

DIEGO MARLLUS ALBANUS BRITO

Evolução de tamanho de genoma em peixes teleósteos:
uma reavaliação da hipótese de Hinegardner e Rosen

Curitiba
2007

DIEGO MARLLUS ALBANUS BRITO

**Evolução de tamanho de genoma em peixes teleósteos:
uma reavaliação da hipótese de Hinegardner e Rosen**

Monografia apresentada à disciplina
de Estágio em Zoologia (BZ027) como
requisito parcial à conclusão do curso de
Ciências Biológicas, Setor de Ciências
Biológicas, Universidade Federal do Paraná

Orientador: Walter A. P. Boeger

Co-orientador: Marcio R. Pie

Curitiba
2007

AGRADECIMENTOS

A todos que acreditaram em mim e me ajudaram, de alguma forma, a concluir essa etapa da minha vida.

À minha mãe, pelo amor incondicional.

A Oriane, Iraçu e Elvira pelo apoio e amizade que ultrapassa os laços familiares.

À Vânia, por não perder a fé em mim em nenhum momento.

A Cibele, Hélio e Jocieli e todos os amigos que, sempre quando necessário, se mostraram presentes com palavras de incentivo ou críticas construtivas.

A Marcio e Rodrigo, pelo incentivo e suporte dados.

Ao meu pai, pela ajuda ininterrupta.

“O homem não sabe mais que os outros animais; sabe menos. Eles sabem o que precisam saber. Nós não.”

Fernando Pessoa (1888-1935)

SUMÁRIO

1. Introdução.....	8
2. Metodologia.....	10
2.1. Coleta de dados.....	10
2.2. Análise.....	12
3. Resultados.....	13
4. Discussão.....	17
5. Referências.....	19
6. Anexo.....	24

RESUMO

Hinegardner e Rosen (1972) publicaram um dos primeiros trabalhos buscando estabelecer relações entre os fatores que influenciam o tamanho de genoma e suas implicações macroevolutivas. Uma das principais implicações deste trabalho sugere espécies com menores genomas estariam mais próximas do tamanho haplóide mínimo para a formação de um peixe adulto fértil, havendo pouca possibilidade de mutações de redução no seu tamanho de genoma que não fossem deletérias. Por outro lado, esta limitação seria menor em espécies com maiores genomas. Se esta hipótese estiver correta, quanto menor o tamanho de genoma de um dado grupo de peixes, a variação no tamanho de genoma dentro deste grupo seria proporcionalmente menor. Esta hipótese é testada no presente estudo utilizando informações recentes sobre tamanhos de genoma em diversos grupos de peixes e utilizando métodos filogenéticos comparativos. Foram compilados dados sobre a filogenia de peixes teleósteos e todos os dados disponíveis na literatura sobre seus respectivos tamanhos de genoma. Para todas as famílias estudadas, foram compilados tanto a média de tamanho de genoma (em pg) como o correspondente coeficiente de variação. Se a hipótese sendo testada estiver correta, deveria existir uma relação positiva entre estas duas variáveis. Os resultados obtidos não suportam a hipótese de Hinegardner e Rosen, sugerindo que a dinâmica da evolução de tamanho de genoma é mais complexa do que proposto por aqueles autores. Além disso, a distribuição de freqüências dos tamanhos de genomas mostrou-se claramente próxima a uma distribuição log-normal, sugerindo que os processos subjacentes à evolução do tamanho de genoma nestes organismos têm uma natureza multiplicativa (ao contrário da dinâmica aditiva indicada por uma distribuição normal).

Palavras-chave: perda de DNA, duplicação de genoma, poliploidia, evolução de genoma, contrastes independentes de tamanho de genoma

ABSTRACT

Hinegardner e Rosen (1972) published one of the seminal studies over the mechanisms driving the evolution of genome size. One of the major conclusions of this study suggests that species with smaller genomes would be closer to the minimum genome size needed for the development of a sexually mature fish, and so there would be little room for non-deleterious mutation that decreased genome size. This constraint would be smaller in species with larger genomes. In the case this hypothesis is correct, the variation coefficient would decrease along with the genome size in the groups. This hypothesis is tested using data about genome size of various fish groups and using comparative phylogenetic methods. For all the studied families, data about within-family average genome size (pg) and their C.V. was analyzed. If the former hypothesis is correct, these two variables should be positively correlated. Our results do not support the hypothesis of Hinegardner and Rosen, suggesting there are more factors driving the evolution of genome size. Moreover, the distribution of frequencies of genome sizes is strongly skewed, which suggests that evolution of genome size occurs under multiplicative constraints (opposing to an additive dynamics derived from a gaussian distribution).

