Camila do Nascimento Moreira

**Evolução cromossômica em roedores da tribo Oryzomyini
(Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae)**

Chromosomal evolution in Oryzomyini tribe (Rodentia: Cricetidae:
Sigmodontinae)

São Paulo

2018

Roedores da tribo Oryzomyini

Os roedores formam um grupo bem distinto dentre os eutérios, isso se deve principalmente à diversidade taxonômica e fenotípica apresentada por essa ordem. Além disso, com cerca de 2277 espécies reconhecidas, eles representam cerca de 42% dos mamíferos (Wilson & Reeder, 2005; Fabre *et al.*, 2012). Estão presentes em quase todos os continentes, habitando os mais diferentes ecossistemas terrestres, desde desertos até a tundra ártica, de florestas tropicais a florestas boreais, assim como arquipélagos (Upham & Patterson, 2012; Schenk *et al.*, 2013). O sucesso evolutivo do grupo tem sido muitas vezes relacionado a algumas características particulares, como dieta generalista, especializações crânio-dentais, porte pequeno/médio e curtos períodos de geração (Hunter & Jernvall, 1995; Jernvall, 1995; Spradling *et al.*, 2001).

Grande parte das espécies de roedores estão agrupadas em duas principais famílias, Muridae e Cricetidae, com cerca de 730 e 681 espécies atuais, respectivamente. A família Cricetidae está dividida em seis subfamílias, distribuídas principalmente na região neotropical. A subfamília Sigmodontinae está amplamente distribuída por toda a América do Sul, com poucas espécies ocorrendo na América Central e atingindo um limite de distribuição na região nordeste dos Estados Unidos. A radiação dos sigmodontíneos, compreende cerca de 86 gêneros e 400 espécies atuais. Esses roedores ocupam quase todos os ambientes dentro de sua área de ocorrência, incluindo desertos, florestas tropicais úmidas, florestas temperadas, cerrado, pantanal, savanas, planícies e pradarias de altas e baixas altitudes (Musser & Carleton 2005; D'Elía & Pardiñas, 2015; Patton, 2015).

A sistemática dos Sigmodontíneos têm passado por grandes mudanças nos últimos 30 anos, principalmente devido ao avanço das técnicas de análise morfológica e molecular. Como resultado de tais avanços, alguns grupos sofreram grandes alterações em sua composição original (ex., Akodontini), enquanto outros permaneceram sem muitas modificações (ex., Ichthyomyini) (Salazar-Bravo *et al.*, 2016; D'Elía & Pardiñas, 2015). Atualmente os sigmodontíneos estão divididos em onze tribos Abrotrichini, Andinomyini, Akodontini, Euneomyini, Ichthyomyini, Oryzomyini, Phyllotini, Reithrodontini, Sigmodontini, Thomasomyini e Wiedomyini (D'Elía *et al.*, 2007; Pardiñas *et al.*, 2015; Salazar-Bravo *et al.*, 2016). Dentre essas, a tribo

Oryzomyini agrupa a maior parte das espécies reconhecidas, contando com 29 gêneros e cerca de 132 espécies atuais. Sua distribuição é bastante ampla e quase equivalente à da subfamília, ocorrendo desde a Terra do Fogo, no Chile, até o sudeste dos Estados Unidos, além do Arquipélago de Galápagos, Trinidad e Tobago. Esses roedores podem ser encontrados em quase todos os biomas presentes na sua área de distribuição e em altitudes que vão desde o nível do mar até o alto dos Andes. A maioria das espécies são cursoriais, porém, algumas apresentam hábitos arbóreos (ex., *Oecomys*) ou semi-aquáticos (ex., *Holochilus*) (Weksler, 2006; Weksler, 2015).

A tribo Oryzomyini passou por diversas revisões na sistemática do grupo nos últimos anos, ainda assim as relações filogenéticas desses roedores são instáveis (Weksler, 2015). Weksler (2006), de modo a fornecer uma hipótese filogenética que pudesse ser utilizada para compreender a diversificação e a evolução de Oryzomyini, utilizou 99 caracteres morfológicos em conjunto com a sequência parcial (1266 pb) do primeiro éxon do gene IRBP (*Interphotoreceptor Retinoid Binding Protein*), e propôs a divisão da tribo em quatro clados, A, B, C e D. No mesmo ano o gênero *Oryzomys*, até então o mais diverso do grupo, passou por uma revisão que resultou na descrição de dez novos gêneros *Aegialomys*, *Cerradomys*, *Eremoryzomys*, *Euryoryzomys*, *Hylaeamys*, *Mindomys*, *Nephelomys*, *Oreoryzomys*, *Sooretamys* e *Transandinomys* (Weksler *et al.*, 2006). Posteriormente, Percequillo *et al.*, (2011) descreveram mais um gênero endêmico da Floresta Atlântica, o *Drymoreomys*. Ainda com o objetivo de se chegar a uma classificação monofilética desses roedores, o gênero *Sigmodontomys*, que incluía as espécies *alfari* e *aphrastus*, passou por revisão e, com base em caracteres morfológicos e moleculares, foi proposta a mudança de *aphrastus* para o novo gênero *Tanyuromys* (Pine *et al.*, 2012). Sendo assim, os quatro grupos inicialmente proposto por Weksler (2006), atualmente compreendem os seguintes gêneros: Clado A – *Scolomys* e *Zigodontomys*; Clado B – *Euryoryzomys*, *Handleyomys*, *Hylaeamys*, *Mindomys*, *Nephelomys*, *Oecomys* e *Transandinomys*; Clado C – *Microryzomys*, *Neacomys*, *Oligoryzomys* e *Oreoryzomys* e Clado D – *Aegialomys*, *Amphinectomys*, *Cerradomys*, *Drymoreomys*, *Eremoryzomys*, *Holochilus*, *Lundomys*, *Melanomys*, *Nectomys*, *Nesoryzomys*, *Oryzomys*, *Pseudoryzomys*, *Sigmodontomys*, *Sooretamys* e *Tanyuromys* (Figura 1) (Weksler, 2006; Weksler *et al.*, 2006; Percequillo *et al.*, 2011; Pine *et al.*, 2012).

Figura 1. Resultado de análise filogenética de máxima parcimônia na tribo Oryzomyini utilizando caracteres morfológicos e moleculares combinados. Os números na base dos ramos indicam os valores de *Jackknife*. Grupo externo composto por *Peromyscus maniculatus* (Neotominae), *Nyctomys sumichrasti* (Tylomyinae) e *Delomys sublineatus*, *Thomasomys baeops* e *Wiedomys pyrrhorhinos* (Sigmodontinae). Os clados A, B, C e D são os mesmos recuperados por Weksler (2006) (segundo Percequillo et al., 2011).

