

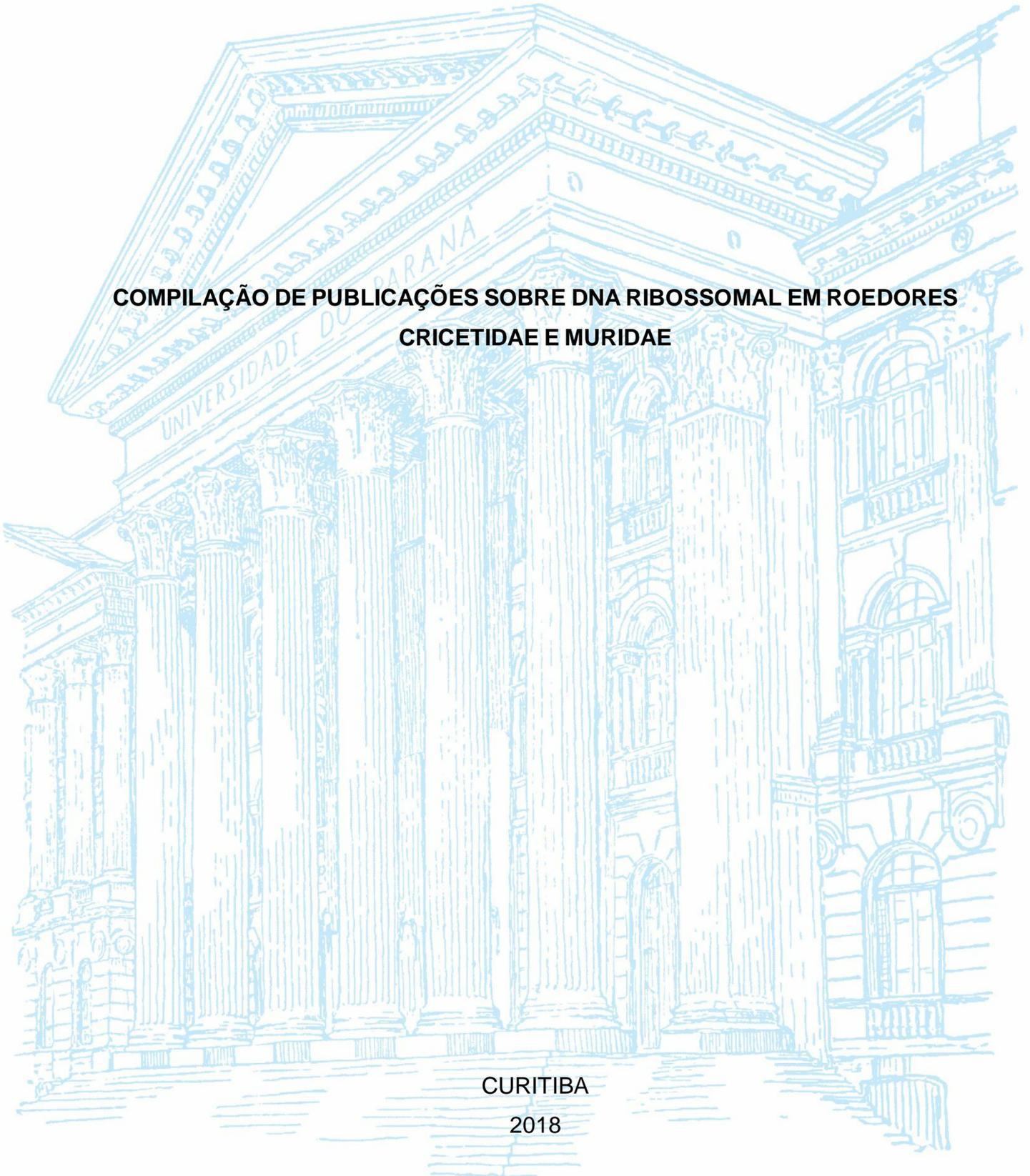
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

CAROLINE BURILLE MORETTI

**COMPILAÇÃO DE PUBLICAÇÕES SOBRE DNA RIBOSSOMAL EM ROEDORES
CRICETIDAE E MURIDAE**

CURITIBA

2018



CAROLINE BURILLE MORETTI

**COMPILAÇÕES DE TRABALHOS SOBRE DNA RIBOSSMAL EM ROEDORES
CRICETIDAE E MURIDAE**

Monografia apresentada ao curso de Ciências Biológicas, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial à obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas.

Orientadora: Profa. Dra. Iris Hass

Coorientadora: Msc. Amanda de Araújo Soares

CURITIBA

2018

A ficha catalográfica é obrigatória para as teses (doutorado e livre docência) e as dissertações (mestrado) defendidas na UFPR, sendo oferecida gratuitamente nas bibliotecas do SiBi/UFPR.

