

RESSALVA

Atendendo solicitação da autora, o texto completo desta dissertação será disponibilizado somente a partir de **04/05/2024**.

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

**UM PASSO A FRENTE NO CONHECIMENTO DO
GENOMA DA MOSCA PRAGA DROSOPHILA SUZUKII: IDENTIFICAÇÃO DE NOVO E
CITOGENÔMICA COMPARATIVA DE DNAs SATÉLITES EM DROSOPHILA SUZUKII**

RHAVENNA THAIS ALVES GOMES DA SILVA

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

**UM PASSO A FRENTE NO CONHECIMENTO DO
GENOMA DA MOSCA PRAGA DROSOPHILA SUZUKII: IDENTIFICAÇÃO DE NOVO E
CITOGENÔMICA COMPARATIVA DE DNAs SATÉLITES EM DROSOPHILA SUZUKII**

RHAVENNA THAIS ALVES GOMES DA SILVA

Orientador: Prof. Dr. Diogo Cavalcanti Cabral de Mello

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

S586p

Silva, Rhavenna Thais Alves Gomes da

Um passo a frente no conhecimento do genoma da mosca praga
Drosophila suzukii : Identificação de novo e citogenômica
comparativa de DNAs satélites em *Drosophila suzukii* / Rhavenna
Thais Alves Gomes da Silva. -- Rio Claro, 2022

63 p. : tabs., fotos

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp),
Instituto de Biociências, Rio Claro

Orientador: Diogo Cavalcanti Cabral de Mello

1. Citogenética Animal. 2. DNA repetitivo. 3. FISH. 4. Espécie
praga. I. Título.

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

Essa ficha não pode ser modificada.


CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA DISSERTAÇÃO: UM PASSO A FRENTE NO CONHECIMENTO DO GENOMA DA MOSCA PRAGA DROSOPHILA SUZUKII (DROSHOPHILIDAE) PELA ANÁLISE CITOGENÔMICA DE REPETIÇÕES EM TANDEM

AUTORA: RHAVENNA THAIS ALVES GOMES DA SILVA

ORIENTADOR: DIOGO CAVALCANTI CABRAL DE MELLO

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Mestra em Ciências Biológicas, área: Diversidade Biológica e Biologia Ambiental pela Comissão Examinadora:



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

Diogo Cavalcanti Cabral de Mello:05961889432
32

Assinado de forma digital por Diogo Cavalcanti Cabral de Mello:05961889432
Dados: 2022.12.19 13:32:25 +01'00'

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

Prof. Dr. LEONARDO GOMES DE LIMA (Participação Virtual)
Stowers Institute for Medical Research

Rio Claro, 04 de outubro de 2022

Título alterado para: "UM PASSO A FRENTE NO CONHECIMENTO DO GENOMA DA MOSCA PRAGA DROSOPHILA SUZUKII: Identificação de novo e citogenômica comparativa de DNAs satélites em Drosophila suzuki"

Dedico este trabalho a todos que
jamais deixaram de acreditar em
mim, especialmente minha família.

AGRADECIMENTOS

Agradeço à minha família por todo apoio na minha decisão de fazer o mestrado em outro estado, sei que não foi fácil, principalmente pra minha mãe e irmã. Ainda assim, sempre me incentivaram e continuam me incentivando a seguir meus sonhos, especialmente os relacionados a minha profissão. Obrigada por tudo, essa é mais uma conquista nossa.

Agradeço ao meu orientador Prof. Dr. Diogo, primeiramente por ter me aberto as portas de seu laboratório e por ter me concedido esta possibilidade. Segundamente pela orientação que varia entre o exigente e empático na mesma medida, em perfeito equilíbrio. Obrigada pela recepção e pela orientação que certamente me ajudou e continua ajudando bastante na minha evolução como pesquisadora, mas também, obrigada pelos momentos de descontração fora da Universidade. Obrigada por ser um bom líder, pois em momentos de desespero e perdas você achou alternativas e soluções, demonstrando tranquilidade e por consequência, me tranquilizando. Muito obrigada Diogo.

À Prof^a. Dr^a. Vilma por ter me apresentado ao Prof. Dr. Diogo e por ter sido uma conexão inicial entre mim e ele que me permitiu estar aqui hoje.

Agradeço as meninas do laboratório, Ana Beatriz, Ana Elisa e Vanessa. Primeiramente pelo apoio técnico que contribuiu de alguma forma para o desenvolvimento desse projeto e para evolução do meu conhecimento científico. Nesse ponto gostaria de agradecer mais precisamente a Ana Beatriz que me acompanhou mais de perto no desenvolvimento do projeto, me auxiliou na parte técnica e compartilha comigo os amores e dores de trabalhamos com o mesmo grupo de animal. Segundamente, obrigada pelo acolhimento e pelos momentos compartilhados com todas quer sejam os momentos tomando café e rindo sobre qualquer coisa ou na mesa de um bar comendo batata frita com litrão. Nossa boa convivência ameniza o cansaço do dia-a-dia e sou muito grata por me dá tão bem com vocês, afinal, gambá cheira gambá.

Obrigada ao Emiliano por ter me auxiliado inicialmente na parte de bioinformática.