Citogenética de Oryzomyini

A partir da década de 70, houve aumento significativo no número de estudos citogenéticos de roedores da tribo Oryzomyini, o mesmo ocorrendo em toda a subfamília Sigmodontinae, desde então novos cariótipos são descritos periodicamente. Contudo, a maior parte dos dados citogenéticos disponíveis para esses roedores ainda se restringem à coloração convencional, com descrição do número diploide ($2n$) e fundamental (NF). Estudos envolvendo diferentes técnicas de bandeamento cromossômico abrangem menor quantidade de espécies e aqueles que empregam técnicas mais atuais, como a pintura cromossômica, estão restritos a alguns gêneros (Gardner & Patton, 1976; Kasahara & Yonenaga-Yassuda, 1984; Patton *et al.*, 2000; Moreira *et al.*, 2013; D'Elía & Pardiñas, 2015; Di-Nizo *et al.*, 2015; Gomes-Júnior *et al.*, 2016).

O aumento na quantidade de cariótipos descritos na tribo Oryzomyini mostrou que esses roedores apresentam grande diversidade cromossômica, com o número diploide variando de $2n = 16-17$ e $NF = 25-29$ em *Nectomys palmipes* (Barros *et al.*, 1992) até $2n = 88$ e $NF = 116-118$ em *Zigodontomys brevicauda* (Reig *et al.*, 1990). Com base nessa variabilidade, que ocorre não somente em Oryzomyini, mas também em outras tribos da subfamília, Gardner & Patton (1976) propuseram um modelo para explicar a evolução cromossômica dos sigmodontíneos neotropicais, nesse modelo as espécies mais basais apresentariam um número diploide entre 70 e 80 que diminuiria nas espécies mais derivadas. Porém, estudos posteriores baseados em análises filogenéticas, associadas ou não a dados cromossômicos, mostraram que esse cenário é, na verdade, mais complexo e o número diploide apresenta tal flutuação que pode tanto diminuir quanto aumentar nas espécies mais derivadas (Baker *et al.*, 1983; Hass *et al.*, 2011; Di-Nizo *et al.*, 2015; D'Elía & Pardiñas, 2015).

Além da diversidade com relação aos números diploide e fundamental, alguns táxons também apresentam cromossomos B (ex., *Holochilus sciureus*) e polimorfismos autossômicos (ex., *Cerradomys langguthi*) e sexuais (ex., *Nectomys squamipes*) (Maia & Hulak 1981; Freitas *et al.*, 1983; Yonenaga-Yassuda *et al.*, 1987; Yonenaga-Yassuda *et al.*, 1988; Silva & Yonenaga-Yassuda, 2004; Ventura *et al.*, 2015). Essas características, fazem da tribo excelente modelo para estudar os processos relacionados à evolução cromossômica nos roedores neotropicais.

Citogenética clássica e molecular

Os estudos citogenéticos passaram por diferentes fases diretamente relacionadas aos avanços tecnológicos que ocorreram na área. Na década de 50, com a descoberta da solução hipotônica, cultura de tecidos e a utilização de mitógenos, centenas de espécies de animais e plantas tiveram seus cariótipos descritos quanto aos números diploide e fundamental. A partir desse montante de dados, foi possível verificar que as espécies apresentavam diferenças com relação ao número e à morfologia dos cromossomos. Cariótipos muito diferentes podiam ser encontrados mesmo entre espécies relacionadas (Graphodatsky *et al.*, 2012). Somente na Ordem Rodentia, o número diploide varia de $2n = 9-10$ em *Akodon* sp. (Silva & Yonenaga-Yassuda, 1998b) até $2n = 118$ em *Dactylomys boliviensis* (Dunnum *et al.*, 2001).

O passo seguinte, foi o surgimento das técnicas de bandeamento cromossômico, sendo os principais as bandas C (CBG), G (GTG), R (RBG) e RON. A banda C, permitiu a identificação das regiões de heterocromatina constitutiva. Essas regiões muitas vezes apresentam padrão espécie-específicos e representam uma fonte importante de variabilidade genômica. O padrão longitudinal de bandas claras e escuras decorrente dos bandeamentos G e R foi importante para o reconhecimento dos pares de cromossomos homólogos, além de possibilitar a comparação cariotípica entre diferentes espécies. A marcação das regiões organizadoras de nucléolos (RON), possibilitou identificar os cromossomos onde se localizam os genes ribossomais. Essas técnicas de bandeamento constituíram uma importante ferramenta para descrever as homologias cromossômicas entre as espécies. A partir de sua utilização foi possível determinar que espécies mais relacionadas, em geral, apresentam menos rearranjos cromossômicos entre si do que aquelas mais distantes filogeneticamente (Graphodatsky *et al.*, 2011; Graphodatsky *et al.*, 2012).

O estabelecimento de homologias cromossômicas, entre espécies distantes filogeneticamente, ou entre espécies próximas que passaram por processo intenso de diversificação cromossômica, permaneceu especulativo até a incorporação das técnicas moleculares nas análises de citogenética comparativa (Wienberg *et al.*, 1990; Graphodatsky *et al.*, 2012). A utilização de sondas de segmentos de DNA, ou até mesmo de cromossomos inteiros, possibilitou a comparação cromossômica diretamente no nível de sequência genômica. A hibridação *in situ* fluorescente (FISH)

superou, em parte, as limitações impostas pela utilização das comparações por bandeamento, possibilitando a comparação cromossômica, mesmo entre espécies distantes filogeneticamente (Graphodatsky *et al.*, 2011).

Com a utilização da pintura cromossômica, ou Zoo-FISH, as homologias passaram a ser identificadas a partir da hibridação de sondas de cromossomos inteiros, ou partes do cromossomo, de uma espécie, em metáfases de outra espécie. Essa técnica permitiu a comparação cariotípica entre diferentes táxons, a localização de segmentos homólogos entre eles e possibilitou inferir rearranjos envolvidos na evolução cromossômica de diferentes grupos. Apesar de ser um método amplamente utilizado, a pintura cromossômica ainda apresenta limitações, como por exemplo, a detecção de inversões paracêntricas e a dificuldade de hibridação entre espécies muito distantes filogeneticamente (Ferguson-Smith & Trifonov, 2007; Graphodatsky *et al.*, 2011).

Posteriormente, com o advento do sequenciamento de DNA, qualquer espécie pode vir a ter o seu genoma completo sequenciado, possibilitando assim a comparação diretamente no nível de sequência nucleotídica entre diferentes espécies, independente de quão distantes essas se encontram filogeneticamente (Figura 2). O desenvolvimento das técnicas de sequenciamento propiciou o surgimento de diversas ferramentas que foram utilizadas na citogenética molecular. FISH com clones de DNA (BAC (*Bacterial Artificial Chromosomes*) e YAC (*Yeast Artificial Chromosomes*)) permitiram a construção de mapas cromossômicos com resolução mais refinada, possibilitando a detecção de rearranjos cromossômicos ainda mais sutis (Graphodatsky *et al.*, 2011).