Em obras impressas, a ficha catalográfica deve constar no verso da folha de rosto. Em obras digitais, a ficha deve constar na página após a página de rosto.

Entre em contato com a biblioteca do seu curso para solicitar a ficha catalográfica para sua tese ou dissertação: <http://www.portal.ufpr.br/contato.html>

Caso o autor tenha interesse em divulgar os dados científicos utilizados para a elaboração da sua Dissertação ou Tese, deve acessar a Base de Dados Científicos da Universidade Federal do Paraná (BDC/UFPR), e solicitar a inclusão do endereço (DOI) na Ficha Catalográfica do seu trabalho.

A presença da ficha catalográfica não significa que o trabalho está normalizado. Os bibliotecários que elaboram as fichas catalográficas não são responsáveis por verificar a normalização da tese/dissertação, uma vez que a normalização é de responsabilidade do autor do trabalho. As bibliotecas do SiBi/UFPR oferecem orientação sobre a normalização de trabalhos. Se necessário, consulte a biblioteca do seu curso para obter informações sobre essa orientação.

Em cumprimento à Resolução n. 184, de 29 de setembro de 2017, do Conselho Federal de Biblioteconomia (CFB), a ficha catalográfica deve estar acompanhada do nome e do número de registro profissional do bibliotecário que a elaborou. Portanto, **solicitamos que as informações da ficha não sejam alteradas, inclusive as palavras-chave, que estão padronizados no Sistema de Bibliotecas da UFPR.** Se necessitar de qualquer alteração na ficha, por favor, solicite-a ao bibliotecário.

Outras informações: http://www.portal.ufpr.br/ficha_catalog.html

Mantenha essa página em branco para inclusão da ficha catalográfica após a conclusão do trabalho.

TERMO DE APROVAÇÃO

CAROLINE BURILLE MORETTI

COMPILAÇÕES DE TRABALHOS SOBRE DNA RIBOSSOMAL EM ROEDORES CRICETIDAE E MURIDAE

Monografia apresentada ao curso de Graduação em Ciências Biológicas, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial à obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas.

Profa. Dra. Iris Hass

Orientadora – Departamento Genética, UFPR

Profa. Dra. Marta Margarete Cestari

Departamento Genética, UFPR

Msc. Tiago Marafiga Degrandi

Departamento Genética, UFPR

Cidade, ___ de _____ de 201__.

Mantenha essa página em branco para inclusão do termo/folha de aprovação assinado e digitalizado.

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer primeiramente à Professora Dra. Iris Hass pela orientação, pela paciência e principalmente pela oportunidade de desenvolver essa monografia.

À Msc. Amanda Soares pela coorientação, por toda ajuda durante esse ano e principalmente pela paciência durante todos os percalços que tivemos no desenvolvimento deste trabalho.

Aos amigos Maria Clara, Robson, Patrícia, Geisy, Tairine e Jehiny pela amizade e que compartilharam comigo todas as frustrações e alegrias, nesses 5 anos de curso.

Aos colegas do Laboratório de Citogenética e Conservação Animal da UFPR, por todo o apoio. Especialmente ao Tiago Degrandi, que teve grande colaboração para o resultado final dessa monografia.

À Stefany, por todo amor, paciência e companheirismo durante esses últimos meses.

E por fim, à UFPR e a todos os professores com quem tive a oportunidade de aprender tantas coisas, não apenas sobre Biologia, mas também sobre a vida.

RESUMO

A Ordem Rodentia surgiu na América do Norte e Ásia há cerca de 56 milhões de anos e possuem mais de 2200 espécies descritas e distribuídas em 30 famílias, o que representa mais de 40% de todos os mamíferos vivos. No Brasil estima-se que ocorram 289 espécies, porém frequentemente são descritas novas espécies e ocorrências. O cariótipo dos roedores foi inicialmente investigado através de análises citogenéticas convencionais, provendo informações apenas em relação ao número cromossômico e sua morfologia. Estudos genéticos utilizando coloração convencional e bandeamentos têm sido aplicado em vertebrados e demonstram grande variabilidade de cariótipos. A ordem Rodentia possui as maiores taxas de mudança cariotípicas entre os mamíferos e o número diploide observado entre indivíduos dessa ordem pode variar de $2n= 9-10$ para *Akodon* sp. a $2n= 118$ cromossomos para *Dactylomys boliviensis*. Apesar da grande variabilidade cariotípica, a maioria dos roedores possui uma constância morfológica significativa e a citogenética se torna uma importante ferramenta na identificação de espécies e possível resolução de problemas taxonômicos. O advento da biologia molecular no estudo da sistemática possibilitou a abordagem de muitos problemas antes considerados intratáveis pelos morfologistas. Os genes que codificam para DNA ribossômico (rDNA) são encontrados em todas as espécies e são amplamente utilizados para estudar a relação entre organismos morfológicamente indistinguíveis mas de espécies diferentes. O DNA ribossomal (rDNA) é organizado em duas classes diferentes, a maior denominada 45S – que engloba os genes 18S, 5.8S e 28S – e a menor chamada de 5S e estão presentes em múltiplas cópias em tandem ao longo dos cromossomos. As regiões cromossômicas contendo esses genes são denominadas regiões organizadoras de nucléolo (NORs). A técnica da coloração por nitrato de prata é amplamente utilizada para a detecção das NORs, ainda que possua limitações. A Hibridização in Situ Fluorescente (FISH) é uma técnica mais apurada para a localização física dessas regiões no cromossomo, uma vez que não depende do status de expressão dos genes. Neste trabalho foi realizado um levantamento bibliográfico a respeito da ocorrência e localização dos genes rDNA em duas famílias de Rodentia: Muridae e Cricetidae. A diversidade de NOR encontrada em roedores é um indicativo de altas taxas de transposição intracromossômica na ausência de rearranjos visíveis. A localização preferencialmente centromérica dos sítios de rDNA no gênero *Mus* sugerem que o acúmulo de sequências repetitivas na região pode contribuir para elevados níveis de rearranjo cromossômico. Estudos com rDNA ainda são relativamente recentes em Rodentia e há muitas lacunas a serem preenchidas, tendo em vista a diversidade da Ordem e a abrangência dos estudos encontrados neste trabalho.