Agradeço também as pessoas que conheci em Rio Claro e com as quais compartilhei bons momentos e bela risadas, Gerson, Tatiane, Bernardo, Diogo M, Luiz e Roque.

Agradeço à minha amiga Crislaine, uma amizade fruto da graduação, mas que se estende até hoje. Obrigada por compartilhar comigo de todos os momentos do mestrado, tenham sido eles bons ou ruins e pelo apoio em momentos de desespero. Eu daqui e você de lá caminhamos juntas, mesmo em programas, universidades e estados distintos, em busca de nossos objetivos que certamente iremos alcançar.

À minha prima e amiga Nayara por todos os momentos. Obrigada por ter sido meu ponto de conexão com minha vida em Pernambuco. Sua presença constante fez minha saudade ser menor e facilitou muito minha mudança. Obrigada por tudo.

Ao meu amigo Jefferson por sempre ouvir meus desabaços e me fazer sorrir mesmo em momentos de desespero. Os momentos compartilhados com você tornaram algumas situações mais leves devido ao seu humor e piadas, você sabe me entreter como ninguém, muito obrigada.

Ao meu querido Diego por ter compartilhado a vida comigo e nesse tempo ter sido meu maior apoio até mesmo quando nem entendia a dimensão do problema e não sabia o que falar, mas sua presença sempre bastou. Mesmo à distância, você ainda se faz muito presente e todo o apoio que tenho vindo de você me faz continuar e seguir em frente sem olhar pra trás. Obrigada por todo apoio nas minhas decisões, por ouvir meus desabaços, por ser a pessoa com a qual compartilho sonhos, alegrias, tristezas e dramas. Obrigada por se fazer presente em minha vida mesmo a mais 2.500 Km de distância e por ser, na maioria das vezes, a pessoa que mais me tranquiliza.

Agradeço a todos que de alguma forma contribuíram para que eu chegasse ao fim dessa jornada. Foram anos turbulentos e isso não há como negar. Mas felizmente com o apoio das

peessoas mencionadas aqui e também das não citadas, consegui superar as dificuldades encontradas no caminho e chegar ao fim dessa jornada. Muito obrigada a todos!

Agradeço ao Frederico Heckmann e Larine de Paiva Mendonça da ESALQ (USP-PIRACICABA), por nos ter disponibilizado espécimes de *Drosophila suzukii*.

Agradeço ao programa de pós-graduação em Ciências Biológicas (Biologia celular, molecular e microbiologia) e a Universidade Estadual Paulista (UNESP).

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

"E nessa de recalculer a rota (...), é hora de caminhar.
Ainda que as dificuldades do cotidiano nos assolem,
esse danado tem tudo pra ser fantástico!"

Autor desconhecido, 2017

RESUMO

A mosca *Drosophila suzukii* é uma espécie praga com grande importância econômica devido a sua distribuição mundial e ao seu hábito de oviposição que lhe permite atacar uma grande variedade de frutos. No contexto de DNA repetitivo e da contribuição e importância dessas repetições na evolução e compreensão da constituição genômica das espécies, os estudos voltados a essa fração de DNA em *D. suzukii* são escassos e restritos à descrição de alguns elementos transponíveis. Com o objetivo de aumentar as informações sobre a organização cromossômica e genômica de *D. suzukii* com foco na fração do DNA repetido em tandem, caracterizamos os cromossomos de *D. suzukii* através da análise convencional e bandeamentos cromossômicos. Identificamos DNAs satélites (DNAsat) através das ferramentas RepeatExplorer2 e TAREAN com dados de sequenciamento e utilizamos a Hibridização *In Situ* Fluorescente (FISH) para caracterizar a distribuição de sequências repetidas em tandem (microssatélites, DNAs satélites, DNA ribossomal 18S e histona H4). Nossos resultados demonstram uma amplificação de heterocromatina no cromossomo II de *D. suzukii* e revelam uma heterocromatina enriquecida em microssatélites e conteúdo A+T sugerindo que microssatélites podem estar desempenhando um papel na expansão de heterocromatina nessa espécie, exceto no cromossomo Y. Nossos dados utilizando microssatélites e DNAsat demonstram que o cromossomo Y em *D. suzukii* deve ser constituído majoritariamente por sequências derivadas de elementos transponíveis. No total, foram identificados 15 DNAs satélites que representam cerca de 7.27% do genoma da espécie. A análise desses DNAs satélites revelou que outros elementos de DNA repetitivos como as famílias multigênicas e elementos transponíveis estão envolvidos na origem de DNAs satélites em *D. suzukii* e reforçou a conservação de DNAs satélites dentro do gênero *Drosophila*, como o DNAsat 1.688. A distribuição cromossômica de DNAsat, evidenciada por FISH, foi bastante variável tanto na heterocromatina e eucromatina, assim como nas diferentes regiões cromossômicas e no número de cromossomos. Esses dados fornecem a primeira descrição mais detalhada do genoma de *D. suzukii* e demonstram uma evolução genômica bastante heterogênea para essa espécie envolvendo repetições em tandem.

