads. **Bioinformatics**, v. 29, n. 6, p. 792-793, 2013.

O'NEILL, K.; BROCKS, D.; HAMMELL, M. G. Mobile genomics: tools and techniques for tackling transposons. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, v. 375, n. 1795, p. 20190345, 2020.

PAÇO, A.; FREITAS, R.; VIEIRA-DA-SILVA, A. Conversion of DNA sequences: From a transposable element to a tandem repeat or to a gene. **Genes**, v. 10, n. 12, p. 1014, 2019.

PALMER, D. H.; ROGERS, T. F.; DEAN, R.; WRIGHT, A. E. How to identify sex chromosomes and their turnover. **Molecular ecology**, 2019.

PARISE-MALTEMPI, P. P.; DA SILVA, E. L.; RENS, W.; DEARDEN, F.; O'BRIEN, P. C.; TRIFONOV, V.; FERGUSON-SMITH, M. A. Comparative analysis of sex chromosomes in *Leporinus* species (Teleostei, Characiformes) using chromosome painting. **BMC Genetics**, v. 14, n. 1, p. 60, 2013.

PARISE-MALTEMPI, P. P.; MARTINS, C.; OLIVEIRA, C.; FORESTI, F. Identification of a new repetitive element in the sex chromosomes of *Leporinus elongatus* (Teleostei: Characiformes: Anostomidae): new insights into the sex chromosomes of *Leporinus*. **Cytogenetic and Genome Research**, v. 116, n. 3, p. 218-223, 2007.

PEZER, Ž.; BRAJKOVIĆ, J.; FELICIELLO, I.; UGARKOVIĆ, Đ. Satellite DNA-mediated effects on genome regulation. In: (Ed.). **Repetitive DNA**: Karger Publishers, v.7, 2012. p.153-169.

PLOHL; MESTROVIC, N.; MRAVINAC, B. Satellite DNA evolution. **Genome Dyn**, v. 7, p. 126-52, 2012a.

PLOHL, M.; LUCHETTI, A.; MESTROVIC, N.; MANTOVANI, B. Satellite DNAs between selfishness and functionality: structure, genomics and evolution of tandem repeats in centromeric (hetero)chromatin. **Gene**, v. 409, n. 1-2, p. 72-82, 2008.

PLOHL, M.; MEŠTROVIĆ, N.; MRAVINAC, B. Satellite DNA Evolution. v. - 7, p. - 152, 2012b.

PLOHL, M.; MEŠTROVIĆ, N.; MRAVINAC, B. Centromere identity from the DNA point of view. **Chromosoma**, v. 123, n. 4, p. 313-325, 2014.

POLTRONIERI, J.; MARQUIONI, V.; BERTOLLO, L. A. C.; KEJNOVSKY, E.; MOLINA, W. F.; LIEHR, T.; CIOFFI, M. B. Comparative Chromosomal Mapping of Microsatellites in *Leporinus* Species (Characiformes, Anostomidae): Unequal Accumulation on the W Chromosomes. **Cytogenetic and Genome Research**, v. 142, n. 1, p. 40-45, 2014.

POTTER, S. C.; LUCIANI, A.; EDDY, S. R.; PARK, Y.; LOPEZ, R.; FINN, R. D. HMMER web server: 2018 update. **Nucleic Acids Research**, v. 46, n. W1, p. W200-W204, 2018.

R CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing**. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing 2021.

RAMIREZ, J. L.; BIRINDELLI, J. L. O.; GALETTI, P. M. A new genus of Anostomidae (Ostariophysi: Characiformes): Diversity, phylogeny and biogeography based on cytogenetic, molecular and morphological data. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 107, p. 308-323, 2017a.

RAMIREZ, J. L.; BIRINDELLI, J. L. O.; GALETTI, P. M., JR. A new genus of Anostomidae (Ostariophysi: Characiformes): Diversity, phylogeny and biogeography based on cytogenetic, molecular and morphological data. **Mol Phylogenet Evol**, v. 107, p. 308-323, 2017b.

RENAUT, S.; BERNATCHEZ, L. Transcriptome-wide signature of hybrid breakdown associated with intrinsic reproductive isolation in lake whitefish species pairs (*Coregonus spp.* Salmonidae). **Heredity**, v. 106, n. 6, p. 1003-1011, 2011.