Palavras-chave: rDNA. NOR. Roedores. FISH.

ABSTRACT

The order Rodentia emerged in North America and Asia about 56 million years ago and has more than 2200 species described and is distributed in 30 families, representing more than 40% of all living mammals. In Brazil, it is estimated the occurrence of 289 species, but new species and occurrences are frequently described. The rodent karyotype was initially investigated through conventional cytogenetic analyzes, providing information only regarding the chromosome number and its morphology. Genetic studies using conventional staining and banding have been applied in vertebrates and demonstrate great variability of karyotypes. The order Rodentia has the highest rates of karyotype change among mammals and diploid number observed among individuals of this order may range from $2n = 9-10$ for *Akodon* sp. to $2n = 118$ chromosomes for *Dactylomys boliviensis*. Despite the great karyotype variability, most rodents have a significant morphological constancy and cytogenetics becomes an important tool in the identification of species and possible resolution of taxonomic problems. The advent of molecular biology in the study of systematics made it possible to approach many problems previously considered intractable by morphologists. The genes encoding ribosomal DNA (rDNA) are found in all species and are widely used to study the relationship between morphologically indistinguishable organisms but of different species. The ribosomal DNA (rDNA) is organized into two different classes, the larger one named 45S - which encompasses the 18S, 5.8S and 28S genes - and the smaller one call 5S and are present in multiple copies in tandem along the chromosomes. The chromosomal regions containing these genes are called nucleolar organizing regions (NORs). The technique of silver nitrate staining is widely used for the detection of NORs, although it has limitations. Fluorescent In Situ Hybridization (FISH) is a more accurate technique for the physical location of these regions in the chromosome, since it does not depend on the expression status of the genes. In this work a bibliographic survey was carried out regarding the occurrence and location of rDNA genes in two families of Rodentia: Muridae and Cricetidae. The diversity of NOR found in rodents is indicative of high intracromosomal transposition rates in the absence of visible rearrangements. The preferably centromeric location of the rDNA sites in the *Mus* genus suggest that the accumulation of repetitive sequences in the region may contribute to high levels of chromosome rearrangement. Studies with rDNA are still relatively recent in Rodentia and there are many gaps to be filled, considering the diversity of the Order and the scope of the studies found in this work.

Keywords: rDNA. Rodents. NOR. FISH.

LISTA DE GRÁFICOS

| | |
|---|----|
| GRÁFICO 1 – VARIAÇÃO DO NÚMERO DIPLOIDE EM ESPÉCIES DA FAMÍLIA CRICETIDAE..... | 13 |
| GRÁFICO 2 – VARIAÇÃO DO NÚMERO DIPLOIDE EM ESPÉCIES DA FAMÍLIA MURIDAE..... | 13 |
| GRÁFICO 3 – POSIÇÃO DE OCORRÊNCIA DO SÍTIO 45S NO CROMOSSOMO EM CRICETIDAE..... | 14 |
| GRÁFICO 4 – POSIÇÃO DE OCORRÊNCIA DO SÍTIO 45S NO CROMOSSOMO EM MURIDAE..... | 14 |
| GRÁFICO 5 – POSIÇÃO DE OCORRÊNCIA DO SÍTIO 5S NO CROMOSSOMO EM CRICETIDAE..... | 15 |
| GRÁFICO 6 – POSIÇÃO DE OCORRÊNCIA DO SÍTIO 5S NO CROMOSSOMO EM MURIDAE..... | 16 |
| GRÁFICO 7 – VARIAÇÃO DO NÚMERO DIPLOIDE EM ESPÉCIES DA FAMÍLIA CRICETIDAE..... | 18 |
| GRÁFICO 8 – VARIAÇÃO DO NÚMERO DIPLOIDE EM ESPÉCIES DA FAMÍLIA MURIDAE..... | 18 |
| GRÁFICO 9 – POSIÇÃO DE OCORRÊNCIA DAS NORS NO CROMOSSOMO EM ESPÉCIES DA FAMÍLIA CRICETIDAE..... | 19 |
| GRÁFICO 10 – POSIÇÃO DE OCORRÊNCIA DAS NORS NO CROMOSSOMO EM ESPÉCIES DA FAMÍLIA MURIDAE..... | 19 |

