

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO PARANÁ - UNESPAR
CENTRO DE ÁREA DE CIÊNCIAS EXATAS E BIOLÓGICAS
COLEGIADO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
CURSO DE PÓS-GRADUAÇÃO LATO SENSU - PGLS
CONSERVAÇÃO DA BIODIVERSIDADE EM ECOSISTEMAS ALTERADOS

KARLA LETÍCIA FERREIRA

REVISITANDO A CITOGENÉTICA DE *Corydoras paleatus* (SILURIFORMES:
CALLICHTHYIDAE) COM CARIÓTIPO DO ALTO RIO IGUAÇU, PARANÁ

UNIÃO DA VITÓRIA, 2022

KARLA LETÍCIA FERREIRA

REVISITANDO A CITOGENÉTICA DE *Corydoras paleatus* (SILURIFORMES:
CALLICHTHYIDAE) COM CARIÓTIPO DO ALTO RIO IGUAÇU, PARANÁ

Trabalho Monográfico apresentado para o curso de pós-graduação Conservação da Biodiversidade em Ambientes Alterados do Colegiado de Ciências Biológicas, Centro de Ciências e Exatas e Biológicas, Universidade Estadual do Paraná, *Campus* de União da Vitória como requisito parcial para a obtenção do título de Especialista.

Orientador: Prof. Dr. Rafael Bueno Noletto

UNIÃO DA VITÓRIA, 2022

TERMO DE APROVAÇÃO DA BANCA DA MONOGRAFIA
(ARTIGO CIENTÍFICO)

KARLA LETÍCIA FERREIRA

REVISITANDO A CITOGENÉTICA DE *Corydoras paleatus* (SILURIFORMES:
CALLICHTHYIDAE) COM CARIÓTIPO DO ALTO RIO IGUAÇU, PARANÁ

Trabalho de conclusão de curso de Pós-graduação *Lato Sensu* apresentado para obtenção do título de Especialista em Conservação da Biodiversidade em Ecossistemas Alterados ao colegiado de Ciências Biológicas, Centro de Ciências e Exatas, Universidade Estadual do Paraná, pela seguinte banca examinadora:

Prof. Dr. Rafael Bueno Noletto
Orientador - Colegiado de Ciências Biológicas, UNESPAR

Prof. Dr. Marcos Otávio Ribeiro
Colegiado de Ciências Biológicas, UNESPAR

Profa. Dra. Thais Aparecida Dulz
Colegiado de Ciências Biológicas, UNESPAR

UNIÃO DA VITÓRIA, 02 de Maio de 2022

Revisitando a citogenética de *Corydoras paleatus* (Siluriformes: Callichthyidae) com um cariótipo do alto Iguaçu, Paraná

¹Karla Letícia Ferreira

²Rafael Bueno Noleto

¹ Pós-Graduação em Conservação da Biodiversidade em Ecossistemas Alterados, Universidade Estadual do Paraná – UNESPAR

karlaa.klf@gmail.com

² Colegiado de Ciências Biológicas na Universidade Estadual do Paraná – UNESPAR

rafael.noleto@unespar.edu.br

Resumo: A subfamília Corydoradinae compreende três gêneros: *Aspidoras*, *Scleromystax* e *Corydoras*, este último o maior, com 175 espécies reconhecidas. Diante de sua variabilidade cromossômica, o gênero *Corydoras* tem sido organizado em cinco grupos de espécies diferenciados quanto o número diploide, morfologia cromossômica e conteúdo de DNA. Estudos cromossômicos revelam informações importantes sobre a diferenciação de populações, e assim o presente trabalho baseado em tais marcadores apresenta dados de uma população de *Corydoras paleatus* provenientes do primeiro planalto paranaense, os colocando em um contexto evolutivo para melhor entender a diversificação que ocorre neste grupo de peixes. Os 12 exemplares estudados, apresentaram número diploide igual a 44 cromossomos com fórmula cariotípica de 18m+26sm. Outras populações de *C. paleatus* já estudadas apresentam variação em suas fórmulas cariotípicas, reflexo de rearranjos cromossômicos que modificam a morfologia dos cromossomos sem modificar o 2n, como o reposicionamento centromérico. O bandamento C revelou marcações pericentroméricas conspicuas nos pares metacêntricos 4 e 8 e nos pares submetacêntricos 10 e 14. Tais diferenças na quantidade e localização desses blocos heterocromáticos nos cariótipos, têm sido consideradas um marcador populacional para *C. paleatus*. A FISH com sondas de rDNA 45S evidenciou esta família multigênica na região terminal do braço longo do par metacêntrico 5. Tal localização já foi descrita em outras populações de *C. paleatus*, como também já foram mapeados em braços curtos e com padrões múltiplos (até 3 pares portadores). Os dados do presente estudo com *C. paleatus* confirmam um cenário em que rearranjos cromossômicos vêm modelando cariótipos das diferentes populações e se fixando na ausência de fluxo gênico, consequência de eventos vicariantes ocorridos nas bacias costeiras.