Keywords DNA loss, Genome duplication, Polyploidy, Genome evolution, Genome size independent contrasts

1) Introdução

Apesar de grandes avanços na área de estudos genômicos durante as últimas décadas, surpreendentemente pouco é conhecido sobre os processos que governam a evolução do genoma em escalas macroevolutivas. Há, por exemplo, evidências de que a duplicação tanto de genes quanto de genomas inteiros é importante na evolução adaptativa (Ohno, 1970; Lynch e Conery, 2000; Castillo-Davis et al., 2004; Le Comber e Smith, 2004) e na formação do isolamento reprodutivo (Lynch e Force, 2000; Otto e Whitton, 2000; Taylor et al., 2001). Ainda

assim, não está claro como tais mecanismos microevolutivos levariam à diversidade dos genomas existentes na natureza. Lynch e Conery (2003) sugeriram recentemente que o aumento no tamanho e na complexidade dos genomas poderia evoluir como uma consequência não-adaptativa de tamanhos efetivos de população pequenos. Apesar de essa hipótese ter sido corroborada por um estudo com genomas de Actinopterygii (Yi e Strelman, 2005), a abrangência desse mecanismo ainda não é certa (Daubin e Moran, 2004; Charlesworth e Barton, 2004; Vinogradov, 2004a, b). Hinegardner e Rosen (1972) publicaram um dos primeiros trabalhos (1972) buscando estabelecer relações entre os fatores que influenciam o tamanho de genoma e suas implicações macroevolutivas. Nesse estudo, os autores compilaram informações sobre o tamanho de genoma de 275 de peixes teleósteos. Uma das principais implicações deste trabalho sugere que espécies com menores genomas estariam mais próximas do tamanho haplóide mínimo para a formação de um peixe adulto fértil, havendo pouca possibilidade de mutações de redução no seu tamanho de genoma que não fossem deletérias. Por outro lado, esta limitação seria menor em espécies com maiores genomas. Se esta hipótese estiver correta, quanto menor o tamanho de genoma de um dado grupo de peixes, a variação no tamanho de genoma dentro deste grupo seria proporcionalmente menor. Hinegardner e Rosen testaram essa consequência correlacionando os tamanhos de genoma médios dentro das famílias e seus coeficientes de variação correspondentes e encontraram suporte significativo à sua hipótese. Considerando que o conhecimento sobre a variação de tamanho de genoma de peixes aumentou consideravelmente durante os últimos 30 anos, parece ser o momento de reavaliar a hipótese de Hinegardner e Rosen (H.R.). Além disso, outro fator sugere que uma reanálise da hipótese de HR deve ser feita. O desenvolvimento de métodos comparativos modernos indica que dados interespecíficos não podem ser analisados usando métodos estatísticos comuns devido à não-independência filogenética, a qual pode aumentar (muitas vezes substancialmente) a chance de ocorrerem erros do tipo I (Felsenstein, 1985; Harvey e Pagel, 1991; Martins, 2000).

Portanto, um teste válido da hipótese de HR deve utilizar as técnicas apropriadas para o controle da filogenia, como o método de contrastes independentes (Felsenstein, 1985; Díaz-Uriarte e Garland, 1996). Um aspecto da evolução dos tamanhos de genoma que não foi considerado por Hinegardner e Rosen é a forma da distribuição dos tamanhos de genoma. Quando analisada sob uma escala de tempo longa, a evolução do tamanho de genoma de uma linhagem pode ser vista como uma variável aleatória. Caso a dinâmica de flutuação dessa variável seja baseada em fenômenos multiplicativos, como poliploidia ou a adição e deleção de cromossomos inteiros, então pode-se esperar que a variação interespecífica dos tamanhos de genoma seguiriam uma distribuição log-normal. Por outro lado, se os mecanismos principais responsáveis pela evolução de tamanho de genoma forem aditivos (isto é, pequenas inserções e deleções), sua distribuição seguirá uma curva normal (gaussiana, veja May, 1975). Portanto, a verificação dessas duas alternativas pode contribuir para o teste de uma hipótese utilizada nos últimos anos para explicar as inúmeras diferenças de tamanho de genoma encontradas nos organismos: a hipótese de perda do DNA (Lozovskaya et al., 1999; Petrov et al., 2000; Petrov, 2002). De acordo com essa hipótese, as diferenças no tamanho de genoma podem ser explicadas principalmente por mudanças na taxa de perda de nucleotídeos por pequenas deleções (Petrov, 2002; veja Gregory, (2004) para uma revisão crítica). Como consequência, se essa hipótese estiver correta, a variação do tamanho de genoma deverá seguir uma curva normal.

Este trabalho teve dois objetivos: Primeiro, a variação dos tamanhos de genoma de peixes foi sobreposta com as distribuições normal e log-normal. Apesar de a aderência à curva log-normal ser estatisticamente superior, os dados permaneceram assimétricos mesmo após a transformação em logaritmos, o que indica uma freqüência desproporcional de genomas pequenos. Em segundo lugar a hipótese de HR foi testada usando uma variedade de técnicas de regressão linear, incluindo métodos que controlem a não-independência filogenética. Nenhuma das análises corroborou a hipótese de HR, sugerindo que a evolução de tamanhos de genoma em peixes é mais complexa do que a proposta pela

hipótese de HR. Além disso, esses resultados indicam que a evolução do tamanho de genoma de peixes não pode ser vista como um processo estocástico homogêneo simples, e tanto uma aleatoriedade a nível cladístico quanto um viés evolutivo podem ser responsáveis pela frequência desproporcional de linhagens com genomas pequenos.

2) Metodologia

2.1) Coleta de dados

Para a realização do presente trabalho, foi necessária a coleta de dois tipos de dados: o primeiro referindo-se a informações filogenéticas para a elaboração de um cladograma composto para peixes teleósteos, enquanto o segundo remetia a dados sobre o tamanho de genoma (em picogramas) dos peixes presentes na filogenia.