LISTA DE TABELAS

| | |
|--|----|
| TABELA 1 – ANÁLISE DA DISTRIBUIÇÃO DO 45S RDNA E 5S RDNA EM ESPÉCIES DA FAMÍLIA CRICETIDAE E MURIDAE..... | 11 |
| TABELA 2 – ANÁLISE DA DISTRIBUIÇÃO DA REGIÃO ORGANIZADORA DE NUCLÉOLO EM ESPÉCIES DAS FAMÍLIAS CRICETIDAE E MURIDAE..... | 16 |

LISTA DE ABREVIATURAS OU SIGLAS

NOR - Região Organizadora de Nucléolo

rDNA - DNA ribossômico

rRNA – RNA ribossômico

FISH - Hibridização *In Situ* Fluorescente

Ag-NOR – Região Organizadora de Nucléolo marcada por nitrato de prata

SUMÁRIO

| | | |
|----------|------------------------------------|-----------|
| 1 | INTRODUÇÃO | 1 |
| 1.2 | OBJETIVOS | 2 |
| 1.3 | METODOLOGIA | 3 |
| 2 | REVISÃO DE LITERATURA | 4 |
| 3 | APRESENTAÇÃO DOS RESULTADOS | 11 |
| 3.1 | DISCUSSÃO | 20 |
| 4 | CONSIDERAÇÕES FINAIS | 22 |
| 5 | REFERÊNCIAS | 23 |

1 INTRODUÇÃO

A Ordem Rodentia surgiu no Paleoceno na América do Norte e Ásia há cerca de 56 milhões de anos e correspondem a um dos grupos mais importantes da fauna terrestre (VAUGHAN et al., 2000). A Ordem possui cerca de 2200 espécies distribuídas em 30 famílias, o que representa pouco mais de 40% de todas as espécies de mamíferos vivos (WILSON e REEDER, 2005). Os roedores estão presentes em praticamente todos os ambientes, exceto a Antártida, Nova Zelândia e algumas ilhas oceânicas. São altamente valorizados como organismos modelo na fisiologia e na pesquisa biomédica (WILSON E REEDER, 2005). Seu papel como reservatório e vetores de patógeno humanos (KIMURA, 2002; MEERBURG; SINGLETON; KIJLSTRA, 2009) levou ao aumento do interesse e reconhecimento da importância de compreender sua sistemática, ecologia e evolução (JANSA; WEKSLER 2004; HASS; SBALQUEIRO; MÜLLER, 2008; HASS et al, 2011). Os roedores também são um excelente grupo para estudos citogenéticos, principalmente pelo fato de, na maioria dos exemplares, as diferenças morfológicas externas são muito sutis e apenas através do estudo dos cariótipos é possível distinguir as diferentes espécies (NAGAMACHI et al, 2013; BONVICINO; ALMEIDA, 2000). A grande parte dos roedores apresenta uma constância morfológica significativa e um cariótipo muito variável, visto que o número pode variar de $2n=9-10$ para *Akodon* sp. até $2n=118$ para *Dactylomys boliviensis* (SBALQUEIRO, 1989; SILVA; PATTON; YONENAGA-YASSUDA, 2006; DUNNUM et al., 2001). Dessa forma, a citogenética se torna uma importante ferramenta na identificação de espécies e possível resolução de problemas taxonômicos.

Inicialmente, o cariótipo dos roedores era investigado através da citogenética clássica que fornecia apenas informações sobre o número e morfologia dos cromossomos. Estudos comparativos de bandas G, Q e R logo começaram a serem feitos nos diversos grupos de roedores, revelando regiões cromossômicas com padrões de bandas semelhantes, o que levou os autores a assumirem a homologia por descendência (ROMANENKO et al, 2011). Através da comparação de bandas, foi observado também a presença de variação heterocromática e um cariótipo altamente reorganizado em alguns gêneros de roedores (PATTON; SHERWOOD,