RODRIGUES, P. H. D. M.; DOS SANTOS, R. Z.; SILVA, D. M. Z. D. A.; GOES, C. A. G.; OLIVEIRA, C.; FORESTI, F.; PORTO-FORESTI, F.; UTSUNOMIA, R. Chromosomal and genomic dynamics of satellite DNAs in Characidae (Characiformes, Teleostei) Species. **Zebrafish**, v. 16, n. 4, p. 408-414, 2019.

RODRÍGUEZ, M. E.; CROSS, I.; ARIAS-PÉREZ, A.; PORTELA-BENS, S.; MERLO, M. A.; LIEHR, T.; REBORDINOS, L. Cytogenomics Unveil Possible Transposable Elements Driving Rearrangements in Chromosomes 2 and 4 of *Solea senegalensis*. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 22, n. 4, p. 1614, 2021.

ROGERS, R. L.; ZHOU, L.; CHU, C.; MÁRQUEZ, R.; CORL, A.; LINDEROTH, T.; FREEBORN, L.; MACMANES, M. D.; XIONG, Z.; ZHENG, J.; GUO, C.; XUN, X.; KRONFORST, M. R.; SUMMERS, K.; WU, Y.; YANG, H.; RICHARDS-ZAWACKI, C. L.; ZHANG, G.; NIELSEN, R. Genomic Takeover by Transposable Elements in the Strawberry Poison Frog. **Molecular Biology and Evolution**, v. 35, n. 12, p. 2913-2927, 2018.

ROSOLEN, L. A. M.; VICARI, M. R.; ALMEIDA, M. C. Accumulation of Transposable Elements in Autosomes and Giant Sex Chromosomes of *Omophoita* (Chrysomelidae: Alticinae). **Cytogenetic and Genome Research**, v. 156, n. 4, p. 215-222, 2018.

RUIZ-RUANO, F. J.; CABRERO, J.; LÓPEZ-LEÓN, M. D.; CAMACHO, J. P. M. Satellite DNA content illuminates the ancestry of a supernumerary (B) chromosome. **Chromosoma**, v. 126, n. 4, p. 487-500, 2017.

RUIZ-RUANO, F. J.; LÓPEZ-LEÓN, M. D.; CABRERO, J.; CAMACHO, J. P. M. High-throughput analysis of the satellitome illuminates satellite DNA evolution. **Scientific Reports**, v. 6, p. 28333, 2016.

ŠATOVIĆ-VUKŠIĆ, E.; PLOHL, M. Satellite DNA - From Localized to Highly Dispersed Genome Components. **Genes**, v. 14, n. 3, p. 742, 2023.

SCHARTL, M.; SCHMID, M.; NANDA, I. Dynamics of vertebrate sex chromosome evolution: from equal size to giants and dwarfs. **Chromosoma**, v. 125, n. 3, p. 553-571, 2016.

SCHEMBERGER, M. O.; BELLAFRONTE, E.; NOGAROTO, V.; ALMEIDA, M. C.; SCHÜHLI, G. S.; ARTONI, R. F.; MOREIRA-FILHO, O.; VICARI, M. R. Differentiation of repetitive DNA sites and sex chromosome systems reveal closely related group in Parodontidae (Actinopterygii: Characiformes). **Genetica**, v. 139, n. 11, p. 1499-1508, 2011.

SCHEMBERGER, M. O.; NASCIMENTO, V. D.; COAN, R.; RAMOS, É.; NOGAROTO, V.; ZIEMNICZAK, K.; VALENTE, G. T.; MOREIRA-FILHO, O.; MARTINS, C.; VICARI, M. R. DNA transposon invasion and microsatellite accumulation guide W chromosome differentiation in a Neotropical fish genome. **Chromosoma**, v. 128, n. 4, p. 547-560, 2019.

SCHMIEDER, R.; EDWARDS, R. Fast Identification and Removal of Sequence Contamination from Genomic and Metagenomic Datasets. **PLOS ONE**, v. 6, n. 3, p. e17288, 2011.

SEMBER, A.; BERTOLLO, L. A. C.; RAB, P.; YANO, C. F.; HATANAKA, T.; DE OLIVEIRA, E. A.; CIOFFI, M. B. Sex Chromosome Evolution and Genomic Divergence in the Fish *Hoplias malabaricus* (Characiformes, Erythrinidae). **Front Genet**, v. 9, p. 71, 2018.