Figura 2. Exemplo de homologia entre o cromossomo 5 de *Homo sapiens* e cromossomos de outras espécies de mamíferos, além de uma espécie de ave. A maioria dos táxons foram comparados com base em dados de pintura cromossômica. Para aqueles sinalizados com asterisco, a comparação foi feita com base na sequência genômica (segundo Graphodatsky *et al.*, 2012).

Evolução cromossômica em roedores

Atualmente, a pintura cromossômica é a técnica mais utilizada em estudos de citogenética comparativa de mamíferos. O primeiro trabalho aplicando essa técnica em roedores foi feito por Scherthan *et al.*, (1994), utilizando sondas de *Homo sapiens* (HSA) em *Mus musculus* (MMU). Contudo, devido à intensa reorganização genômica que existe entre essas espécies, somente poucas sondas de HSA foram localizadas no cariótipo de MMU. Posteriormente, foram publicados os primeiros trabalhos com pintura cromossômica entre duas espécies de roedores, *Mus musculus* e *Rattus norvegicus* (Grutzner *et al.*, 1999; Guilly *et al.*, 1999). Atualmente, mais de 100 espécies do grupo foram estudadas, utilizando essa técnica, resultando em mapas de comparação cromossômica entre diversos táxons. Esses mapas são muito úteis para compreender os processos relacionados a evolução cromossômica, não somente nos roedores, mas também nos mamíferos (Romanenko *et al.*, 2012).

A taxa de evolução cromossômica difere muito nos roedores. Nos sigmodontíneos, por exemplo, as espécies do gênero *Sigmodon* apresentam cariótipos

extremamente conservado (Swier *et al.*, 2009), enquanto diversos rearranjos foram detectados no gênero *Akodon* (Ventura *et al.*, 2009). Os rearranjos cromossômicos desempenham papel fundamental no processo de especiação, principalmente quando fixados em curto período de tempo, pois são capazes de formar barreiras reprodutivas entre as populações (King, 1993; Britton-Davidian *et al.*, 2000; Wang & Lan, 2000; Ayala & Coluzzi, 2005; Dobigny *et al.*, 2005). O modelo de evolução cromossômica por meio de “sítios frágeis” sugere que existam regiões genômicas propensas a quebra, onde os rearranjos são mais frequentes (Larkin *et al.*, 2009). Esses sítios podem ser regiões ricas em genes, apresentarem duplicações segmentares ou SNPs (*Single Nucleotide Polymorphism*) (Murphy *et al.*, 2005; Ma *et al.*, 2006). Outra hipótese sugere que esses sítios são formados por genes associados a funções adaptativas, sendo assim, os rearranjos nesses locais resultam em aumento do valor adaptativo por levar a reorganização dessa região genômica (Larkin *et al.*, 2009).

O rearranjo cromossômico mais frequentemente encontrado nos roedores, são os rearranjos Robertsonianos (RR). Em alguns casos, como em *Mus musculus* e *Ellobius tancrei*, os RR estão presentes em uma taxa tão alta que essas espécies foram utilizadas como modelo para compreender os mecanismos envolvidos na formação desse rearranjo (Lyapunova *et al.*, 1980; Gropp *et al.*, 1982; Bauchau, 1990; Bakloushinskaya *et al.*, 2010; Romanenko & Volobouev, 2012). Os resultados mostraram que algumas sequências repetitivas, localizadas nas regiões pericentroméricas, podem mediar a ocorrência desses rearranjos pela recombinação entre regiões homólogas. Os RR podem ocorrer em regiões que não causam efeito fenotípico no indivíduo, porém, podem gerar problemas na segregação meiótica (Gropp *et al.*, 1975; Garagna *et al.*, 2001; Kalitsis *et al.*, 2006; Gauthier *et al.*, 2010).

O segundo rearranjo mais comum nos roedores são as inversões pericêntricas (IP), nesse caso, os cariótipos diferem apenas com relação ao número fundamental (Romanenko & Volobouev, 2012). Alguns exemplos de IP foram bem detalhados em espécies do gênero *Akodon* (Fagundes *et al.*, 1997; Silva & Yonenaga-Yassuda, 1998b). Apesar de aparentemente não provocarem efeito na segregação meiótica, poucos estudos relataram alta frequência de IP no cariótipo de um mesmo indivíduo, ao contrário dos RR, que tendem a acumular em algumas espécies (Romanenko & Volobouev, 2012). A comparação feita entre a sequência genômica do camundongo e

do rato, mostrou diversas inversões, de diferentes tamanhos, em blocos considerados conservados. Uma hipótese para explicar esse resultado, seria que o acúmulo de inversões no cariótipo estaria diretamente relacionado ao processo de diversificação cromossômica e especiação (Volobouev *et al.*, 2002; Romanenko & Volobouev, 2012).

As translocações em 'tandem' (TT) também ocorrem com certa frequência nos roedores, quando em heterozigose, podem resultar em uma drástica redução da fertilidade devido ao desbalanço meiótico (King, 1993; Romanenko & Volobouev, 2012). Dentre os mamíferos, somente alguns táxons apresentam mais de duas TT no cariótipo (Swier *et al.*, 2009; Ventura *et al.*, 2009; Volobouev *et al.*, 2002). A fixação de múltiplas TT em espécies relacionadas, como ocorre em *Muntiacus*, é evento raro (Yang *et al.*, 1997). Essa peculiaridade sugere que quando em homozigose, a TT pode se tornar barreira reprodutiva (Dobigny *et al.*, 2005; Kovalskaya *et al.*, 2011; Romanenko & Volobouev, 2012).

Diferente dos rearranjos citados anteriormente, o reposicionamento centromérico (RC) ainda é pouco conhecido nos roedores, apesar de ser muito bem caracterizado em outros mamíferos, como por exemplo, em primatas (Rocchi *et al.*, 2012). Esse rearranjo consiste na inativação do centrômero antigo e formação de um novo centrômero em outro local do cromossomo (Zhao *et al.*, 2004; Rocchi & Archidiacono, 2006; Veyrunes *et al.*, 2006; Kobayashi *et al.*, 2008; Trifonov *et al.*, 2010b). O RC é uma importante ferramenta evolutiva, pois forma uma barreira reprodutiva que pode levar à especiação (Rocchi *et al.*, 2012). Estudos feitos em humanos e primatas mostram que, quando em heterozigose, os neocentromeros levam à formação de cromossomos dicêntricos e acêntricos na meiose. Como consequência, esse rearranjo pode gerar um heterozigoto com o valor adaptativo reduzido, caracterizando uma força de seleção negativa (Amor *et al.*, 2004; Ventura *et al.*, 2004; Liehr *et al.*, 2010).