Palavras-chave: cromossomos; FISH; rearranjos.

Abstract: The subfamily Corydoradinae comprises three genera: *Aspidoras*, *Scleromystax*, and *Corydoras*, the latter being the largest, with 175 recognized species. Given its chromosomal variability, the genus *Corydoras* has been organized into five species groups distinguished in terms of diploid number, chromosomal morphology, and DNA content. Chromosomal studies reveal important information about the differentiation of populations, and so the present work based on such markers presents data from a population of *Corydoras paleatus* from the first plateau of Paraná, putting them in an evolutionary context to better understand the diversification that occurs in this group. The 12 specimens studied had a diploid number equal to 44 chromosomes with a karyotype formula of 18m+26sm. Other populations of *C. paleatus* already studied showed variation in their karyotype formulas, as a consequence of chromosomal rearrangements that modify chromosome morphology without modifying 2n, such as centromeric repositioning. C-banding revealed conspicuous blocks at the pericentromeric region of the pairs 4, 8, 10,

and 14. Such differences in the amount and location of these heterochromatic blocks in karyotypes have been considered a population marker for *C. paleatus*. FISH with 45S rDNA probe showed this multigene family on the terminal region of the long arm of chromosome pair 5. Such location has already been described in other populations of *C. paleatus*, and has also been mapped in short arms and with multiple patterns (up to 3 bearing chromosome pairs). The data from the present study with *C. paleatus* confirm a scenario in which chromosomal rearrangements have been shaping karyotypes of different populations and being fixed in the absence of gene flow, a consequence of vicariance events occurring in coastal basins.

Key-words: chromosomes, FISH, rearrangements.

Introdução

A ordem Siluriformes figura entre os maiores grupos de peixes com ampla distribuição pelas regiões tropicais (Burgess, 1989; Ferraris, 1999; Teugels, 1996). Os bagres da família Callichthyidae são facilmente reconhecidos entre outros Siluriformes por apresentarem duas séries longitudinais de placas ósseas ao longo da lateral do corpo e um par de barbilhões na junção dos lábios (Reis, 1998; 2003). Aproximadamente 90% das espécies pertencem à subfamília Corydoradinae, representada pelos gêneros *Corydoras*, *Aspidoras* e *Scleromystax*. O maior gênero, *Corydoras* Lacépède, 1803 compreende 175 espécies reconhecidas, distribuídas nos principais rios da América do Sul (Fricke *et al.*, 2022).

O gênero tem sido organizado dentro de cinco grupos de espécies que diferem entre si pelo número diploide, morfologia cromossômica ou pelo conteúdo de DNA (Oliveira *et al.* 1992). Estudos citogenéticos comumente apresentam análises convencionais, revelando cariótipos que variam entre $2n = 40$ em *C. nattereri* a $2n = 134$ em *C. aeneus* (Oliveira *et al.*, 1990; 1992; 1993). Esses dados mostram que a diversificação encontrada neste gênero é consequência de intensos eventos de poliploidização, além de inversões cromossômicas e fusões-fissões cêntricas (Oliveira *et al.*, 1993; Barbosa *et al.*, 2017). Uma alta variação também se observa no padrão de distribuição de heterocromatina, bem como na localização e quantidade de cístrons ribossômicos 45S, as Regiões Organizadoras de Nucléolos (RONs) (Artoni *et al.*, 2006; Rocha *et al.*, 2016; Barbosa *et al.*, 2017). Estudos com marcadores cromossômicos e moleculares aliados à extensa distribuição geográfica deste gênero revelam evidências que *Corydoras* é um grupo parafilético (Shimabukuru-Dias *et al.*, 2004; Alexandrou *et al.*, 2011; Nijssen; Isbrucker, 1980; Reis, 1998; Britto, 2003).