1982; GRAPHODATSKY, 1989; SVARTMAN; STONE; STANYON, 2005). O estudo da sistemática e reconstrução filogenética, através da citogenética, vem frequentemente utilizando as regiões organizadoras de nucléolo (NORs) (BRITTON-DAVIDIAN; CAZAUX; CATALAN, 2012). Essas regiões, também conhecidas como sítios ribossomais, constituem regiões cromossômicas onde se localizam os genes codificantes para o RNA ribossômico (18S, 5.8S, 23S). Estes sítios são formados por sequências repetitivas em tandem dos genes ribossomais e cada unidade de repetição é composta pela trinca dos genes 18S, 5.8S e 28S, que juntamente formam o cluster 45S. Enquanto o gene 5S, constituinte da subunidade maior do ribossomo, é transcrito em outro sítio cromossômico (DANIELS; DELANY, 2003). Estudos sobre a variação de NOR em grupos de plantas, insetos e vertebrados tem demonstrado variação no número e localização cromossômica dessas regiões, mesmo em espécies intimamente relacionadas, o que sugere que os sítios de rDNA são componentes altamente móveis do genoma (VENTURA et al, 2009).

As técnicas de coloração por nitrato de prata e a hibridização in situ fluorescente (FISH) têm sido amplamente utilizadas para a localização dessas regiões no cromossomo. A impregnação por nitrato de prata revela apenas a fração ativa dos genes de rRNA, ou seja, a que foi transcrita na interfase anterior. Essa técnica também pode levar a coloração inespecífica de regiões heterocromáticas. O desenvolvimento da técnica da hibridização in situ fluorescente (FISH) forneceu uma ferramenta citogenética para a investigação da diversidade de NOR entre espécies, independente do status de expressão dos genes (BRITTON-DAVIDIAN et al, 2012).

1.1 OBJETIVOS

- Realizar um levantamento bibliográfico sobre estudos em Muridae e Cricetidae com análise de DNA ribossomal;
- Compilar os dados referentes a abrangência de estudos de DNA ribossomal em Muridae e Cricetidae;
- Caracterizar o status de desenvolvimento das análises de DNA ribossomal em Muridae e Cricetidae.

1.2 METODOLOGIA

A pesquisa bibliográfica feita para este trabalho foi realizada através da ferramenta de busca “Google Acadêmico” com a utilização de algumas palavras-chave, como: “Rodentia rDNA”, “Rodentia NOR”, “Cricetidae rDNA”, “Muridae rDNA”.

Os dados encontrados foram compilados e organizados em tabelas no Microsoft Office Excel e, posteriormente, foram transformados em gráficos, para melhor visualização a análise.

Foram analisados dados referentes à posição e região de ocorrência no cromossomo dos sítios ribossomais. Foi definido, segundo Cazaux et al (2011), três posições de ocorrência dos sítios ribossomais no cromossomo: terminal, intersticial e pericentromérica.

As publicações que apresentavam apenas a técnica de impregnação por nitrato de prata e as que apresentavam a técnica do FISH, foram tabuladas separadamente para facilitar as análises.

2 REVISÃO DE LITERATURA

A ordem Rodentia apresenta uma distribuição cosmopolita e está frequentemente associada aos movimentos humanos. Após a sua diversificação de um ancestral em comum com Lagomorpha, a 65 milhões de anos atrás, os roedores passaram por uma enorme radiação, levando ao alto número de espécies observado hoje (HUCHON et al., 2002; BENTON; DONOGHUE, 2007). Atualmente representam a ordem mais abundante dentre os mamíferos, abrangendo 42% de todos os mamíferos vivos e com 2277 espécies descritas (CARLETON e MUSSER, 2005; HEANEY et al., 2011; HEANEY et al., 2014; PAGLIA et al., 2012 e PATTON, 2015). A ordem está dividida em cinco subordens: Sciuromorpha (três famílias, 60 gêneros), Hystricomorpha (17 famílias, 73 gêneros), Myomorpha (sete famílias, 325 gêneros), Anomaluromorpha (duas famílias, quatro gêneros) e Castorimorpha (três famílias, 13 gêneros), sendo que no Brasil ocorrem os representantes das três primeiras (CARLETON e MUSSER, 2005; PAGLIA et al., 2012).

Os roedores habitam praticamente todos os ambientes do planeta - com exceção dos ambientes árticos - e muito disso se deve às diversas adaptações ecológicas que caracterizam esta ordem (MYERS, 2000). A região dos trópicos concentra um número considerável de espécies de roedores (EISENBERG; REDFORD, 1999). No entanto, a fragmentação dos ecossistemas dessas regiões é um fator importante e preocupante, devido principalmente ao crescente e desordenado desenvolvimento econômico (GIBSON et al., 2013; UMETSU; PARDINI, 2007).