Palavras-chave: DNA satélite. DNA repetitivo. Hibridização *In Situ* Fluorescente. Microssatélite

ABSTRACT

The fly *Drosophila suzukii* is a pest species with great economic importance due to its worldwide distribution and its oviposition habit that allows the attack of a wide variety of fruits. Concerning repetitive DNAs their distribution and importance in the evolution and understanding of the genomic constitution of species, studies focused on this DNA fraction in *D. suzukii* are scarce and restricted to the description of some transposable elements. Here, we aimed to increase information about the chromosomal and genomic organization of *D. suzukii*, focused on DNA repeated in tandem, we characterized the chromosomes through conventional analysis and chromosomal banding. We identified satellite DNAs (satDNA) through the RepeatExplorer2 and TAREN tools using sequencing data, and we used Fluorescence *In Situ* Hybridization (FISH) to characterize the distribution of tandem repeated sequences (microsatellites, satellite DNAs, 18S ribosomal DNA, and H4 histone). Our results demonstrate an amplification of heterochromatin on chromosome II of *D. suzukii* and reveals a heterochromatin enriched in microsatellites and A+T content, suggesting that microsatellites may be playing a role in the expansion of heterochromatin in this species, except for the Y chromosome. Our data using microsatellites and satDNA indicate that the Y chromosome in *D. suzukii* must consist mostly of sequences derived from transposable elements. This study identified 15 satellites which represent about 7.27% of the species genome. Satellites analysis revealed that other repetitive DNA elements such as multigene families and transposable elements are involved in the origin of satellites in *D. suzukii* and reinforced the conservation of satellite DNAs within the *Drosophila* genus, such as satDNA 1688. The chromosomal distribution of DNAsat, evidenced by FISH was quite variable both in heterochromatin and euchromatin, as well as in the different chromosomal regions and in the number of chromosomes. These data provide the first more detailed description of the *D. suzukii* genome and demonstrate a very heterogeneous genomic evolution for this species concerning tandem repeats.

Key-words: Satellite DNA. Repetitive DNA. Fluorescent *In Situ* Hybridization. Microsatellite

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	11
1.1 CONSIDERAÇÕES GERAIS SOBRE DNA REPETITIVO	11
1.2 DNA SATÉLITE	12
1.2.1 Origem de DNAs satélites	14
1.2.2 A hipótese da biblioteca	15
1.2.3 Evolução em concerto	15
1.2.4 Satélites funcionais	16
1.2.5 DNAsat no gênero <i>Drosophila</i>	17
1.3 DROSOPHILA SUZUKII	19
1.3.1 <i>Drosophila suzukii</i> uma espécie invasora praga	20
1.3.2 Informações citogenéticas e genômicas de <i>Drosophila suzukii</i>	23
2. OBJETIVOS	25
2.1 OBJETIVO GERAL	25
2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	25
3. MATERIAL E MÉTODOS	26
3.1 MATERIAL BIOLÓGICO E PREPARAÇÃO CROMOSSÔMICA	26
3.2 COLORAÇÃO CONVENCIONAL E BANDEAMENTOS CROMOSSÔMICOS	26
3.3 EXTRAÇÃO E SEQUENCIAMENTO DE DNA GENÔMICO	27
3.4 IDENTIFICAÇÃO COMPUTACIONAL DE DNA SATÉLITE	27
3.5 CONSTRUÇÃO DE SONDAS FLUORESCENTES	28
3.6 HIBRIDIZAÇÃO <i>IN SITU</i> FLUORESCENTE (FISH)	29
4. RESULTADOS	30
4.1 DESCRIÇÃO CROMOSSÔMICA DE <i>Drosophila suzukii</i>	30
4.2 MAPEAMENTO MICROSSATÉLITES	31
4.3 CARACTERIZAÇÃO COMPUTACIONAL E CROMOSSÔMICA DE DNA SATELITE	33
5. DISCUSSÃO	38
5.1 OS CROMOSSOMOS DE <i>D. suzukii</i> SÃO CARACTERIZADOS PELA EXTENSA QUANTIDADE DE HETEROCROMATINA DE COMPLEXA COMPOSIÇÃO	38
5.2 A BAIXA INFLUÊNCIA DOS DNAsat NA EXPANSÃO DO GENOMA DE <i>D.</i> <i>suzukii</i> E A HOMOLOGIA COM OUTROS ELEMENTOS REPETITIVOS	43
6. CONSIDERAÇÕES FINAIS	49
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICA	50
8. MATERIAL SUPLEMENTAR	60