Detalhadas análises cariotípicas e descrição de indivíduos revelam informações importantes sobre diferenciações populacionais, uma vez que tal variabilidade é o reflexo de efeitos fenotípicos e adaptativos (Artoni *et al.*, 2006). Assim, o presente trabalho teve como objetivo apresentar dados em um contexto evolutivo e para um melhor entendimento do processo de diversificação que ocorre no gênero *Corydoras*,

através de análises cromossômicas convencionais e hibridização fluorescente *in situ* (FISH) da população *Corydoras paleatus* provenientes do primeiro planalto paranaense.

Materiais e Métodos

Foram estudados 12 exemplares (5 machos e 7 fêmeas) de *Corydoras paleatus* da população do Parque Costa, bacia do rio Iguaçu (Curitiba-PR). Os cromossomos mitóticos foram obtidos pelo método de Bertollo *et al.* (1978) a partir do rim anterior após a indução do aumento do índice mitótico (Moreira-Filho; Bertollo, 1991).

A técnica Sumner (1972) foi utilizada para caracterização de regiões heterocromáticas. As Regiões Organizadoras de Nucleólos (rDNA 45S) foram mapeadas por hibridização *in situ* com sondas fluorescentes (Pinkel *et al.*, 1986). Uma sonda de DNA ribossômico do fragmento 18S (cerca de 1800 pb) foi obtida por amplificação via reação em cadeia de enzima polimerase (PCR) dessa sequência do DNA genômico do peixe *Prochilodus argenteus* (Hatanaka; Galetti, 2004).

Preparações cromossômicas foram fotografadas em um microscópio Carl Zeiss AxioLab A1 acoplado à câmera CCD AxioCam ICc 1 de 1,4 megapixel capturadas através de software ZEN. A montagem de cariótipos foi realizada através de software Photoshop® 7.0. Os cromossomos foram organizados conforme sua razão de braços (Levan *et al.*, 1964), e arranjados em decréscimo de tamanho dos cariótipos.

Resultados e Discussão

Estudos cromossômicos têm dividido as espécies do gênero *Corydoras* dentro de cinco grupos de acordo com características de seus cariótipos (Oliveira *et al.*, 1992, Shimabukuro-Dias *et al.*, 2004). Nossos resultados mostraram que a população de *C. paleatus* (do alto rio Iguaçu) possui um cariótipo com $2n = 44$ cromossomos, com fórmula cariotípica de $18m+26sm$ (Figura 1A). Tal constituição cariotípica é compartilhada por outras populações de *C. paleatus*, *C. ehrhardti* e *C. nattereri* já descritas (Tabela 1). Tais espécies, que ocorrem em bacias próximas ao litoral do sul e sudeste do Brasil, estão incluídas no mesmo grupo cariotípico (Grupo 4), caracterizado por $2n = 40-52$ com alta frequência de cromossomos metacêntricos e submetacêntricos (Oliveira *et al.*, 1992). Em contrapartida, há populações de *C. paleatus* com outras fórmulas cariotípicas, mas mantendo constante o número fundamental ($NF = 88$) (Tabela 1). Esta variação nos cariótipos pode ser atribuída a rearranjos cromossômicos não-Robertsonianos, embora o reposicionamento centromérico, o qual altera a morfologia cromossômica sem qualquer rearranjo cromossômico (Rocchi *et al.*, 2012), possa ser uma via alternativa atuando na remodelagem de cariótipo do grupo.

Rearranjos cromossômicos e variações no conteúdo de DNA foram muito importantes na história evolutiva de *Corydoras*. Cariótipos do Grupo 4, ao qual pertence *C. paleatus*, possivelmente se originaram a partir de um cariótipo ancestral pertencente aos Grupos 2 ou 3 por poliploidização seguida por redução do número diploide e do conteúdo de DNA. As espécies do Grupo 4 têm aproximadamente o dobro de conteúdo de DNA de espécies pertencentes ao Grupo 2, mas com metade do número diploide (Oliveira *et al.*, 1992).