2.1.1) Dados filogenéticos

Para a organização de uma árvore filogenética a mais completa possível, foram buscados dados em diversas fontes, tanto impressas (Miya et al., 2003; Ortí e Meyer, 1997; Carpenter e Johnson, 2002; Ishiguro et al., 2003; Calcagnotto et al., 2005; Chang et al., 1995; Brainerd et al., 2001; Neafsey e Palumbi, 2003; Volff, 2004; le Comber e Smith, 2004) quanto virtuais (<http://www.tolweb.org/tree>). Sempre que uma espécie fosse citada em mais de uma posição no clado, a mais freqüente era utilizada. Caso não houvesse uma posição mais freqüente, a referência mais recente era

utilizada. O cladograma foi criado e manipulado utilizando os programas TreeView (Page, 1996) e MacClade (Maddison e Maddison, 2000). Caso não houvesse informação filogenética para um determinado grupo, espécies eram dispostas em uma politomia dentro de seus respectivos gêneros, gêneros eram dispostos como politomias em suas respectivas famílias e assim por diante. Metodologias semelhantes para a elaboração de árvores compostas já foi usada em outros estudos (Mank et al., 2005; Mank e Avise, 2006).

2.1.2) Dados quanto ao tamanho de genoma

Os dados relativos ao valor C (tamanho do genoma em pg) das espécies presentes no cladograma foram compilados em uma tabela. A coleta dos dados foi realizada principalmente a partir do banco de dados organizado T. R. Gregory (<http://www.genomesize.com>), além de outras fontes (Chang et al., 1995; Carvalho et al., 1998, 2002; Fenerich et al., 2004). Somente foram incluídas famílias para as quais ao menos dois representantes tivessem disponíveis seus tamanhos de genoma. Caso existisse mais de um valor para a mesma espécie, a sua média era utilizada.

2.2) Análise

Após a coleta de dados filogenéticos e de valor C, foram utilizadas três estratégias para o teste da hipótese de HR: a primeira foi a mesma utilizada por Hinegardner e Rosen em seu trabalho original; na segunda, porém, foi

considerada a não-independência filogenética e, na terceira, considerou-se o grau de incerteza da árvore utilizada. Em todas as análises, a média do valor C e seu CV foram calculados para todas as famílias. A aderência da distribuição do tamanho de genoma às curvas normal e log-normal foi testada utilizando o teste de Kolmogorov-Smirnov (Sokal e Rohlf, 1995). Em todas as análises que utilizaram cladogramas, o tamanho dos ramos teve valor 1.

2.2.1) Método original

A primeira análise contou com a metodologia utilizada por Hinegardner e Rosen (1972) em seu trabalho original. A distribuição dos valores e da variação dos valores de C foi verificada usando testes clássicos de regressão linear. Caso os resultados obtidos fossem próximos do trabalho original, tanto o método quanto a hipótese de HR seriam corroborados.

2.2.2) Não independência de dados filogenéticos

A segunda estratégia foi aplicar o método de contrastes independentes à árvore construída (Felsenstein, 1985). Esse método leva em consideração a não-independência de dados comparativos que é a base de métodos comparativos modernos. Os resultados, porém, poderiam ser prejudicados pela falta de resolução referente a alguns clados e pela perda de informação com a retirada de ramos incertos da árvore.

2.2.3) Árvores aleatórias

Tendo em vista que a árvore filogenética composta utilizada no presente estudo possui várias regiões com baixa resolução nas relações entre seus componentes, foram realizadas análises de sensibilidade onde a árvore inteira era resolvida aleatoriamente em todas as suas politomias e o teste de contrastes independentes era repetido em cada árvore obtida. Este procedimento foi repetido 500 vezes.

3) Resultados

A tabela com os resultados das médias do tamanho de genoma e seus coeficientes de variação encontra-se no anexo 1. O método de regressão linear não indicou relação entre o tamanho médio de genoma nas famílias e seu coeficiente de variação (Fig. 1, $r^2 = 0,02$, $df = 128$, $P = 0,11$). O método de contrastes independentes sugeriu uma relação marginalmente significativa entre estas variáveis (Fig. 2, $r^2 = 0,05$, $N = 81$ contrastes, $P = 0,046$), porém após a retirada de uma família com um valor de contraste de tamanho de genoma excessivamente elevado, essa relação desapareceu ($r^2 = 0,02$, $P = 0,13$). Mesmo na terceira análise, os resultados não deram suporte a essa hipótese (correlação média = $-0,18 \pm 2,43$, intervalo de confiança de 95%).