Além das alterações estruturais, outros elementos genômicos tem papel importante no processo de especiação, como por exemplo, a heterocromatina (HC). Um dos primeiros casos de evolução cromossômica nos roedores, mediado pela adição/deleção de braços de HC, foi descrito no gênero *Peromyscus* (Pathak *et al.*, 1973). Posteriormente, outros trabalhos mostraram casos semelhantes (Patton & Sherwood, 1982; Graphodatsky, 1989). A quantidade de HC no genoma varia entre diferentes espécies, entre indivíduos da mesma espécie e até mesmo entre

cromossomos homólogos da mesma célula. Nos mamíferos, os diferentes grupos apresentam tamanhos distintos de genoma e essa variabilidade, muitas vezes, está diretamente relacionada à quantidade de HC presente em cada grupo (Graphodatsky, 1989; Graphodatsky *et al.*, 2011; Redi & Capanna, 2012). Em alguns casos, essa diferença está restrita aos cromossomos sexuais, onde grandes blocos heterocromáticos são encontrados (Nanda *et al.*, 1988; Barome *et al.*, 2001; Marchal *et al.*, 2004; Acosta *et al.*, 2011). A quantidade de HC no genoma, não influencia na taxa de fertilidade, sendo assim, esse elemento não deveria estar diretamente envolvido no processo de especiação (King, 1993). Contudo, as regiões de HC pericentromérica e subtelomérica, apresentam papel fundamental nas mudanças cromossômicas que ocorrem na filogenia. Essas regiões constituem “pontos quentes” que favorecem a ocorrência de rearranjos (Aniskin *et al.*, 2006; Romanenko & Volobouev, 2012).

As sequências repetitivas (SR) representam outra importante fonte de variabilidade genômica. Estudos recentes mostraram que as regiões envolvidas diretamente na evolução genômica, são ricas em SINEs (*Short INterspersed Elements*), LINEs (*Long INterspersed Elements*), LTRs (*Long Terminal Repeat*) e duplicações segmentares (Murphy *et al.*, 2005). A presença de SR constituem um substrato para a ocorrência de recombinação entre cromossomos não homólogos (Redi *et al.*, 1990). As sequências teloméricas, por exemplo, que são encontradas nas regiões terminais de ambos os braços cromossômicos, podem também estar presentes em regiões intracromossômicas (Cech, 2004; Romanenko & Volobouev, 2012). As regiões onde estão localizados os genes codificadores de RNA ribossômico, também estão estritamente relacionados a sítios onde ocorrem rearranjos cromossômicos. No gênero *Mus*, por exemplo, a distribuição de rDNA 18S e 28S varia de 1 a 21 pares de cromossomos, mais da metade dos pontos de quebra envolvidos em rearranjos, estão relacionados a locais onde esses genes estão próximos aos centrômeros (Cazaux *et al.*, 2011). Informações sobre outras SR são cada vez mais frequentes na literatura, porém, no que diz respeito aos roedores, a compreensão dessas sequências e sua relação com a evolução cromossômica ainda é pouco explorada (Romanenko & Volobouev, 2012).

Além dos rearranjos de cromossomos autossômicos, polimorfismos de cromossomos sexuais são frequentemente descritos em roedores (Yonenaga-Yassuda

et al., 1988; Almeida & Yonenaga-Yassuda, 1991; Svartman & Almeida, 1992; Gomes-Junior *et al.*, 2016). Adicionalmente, diversos mecanismos de determinação sexual, diferente daqueles tradicionalmente encontrados em mamíferos (XX/XY), já foram descritos dentro do grupo (Romanenko & Volobouev, 2012). O uso de ferramentas moleculares no gênero *Ellobius* (Bagheri-Fam *et al.*, 2012) e *Tokudaia* (Murata *et al.*, 2012), por exemplo, mostrou que, além de outros rearranjos cromossômicos, uma mutação ou perda do gene SRY (*Sex-determining Region Y*) produz instabilidade na determinação sexual, atuando ativamente no processo de especiação.

Um dos elementos genômicos mais intrigantes, envolvidos na variabilidade cromossômica dos roedores, são os cromossomos B, ou supernumerários. Os cromossomos B são elementos não essenciais do genoma. Apesar dessa característica, já foram descritos em mais de 2000 espécies de eucariontes. Contudo, na maioria dessas espécies, sua função, composição molecular e origem permanecem desconhecidas (Jones & Rees, 1982; Beukeboom, 1994; Camacho *et al.*, 2000; Jones, 2017). Dentre os mamíferos, a ordem Rodentia agrupa cerca de 70% das espécies portadoras de cromossomos B (Trifonov *et al.*, 2010a). Em *Thomomys umbrinus*, por exemplo, a quantidade de cromossomos B pode variar de 0 a 30 (Patton & Sherwood, 1982), enquanto em *Holochilus sciureus* varia de 0 a 2 B, sendo que nessa última espécie, um dos cromossomos B representa o maior cromossomo do complemento (Yonenaga-Yassuda *et al.*, 1987). A aplicação de diferentes técnicas de citogenética clássica e molecular foram essenciais para caracterizar a principal composição dos supernumerários, as sequências repetitivas (Camacho *et al.*, 2000). As duas principais hipóteses para o surgimento dos cromossomos B em roedores sugerem que esses cromossomos tenham se originado dos autossomos e/ou sexuais (Beukeboom, 1994; Camacho *et al.*, 2000). Os cromossomos B de *Nectomys squamipes*, por exemplo, apresentam sequências teloméricas intersticiais, enquanto os cromossomos B de *Akodon montensis*, *Sooretamys angouya* e *Rattus rattus* apresentam regiões organizadoras de nucléolos, com genes que podem estar ou não ativos (Yonenaga-Yassuda *et al.*, 1992; Silva & Yonenaga-Yassuda, 1998a; Stitou *et al.*, 2000; Silva & Yonenaga-Yassuda, 2004).

A possibilidade de gerar sondas cromossomos-específicas dos cromossomos B, constituiu uma etapa importante para compreender a origem desses cromossomos. A

hibridação dos supernumerários de *H. sciureus* em metáfases de 15 espécies da tribo Oryzomyini, mostrou sinais de hibridação nas regiões pericentroméricas e intersticiais dos cromossomos X e Y de 12 dessas espécies. Além disso, em *Sooretamys angouya* também foi verificado sinal de hibridação na região pericentromérica de dois pares de autossomos. Dessas 12 espécies, cinco apresentam cromossomos B em sua composição cariotípica, porém somente em três delas foi detectado sinal de hibridação nos cromossomos B. Esses resultados indicam que na tribo Oryzomyini, os supernumerários tiveram diferentes origens (Ventura *et al.*, 2015). Resultados similares foram encontrados na espécie *Apodemus flavicollis*, onde a hibridação dos cromossomos B em metáfases da mesma espécie apresentou sinais de hibridação nas regiões pericentroméricas dos cromossomos sexuais e de dois pares de autossomos, além de hibridar nos cromossomos B (Rajičić *et al.*, 2017). Contudo, a origem e função dos supernumerários ainda é pouco compreendida nos roedores, estudos com a aplicação de técnicas mais refinadas, como o sequenciamento genômico, podem vir a esclarecer os enigmas envolvendo esses elementos.