O bandamento C revelou além de bandas centroméricas, conspícuos blocos heterocromáticos pericentroméricos sobre os pares metacêntricos 4 e 8 e nos pares submetacêntricos 10 e 14 (Figura 1B). Este padrão, no qual heterocromatina constitutiva em alguns pares se amplifica a partir de regiões pericentroméricas para regiões distais em braços curtos ou longos, representa também uma peculiaridade do Grupo cariotípico 4 de *Corydoras* (Oliveira *et al.*, 1992). As diferenças na quantidade e localização desses blocos heterocromáticos nos cariótipos têm sido consideradas um marcador populacional para *C. paleatus* (Oliveira *et al.*, 1993; Shimabukuru-Dias *et al.*, 2004; Artoni *et al.*, 2006; Barbosa *et al.*, 2017), destacando o papel da heterocromatina na diferenciação de cariótipos, e a potencial contribuição para a evolução cromossômica neste grupo. A heterocromatina, normalmente rica em sequências repetitivas, pode através de eventos de deleção e amplificação não apenas promover diferenças no tamanho do genoma (Bosco *et al.*, 2007; Noletto *et al.*, 2009), como também pode ter importante participação na especiação e/ou adaptação. Como mudanças genômicas provavelmente podem estar sob pressão seletivas, se uma ótima organização cariotípica confere uma vantagem adaptativa e/ou evolutiva aos seus portadores em um determinado ambiente, ele pode disseminar e, eventualmente se fixar em uma população (Kirkpatrick; Barton, 2006; Hooper; Price, 2015; Martinez *et al.*, 2015), especialmente em *Corydoras* diante de sua ampla distribuição geográfica.

A FISH com sondas de rDNA tem a capacidade de detectar o real número de rDNA 45S loci, independente da sua expressão. Esta técnica evidenciou os sítios de rDNA 45S em região terminal do braço longo do par metacêntrico 5 (Figura 2). De acordo com Oliveira e Gosztonyi (2000), o padrão simples (um par portador do rDNA 45S) em localização terminal seja a condição basal para Siluriformes. Tal localização descrita no presente estudo já foi igualmente encontrada em outras populações de *C. paleatus* (Artoni *et al.*, 2006), embora existem populações em que o rDNA 45S foi também localizado em braços curtos e com padrões múltiplos, com até 3 pares portadores (Oliveira *et al.*, 1993; Barbosa *et al.*, 2017). O caráter dinâmico destas sequências pode ser resultado de alguns rearranjos cromossômicos envolvidos na distribuição desta família multigênica no genoma, que podem incluir inversões, translocações e associação destes genes com outras sequências repetitivas, incluindo elementos de transposição (Symonová *et al.*, 2013; Primo *et al.*, 2017).

Os dados do presente estudo em comparação com os de outras populações de *C. paleatus* vêm confirmar um panorama de distinções cariotípicas, consequência de eventos vicariantes ocorridos nas bacias costeiras (Weitzman *et al.*, 1988), em que rearranjos modelaram tais cariótipos e se fixaram. O gênero *Corydoras* se mostra como um grupo no qual muitas questões ainda não foram pesquisadas. Novos padrões citogenéticos tendem a emergir, principalmente envolvendo diferentes populações de outras regiões, trazendo evidências para interpretações inéditas a respeito da evolução do grupo. Abordagens complementares, principalmente o mapeamento de certas classes de DNAs repetitivos, permitirão acessar a composição molecular da porção heterocromática dos genomas, e assim esclarecer processos dinâmicos relacionados com a diversificação cariotípica em espécies deste grupo de peixes.