SEMBER, A.; NGUYEN, P.; PEREZ, M. F.; ALTMANOVÁ, M.; RÁB, P.; CIOFFI, M. D. B. Multiple sex chromosomes in teleost fishes from a cytogenetic perspective: state of the art and future challenges. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, v. 376, n. 1833, p. 20200098, 2021.

SERRATO-CAPUCHINA, A.; MATUTE, D. R. The Role of Transposable Elements in Speciation. **Genes**, v. 9, n. 5, p. 254, 2018.

SHAO, F.; HAN, M.; PENG, Z. Evolution and diversity of transposable elements in fish genomes. **Scientific Reports**, v. 9, n. 1, p. 15399, 2019.

SILVA, D. M. Z. D. A.; UTSUNOMIA, R.; RUIZ-RUANO, F. J.; DANIEL, S. N.; PORTO-FORESTI, F.; HASHIMOTO, D. T.; OLIVEIRA, C.; CAMACHO, J. P. M.; FORESTI, F. High-throughput analysis unveils a highly shared satellite DNA library among three species of fish genus *Astyanax*. **Scientific Reports**, v. 7, n. 1, p. 12726, 2017.

SMIT, A.; HUBLEY, R.; GREEN, P. **RepeatMasker Open v. 4.0.6** 2017.

SOTERO-CAIO, C. G.; PLATT, R. N., II; SUH, A.; RAY, D. A. Evolution and Diversity of Transposable Elements in Vertebrate Genomes. **Genome Biology and Evolution**, v. 9, n. 1, p. 161-177, 2017.

SPLENDRE DE BORBA, R.; LOURENÇO DA SILVA, E.; PARISE-MALTEMPI, P. P. Chromosome mapping of retrotransposable elements *Rex1* and *Rex3* in *Leporinus* Spix, 1829 species (Characiformes: Anostomidae) and its relationships among heterochromatic segments and W sex chromosome. **Mobile Genetic Elements**, v. 3, n. 6, p. e27460, 2013.

SRIKULNATH, K.; AHMAD, S. F.; SINGCHAT, W.; PANTHUM, T. Do Ty3/Gypsy Transposable Elements Play Preferential Roles in Sex Chromosome Differentiation? **Life**, v. 12, n. 4, p. 522, 2022.

STORER, J.; HUBLEY, R.; ROSEN, J.; WHEELER, T. J.; SMIT, A. F. The Dfam community resource of transposable element families, sequence models, and genome annotations. **Mobile DNA**, v. 12, n. 1, p. 1-14, 2021.

STORNIOLI, J. H. F.; GOES, C. A. G.; CALEGARI, R. M.; DOS SANTOS, R. Z.; GIGLIO, L. M.; FORESTI, F.; OLIVEIRA, C.; PENITENTE, M.; PORTO-FORESTI, F.; UTSUNOMIA, R. The B Chromosomes of *Prochilodus lineatus* (Teleostei, Characiformes) Are Highly Enriched in Satellite DNAs. **Cells**, v. 10, n. 6, p. 1527, 2021.

SUNTRONPONG, A.; SINGCHAT, W.; KRUASUWAN, W.; PRAKHONGCHEEP, O.; SILLAPAPRAYOON, S.; MUANGMAI, N.; SOMYONG, S.; INDANADA, C.; KRAICHAK, E.; PEYACHOKNAGUL, S. Characterization of centromeric satellite DNAs (MALREP) in the Asian swamp eel (*Monopterus albus*) suggests the possible origin of repeats from transposable elements. **Genomics**, 2020.

THAKUR, J.; PACKIARAJ, J.; HENIKOFF, S. Sequence, Chromatin and Evolution of Satellite DNA. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 22, n. 9, 2021.

UGARKOVIĆ, Đ. **Satellite DNAs in Physiology and Evolution**: Springer 2021.

UGARKOVIĆ, Đ.; PLOHL, M. Variation in satellite DNA profiles—causes and effects. **The EMBO Journal**, v. 21, n. 22, p. 5955, 2002.

UTSUNOMIA, R.; RUIZ-RUANO, F. J.; SILVA, D.; SERRANO, E. A.; ROSA, I. F.; SCUDELER, P. E. S.; HASHIMOTO, D. T.; OLIVEIRA, C.; CAMACHO, J. P. M.; FORESTI, F. A Glimpse into the Satellite DNA Library in Characidae Fish (Teleostei, Characiformes). **Front Genet**, v. 8, p. 103, 2017.