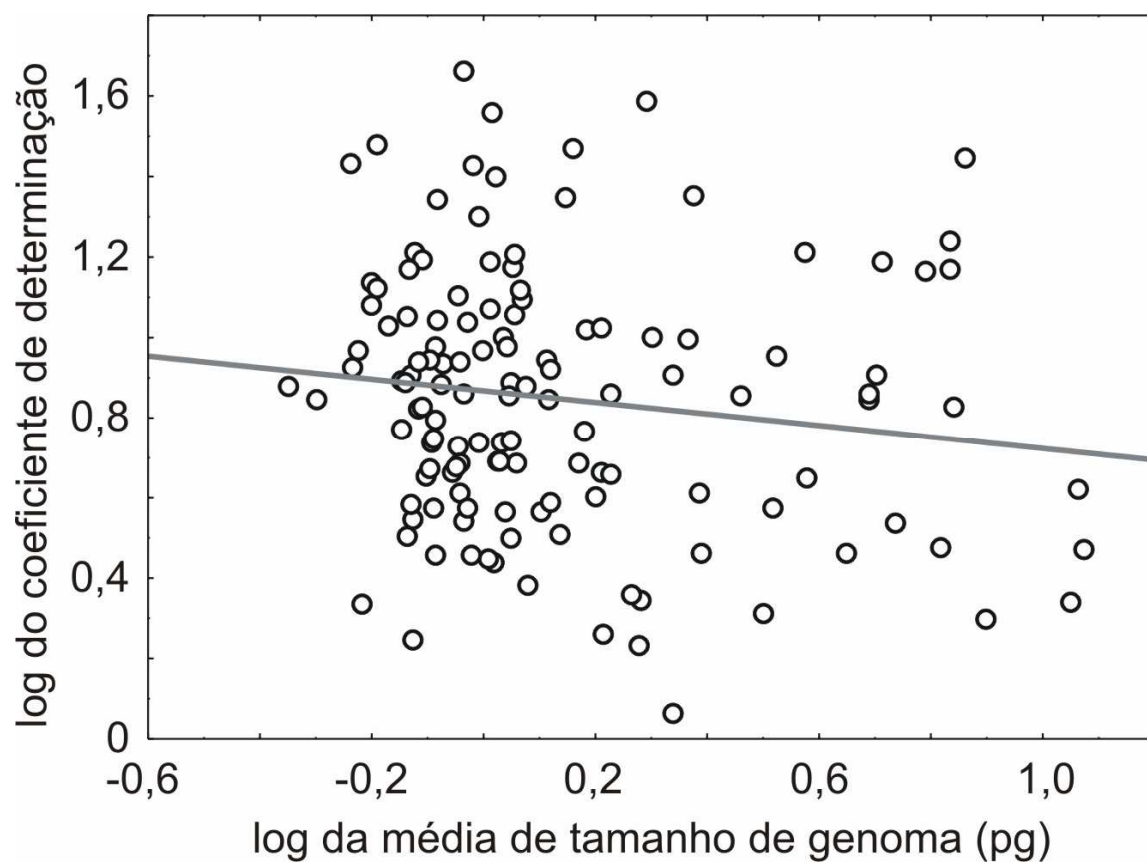


Fig. 1 – Relação entre as médias encontradas para o tamanho de genoma em cada família e seus respectivos coeficientes de variação. Os dados foram transformados em logaritmos para aproximar-se a uma distribuição normal.