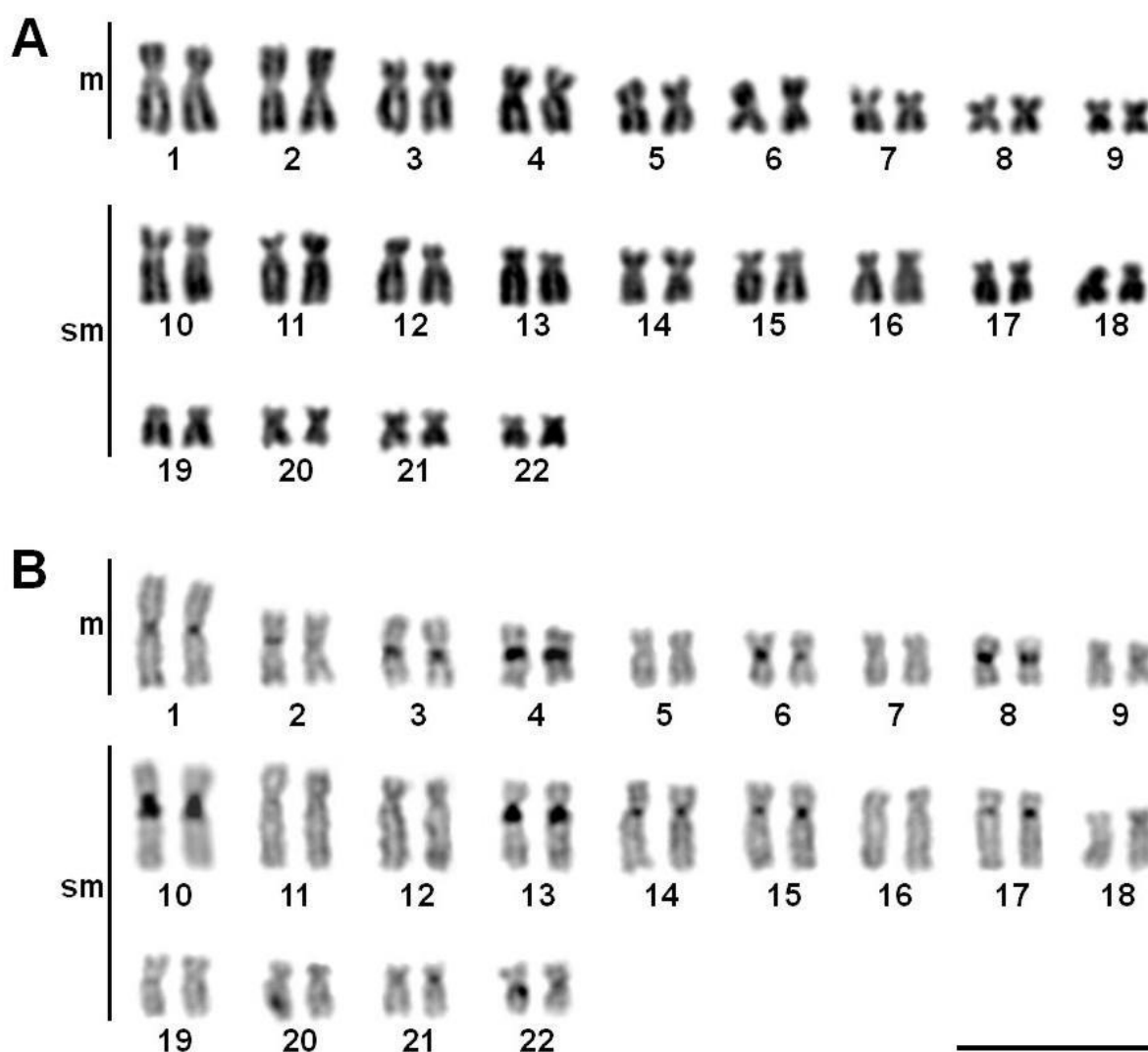


Fig. 1 - Cariótipos da espécie *Corydoras paleatus* em coloração de Giemsa (A) e a distribuição de heterocromatina constitutiva (B). Barra = 10 μ m.