1. INTRODUÇÃO

1.1 CONSIDERAÇÕES GERAIS SOBRE DNA REPETITIVO

A maior parte dos genomas de eucariotos é constituído por DNA repetitivo, entretanto, embora esta fração seja muito representativa, suas funções e padrões evolutivos não são completamente compreendidos, sendo a maioria das vezes os estudos meramente descritivos da presença dessas repetições. Algumas funções já foram relacionadas aos DNAs repetitivos como seu papel na estabilidade cromossômica, formação da heterocromatina, segregação cromossômica e regulação de genes (BISCOTTI; OLMO; HESLOP-HARRISON, 2015; LOWER *et al.*, 2019). Destaca-se também, a consequência do ponto de vista evolutivo que esta fração do genoma pode ter, evitando processos de hibridização, mesmo em espécies próximas, pela diferença na composição dos DNAs repetitivos (JAGANNATHAN; YAMASHITA, 2021). Estas sequências repetitivas quando localizadas nos cromossomos com aplicação da Hibridização *In Situ* Fluorescente (FISH), mostram sua distribuição e evolução, auxiliando na compreensão da estrutura, organização e evolução dos genomas. Do ponto de vista de análise restrita aos dados de sequenciamento genômico, o entendimento da organização e montagem destas repetições é muito desafiador por razões técnicas, portanto, tornam-se negligenciadas na maioria dos genomas montados atualmente. Sendo assim, o uso das ferramentas cromossômicas aliadas aos dados genômicos têm se mostrado eficazes no fechamento desta lacuna, permitindo melhor entendimento da organização dos DNAs repetitivos nos genomas eucariotos (MARTINS *et al.*, 2011; BISCOTTI; OLMO; HESLOP-HARRISON, 2015; LOWER *et al.*, 2019).

Existem diferentes classes de DNA repetitivo, e essas repetições estão organizadas em:

- 1) sequências majoritariamente dispersas, como os elementos transponíveis (TEs); e 2) sequências repetidas em tandem, como o microssatélite, minissatélite, DNA satélite (DNAsat)

e as famílias multigênicas: por exemplo, os genes que codificam o DNA ribossomal (DNAr) e genes para histonas (MARTINS *et al.*, 2011).

Os elementos transponíveis se diferenciam entre si pela sua capacidade de locomoção no genoma. Os TEs são classificados de acordo com seu mecanismo de inserção no genoma em transposons, que se movem e amplificam a partir de moléculas de DNA e retrotransposons que se movimentam utilizando um intermediário de RNA, via transcrição reversa (CHARLESWORTH; SNIEGOWSKI; WOLFGANG, 1994; BISCOTTI; OLMO; HESLOP-HARRISON, 2015; PAÇO; FREITAS; VIEIRA-DA-SILVA, 2019).

Os genes que codificam o DNAr possuem uma estrutura bastante conservada que consiste em duas famílias multigênicas: o DNAr 45S e 5S. O DNAr 45S está organizado em: 5,8S, 18S, e 26/28S, cada unidade de repetição contém uma sequência de codificação para cada um desses RNAr, juntamente com as regiões espaçadoras transcritas internas (ITS) e externas (ETS) e um espaçador intergênico (IGS). O 5S é a menor classe do DNA ribossômico, é composto por uma unidade conservada, separadas por espaçadores não transcritos que podem variar em tamanho (NTS). As unidades DNAr 45S e 5S podem estar em um único ou múltiplos sítios dentro do genoma (APPELS *et al.*, 1980; SUMNER, 2003; CABRERO; CAMACHO, 2008; MARTINS *et al.*, 2011).

Os genes codificadores para histonas (H1, H2A, H2B, H3 e H4) também estão organizados em clusters arranjados em tandem, intercalados uns com os outros com sequências espaçadoras não codificantes, porém algumas espécies podem apresentar alguns desses genes espaçados pelo genoma (SUMNER, 2003; NEI; ROONEY, 2005).

1.2 DNA SATÉLITE

A heterocromatina é um constituinte fundamental dos genomas eucariotos, envolvida em funções que auxiliam na manutenção da estabilidade genômica, como seu papel no processo

6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este trabalho fornece a primeira descrição cromossômica detalhada da espécie praga *Drosophila suzukii* com ênfase nos elementos repetitivos em tandem. A distribuição de heterocromatina sugere que eventos de amplificação parecem ter atuado eficientemente nesse genoma. A distribuição cromossômica de microssatélites e DNAs satélites difere entre os cromossomos, entre os autossomos, entre os sexuais e entre os autossomos e sexuais. No geral, esse conjunto de dados demonstra uma diversificação deste genoma que pode desempenhar um papel fundamental na evolução cromossômica da espécie e talvez em seu processo adaptativo.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICA

- AHMED, M.; LIANG, P. Transposable elements are a significant contributor to tandem repeats in the human genome. **Comparative and Functional Genomics**. V. 2012:947089. 2012
- ALMEIDA, C.; FONSÊCA, A.; DOS SANTOS, K. G.; MOSIOLEK, M.; PEDROSA HARAND, A. Contrasting evolution of a satellite DNA and its ancestral IGS rDNA in *Phaseolus* (Fabaceae). **Genome**. V. 55: 683-689. 2012
- ANDREAZZA, F. et al. *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) Arrives at Minas Gerais State, a Main Strawberry Production Region in Brazil. **Florida Entomological Society**. V. 99(4): 796-798. 2016
- ANUÁRIO BRASILEIRO DE HORTI&FRUTI. 2021. Anuário Brasileiro de Horti&Fruti 2021. Disponível em: https://www.editoragazeta.com.br/sitewp/wpcontent/uploads/2021/04/HORTIFRUTI_2021.pdf acessado em: 26/04/2022
- APPELS, R. et al. Molecular and chromosomal organization of DNA sequences coding for the ribosomal RNA's in cereals. **Chromosoma**. V. 78: 293-31. 1980
- ASPLEN, M. K. et al. Invasion biology of spotted wing *Drosophila* (*Drosophila suzukii*): a global perspective and future priorities. **Journal of Pest Science**. V. 88: 469-494. 2015
- BARBASH, D.A.; YANG, HSIAO-PEI. Abundant and species-specific DINE-1 transposable elements in 12 *Drosophila* genomes. **Genome Biology**. V. 9(2): R39. 2008
- BAYES, J.J.; MALIK, H.S. Altered heterochromatin binding by a hybrid sterility protein in *Drosophila* sibling species. **Science**. V. 326: 1538-1541. 2009
- BELLAMY, D. E.; SISTERTON, M. S; WALSE, S. S. Quantifying Host Potentials: Indexing Postharvest Fresh Fruits for Spotted Wing *Drosophila*, *Drosophila suzukii*. **Plos One**. V.8: 4. 2013
- BELYAYEV, A. et al. Transposons and satellite DNA: on the origin of the major satellite DNA family in the *Chenopodium* genome. **Mobile**. V.11: 20. 2020