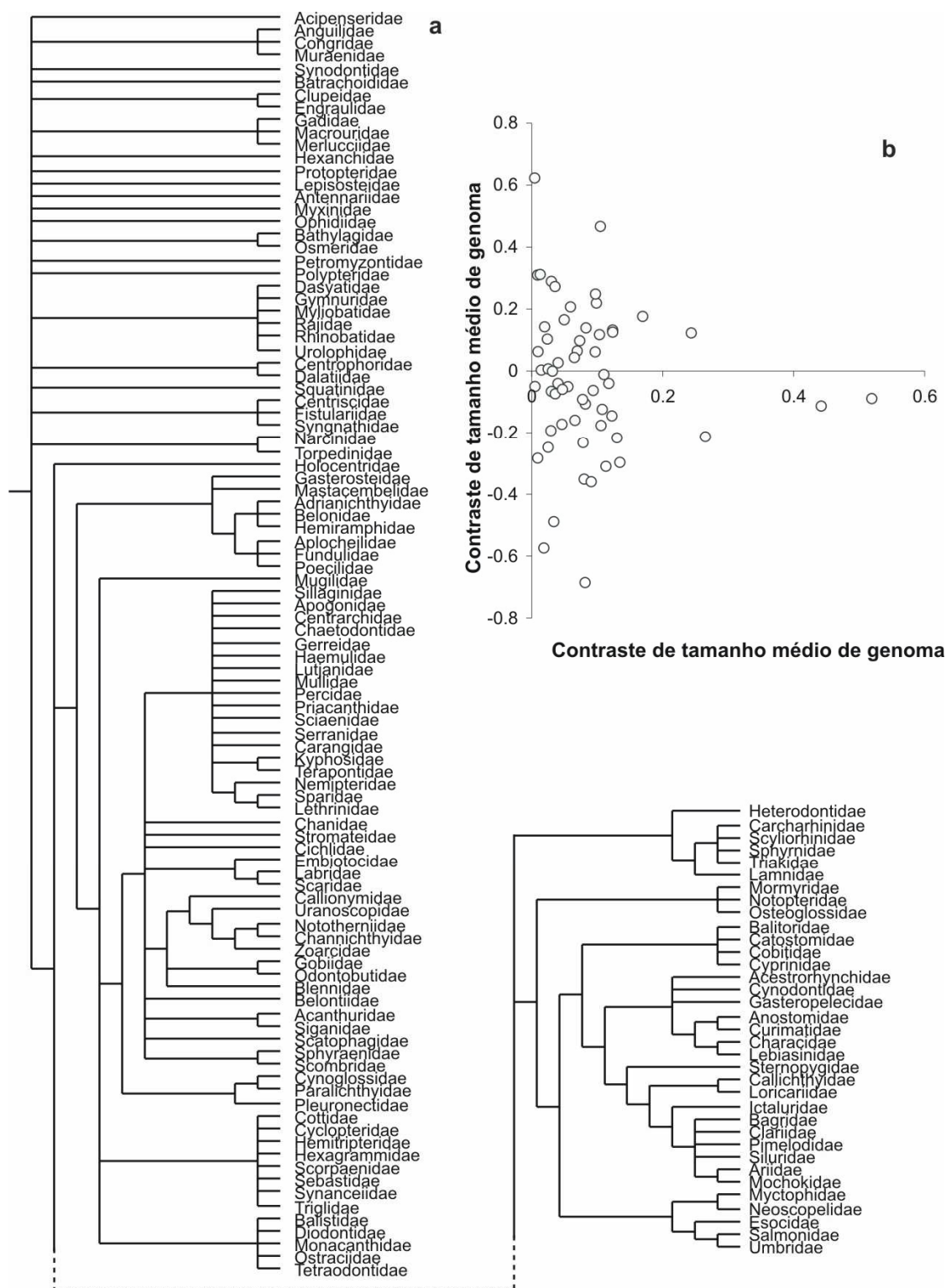


Fig. 2 – a. Árvore filogenética construída a partir de várias fontes b. Teste de contrastes filogeneticamente independentes entre a médias dos tamanhos de genoma dentro das famílias e seus coeficientes de variação.

O teste de Kolmogorov-Smirnov indicou pouca aderência da distribuição de tamanhos de genoma à curva gaussiana (Fig. 3, N = 130 famílias, D = 0,292, P = 4,744e - 10), mesmo após sua transformação em curva logarítmica (D = 0,1843, P = 0,0003).

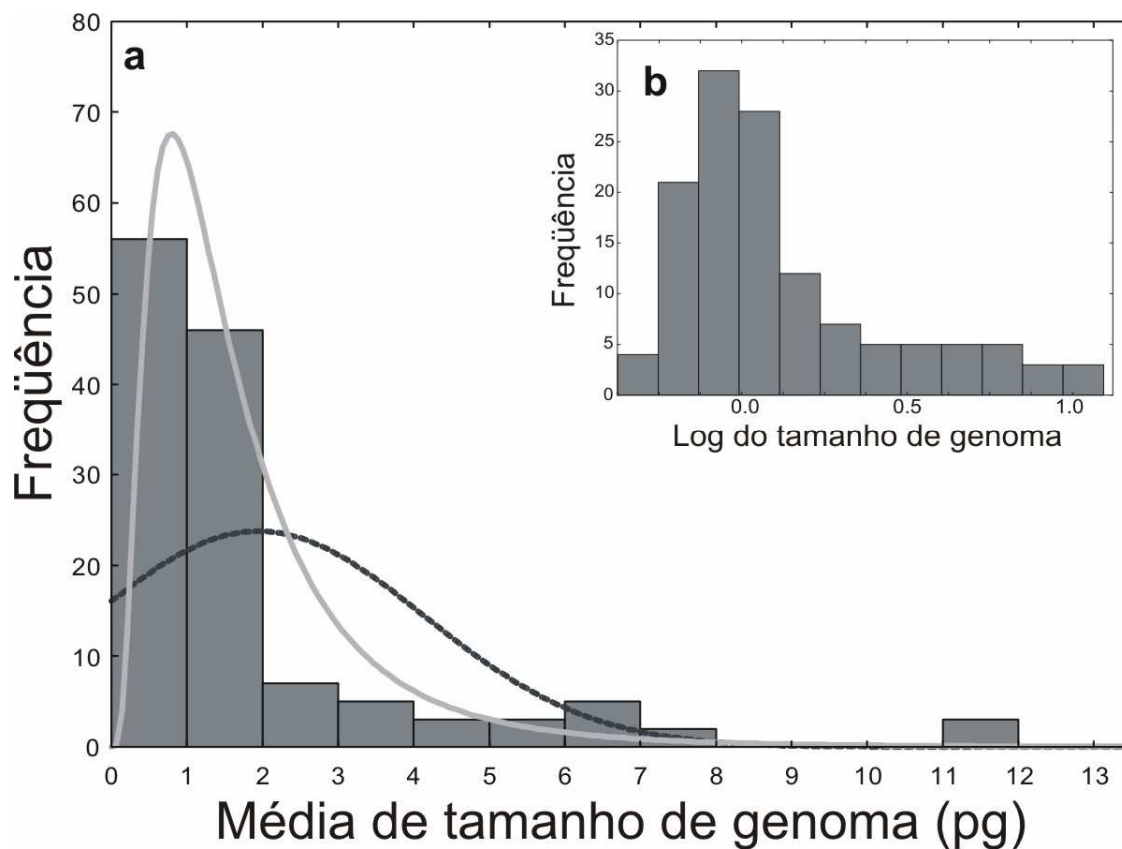


Fig. 3 – Representação gráfica da distribuição das médias do tamanho de genoma de cada família. Note que, apesar de o teste de Kolmogorov-Smirnov não indicar aderência dos resultados à curva log-normal, sua disposição aproxima-se bastante desse tipo de curva.

4) Discussão

Os dados obtidos no presente estudo não confirmaram a hipótese original de Hinegardner e Rosen de que quanto maior o tamanho de genoma de uma família, maior também seria a sua variação. A ausência desta relação sugere que os mecanismos que governam a dinâmica da evolução de tamanho de genoma em teleósteos são mais complexos do que suposto por aqueles autores. Contudo, um dado importante obtido no presente estudo – a distribuição altamente enviesada – na distribuição dos tamanhos de genoma, pode sugerir alguns aspectos importantes sobre sua evolução.