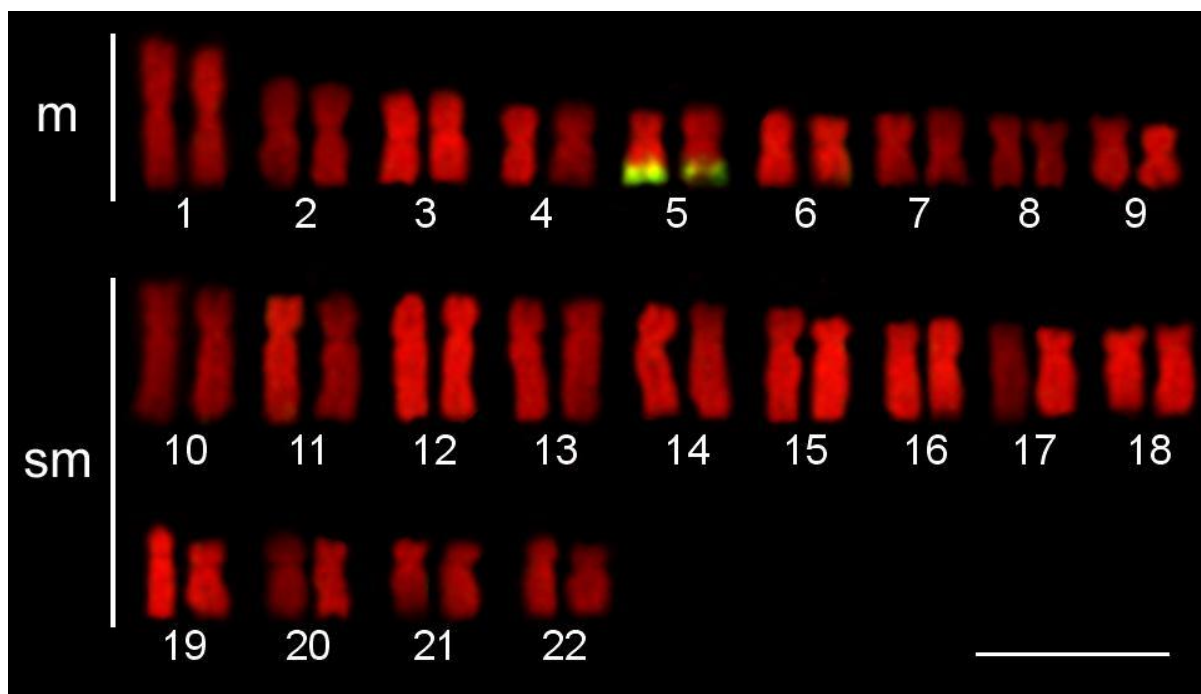


Fig. 2 - Cariótipo da espécie *Corydoras paleatus* sujeito a técnica FISH com sonda de rDNA 45S, destacado em verde. Barra = 10 μm.

Tab. 1. Dados citogenéticos do gênero *Corydoras* da região sul do Brasil. 2n= número diplóide; PR= Estado do Paraná; SC= Estado de Santa Catarina; RS= Estado do Rio Grande do Sul; M= metacêntrico; SM= Submetacêntrico; ST= Subtelocêntrico; A= Acrocêntrico; 18s = sítios de rDNA 18s; 5s = sítios de rDNA 5s; RON = sítios de rDNA 18S detectados por Ag-RON; *Rios não identificados no manuscrito original

Espécies	Localização	2n	Fórmula cariotípica	Sítios de rDNA	Referências
<i>C. ehrhardti</i>	Rio Verde, Bacia de Tibagi	44	18m+26sm	18S/par 3(m); 5S/par 3(m)	Barbosa et al., 2017
<i>C. ehrhardti</i>	Lagoa Dourada, Bacia do alto Rio Tibagi	44	18m+26sm	–	Artoni et al., 2006
<i>C. ehrhardti</i>	*Jaraguá do Sul, SC, Brasil	44	18m+26sm	RON par 4 e 7 (m)	Oliveira et al., 1993
<i>C. paleatus</i>	Parque Costa, Bacia do Rio Iguaçu	44	18m+26sm	18S/ par 5(m)	Presente estudo
<i>C. paleatus</i>	Bacia do Rio Iguaçu	44	18m+26sm	18S/ par 5(m); 11(sm); 5S/ par 20 (sm)	Barbosa et al., 2017
<i>C. paleatus</i>	Córrego Areia, Rio Ribeira	44	18m+26sm	18S/ par 5(m); 5S/ par 12 (sm)	Barbosa et al., 2017
<i>C. paleatus</i>	Lagoa Dourada, Bacia do alto Rio Tibagi	44	18m+26sm	–	Artoni et al., 2006
<i>C. paleatus</i>	*Curitiba, PR, Brasil	44	20m+24sm	RON par 4 e 8(m); 11(sm)	Oliveira et al., 1993
<i>C. paleatus</i>	*São Leopoldo, RS, Brasil	44	20m+24sm	RON par 8(m); 11(sm)	Oliveira et al., 1993
<i>C. paleatus</i>	*Rio Grande, RS, Brasil	44	22m+22sm	RON par 5 e 9(m)	Oliveira et al., 1993
<i>C. lacrimostigmata</i>	Rio Barra Grande, Bacia do Ivaí	58	22m+36sm	18S/ par 20 e 25 (sm); 5S/ par 4(m)	Barbosa et al., 2017
<i>C. nattereri</i>	*Morretes, PR, Brasil	44	18m+26sm	RON par 7(m)	Oliveira et al., 1993

<i>C. barbatus</i>	*Morretes, PR, Brasil	66	38m+22sm+4st+2a	RON 1 e 2 (m); 23(sm); 33(a)	Oliveira et <i>al.</i> , 1993
<i>C. barbatus</i>	*Jaraguá do Sul, SC, Brasil	66	38m+22sm+4st+2a	–	Oliveira et <i>al.</i> , 1993
<i>C. carlae</i>	Rio Florido, Bacia do Rio Iguaçu	46	22m+22sm+2st	18S/ par 6(m); 5S/ par 6 (m)	Rocha et <i>al.</i> , 2016

Referências

LEVAN, A.; FREDGA, K.; SANDBERG, A. A.. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. **Hereditas**, v. 52, p. 201-220, 1964.