- BENNETT, P. Demystified Microsatellites. **Molecular Pathology**. V. 53:177-183. 2000
- BISCOTTI, M. A; OLMO, E; HESLOP-HARRISON, J. S. Repetitive DNA in eukaryotic genomes. **Chromosome Research**. V. 23: 415-420. 2015
- BITNER-MATHÉ, B. C; VICTORINO, J; FARIA, F. S. *Drosophila suzukii* has been found in tropical Atlantic Rainforest in southeastern Brazil. **Drosophila Information Service**. V. 97. 2014
- BOSCO, G.; CAMPBELL, P.; LEIVA-NETO, J.T.; MARKOW, T.A. Analysis of *Drosophila* species genome size and satellite DNA content reveals significant differences among strains as well as between species. **Genetics**. V. 177(3):1277-1290. 2007
- BRACEWELL, R. et al. Dynamic turnover of centromeres drives karyotype evolution in *Drosophila*. **eLife**. 8:e49002. 2019
- BRIANTI, M. T. et al. Comparative Analysis of the Chromosomal Positions of rDNA Genes in Species of the tripunctata Radiation of *Drosophila*. **Cytogenetic and Genome Research**. V.125: 149-157. 2009
- CABRAL-DE-MELLO, D.C., MAREC, F. Universal fluorescence in situ hybridization (FISH) protocol for mapping repetitive DNAs in insects and other arthropods. **Mol Genet Genomics** 296, 513–526 2021
- CABRERO, J.; CAMACHO, J. P. M. Location and expression of ribosomal RNA genes in grasshoppers: Abundance of silent and cryptic loci. **Chromosome Research**. V. 16(4): 595-607. 2008
- CAMACHO, J. P. et al. On the contingent nature of satellite DNA evolution. **bioRxiv**. p. 2021.2007.2001.450629, 2021
- CHARLESWORTH, B; SNIEGOWSKI, P. WOLFGANG, S. The Evolution dynamics of repetitive DNA in eukaryotes. **Nature**. V. 371. 1994
- CHIU, J. C. et al. Genome of *Drosophila suzukii*, the Spotted Wing *Drosophila*. **Genes Genomes Genetics**. V. 3. 201. 2013

DENG, Q.; ZENG, Q.; QIAN, Y.; LI, C.; YANG, Y. Research on the karyotype and evolution of *Drosophila melanogaster* species group. **J Genet Genomics**. V. 34:196–2132007. 2007

DEPRÁ, M. et al. The first records of the invasive pest *Drosophila suzukii* in the South American continent. **Journal of Pest Science**. V. 87:379-383. 2014

DIAS, G.B. et al. Helitrons shaping the genomic architecture of *Drosophila*: Enrichment of DINE-TR1 in α - and β -heterochromatin, satellite DNA emergence, and piRNA expression. **Chromosome Res**. V. 23, 597-613. 2015

DOVER, G. Molecular drive. **Trends in Genetics**. V. 18, 587-589. 2002

DOVER, G. Molecular drive: A cohesive mode of species evolution. **Nature**. V. 299, 111-117. 1982

DROSOPOULOU, E. et al. The chromosomes of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae): detailed photographic polytene chromosomal maps and in situ hybridization data. **Molecular Genetics and Genomics**. V. 294:1535-1546. 2019

DRUMMOND, A. et al. (2009) Geneious v4.8. Available from: <http://geneious.com>
European and Mediterranean Plant Protection Organization (EPPO). Disponível em: <
<https://gd.eppo.int/reporting/article-6457> > Acesso em: 21/10/2020

FACHINELLO, J. C. et al. Situation and perspectives of temperate fruit crops in Brazil. **Revista Brasileira de Fruticultura**. V. Especial: 109-120. 2011

FERREE P. M; PRASAD, S. How can satellite DNA divergence cause reproductive isolation? Let us count the chromosomal ways. **Genet Res Int**. 2012;2012:430136. doi: 10.1155/2012/430136

FERRONATO, P. et al. A Phylogeographic Approach to the *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) Invasion in Brazil. **Journal of Economic Entomology**. V. 12: 425- 433. 2019