A compreensão dos mecanismos envolvidos na evolução cromossômica dos roedores ainda é limitada. Estudos recentes, utilizando citogenética comparativa, puderam inferir o cariótipo ancestral dos roedores, porém, são poucas as espécies estudadas utilizando citogenética molecular. Com os avanços na área, foi possível verificar que alguns rearranjos cromossômicos estão diretamente relacionados ao processo de cladogênese. Estudos utilizando mais ferramentas de citogenética molecular, assim como sequenciamento genômico, são essenciais para esclarecer os processos que desencadearam a evolução cromossômica no grupo (Romanenko & Volobouev, 2012).

Citogenética e cladística

Os dados citogenéticos associados a caracteres morfológicos e moleculares, representam uma importante ferramenta nos estudos taxonômicos, porém a citogenética ainda é pouco explorada nessa área. Esse fato chama atenção, pois os cromossomos constituem unidades genômicas independentes, que poderiam vir a ser utilizados em estudos de cladogênese (Dobigny *et al.*, 2004). Além disso, as mudanças cromossômicas são eventos discretos, que combinam as análises moleculares e

morfológicas em um só caracter (O'Brien *et al.*, 1999). A citogenética moderna apresenta técnicas avançadas, como os bandeamentos e FISH com sondas de DNA, que permitem o estudo de homologias cromossômicas com maior refinamento. A maior parte dos trabalhos associando dados cromossômicos às análises filogenéticas, tem como objetivo inferir o cariótipo ancestral do grupo. Essas análises são de extrema importância para compreender os processos relacionados à evolução cromossômica (Dobigny *et al.*, 2004; Ferguson-Smith & Trifonov, 2007; Dobigny *et al.*, 2015).

O primeiro trabalho utilizando dados cromossômicos em análise filogenética na subfamília Sigmodontinae, foi realizado por Gardner & Patton, (1976). Nessa análise foram utilizados dados de número diploide, associados a caracteres morfológicos, para inferir a relação filogenética do grupo. O resultado dessa análise, como citado anteriormente, indicou que as espécies mais basais apresentariam um número diploide entre 70 e 80 que diminuiria nas espécies mais derivadas. Posteriormente, Baker *et al.*, (1983), comparando os padrões de bandamento G de cinco gêneros da subfamília, caracterizou os principais rearranjos envolvidos na evolução cromossômica do grupo. Esse trabalho também identificou cromossomos conservados entre os diferentes táxons, que poderiam vir a compor o cariótipo ancestral dessas espécies.

Com o advento da pintura cromossômica, sondas de cromossomos inteiros foram utilizadas em análises de citogenética comparativa. Os resultados dos trabalhos aplicando essa técnica foram de extrema importância para compreender as relações filogenéticas entre os diferentes táxons. No gênero *Akodon*, por exemplo, a pintura cromossômica permitiu inferir que as espécies com número diploide mais alto são mais basais e que esse tende a diminuir nas espécies mais derivadas (Hass *et al.*, 2008; Ventura *et al.*, 2009). Posteriormente, mais gêneros da tribo Akodontini foram analisados utilizando pintura cromossômica e os resultados foram transformados em uma matriz de caracteres. A análise filogenética resultante desse trabalho reforçou o que já havia sido encontrado anteriormente, novamente as espécies com números diploides menores foram localizadas nos ramos mais derivados da árvore. Além disso, foi possível inferir algumas sentenças cromossômicas que estariam presente no cariótipo ancestral do grupo (Hass *et al.*, 2011).

Na tribo Oryzomyini, cinco espécies do gênero *Oligoryzomys*, com o número diploide variando de $2n = 44$ até $2n = 70$, foram estudadas utilizando a pintura

cromossômica. Os resultados mostraram que o cariótipo dessas espécies são altamente rearranjados. Além disso, esses resultados foram comparados com uma análise filogenética e mostraram que, diferentemente do que ocorreu no gênero *Akodon*, o número diploide tanto aumenta quanto diminui através da filogenia de *Oligoryzomys* (Di-Nizo *et al.*, 2015). Recentemente, dados de pintura cromossômica em espécies da tribo Oryzomyini e Akodontini foram utilizados para inferir o cariótipo ancestral de Sigmodontinae (Pereira, *et al.*, 2016). Um trabalho mais abrangente, incluindo todas as espécies de roedores até então estudados por pintura cromossômica, fez uma reconstrução filogenética inferindo os possíveis cariótipos ancestrais das duas principais famílias de roedores, Muridae e Cricetidae, assim como um cariótipo ancestral para todos os roedores (Figura 3). Contudo, em alguns ramos da árvore os dados disponíveis ainda são escassos e mais espécies precisam ser analisadas para melhor compreensão de como ocorreu a evolução cromossômica do grupo (Romanenko *et al.*, 2012).

Figura 3. Modelo de evolução cromossômica na ordem Rodentia. RAK = cariótipo ancestral de Rodentia; AcdK = cariótipo ancestral de Cricetidae; AcnK = cariótipo ancestral de Cricetinae; AEK = cariótipo ancestral de *Ellobius*; AmdK = cariótipo ancestral de Muridae; AMK = cariótipo ancestral de Muroidea; AmiK = cariótipo ancestral de *Microtus*; AmnK = cariótipo ancestral de Murinae; AsdK = cariótipo ancestral de Sciuridae. Os números dentro dos quadrados indicam o 2n. Os sinais menos (-) e mais (+) indicam fissão e fusão cromossômica, respectivamente. O sinal de interrogação (?) indica ausência de informação (segundo Romanenko *et al.*, 2012).