A hipótese da perda de DNA (*DNA loss hypothesis*) sugere que a inserção e deleção de partes de DNA, principalmente aquele não-codificador, seriam as maiores responsáveis pelo aumento ou diminuição do genoma (Petrov, 2002). Em termos macrocromossômicos, inserções e deleções são eventos discretos, agindo de forma aditiva. Caso fossem os fenômenos principais de mudança de tamanho genômico, a curva de distribuição estaria próxima de uma curva normal (Maurer et al., 1992). Apesar de o teste de Kolmogorov-Smirnov ter rejeitado estatisticamente tanto a distribuição normal como a log-normal (Fig. 3), uma análise visual revela que há uma proximidade muito maior em relação à última.

Distribuições logarítmicas refletem progressões geométricas a partir de fenômenos multiplicativos (Maurer et al., 1992). Em um genoma, esses fenômenos são em grande parte representados por poliploidia, perda ou adição de cromossomos inteiros, perda de grande quantidade de heterocromatina e grandes duplicações (John e Miklos, 1988; Almeida - Toledo et al., 2000). Apesar de os

resultados indicarem que são esses os agentes principais na determinação do tamanho de genoma, o gráfico permanece assimétrico mesmo após a transformação log-normal da curva. Um resultado parecido foi encontrado por Maurer et al. (1992) em seu estudo sobre evolução de tamanho corporal em mamíferos. Foram formuladas três explicações para a tendência encontrada em direção a corpos pequenos: organismos pequenos experimentariam maior compartimentalização do ambiente e assim sofreriam maior especiação, possuindo maior diversidade (Dial e Marzluff, 1988), organismos maiores teriam maior necessidade de energia para se manter, e assim teriam as maiores taxas de extinção (Kozlowski e Weiner, 1997), ou haveria um direcionamento a favor de corpos pequenos (Hanken e Wake, 1993).

A mesma lógica poderia ser aplicada à evolução do tamanho de genoma. Fatores energéticos, ou mesmo direcionamento a favor de genomas pequenos poderiam influenciar o processo evolutivo. Ainda assim, não se pode atribuir a assimetria da curva encontrada neste trabalho ao modelo evolutivo de equilíbrio mutacional (no qual quando um genoma atinge um tamanho ótimo, o número de inserções e deleções se iguala), pois se houvesse uma seleção estabilizadora como esse modelo propõe, ela apenas diminuiria a variação dos genomas ao redor da média, sem necessariamente deslocar a média para a esquerda. De qualquer forma, os mecanismos que direcionam a média do tamanho de genomas de peixes teleósteos a favor de genomas pequenos ainda são pouco conhecidos e merecem maior investigação.

Referências

ALMEIDA-TOLEDO, L.F., FORESTI, F. DANIEL, M.F.Z., TOLEDO-FILHO, S.A. (2000) **Sex chromosome evolution in fish: the formation of the neo-Y chromosome in Eigenmannia (Gymnotiformes)**. Chromosoma 109:197-200

ANIMAL GENOME size database. Disponível em: <http://www.genomesize.com>.

BRAINERD E.L. SLUTZ S.S. HALL E.K., PHILLIS R.W. (2001) **Patterns of genome size evolution in tetraodontiform fishes**. Evolution 55:2363-2368

CALCAGNOTTO D., SCHAEFER S.A., DESALLE R. (2005) **Relationships among characiformfishes inferred from analysis of nuclear and mitochondrial gene sequences**. 36:135-153

CARVALHO M.L., OLIVEIRA C., FORESTI F. (1998) **Nuclear DNA content of thirty species of Neotropical fishes**. 21:47-54.

CARPENTER K.E., JOHNSON G.D. (2002) **A phylogeny of sparoid fishes (Perciformes: Percoidei) based on morphology**. Ichthyol Res 49:114-127

CASTILLO-DAVIS C.I., BEDFORD T.B., Hartl D.L. (2004) **Accelerated rates of intron gain/loss and protein evolution in duplicate genes in human and mouse malaria parasites**. Mol Biol Evol 21:1422–1427

CHANG H., SANG T., JAN K., CHEN C. (1995) **Cellular DNA contents and cell of Batoids**, Copeia. 3:571-576

Charlesworth B., Barton N. (2004) **Genome size: does bigger mean worse?** Curr Biol 14:R233–R235

DAUBIN V., MORAN N.A. (2004) **Comment on ‘the origins of genome complexity.’**
Science 306:978

DIAL K.P., MARZLUFF J.M. (1988) **Are the smallest organisms the most diverse?**
Ecology 69:1620-1624

DÍAZ-URIARTE R., GARLAND T. JR. (1996) **Testing hypotheses of correlated evolution using phylogenetically independent contrasts: sensitivity to deviations from Brownian motion.** Syst Biol 45:27-47

FELSENSTEIN J. (1985) **Phylogenies and the comparative method.** Am Nat 125:1-15

FENERICH P.C., FORESTI F., OLIVEIRA C. (2004) **Nuclear DNA content in 20 species of Siluriformes (Teleostei: Ostariophysi) from the Neotropical region.** Genetics and Molecular Biology 27(3):350-354

GREGORY T.R. (2004) **Insertion–deletion biases and the evolution of genome size.** Gene 324:15–34

HANKEN J., WAKE D. (1993) **Miniaturization of body size: organismal consequences and evolutionary significance.** Annu Rev Ecol Syst 24:501-519

HARVEY P.H., PAGEL M. (1991) **The comparative method in evolutionary biology.** Oxford University Press, Oxford.