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(4):1069–1084. 1977

- GALL, E.H.C.; Polan, M.L Repetitive DNA sequences in *Drosophila*. **Cromossoma**. V. 33: 319-344. 1971
- GARCIA, R.N.; BASSO DA SILVA, L.; VALENTE, V.L.S. Banding techniques for *Drosophila willistoni* mitotic chromosomes. **Dros. Inf. Serv.** V.83: 191-194. 2000
- GARRIDO-RAMOS, M.A. Satellite DNA in Plants: More than Just Rubbish. **Cytogenetic and Genome Research**. V. 146:153–170. 2015
- GARRIDO-RAMOS, M.A. Satellite DNA: An Evolving Topic. **Genes**. V. 8: 230. 2017
- GEISLER, F.C.S. et al. Primeiro Registro de *Drosophila suzukii* (Matsumura, 1931) (Diptera: Drosophilidae) para o estado do Paraná, Brasil e de novos hospedeiros. **Revista de Ciências Ambientais**. V. 9:2. 2015
- GREEN, J.E et al. Evolution of Ovipositor Length in *Drosophila suzukii* Is Driven by Enhanced Cell Size Expansion and Anisotropic Tissue Reorganization. **Current Biology**. V. 29: (12):2075-2082. 2019
- GREGORY, T. R. JOHNSTON, J. S. Genome size diversity in the family Drosophilidae. **Heredity (Edinb)**. V. 101:228-238. 2008
- GUTKNECHT, J.; SPERLICH, D.; BACHMANN, L. A species specific satellite DNA family of *Drosophila subsilvestris* appearing predominantly in B chromosomes. **Chromosoma**. V. 103:539-544. 1995
- IORIATTI C. et al. *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) and its potential impact to wine grapes during harvest in two cool climate wine grape production regions. **J Econ Entomol**. V.108: 1148–1155. 2015
- JAGANNATHAN, M. et al. Comparative analysis of satellite DNA in the *Drosophila melanogaster* species complex. **Genes Genomes Genetics**. V. 7: 693-70. 2017
- JAGANNATHAN, M., YAMASHITA, Y.M. Defective Satellite DNA Clustering into Chromocenters Underlies Hybrid Incompatibility in *Drosophila*. **Mol. Biol. Evol.** V.38(11): 4977-4986. 2021

JO, S. H et al. Evolution of ribosomal DNA-derived satellite repeat in tomato genome. **BMC Plant Biol.** V. 9: 4. 2009

JONIKA, M; LO, J; BLACKMONN, H; Mode and Tempo of Microsatellite Evolution across 300 Million Years of Insect Evolution. **Genes.** V. 11: 945. 2020

JOSHI, S.S.; MELLER, V.H. Satellite repeats identify X chromatin for dosage compensation in *Drosophila melanogaster* males. **Curr Biol.** V. 27(10):1393–1402. 2017

KIM, B.Y. et al. 2021. Highly contiguous assemblies of 101 drosophilid genomes. *Elife.* v. 10:e66405 KUHN, G.C.S. Satellite DNA transcripts have diverse biological roles in *Drosophila*. **Heredity.** V. 115: 1-2. 2015

KUHN G.C, et al. Sequence analysis, chromosomal distribution and long-range organization show that rapid turnover of new and old pBuM satellite DNA repeats leads to different patterns of variation in seven species of the *Drosophila buzzatii* cluster. **Chromosome Research.** V. 16: 307-324. 2008

KUHN G.C, et al. The 1.688 repetitive DNA of *Drosophila*: concerted evolution at different genomic scales and association with genes. **Mol Biol Evol.** V. 29 (1). 2012

KUHN G.C. et al. Low rates of homogenization of the DBC-150 satellite DNA family restricted to a single pair of microchromosomes in species from the *Drosophila buzzatii* cluster. **Chromosome Research.** V. 15: 457-469. 2007

KUHN, G.C.S. Satellite DNA transcripts have diverse biological roles in *Drosophila*.

LARRACUENTE, A.M. The organization and evolution of the Responder satellite in species of the *Drosophila melanogaster* group: dynamic evolution of a target of meiotic drive. **BMC Evolutionary Biology.** V. 14: 233. 2014

LARRACUENTE, A.M.; FERREE P. M. Simple Method for Fluorescence DNA In Situ Hybridization to Squashed Chromosomes. **Journal Vis Exp.** (95): 52288. 2015

LEE, C. J. et al. In Focus: Spotted wing *Drosophila*, *Drosophila suzukii*, across perspectives. **Pest Management Science**. V. 67: 1349-1351. 2011

LEMEUNIER, F.; DUTRILLAUX, B.; ASHBURNER, M. Relationships Within the *Melanogaster* Subgroup Species of the Genus *Drosophila* (Sophophora) III. The Mitotic Chromosomes and Quinacrine Fluorescent Patterns of the Polytene Chromosomes. **Chromosoma (Berl.)** V. 69:349-361. 1978

LI, S.F et al. Repetitive sequences and epigenetic modification: inseparable partners play important roles in the evolution of plant sex chromosomes. **Planta**. V. 243:1083-95. 2016

LI, Y.C. et al. Microsatellites: genomic distribution, putative functions and mutational mechanisms: a review. **Mol Ecol**. V. 11: 2453–2465. 2002