SUMNER, A.T.A. Simple Technique for Demonstrating Centromeric Heterocromatin. **Experimental Cell Research**, v.75, n. 1, p. 304-306, 1972.

BERTOLLO, L.A.C.; TAKAHASHI, C.S.; MOREIRA-FILHO, O. Cytotaxonomic considerations of *Hoplias lacerdae* (Pisces, Erythrinidae). **Revista Brasileira de Genética**, v.1, n.2: p. 103-102, 1978.

NIJSSEN, H.; ISBRUCKER, I. J. H. Three new *Corydoras* species from French Guiana and Brazil (Pisces, Siluriformes, Callichthyidae). **Netherlands Journal of Zoology**, v.30, n. 3, p. 494-503, 1980.

PINKEL, D.; STRAUME, T.; GRAY, J. W.. Cytogenetic analysis using quantitative, high-sensitivity, fluorescence hybridization. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 83, p. 2934-2938, 1986.

WEITZMAN, S. H.; MENEZES, N. A.; WEITZMAN, M. J.. Phylogenetic biogeography of the Glandulocaudini (Teleostei: Characiformes, Characidae) with comments on the distribution of other freshwater fishes in eastern and southeastern Brazil. In: W. R. Heyer & P. E. Vanzolini (eds.). **Proceedings of a workshop on neotropical distribution patterns**, Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, 1988.

BURGESS, W. E. An atlas of freshwater and marine catfishes. A preliminary survey of the Siluriformes. **TFH Publication**, v. 28, p. 305-325, 1989.

OLIVEIRA, C.; TOLEDO, L. F.A.; TOLEDO FILHO, S. A.. Comparative cytogenetic analysis of three cytotypes of *Corydoras nattereri* (Pisces, Siluriformes, Callichthyidae). **Cytologia**, v. 55, n. 1, p. 21-26, 1990.

MOREIRA FILHO, O. M.; BERTOLLO, L. A. C.. *Astyanax scabripinnis* (Pisces, Characiformes): a species complex. Brazil. J. **Genetics**, v. 14, p. 331-357, 1991.

OLIVEIRA, C.; TOLEDO, L.F.A.; MORI, L.; TOLEDO FILHO, S. A. Extensive chromosomal rearrangements and nuclear DNA content changes in the evolution of the armoured catfishes genus *Corydoras* (Pisces, Siluriformes, Callichthyidae). **Journal of Fish Biology**, v. 40, n. 3, p. 419-431, 1992.

OLIVEIRA, C.; TOLEDO, L.F.A.; MORI, L.; TOLEDO FILHO, S.A. Cytogenetic and DNA content studies of armoured catfishes of the genus *Corydoras* (Pisces, Siluriformes, Callichthyidae) from the southeast coast of Brazil. **Brazilian Journal Genetics**, v. 16, n. 3, p. 617-629, 1993.

TEUGELS, G.G. Taxonomy, phylogeny and biogeography of catfishes (Ostariophysi, Siluroidei): an overview. **Aquatic Living Resources**, v. 9, p. 9–34, 1996.

REIS, R.E.. Anatomy and phylogenetic analysis of the neotropical callichthyidae catfishes (Ostariophysi, Siluriformes). **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 124, n. 4, p. 105-168, 1998.

FERRARIS, C.J.; Jr. & VARI, R.P. The South American catfish genus *Auchenipterus* Valenciennes, 1840 (Ostariophysi: Siluriformes: Auchenipteridae): monophyly and relationships, with a revisionary study. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 126, p. 387–450, 1999.

OLIVEIRA, C.; GOSZTONYI, A.E. A cytogenetic study of *Diplomystes mesembrinus* (Teleostei, Siluriformes, Diplomystidae) with a discussion of chromosome evolution in siluriformes. **Caryologia**, v. 53, p. 31–37, 2000.

BRITTO, M. R.; LIMA, F. C.. *Corydoras tukano*, a new species of corydoradine catfish from the rio Tiquié, upper rio Negro basin, Brazil (Ostariophysi: Siluriformes: Callichthyidae). **Neotropical Ichthyology**, v. 1, n. 2, p. 83-91, 2003.

REIS, R.E. Callichthyidae. In: Reis, R.E., Kullander, S.O. & Ferraris, C.J., Jr. (Eds.), Check list of the Freshwater Fishes of South and Central America. **Edipucrs**, p. 291–309, 2003.