UTSUNOMIA, R.; SILVA, D. M. Z. D. A.; RUIZ-RUANO, F. J.; GOES, C. A. G.; MELO, S.; RAMOS, L. P.; OLIVEIRA, C.; PORTO-FORESTI, F.; FORESTI, F.; HASHIMOTO, D. T. Satellitome landscape analysis of *Megaleporinus macrocephalus* (Teleostei, Anostomidae) reveals intense accumulation of satellite sequences on the heteromorphic sex chromosome. **Scientific Reports**, v. 9, n. 1, p. 5856, 2019.

VALENTE, G. T.; MAZZUCHELLI, J.; FERREIRA, I. A.; POLETO, A. B.; FANTINATTI, B. E. A.; MARTINS, C. Cytogenetic Mapping of the Retroelements *Rex1*, *Rex3* and *Rex6* among Cichlid Fish: New

- Insights on the Chromosomal Distribution of Transposable Elements. **Cytogenetic and Genome Research**, v. 133, n. 1, p. 34-42, 2010.
- VENERE, P. C.; ALVES FERREIRA, I.; MARTINS, C.; MANOEL GALETTI, P. A Novel ZZ/ZW Sex Chromosome System for the Genus *Leporinus* (Pisces, Anostomidae, Characiformes). **Genetica**, v. 121, n. 1, p. 75-80, 2004.
- VICARI, M. R.; NOGAROTO, V.; NOLETO, R. B.; CESTARI, M. M.; CIOFFI, M. B.; ALMEIDA, M. C.; MOREIRA-FILHO, O.; BERTOLLO, L. A. C.; ARTONI, R. F. Satellite DNA and chromosomes in Neotropical fishes: methods, applications and perspectives. **Journal of Fish Biology**, v. 76, n. 5, p. 1094-1116, 2010.
- VOLFF, J. N. Genome evolution and biodiversity in teleost fish. **Heredity**, v. 94, n. 3, p. 280-294, 2005.
- WANG, Y.; WANG, Q.; HUANG, H.; HUANG, W.; CHEN, Y.; MCGARVEY, P. B.; WU, C. H.; ARIGHI, C. N.; CONSORTIUM, U. A crowdsourcing open platform for literature curation in UniProt. **PLoS biology**, v. 19, n. 12, p. e3001464, 2021.
- WICKER, T.; SABOT, F.; HUA-VAN, A.; BENNETZEN, J. L.; CAPY, P.; CHALHOUB, B.; FLAVELL, A.; LEROY, P.; MORGANTE, M.; PANAUD, O.; PAUX, E.; SANMIGUEL, P.; SCHULMAN, A. H. A unified classification system for eukaryotic transposable elements. **Nature Reviews Genetics**, v. 8, n. 12, p. 973-982, 2007.
- WRIGHT, A. E.; DEAN, R.; ZIMMER, F.; MANK, J. E. How to make a sex chromosome. **Nature Communications**, v. 7, p. 12087, 2016.
- YANO; BERTOLLO, L. A. C.; EZAZ, T.; TRIFONOV, V.; SEMBER, A.; LIEHR, T.; CIOFFI, M. B. Highly conserved Z and molecularly diverged W chromosomes in the fish genus *Triporthus* (Characiformes, Triportheidae). **Heredity**, v. 118, p. 276, 2016a.
- YANO, C. F.; BERTOLLO, L. A. C.; LIEHR, T.; TROY, W. P.; CIOFFI, M. D. B. W Chromosome Dynamics in *Triporthus* Species (Characiformes, Triportheidae): An Ongoing Process Narrated by Repetitive Sequences. **Journal of Heredity**, v. 107, n. 4, p. 342-348, 2016b.
- YOSHIDA, K.; MAKINO, T.; YAMAGUCHI, K.; SHIGENOBU, S.; HASEBE, M.; KAWATA, M.; KUME, M.; MORI, S.; PEICHEL, C. L.; TOYODA, A. Sex chromosome turnover contributes to genomic divergence between incipient stickleback species. **PLoS genetics**, v. 10, n. 3, p. e1004223, 2014.
- YUAN, Z.; LIU, S.; ZHOU, T.; TIAN, C.; BAO, L.; DUNHAM, R.; LIU, Z. Comparative genome analysis of 52 fish species suggests differential associations of repetitive elements with their living aquatic environments. **BMC Genomics**, v. 19, n. 1, p. 141, 2018.