HINEGARDNER R., ROSEN D.E. (1972) **Cellular DNA content and the evolution of teleostean fishes.** Am Nat 106:621-644

ISHIGURO N.B., MIYA M., NISHIDA M. (2003) **Basal euteleostean relationships: a mitogenomic perspective on the phylogenetic reality of the**

"protacanthopterygii". *Molecular Phylogenetics and Evolution* 27:476-488

JOCKUSCH E.L. (1997) **An evolutionary correlate of genome size change in plethodontid salamanders**. *Proc R. Soc. Lond. B: Biol. Sci.* 264:597-604

JOHN B., MIKLOS G.L.G. (1988) **The eukaryotic genome in development and evolution**. Allen & Unwin, Londres.

KOZLOWSKI J., WEINER J. (1997) **Interspecific allometries are by-products of body size optimization**. *American Naturalist* 149: 352-380.

LE COMBER S.C., SMITH C., 2004 **Poliploidy in fishes: patterns and processes**. *Biol J Linn Soc* 82: 431-442.

LOZOVSKAYA E.R., NURMINSKY D.I., PETROV D.A., HARTL D.L. (1999) **Genome size as a mutation selection-drift process**. *Genes Genet Syst* 74:201–207

LYNCH M., CONERY J.S. (2000) **The evolutionary fate and consequences of duplicated genes**. *Science* 290:1151–1155

LYNCH M., CONERY J.S. (2003) **The origins of genome complexity**. *Science* 302:1401–1404

LYNCH M., FORCE A. (2000) **Gene duplication and the origin of interspecific genomic incompatibility**. *Am Nat* 156:590–605

MADDISON D., MADDISON W. (2000) **MacClade 4: analysis of phylogeny and character evolution**. Sinauer, Sunderland. MA

MANK J.E., PROMISLOW D.E., AVISE J.C., (2005) **Phylogenetic perspectives in the evolution of parental care in ray-finned fishes**. *Evolution* 59:1570-1578

MANK J.E., AVISE J.C., (2006) **Cladogenetic correlates of genomic expansions in the recent evolution of actinopterygian fishes.** Proc Biol Sci 273:33-38

MARTINS E.P. (2000) **Adaptation and the comparative method.** Trends Ecol Evol 15:295–299

MAURER B.A., BROWN J.H., RUSLER R.D. (1992) **The micro and macro in body size evolution.** Evolution 46: 939-953

MAY R.M. (1975) **Patterns of species abundance and diversity.** In: Cody ML, Diamond JM (eds) Ecology and evolution of communities. Harvard University Press, Cambridge, USA, pp 81–120

MIYA M., TAKESHIMA H., ENDO H., ISHIGURO N.B., INOUE J.G., MUKAI T., SAITOH T.P., YAMAGUCHI M., KAWAGUCHI A., MABUCHI K., SHIRAI S.M., NISHIDA M. (2003) **Major patterns of higher teleostean phylogenies: a new perspective based on 100 complete mitochondrial DNA sequences.** Mol Phylogenet Evol 26:121-138

NEAFSEY D.E., PALUMBI S.R., (2003) **Genome size evolution in pufferfish: a comparative analysis of diodontid and tetraodontid pufferfish genomes.** Genome Research (?)

Ohno S. (1970) **Evolution by gene duplication.** Springer-Verlag, Berlin, New York

ORTÍ G., MEYER A., (1997) **The radiation of characiform fishes and the limits of resolution of mitochondrial ribosomal DNA sequences.** Syst Biol 46: 75-100

OTTO S.P., WHITTON J. (2000) **Polyploid incidence and evolution.** Annu Rev

Genet 34:401–437

PAGE R.D.M., (1996) **TREEVIEW: an application to display phylogenetic trees on personal computers.** Comput Appl Biosci 12:357-358

PETROV D.A., (2002) **Mutational equilibrium model of genome size evolution.** Theor Popul Biol 61:533-546

SOKAL R.R. E ROHLF F.J., (1995) **Biometry: the principles and practice of statistics in biological research**, 3rd ed W H Freeman e cols, Nova York

TAYLOR J.S., VAN DE PEER Y., MEYER A. (2001) **Genome duplication, divergent resolution and speciation.** Trends Genet 7:299–301

TREE OF LIFE web project. Disponível em: <http://www.tolweb.org/tree>.

VINOGRADOV A.E. (2004a) **Evolution of genome size: multilevel selection, mutation bias or dynamical chaos?** Curr Opin Genet Dev 14:620–626

VINOGRADOV A.E. (2004b) **Testing genome complexity.** Science 304:389–390

VOLFF, J.N., 2004 **Genome evolution and biodiversity in teleost fish.** Heredity, 2004. 1-15

YI S., STREELMAN J.T. (2005) **Genome size is negatively correlated with effective population size in ray-finned fishes.** Trends Genet 21:643–646

Anexo 1. Médias dos tamanhos de genoma por família e seus coeficientes de variação.