Referências bibliográficas

- Acosta MJ, Romero-Fernandez I, Sanchez A and Marchal JA (2011) Comparative analysis by chromosome painting of the sex chromosomes in arvicolid rodents. *Cytogenet Genome Res*, 132:47-54.
- Almeida EJC and Yonenaga-Yassuda Y (1991) Pericentric inversions and sex chromosome heteromorphisms in *Oryzomys nigripes* (Rodentia, Cricetidae). *Caryologia*, 44:63-73.
- Amor DJ, Bentley K, Ryan J, Perry J, Wong L, Slater H and Choo KHA (2004) Human centromere repositioning "In progress". *Proc Natl Acad Sci USA*, 101:6542-6547.
- Aniskin VM, Benazzou T, Biltueva L, Dobigny G, Granjon L and Volobouev V (2006) Unusually extensive karyotype reorganization in four congeneric *Gerbillus* species (Muridae: Gerbillinae). *Cytogenet Genome Res*, 112:131-140.
- Ayala FJ and Coluzzi M (2005) Chromosome speciation: Humans, *Drosophila*, and mosquitoes. *Proc Natl Acad Sci USA*, 102:6535-6542.
- Bagheri-Fam S, Sreenivasan R, Bernard P, Knowler KC, Sekido R, Lovell-Badge R, Just W and Harley VR (2012) Sox9 gene regulation and the loss of the XY/XX sex-determining mechanism in the mole vole *Ellobius lutescens*. *Chromosome Res*, 20:191-199.
- Baker RJ, Koop BF and Haiduk MW (1983) Resolving systematic relationships with Gbands: a study of five genera of South American Cricetine rodents. *Syst Zool*, 32(4):403-416.
- Bakloushinskaya IY, Romanenko SA, Graphodatsky AS, Matveevsky SN, Lyapunova EA and Kolomiets OL (2010) The role of chromosome rearrangements in the evolution of mole voles of the genus *Ellobius* (Rodentia, Mammalia). *Russ J Genet*, 46:1143-1145.
- Barome PO, Lymberakis P, Monnerot M and Gautun JC (2001) Cytochrome b sequences reveal *Acomys minous* (Rodentia, Muridae) paraphyly and answer the question about the ancestral karyotype of *Acomys dimidiatus*. *Mol Phylogenet Evol*, 18:37-46.
- Barros MA, Reig OA and Perez-Zapata A (1992) Cytogenetics and karyosystematics of South American Oryzomyine rodents (Cricetidae, Sigmodontinae). *Cytogenet Cell Genet* 59:34-38.
- Bauchau V (1990) Phylogenetic analysis of the distribution of chromosomal races of *Mus musculus domesticus ruttii* in Europe. *Biol J Linn Soc*, 41:171-192.
- Beukeboom LW (1994) Bewildering Bs: an impression of the 1st B-chromosome conference. *Heredity*, 73:328-336.
- Britton-Davidian J, Catalan J, Ramalhinho MG, Ganem G, Auffray JC, Capela R, Biscoito M, Searle JB and Mathias ML (2000) Rapid chromosomal evolution in island mice. *Nature*, 403:158.
- Camacho JPM, Sharbel TF and Beukeboom LW (2000) B Chromosome Evolution. *Phil Trans R Soc London*, 355:163-178.

- Cazaux B, Catalan J, Veyrunes F, Douzery EJ and Britton-Davidian J (2011) Are ribosomal DNA clusters rearrangement hotspots?: a case study in the genus *Mus* (Rodentia, Muridae). *BMC Evol Biol*, 11:124.
- Cech TR (2004) Beginning to understand the end of the chromosome. *Cell*, 116:273-279.
- D'Elía G and Pardiñas U (2015) Subfamily Sigmodontinae Wagner, 1843. In *Mammals of South America*. 2. Rodents (Patton J, Pardiñas UFJ and D'Elía G, eds.). The University of Chicago Press, Chicago and London.
- D'Elía G, Pardiñas UFJ, Teta P and Patton JL (2007) Definition and diagnosis of a new tribe of sigmodontine rodents (Cricetidae, Sigmodontinae), and a revised classification of the subfamily. *Gayana*, 71:187-194.
- Di-Nizo CB, Ventura K, Ferguson-Smith MA, O'Brien PCM, Yonenaga-Yassuda Y and Silva MJJ (2015) Comparative chromosome painting in six species of *Oligoryzomys* (Rodentia, Sigmodontinae) and the karyotype evolution of the genus. *PLoS ONE*, 10(2), e0117579.
- Dobigny G, Ducroz JF, Robinson TJ and Volobouev V (2004) Cytogenetics and Cladistics. *Syst Biol*, 53(3):470-484.
- Dobigny G, Aniskin V, Granjon L, Cornette R and Volobouev V (2005) Recent radiation in West *African Taterillus* (Rodentia, Gerbillinae): the concerted role of chromosome and climatic changes. *Heredity*, 95:358-368.
- Dobigny G, Britton-Davidian J and Robinson TJ (2015) Chromosomal polymorphism in mammals: an evolutionary perspective. *Biol Rev*, 92(1):1-21.
- Dunnum JL, Salazar-Bravo J and Yates TL (2001) The Bolivian bamboo rat, *Dactylomys boliviensis* (Rodentia: Echimyidae), a new record for chromosome number in a mammal. *Mamm Biol*, 66(2):121-126.
- Fabre PH, Hautier L, Dimitrov D and Douzery EJP (2012) A glimpse on the pattern of rodent diversification: a phylogenetic approach. *BMC Evolutionary Biology*, 12:88.
- Fagundes V, Vianna-Morgante AM and YonenagaYassuda Y (1997) Telomeric sequences localization and G-banding patterns in the identification of a polymorphic chromosomal rearrangement in the rodent *Akodon cursor* (2n = 14, 15 and 16). *Chromosome Res*, 5:228-232.
- Ferguson-Smith MA and Trifonov V (2007). Mammalian karyotype evolution. *Nat Rev Genet*, 8(12):950-962.
- Freitas TRO, Mattevi MS, Oliveira LFB, Souza MJ, Yonenaga-Yassuda Y and Salzano FM (1983) Chromosome relationships in three representatives of the genus *Holochilus* (Rodentia, Cricetidae) from Brazil. *Genetica*, 61:13-20.