LIMA, G. L.; HANLON, S.L. GERTON, J.L. Origins and Evolutionary Patterns of the 1.688 Satellite DNA family in *Drosophila* Phylogeny. **Genes, Genomes, Genetics**. V.10(11):4129-4146. 2020

LIMA, L.G.; RUIZ-RUANO, F.J. In-Depth Satellitome Analyses of 37 *Drosophila* Species Illuminate Repetitive DNA Evolution in the *Drosophila* Genus. **Genome Biology and Evolution**. V. 14:5. 2022

LIMA, L.G; SVARTMAN, M. KUHN, G.C.S. Dissecting the Satellite DNA Landscape in Three Cactophilic *Drosophila* Sequenced Genomes. **Genes Genomes Genetics**. V. 7: 2831-2843. 2017

LOHE, D.L.B. Identical satellite DNA sequences in sibling species of *Drosophila*. **Journal Mol Biol**. V. 194: 161-170.1987

LÓOPEZ-FLORES, I.; GARRIDO-RAMOS, M.A. The repetitive DNA content of eukaryotic genomes. **Genome Dyn**. V.7:1-28. 2012

LOSADA, V. VILLASANTE, A. Autosomal location of a new subtype of 1.688 satellite DNA of *Drosophila melanogaster*. **Chromosome Research**. V. 4. 372-383

LOWER, S. E. et al. Special Issue: Repetitive DNA Sequences. **Genes**. V. 10: 896. 2019

MARTINS, C. et al. Cytogenetic Mapping and Contribution to the Knowledge of Animal Genomes. **Advances in Genetics Research**. V. 4 (in press). 2011

MCEVEY, S. High resolution diagnostic images of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae). 2017. figshare. <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.4644793.v1>

MÉREL, V. et al. The worldwide invasion of *drosophila suzukii* is accompanied by a large increase of transposable element load and a small number of putatively adaptive insertions. **Mol Biol Evol**. V. 38(10): 4252-4267. 2021

MESSIER, W; LI, S-H; STEWART. C-B. The birth of microsatellites. **Nature**. V. 381: 483. 1996

MESTROVIĆ, N. et al. Evolution of satellite DNAs from the genus *Palorus* experimental evidence for the “library” hypothesis. **Mol Biol Evol**. V. 15(8):1062–1068. 1998

MEŠTROVIĆ, N. et al. Structural and functional liaisons between transposable elements and satellite DNAs. **Chromosome Research**. V. 23: 583-596. 2015

MILANI, D; CABRAL-DE-MELLO, D. C. Microsatellite organization in the grasshopper *Abracris flavolineata* (Orthoptera: Acrididae) revealed by FISH mapping: remarkable spreading in the A and B chromosomes. **Plos One**. V. 9:e97956, 2014

NEI, M; ROONEY A. P. Concerted and birth-and-death evolution of multigene families. **Ann Rev Genetics**. V. 39: 121-152. 2005

NOVÁK, P. et al. TAREAN: a computational tool for identification and characterization of satellite DNA from unassembled short reads. **Nucleic Acids Res**. V.45(12): e111. 2017

NOVÁK, P; NEUMANN, P; MACAS, J. Global analysis of repetitive DNA from unassembled sequence reads using RepeatExplorer2. **Nat Protoc**. 2020 Nov;15(11):3745-3776. doi: 10.1038/s41596-020-0400-y

OGRADY, P. M.; DESALLE, R. Phylogeny of the Genus *Drosophila*. **Genetics**. V. 209: 1-25. 2018

OMETTO, L. et al. Linking genomics and ecology to investigate the complex evolution of an invasive *Drosophila* pest. **Genome Biol Evol**. V. 5(4):745-757. 2013

- 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: 1014. 2019
- PALACIOS-GIMENEZ, O. CTAVIO M.; CABRAL-DE-MELLO, D. C. Repetitive DNA chromosomal organization in the cricket *Cycloptiloides americanus*: a case of the unusual X1X20 sex chromosome system in Orthoptera. **Molecular genetics and genomics**. V. 290:623-631.2015
- PALOMEQUE, T.; LORITE, P. Satellite DNA in insects - A review. **Heredity**. V. 100, 564–573. 2008
- PARIS, M. et al. Near-chromosome level genome assembly of the fruit pest *Drosophila suzukii* using longread sequencing. **Scientific Reports**. V. 10: 11227. 2020
- PICCOLI, M. C. A.; BARDELLA, V. B.; CABRAL-DE-MELLO, D. C. Repetitive DNAs in *Melipona scutellaris* (Hymenoptera: Apidae: Meliponidae): chromosomal distribution and test of multiple heterochromatin amplification in the genus. **Apidologie**. V. 49: 497–504.2018
- PINKEL, D.; STRAUME, T.; GRAY, J.W. Cytogenetic analysis using quantitative, highsensitivity, fluorescence hybridization. **Proceedings of the National Academy Sciences**. V: 83: 2934-2938. 1986
- PLOHL, M.; MEŠTROVIĆ, N.; MRAVINAC, B. Satellite DNA evolution. **Genome Dynamics**. V. 7: 126–152. 2012
- RICHARD, GUY-FRANCK.; KERREST, A.; DUJON, B.** Comparative Genomics and Molecular Dynamics of DNA Repeats in Eukaryotes. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*. **V:72: 4**. 2008
- ROTA-STABELLI, O; ANFORA, G. *Drosophila suzukii*. **Current Biology**. V. 23 (1): 8-9. 2013
- RUIZ-RUANO, F.J. et al. High-throughput analysis of the satellitome illuminates satellite DNA evolution. **Scientific Reports**. V:6: 28333. 2016
- SESSEGOLO, C.; BURLET, N.; HAUDRY, A. Strong phylogenetic inertia on genome size and transposable element content among 26 species of flies. **Biol. Lett.** 12, 20160407. 2016