Família	Média	CV	Família	Média	CV	Família	Média	CV
Acanthuridae	0,90	4,13	Gasterosteidae	0,63	13,75	Rajidae	3,33	9,08
Acestrorhynchidae	1,20	2,42	Gerreidae	0,65	13,38	Rhinobatidae	4,42	2,90
Acipenseridae	3,15	2,05	Gobiidae	1,12	3,16	Salmonidae	2,87	7,23
Adrianichthyidae	0,84	7,72	Gymnuridae	6,56	3,01	Scaridae	1,68	4,56
Anguillidae	1,40	22,43	Haemulidae	0,82	9,54	Scatophagidae	0,74	14,85
Hemiramphidae	0,90	4,88	Sciaenidae	0,77	6,76	Sphyrnidae	3,74	16,40
Anostomidae	1,52	10,48	Hemitripterae	0,92	46,00	Scombridae	0,94	10,93
Antennariidae	0,90	5,40	Heterodontidae	11,20	2,20	Scorpaenidae	1,14	4,87
Aplocheilidae	1,04	2,76	Hexagrammidae	0,84	118,09	Scyliorhinidae	6,90	6,73
Apogonidae	1,01	2,81	Hexanchidae	4,88	7,26	Sebastidae	0,98	20,03
Ariidae	2,37	22,74	Holocentridae	0,88	4,65	Seranidae	1,11	7,22
Bagridae	1,03	11,89	Ictaluridae	1,05	25,35	Siganidae	0,63	12,05
Balistidae	0,67	10,80	Kyphosidae	0,92	7,32	Sillaginidae	0,65	30,41
Balitoridae	0,61	2,18	Labridae	0,98	5,49	Siluridae	1,06	4,96
Lamnidae	6,16	14,75	Sparidae	0,74	3,85	Lepisosteidae	1,31	8,42
Bathylagidae	2,45	2,92	Lebiasinidae	2,18	1,16	Sphyraenidae	0,82	2,88
Batrachoididae	2,43	4,10	Lethrinidae	1,31	7,08	Squatinidae	11,84	2,98
Belonidae	1,12	14,97	Loricariidae	1,62	4,63	Sternopygidae	0,99	172,05
Belontiidae	0,74	3,55	Lutjanidae	1,06	4,97	Stromateidae	0,81	113,84
Blennidae	0,79	4,52	Macrouridae	0,82	11,13	Synanceiidae	0,73	3,23
Callichthyidae	1,88	1,72	Mastacembelidae	0,78	15,66	Syngnathidae	0,75	1,78
Callionymidae	0,81	3,76	Merlucciidae	0,96	27,01	Synodontidae	1,31	3,91
Carangidae	0,71	7,83	Mochokidae	1,09	10,09	Terapontidae	0,77	8,79
Carcharhinidae	3,78	4,51	Monacanthidae	0,58	8,45	Tetraodontidae	0,45	7,65
Catostomidae	2,17	8,11	Mormyridae	1,10	9,53	Torpedinidae	7,23	28,01
Centrarchidae	1,03	15,54	Mugilidae	0,80	8,83	Triakidae	5,44	3,45

Centriscidae	0,50	7,07	Mullidae	0,60	9,37	Triglidae	0,89	6,29
Centrophoridae	6,83	17,55	Muraenidae	2,31	9,95	Umbridae	1,83	2,30
Chaetodontidae	0,74	8,15	Myctophidae	1,95	39,00	Uranoscopidae	0,73	11,39
Chanidae	0,81	5,49	Myliobatidae	5,15	15,57	Urolophidae	6,83	14,85
Channichthyidae	1,99	10,10	Myxinidae	3,29	3,78	Zoarcidae	1,09	3,69
Characidae	1,51	5,85	Narcinidae	7,87	2,00	Zoarcidae	1,09	3,69
Cichlidae	1,11	7,78	Nemipteridae	0,94	3,78	Zoarcidae	1,09	3,69
Clariidae	1,13	11,41	Neoscopelidae	1,91	2,21	Zoarcidae	1,09	3,69
Clupeidae	1,08	5,48	Notopteridae	1,19	7,65	Zoarcidae	1,09	3,69
Cobitidae	1,63	1,83	Nototherniidae	1,26	3,68	Zoarcidae	1,09	3,69
Congridae	1,47	4,86	Odontobutidae	1,16	13,15	Zoarcidae	1,09	3,69
Cottidae	0,94	2,87	Ophidiidae	0,76	6,72	Zoarcidae	1,09	3,69
Curimatidae	1,62	10,64	Osmeridae	0,72	7,81	Cyprinidae	1,36	3,26
Cynodontidae	1,03	36,42	Ostraciidae	0,99	9,38	Dalatiidae	11,50	4,21
Cynoglossidae	0,92	3,50	Paralichthyidae	0,80	4,73	Dasyatidae	4,87	7,04
Cyclopteridae	0,90	12,73	Osteoglossidae	0,99	70,00	Diodontidae	0,82	22,16
Pleuronectidae	0,71	5,95	Embiotocidae	0,84	8,68	Poecilidae	0,81	5,65
Engraulidae	1,68	7,28	Polypteridae	5,04	8,08	Esocidae	1,17	12,49
Priacanthidae	0,89	4,81	Fistulariidae	0,75	16,37	Protopteridae	71,21	1,88
Fundulidae	1,44	29,52	Gadidae	0,82	6,26	Gasteropelecidae	1,30	8,86
Percidae	1,13	16,14	Petromyzontidae	1,58	4,04	Pimelodidae	1,11	5,56
Pinguipedidae	0,58	27,11						