- Garagna S, Marziliano N, Zuccotti M, Searle JB, Capanna E and Redi CA (2001) Pericentromeric organization at the fusion point of mouse Robertsonian translocation chromosomes. *Proc Natl Acad Sci USA*, 98:171-175.
- Gardner AL and Patton JL (1976) Karyotypic variation in Oryzomyine rodents (Cricetinae) with comments on chromosomal evolution in the Neotropical Cricetine complex. *Occas Pap Mus Zool*, 49:1-48.
- Gauthier P, Hima K and Dobigny G (2010) Robertsonian fusions, pericentromeric repeat organization and evolution: a case study within a highly polymorphic rodent species, *Gerbillus nigeriae*. *Chromosome Res*, 18:473-486.
- Gomes Júnior RG, Schneider CH, Lira T, Carvalho NDM, Feldberg E, Silva MNF and Gross MC (2016) Intense genomic reorganization in the genus *Oecomys* (Rodentia, Sigmodontinae): comparison between DNA barcoding and mapping of repetitive elements in three species of the Brazilian Amazon. *Comp Cytogenet*, 10(3):401-426.
- Graphodatsky AS (1989) Conserved and variable elements of mammalian chromosomes, in Halnan CRE (ed): *Cytogenetics of Animals*, pp 95-123 (CAB International Press, Oxon).
- Graphodatsky A, Trifonov VA and Stanyon R (2011) The genome diversity and karyotype evolution of mammals. *Mol Cytogenet*, 4:1-22.
- Graphodatsky A, Ferguson-Smith MA and Stanyon R (2012) A Short Introduction to Cytogenetic Studies in Mammals with Reference to the Present Volume. *Cytogenet Genome Res*, 137:83-96.
- Gropp A, Winking H and Redi CA (1982) Consequences of chromosomal heterozygosity. In Crosignani PG and Rubin BL (eds): *Genetic Control of Gamete Production and Function*, pp 115-134, Grune and Stratton, New York 1982.
- Gropp A, Kolbus U and Giers D (1975) Systematic approach to the study of trisomy in the mouse. *Cytogenet Cell Genet*, 14:42-62.
- Grutzner F, Himmelbauer H, Paulsen M, Ropers HH and Haaf T (1999) Comparative mapping of mouse and rat chromosomes by fluorescence in situ hybridization. *Genomics*, 55:306-313.
- Guilly MN, Fouchet P, de Chamisso P, Schmitz A and Dutrillaux B (1999) Comparative karyotype of rat and mouse using bidirectional chromosome painting. *Chromosome Res*, 7:213-221.
- Hass I, Sbalqueiro IJ and Müller S (2008) Chromosomal phylogeny of four Akodontini species (Rodentia, Cricetidae) from Southern Brazil established by Zoo-FISH using *Mus musculus* (Muridae) painting probes. *Chromosome Res*, 16:75-88.
- Hass I, Müller S, Artoni RF and Sbalqueiro IJ (2011) Comparative Chromosome Maps of Neotropical Rodents *Necomys lasiurus* and *Thaptomys nigrita* (Cricetidae) Established by ZOO-FISH. *Cytogenet Genome Res*, 135:42-50.

- Hunter JP and Jernvall J (1995) The hypocone as a key innovation in mammalian evolution. *Proc Natl Acad Sci USA*, 92:10718-10722.
- Jernvall J (1995) Mammalian molar cusp patterns: developmental mechanisms of diversity. *Acta Zoologica Fennica*, 198:1-61.
- Jones RN and Rees H (1982) B chromosomes. New York, Academic Press.
- Jones N (2017) New species with B chromosomes discovered since 1980. *Nucleus*, pp 1-19.
- Kalitsis P, Griffiths B and Choo KH (2006) Mouse telocentric sequences reveal a high rate of homogenization and possible role in Robertsonian translocation. *Proc Natl Acad Sci USA*, 103:8786-8791.
- Kasahara S and Yonenaga-Yassuda Y (1984) A progress report of cytogenetic data on Brazilian rodents. *Rev Brasil Genet*, 7(3):509-533.
- King M (1993) Chromosomal Speciation Revisited (Again). *Species Evolution. The Role of Chromosome Change*. Cambridge University Press, Cambridge 1993.
- Kobayashi T, Yamada F, Hashimoto T, Abe S, Matsuda Y and Kuroiwa A (2008) Centromere repositioning in the X chromosome of X0/X0 mammals, Ryukyu spiny rat. *Chromosome Res*, 16:587-593.
- Kovalskaya YM, Aniskin VM, Bogomolov PL, Surov AV, Tikhonov IA, Tikhonova GN, Robinson TJ and Volobouev VT (2011) Karyotype reorganisation in the subtilis group of birch mice (Rodentia, Dipodidae, Sicista): unexpected taxonomic diversity within a limited distribution. *Cytogenet Genome Res*, 132:271-288.
- Larkin DM, Pape G, Donthu R, Auvil L, Welge M and Lewin HA (2009) Breakpoint regions and homologous synteny blocks in chromosomes have different evolutionary histories. *Genome Res*, 19:770-777.
- Liehr T, Kosyakova N, Weise A, Ziegler M and Raabe-Meyer G (2010) First case of a neocentromere formation in an otherwise normal chromosome 7. *Cytogenet Genome Res*, 128:189-191.
- Lyapunova EA, Vorontsov NN, Korobitsyna KV, Ivanitskaya EY, Borisov YM, Yakimenko LV and Dovgal VY (1980) A Robertsonian fan in *Ellobius talpinus*. *Genetica*, 52:239-247.
- Ma J, Zhang L, Suh BB, Raney BJ, Burhans RC, Kent WJ, Blanchette M, Haussler D and Miller W (2006) Reconstructing contiguous regions of an ancestral genome. *Genome Res*, 16:1557-1565.
- Maia V and Hulak A (1981) Robertsonian polymorphism in chromosomes of *Oryzomys subflavus* (Rodentia, Cricetidae). *Cytogenet Cell Genet*, 31:33-39.
- Marchal JA, Acosta MJ, Nietzel H, Sperling K, Bullejos M, Díaz de la Guardia R and Sánchez A (2004) X chromosome painting in *Microtus*: origin and evolution of the giant sex chromosomes. *Chromosome Res*, 12:767-776.

Conclusão

O conhecimento a respeito da variabilidade cromossômica presente nos roedores da tribo Oryzomyini é essencial para melhor compreensão dos processos envolvidos na evolução cromossômica dos Roedores Neotropicais. Apesar de décadas de estudo, nosso conhecimento citogenético da tribo ainda está muito restrito à descrição dos números diploide e fundamental. Os resultados do presente estudo mostraram que essas espécies diferem entre si pela ocorrência de inversões pericêntricas, ou reposicionamento centromérico, inversões paracêntricas, rearranjo Robertsoniano, fusões/fissões em tandem e translocações. Os cromossomos sexuais de HSC apresentam sinal de hibridação nos sexuais de todas as espécies analisadas, contrastando com a diversificação presente nos cromossomos autossômicos. Além disso, os cromossomos Bs dentro da tribo foram caracterizados por apresentarem diferentes origens filogenéticas. A diversidade cromossômica encontrada nesses roedores ainda precisa ser melhor explorada, a utilização de técnicas mais refinadas, como o Sequenciamento de Nova Geração, podem caracterizar elementos presentes no genoma dessas espécies que sejam responsáveis por desencadear tal variabilidade.