A fauna de mamíferos Sul-americanos é a mais rica e menos conhecida do Mundo, ainda que os roedores de pequeno porte sejam um dos grupos mais estudados, existem lacunas sobre a distribuição de várias espécies (CERBONCINI et al., 2014; GRAZZINI et al., 2015). Na América do Sul ocorrem cerca de 450 espécies de roedores, o equivalente à 43% das espécies de mamíferos de todo o continente (REIG, 1984). Nowak (1999), aponta que 45% de todas espécies de mamíferos vivos na América do Sul são roedores. No Brasil, estima-se que ocorram 289 espécies (PAGLIA et al., 2012), porém frequentemente são descritas

novas espécies e ocorrências (PERCEQUILLO; WEKSLER; COSTA, 2011; QUINTELA et al., 2012; CERBONCINI et al., 2014; GRAZZINI et al., 2015).

Os roedores são altamente valorizados como organismos modelo na fisiologia e na pesquisa biomédica (WILSON E REEDER, 2005). Seu papel como reservatório e vetores de patógeno humanos (KIMURA, 2002; MEERBURG et al. 2009) levou ao aumento do interesse e reconhecimento da importância de compreender sua sistemática, ecologia e evolução (JANSA e WEKSLER 2004; HASS; SBALQUEIRO; MÜLLER, 2008; HASS et al, 2011). Eles também se têm mostrado um excelente grupo para estudos citogenéticos, principalmente as espécies pertencentes às Famílias Cricetidae, Echimyidae, Caviidae, Hydrochoeridae, Dasyproctidae, Ctenomyidae e Muridae, pelo fato de apresentarem um histórico evolutivo bastante complexo e que pode ser observado através da grande diversidade morfológica e cardiológica (SILVA; YONENAGA-YASSUDA, 1999; DI-NIZO et al. 2017)

O cariótipo dos roedores foi inicialmente investigado através de análises citogenéticas convencionais, provendo informações apenas em relação ao número cromossômico e sua morfologia. Em algumas espécies foi possível observar a extrema variabilidade do número diploide e a presença de cromossomos B (ROMANENKO et al. 2012; SOARES et al., 2018). Além disso, em estudo com alguns grupos de roedores, utilizando a análise comparativa por bandas G-, Q-, R-, revelaram regiões cromossômicas com padrão de bandeamento similar, sugerindo uma homologia por descendência. Por outro lado, evidências sugerem que Myomorpha apresenta um cariótipo altamente reorganizado (GRAPHODATSKY, 1989). Foi observado também a presença de variação heterocromática (PATTON and SHERWOOD, 1982; GRAPHODATSKY, 1989; SVARTMAN et al., 2005) e presença de cromossomos B (TRIFONOV et al., 2002; SOARES et al., 2018).

Desde os anos 60, estudos genéticos utilizando coloração convencional e bandeamentos têm sido aplicado em vertebrados e demonstram grande variabilidade de cariótipos. A ordem Rodentia possui as maiores taxas de mudança cariotípicas entre os mamíferos (BUSH et al., 1977; BENGTSSON, 1980; MARUYAMA; IMAI, 1981) e o número diploide observado entre indivíduos dessa ordem pode variar de $2n= 9-10$ para *Akodon sp.* a $2n= 118$ cromossomos para *Dactylomys boliviensis*, bem como variações no número fundamental em indivíduos de uma mesma espécie (SILVA e YONENAGA-YASSUDA, 1998; GALLARDO et al., 1999; DUNNUM et al., 2001; MASSARINI et al., 2002).

As técnicas de bandeamento tradicionais produzem informações mais apuradas em relação à análise por coloração convencional, como por exemplo, rearranjos cromossômicos que não alteram sua morfologia e podem não ser detectados por análises convencionais. A técnica da impregnação por nitrato de prata é amplamente utilizada para a detecção de regiões organizadoras de nucléolo (NORs), também importante no estudo de relações citotaxonômicas em roedores (DOBIGNY et al., 2003; CABRERO e CAMACHO, 2008). A técnica de impregnação por nitrato de prata, apesar de muito utilizada, apresenta duas desvantagens: revela apenas a fração ativa dos genes de rRNA, aqueles que foram transcritos durante a intérfase anterior e, em alguns casos, pode haver coloração não específica de regiões heterocromáticas (DOBIGNY et al., 2003; CABRERO; CAMACHO, 2008).

Além disso, a citogenética tradicional incorporou várias técnicas da área molecular originando novos métodos de análise. Dentre eles, a Hibridização in Situ Fluorescente (FISH) é o método mais utilizado e torna possível a localização física de um determinado segmento de DNA no cariótipo da espécie em estudo (SCHERTHAN et al., 1997). O FISH é uma técnica que se baseia na propriedade recombinante das cadeias complementares de DNA e consiste na revelação da posição de segmentos alvo nos cromossomos (genes ou regiões específicas), através da utilização de sondas de DNA complementares marcadas com fluorocromos e posteriormente detectadas por imunofluorescência (FLAVELL, 1989). A técnica consiste na amplificação de sondas de rDNA que irão hibridizar na região complementar do cromossomo em estudo (FLAVELL, 1989). É uma técnica útil na resolução de problemas citotaxonômicos, bem como na compreensão dos mecanismos de rearranjos cromossômicos ocorridos durante a evolução. Através do FISH também é possível reconstruir a filogenia de determinado grupo, baseando-se nos rearranjos cromossômicos (WIENBERG; STANYON, 1998; HASS, SBALQUEIRO; MÜLLER 2008; HASS et al., 2011).