SILVA, B.S.M.L. et al. De novo identification of satellite DNAs in the sequenced genomes of *Drosophila virilis* and *D. americana* using the RepeatExplorer and TAREAN pipelines. **Plos One**. V. 14(12). 2019

SMIT, A.F.A.; HUBLEY, R. GREEN, P. (1996–2004) RepeatMasker Open-3.0.
(<http://www.repeatmasker.org>)

SOUZA, M. T. et al. Physicochemical characteristics and superficial damage modulate persimmon infestation by *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) and *Zaprionus indianus*. *Environ. Entomol.* V. 49: 1290-1299. 2020

SPROUL, J.S. et al. Dynamic Evolution of Euchromatic Satellites on the X Chromosome in *Drosophila melanogaster* and the *simulans* Clade. **Mol Biol Evol.** V. 37(8): 2241-2256. 2020

STUPAR, R.M. et al. Highly Condensed Potato Pericentromeric Heterochromatin Contains rDNA-Related Tandem Repeats. **Genetics.** V. 162(3):1435-1444. 2002

SUMNER A. T. A simple technique for demonstrating centromeric heterochromatin. **Experimental Cell Research.** V. 75: 304-306. 1972

SUMNER, A.T. Chromosome organization and function. London: Unwin Hyman. 2003

TALBERT, P.B.; KASINATHAN, S. HENIKOFF, S. Simple and Complex Centromeric Satellites in *Drosophila* Species. **Genetics.** V. 208(3):977-990. 2018

TEIXEIRA, G. A. et al. Multiple heterochromatin diversification events in the genome of fungus-farming ants: insights from repetitive sequences. **Chromosoma.** V.131: 59-75. 2022

THAKUR, J.; PACKIARAJ, J.; HENIKOFF, S. Sequence, Chromatin and Evolution of Satellite DNA. **International Journal of Molecular Sciences.** V. 22(9): 4309. 2021

TROCHEZ-SOLARTE et al. Role of microsatellites in genetic analysis of *Bombyx mori* silkworm: a review. **F1000Research.** V. 8:1424. 2019

VILELA, C. R; MORI L. The invasive spotted-wing *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae) has been found in the city of São Paulo (Brazil). **Revista Brasileira de Entomologia.** V. 58(4): 371-375. 2014

VILELA, C.R.; GONÍ, B. Is *Drosophila nasuta* Lamb (Diptera, Drosophilidae) currently reaching the status of a cosmopolitan species? **Revista Brasileira de Entomologia**. V. 59(4):346-350. 2015

VITTORAZZI et al. Satellite DNA Derived from 5S rDNA in *Physalaemus cuvieri* (Anura, Leiuperidae). **Cytogenetic and Genome Research**. V.134(2):101-107.2011

WALSH, D. B. *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae): Invasive Pest of Ripening Soft Fruit Expanding its Geographic Range and Damage Potential. **Journal of Integrated Pest Management**. V. 2: 1. 2011

WEI, K.H.C. et al. Correlated variation and population differentiation in satellite DNA abundance among lines of *Drosophila melanogaster*. **Proc Natl Acad Sci U S A**. V. 111(52):18793–18798. 2014

WEI, K.H.C. et al. Variable rates of simple satellite gains across the *Drosophila* phylogeny. **Mol Biol Evol**. V. 35(4):925–941. 2018

WEILER, K.S.; WAKIMOTO, B.T. Heterochromatin and gene expression in *Drosophila*. **Annu Rev Genet**. V. 29:577-605.1995

WILDER, J.; HOLLOCHER, H. Mobile Elements and the Genesis of Microsatellites in Dipterans, **Molecular Biology and Evolution**. V.18 (3): 384–392. 2001

WILDER, J; HOLLOCHER, H. Mobile Elements and the Genesis of Microsatellites in Dipterans. **Molecular Biology and Evolution**. V. 18 (3): 384-392. 2001

WOLLMANN, J. et al. Infestation index of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in small fruit in southern Brazil. **Arquivos do Instituto Biológico**. V. 87: 1-9. 2020

WU, CHUNG-I.; TRUE, J.R.; JOHNSONS, N. Fitness reduction associated with the deletion of a satellite DNA array. **Nature**. V. 341-248-251. 1989

ZANUNCIO, J. S. et al. Spread of Two Invasive Flies (Diptera: Drosophilidae) Infesting Commercial Fruits in Southeastern Brazil. **Florida Entomological Society**. V: 101(3): 522-525. 2018