Referências bibliográficas

- Barros MA, Reig OA and Perez-Zapata A (1992) Cytogenetics and karyosystematics of South American Oryzomyine rodents (Cricetidae: Sigmodontinae). *Cytogenet Cell Genet*, 59:34-38.
- Camacho JPM, Sharbel TF and Beukeboom LW (2000) B Chromosome Evolution. *Phil Trans R Soc London*, 355:163-178.
- Di-Nizo CB, Ventura K, Ferguson-Smith MA, O'Brien PCM, Yonenaga-Yassuda Y and Silva MJJ (2015) Comparative chromosome painting in six species of *Oligoryzomys* (Rodentia, Sigmodontinae) and the karyotype evolution of the genus. *PLoS ONE*, 10(2), e0117579.
- Dobigny G, Britton-Davidian J and Robinson TJ (2015) Chromosomal polymorphism in mammals: an evolutionary perspective. *Biol Rev*, 92(1):1-21.
- Ferguson-Smith MA and Trifonov V (2007). Mammalian karyotype evolution. *Nat Rev Genet*, 8(12):950-962.
- Gifalli-Iughetti C and Koiffmann CP (2009) The Y Chromosome of the Atelidae Family (Platyrrhini): Study by Chromosome Microdissection. *Cytogenet Genome Res*, 125:46-53.
- Hass I, Müller S, Artoni RF and Sbalqueiro IJ (2011) Comparative Chromosome Maps of Neotropical Rodents *Necomys lasiurus* and *Thaptomys nigrita* (Cricetidae) Established by ZOO-FISH. *Cytogenet Genome Res*, 135:42-50.
- O'Brien SJ, Menotti-Raymond M, Murphy WJ, Nash WG, Wienberg J, Stanyon R, Copeland NG, Jenkins NA, Womack JE and Graves JAM (1999) The promise of comparative genomics in mammals. *Science*, 286:458-481.
- Pereira AL, Malcher SM, Nagamachi CY, O'Brien PCM, Ferguson-Smith MA, Mendes-Oliveira AC and Pieczarka JC (2016) Extensive chromosomal reorganization in the evolution of New World Muroid Rodents (Cricetidae, Sigmodontinae): Searching for ancestral phylogenetic traits. *PLoS ONE*, 11(1), e0146179.
- Reig OA, Aguilera M and Perez-Zapata A (1990) Cytogenetics and karyosystematics of South American oryzomyine rodents (Cricetidae: Sigmodontinae) II. High numbered karyotypes and chromosomal heterogeneity in Venezuelan *Zygodontomys*. *Z Säugetierkunde*, 55(6):361-370.
- Romanenko SA and Volobouev V (2012) Non-Sciuromorph Rodent Karyotypes in Evolution. *Cytogenet Genome Res*, 137:233-245.
- Romanenko SA, Perelman PL, Trifonov VA and Graphodatsky AS (2012) Chromosomal evolution in Rodentia. *Heredity*, 108:4-16.
- Swier VJ, Bradley RD, Rens W, Elder FF and Baker RJ (2009) Patterns of chromosomal evolution in *Sigmodon*, evidence from whole chromosome paints. *Cytogenet Genome Res*, 125:54-66.
- Ventura K, O'Brien PC, Yonenaga-Yassuda Y and Ferguson-Smith MA (2009) Chromosome homologies of the highly rearranged karyotypes of four *Akodon* species (Rodentia, Cricetidae) resolved by

reciprocal chromosome painting: the evolution of the lowest diploid number in rodents. *Chromosome Res*, 17:1063-1078.

Ventura K, Yonenaga-Yassuda Y and Ferguson-Smith MA (2012) Variable patterns of Y chromosome homology in Akodontini rodents (Sigmodontinae): a phylogenetic signal revealed by chromosome painting. *Chromosome Res*, 20:427-433.

Ventura K, O'Brien PCM, Moreira CN, Yonenaga-Yassuda Y and Ferguson-Smith MA (2015) On the origin and evolution of the extant system of B chromosomes in Oryzomyini radiation (Rodentia, Sigmodontinae). *PloS one* 10(8), e0136663.

Weksler M (2006) Phylogenetic relationships of oryzomine rodents (Muroidea, Sigmodontinae): Separate and combined analyses of morphological and molecular data. *Bull Am Mus Nat Hist*, 296:1-149.

RESUMO

Resumo

A tribo Oryzomyini é a que contém o maior número de espécies dentre as tribos da subfamília Sigmodontinae e os estudos citogenéticos nesses roedores refletem tal diversidade mostrando uma gama excepcional de variabilidade cromossômica. O número diploide varia de $2n = 16$ até $2n = 88$, além disso algumas espécies apresentam polimorfismos de cromossomos autossômicos e sexuais, assim como a presença de supernumerários. De modo a compreender melhor a variabilidade cromossômica do grupo, o presente trabalho teve como objetivo: (1) fazer revisão citogenética da tribo; (2) descrever sete novos cariótipos; (3) realizar amplo estudo de pintura cromossômica comparativa, utilizando sondas cromossomo-específicas de todo o complemento cromossômico de *Holochilus sciureus* e alguns autossomos de *Oligoryzomys moojeni* em quinze espécies da tribo Oryzomyini; (4) e por fim fazer análise filogenética da tribo baseada em dados de pintura cromossômica. Os resultados mostraram intensa reorganização genômica, incluindo inversões pericêntricas e/ou reposicionamento centromérico, inversões paracêntricas, rearranjos Robertsonianos, fusões e/ou fissões em tandem e translocações envolvidas na diversidade e evolução cromossômica de Oryzomyini. A utilização de duas abordagens diferentes na análise filogenética mostrou qual é mais confiável e apresenta resultados similares aqueles resultantes das análises morfológicas e moleculares. Além disso, os cromossomos sexuais apresentaram regiões homólogas compartilhadas por todas as espécies analisadas com amplificação espécie-específica de heterocromatina.

Palavras-chave: Oryzomyini, citogenética, evolução cariotípica, pintura cromossômica, filogenia cromossômica

ABSTRACT

Abstract

Oryzomyini is the most specious tribe of the Sigmodontinae subfamily and cytogenetic studies of these rodents reflect such diversity displaying an exceptional range of karyotype variability. Diploid number vary from $2n = 16$ to $2n = 88$, and in addition, some species presents autosomal and sex chromosomes polymorphisms, besides the presence of B chromosomes. In order to understand the actual karyotype variability of Oryzomyini we presented: (1) a cytogenetic review of the tribe rescuing all chromosomal data available for the group; (2) the description of seven new karyotypes; (3) a genome-wide comparative study, using whole chromosome probes of the entirely chromosome set of *Holochilus sciureus*, and some autosomes of *Oligoryzomys moojeni* on metaphases of fifteen Oryzomyini species; and (4) a phylogenetic analysis of Oryzomyini using chromosome painting data. The results showed extensive chromosomal rearrangements, such as pericentric inversions or centromeric shift, paracentric inversions, Robertsonian rearrangements, tandem fusions/fissions, and translocations, involved on the karyotype diversity and evolution of Oryzomyini. The use of two different approaches to perform a phylogenetic analysis based on chromosome painting data revealed which one is more trustworthy and presented results more similar to molecular and morphological analysis. In addition, the sex chromosomes of these species presents homologous regions between all analysed species, with amplification of species-specific heterochromatin.

Keywords: Oryzomyini, cytogenetic, karyotype evolution, chromosome painting, chromosomal phylogeny