As sequências mais utilizadas na FISH são as que codificam para os genes ribossomais 5S e 45S, pelo fato de serem altamente conservada dentre os eucariotos. Os genes de RNA ribossômico 5S e 45S são bons marcadores citogenéticos para examinar variações cromossômicas inter e intraespecíficas (MATSUBARA et al, 2004). Também, após o isolamento do gene ribossomal 18S, este tem sido amplamente empregado para a localização de genes de RNA

ribossômico em diversos grupos, uma vez que se trata de um gene altamente conservado (ANDRADE, 2011)

O advento da biologia molecular no estudo da sistemática possibilitou a abordagem de muitos problemas antes consideráveis intratáveis pelos morfologistas (HILLIS, 1987; PATTERSON, 1987). Por exemplo, existem poucas características homólogas que podem ser comparadas entre todos os organismos vivos. Nesse sentido, há vários genes com funções bioquímicas fundamentais que são encontrados em todas as espécies e podem ser analisados a fim de estudar as relações filogenéticas de uma forma mais profunda (HILLIS e MORITZ, 1990). Outros genes podem ser usados para estudar a relação entre organismos morfologicamente indistinguíveis, porém de espécies diferentes. Todas essas aplicações têm sido estudadas utilizando os genes que codificam para RNA ribossômicos (rRNA) e suas regiões espaçadoras correspondentes, coletivamente chamadas de DNA ribossômico (rDNA) (APPELS e HONEYCUTT, 1986; MINDELL e HONEYCUTT, 1990). Uma das razões para a utilização de rDNA em estudos filogenéticos se dá pelo fato de diferentes regiões da unidade de repetição do DNA ribossômico evoluírem em taxas muito diferentes (HILLIS e DIXON, 1991). Desse modo, é possível selecionar para análise regiões de matrizes de rDNA que são particularmente possíveis de produzir dados informativos sobre qualquer questão sistemática. As sequências altamente conservadas de rRNA são muito úteis para a construções de iniciadores “universais” que podem ser sequenciados a partir de rDNA ou rRNA de muitas espécies, para amplificar regiões de interesse, através da reação em cadeia da polimerase (PCR) ou para a preparação de sondas em análises de enzimas de restrição (KOCHER et al., 1989; HILLIS et al., 1990; SIMON et al., 1990).

Em eucariotos superiores, o DNA ribossomal (rDNA) é organizado em duas classes diferentes, a maior denominada 45S – que engloba os genes 18S, 5.8S e 28S – e a menor chamada de 5S (PENDAS et al, 1994). Esses genes estão presentes em múltiplas cópias em tandem ao longo dos cromossomos (WILLIAMS e STROBECK, 1985). As repetições de rDNA 18S, 5.8S e 28S são separadas umas das outras por espaçadores intergênicos traduzidos (ITS 1 e 2) (HESLOP-HARRISON, 2000) e as regiões cromossômicas contendo esses genes são denominadas regiões organizadoras de nucléolo (NORs) (MONTIJN et. al. 1999). Os agrupamentos do gene 5S compreendem uma sequência codificadora de

nucleotídeos de 120 pares de base altamente conservada, separadas entre si por espaçadores não transcritos (NTS) (PENDAS et al. 1994). Ao contrário da maioria dos genes ribossomais, que são transcritos pela RNA polimerase I, o gene 5S é transcrito pela RNA polimerase III, e ainda que seja funcionalmente relacionado com o nucléolo, ele não está localizado nesta região nuclear (MONTIJN et al. 1999). As regiões organizadoras de nucléolo (NORs) podem variar entre indivíduos e/ou espécies em tamanho (número de cópias de unidades precursoras) e em número de sítios cromossômicos por célula (GORNUNG et al., 2013; SOARES et al., 2018). As NORs têm sido identificadas através da impregnação por nitrato de prata, fluorocromos específicos de base e, mais recentemente, através da técnica de hibridização in situ utilizando sondas de 18S e 28S (GALLARDO; GONZÁLEZ; CEBRIÁN, 2006; GROSS et al., 2016).