HATANAKA, T.; GALETTI JÚNIOR, P.M. Mapping of the 18S and 5S ribosomal RNA genes in the fish *Prochilodus argenteus* Agassiz, 1829 (Characiformes, Prochilodontidae). **Genetica**. 2004; v. 122, n. 3, p. 239-44, 2004.

SHIMABUKURO-DIAS, C. K.; OLIVEIRA, C.; FORESTI, F. Cytogenetic analysis of five species of the subfamily Corydoradinae (Teleostei: Siluriformes: Callichthyidae). **Genetics and Molecular Biology**, v. 27, n. 4, p. 549-554, 2004.

ARTONI, R.F.; TERÊNCIO, M.L.; VICARI, M.R.; MATIELLO, M.C.A.; CESTARI, M.M.; BERTOLLO, L.A.C.. Cytogenetics of two sympatric *Corydoras* species (Pisces, Siluriformes, Challichthyidae) of southern Brazil. **Brazilian Journal Biology**, v. 66, n. 1B, p. 191-198, 2006.

KIRKPATRICK, M.; BARTON, N. H. Chromosome inversions, local adaptation and speciation. **Genetics**, v. 173, p. 419-434, 2006.

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, p. 1277, 1290, 2007.

NOLETO, R. B.; GUIMARÃES, F. S. F.; PALUDO, K. S.; VICARI, M. R.; ARTONI, R. F.; CESTARI, M. M. Genome size evaluation in tetraodontiform fishes from the Neotropical region. *Marine Biotechnology*, v. 11, p. 680–685, 2009.

ALEXANDROU, M.A.; OLIVEIRA, C.; MAILLARD, M.; MCGILL, R.A.R.; NEWTON, J.; CREER, S.; TAYLOR, M.I. Competition and phylogeny determine community structure in Mullerian co-mimics. *NATURE*, v. 469, p. 84-89, 2011.

ROCCHI, M.; ARCHIDIACONO, N.; SCHEMPP, W.; CAPOZZI, O.; STANYON, R. Centromere repositioning in mammals. *Heredity*, v. 108, n. 1, p. 59-67, 2012.

SYMONOVÁ, R.; MAJTÁNOVÁ, Z.; SEMBER, A.; STACKS, B.O.; BOHLEN, J.; FREYHOF, J.; RÁBOVÁ, M.; RÁB, P. Genome differentiation in a species pair of coregonine fishes: an extremely rapid speciation driven by stress-activated retrotransposons mediating extensive ribosomal DNA multiplications. *BMC Evolutionary Biology*. v. 13, p. 42, 2013.

HOOPER, D.M.; PRICE, T.D. Rates of karyotypic evolution in Estrildid finches differ between island and continental clades. *Evolution*, v. 69, p. 890–903, 2015.

MARTINEZ, P. A.; ZURANO, J. P.; AMADO, T. F.; PENONE, C.; BETANCUR, R.R.; BIDAU, C. J.; et al.. Chromosomal diversity in tropical reef fishes is related to body size and depth range. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v. 93, p. 1–4, 2015.

PRIMO, C.C.; GLUGOSKI, L.; ALMEIDA, M.C.; ZAWADZKI, C.H.; MOREIRA FILHO, O.; VICARI, M.R.; NOGAROTO, V. Mechanisms of chromosomal diversification in species of *Rineloricaria* (Actinopterygii: Siluriformes: Loricariidae). *Zebrafish*, 2016. Available from: <http://online.liebertpub.com/doi/full/10.1089/zeb.2016.1386>

ROCHA, R.H.; BAUMGÄRTNER, L.; MARGARIDO, V.P. FERNANDES, C.A.; GUBIAN, E.A. An uncommon co-localization of rDNA 5S with major rDNA clusters in Callichthyidae (Siluriformes): a report case in *Corydoras carlae* Nijssen & Isbrücker, 1983. *Comparative Cytogenetics*, v. 10, n. 4, p. 603-613, 2016.

BARBOSA, P.; PUCCI, M.B.; NOGAROTO, V.; ALMEIDA, M.C.; ARTONI, R.F.; VICARI, M.R. Karyotype analysis of three species of *Corydoras* (Siluriformes: Callichthyidae) from southern Brazil: rearranged karyotypes and cytotaxonomy. *Neotropical Ichthyology*, v. 15, n. 1, 2017.

FRICKE, R.; ESCHMEYER, W. N.; VAN DER LAAN R. Eschmeyer's Catalog of Fishes: Genera, Species, References. (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fshcatmain.asp>), 2022. Electronic version accessed 15 Feb 2022.