O processo de formação dos ribossomos ocorre com a associação dos rRNAs a ribonucleoproteínas, que irão dar origem a porção maior e menor do ribossomo (ANDRADE, 2011). Esse processo tem início com a transcrição de rDNA durante a interfase e posterior montagem das subunidades ribossomais através da união de rRNA e ribonucleoproteínas. Desse modo, as ribonucleoproteínas localizam-se próximas aos sítios ativos de NORs, onde foram transcritos os rRNAs na interfase anterior (DALVI, 2017). A técnica de coloração por nitrato de prata é utilizada para evidenciar os sítios ativos de NORs devido à característica argirofílica das ribonucleoproteínas, que se impregnam com a prata e formam grânulos visíveis ao microscópio. Essas regiões são chamadas de AG-NORs (HOWELL e BLACK, 1980; GOODPASTURE; BLOOM, 1975). A técnica de coloração de AG-NORs em células de metáfase é amplamente utilizada para a localização indireta de sítios de NORs (YONENAGA-YASSUDA et al., 1992; ARAUJO et al., 2018).

Com o aumento do interesse sobre os genes nucleares de rRNA, ficou claro que estas múltiplas cópias não evoluem independentemente, mas sim em concerto (DOVER; COEN, 1981; KRYSTAL et al., 1981; COEN, THODAY, e DOVER, 1982). Cada cópia de um arranjo de rRNA é geralmente muito parecida entre indivíduos e espécies, embora diferenças entre espécies se acumulem rapidamente em partes do arranjo (HILLS e DIXON, 1991). Entretanto, a baixa variação entre arranjos de rDNA dentro de indivíduos (e mesmo através de espécies) indica que as múltiplas cópias são homogeneizadas entre cromossomos homólogos e não homólogos que possuam clusters de rDNA. Esse fenômeno de homogeneização é chamado de

evolução concertada (ARNHEIM et al., 1980). Os principais processos que parecem ser os responsáveis pela evolução concertada são: o crossing over desigual e conversão gênica (LIAO, 1999). A conversão de genes corresponde a uma transferência recíproca de uma diferença alélica para seu homólogo, enquanto a recombinação não homóloga consiste em um evento de recombinação entre cromátides não-irmãs (STULTS et al., 2008)

Estudos mais recentes indicam que linhagens independentes de rDNA podem coexistir dentro do mesmo genoma, como observado em alguns moluscos (INSUA et al., 2001), insetos (KRESS et al., 2001) e peixes (MARTINS et al., 2000). Foi demonstrado também que os locus gênico de rRNA possuíam grande variabilidade em número, localização e nível de amplificação entre espécies, e até mesmo entre indivíduos (PHILLIPS PHILLIPS; PLEYTE; HARTLEY, 1988; SUZUKI; MORIWAKI; SAKURAI, 1994; LOURENÇO; RECCO-PIMENTEL; CARDOSO, 1998; SIROKY et al., 2001). Vários casos de heterozigotidade de números e número e/ou localização de loci também foram documentados (GALLAGHER JUNIOR et al., 1999; INSUA et al., 2001; SIROKY et al., 2001). Essa labilidade entre espécies é gerada por rearranjos cromossômicos ou eventos de transposição (EICKBUSH e EICKBUSH, 2007). Alguns autores atribuem as altas taxas de transposição de NORs a transposons nos clusters de rDNA, tais elementos foram observados em plantas, invertebrados e repetidores de espaçadores intergênicos em camundongos (IGS) (GROZDANOV et al., 2003; RASKINA et al., 2008). Ainda, foi observado que alguns genes de rRNA possuíam a mesma localização cromossômica de repetições teloméricas, sugerindo seu envolvimento combinado na estabilização de produtos de fissão cromossômica (HALL; PARKER, 1995; ROUSSELET et al., 2000) e na formação de nucléolos (LIU e FREDGA, 1999).

Análises de Ag-NORs em roedores demonstraram a existência de polimorfismo de número e localização cromossômica de sítios ativos de NORs entre espécies e populações (SUZUKI et al., 1990; BOESKOROV et al., 1995; YONENAGA-YASSUDA et al., 1983; SILVA et al., 2017), além de rearranjos cromossômicos para a espécie *Akodon cursor* (FAGUNDES et al., 1997). Diferenças na coloração de Ag-NORs podem ser explicadas em parte pela eficiência da coloração, mas em muitos casos refletem diferenças no nível de atividade ou variabilidade no número de genes de rDNA por NOR, mantidos em populações

naturais como polimorfismos (YONENAGA-YASSUDA et al, 1992; DI-NIZO et al., 2017).

A distribuição dos clusters de rDNA no cromossomo é usado frequentemente como marcador citogenético para a discriminação de espécies (ROMANENKO e VOLOBOUEV, 2012). Um exemplo disso é a relação filogenética de 7 espécies do gênero *Apodemus* inferidas a partir de rearranjos cromossômicos e através da distribuição cromossômica dos genes rRNA 18S-28S. A localização dos genes rRNA 5S na região telomérica distal do cromossomo 8 é evolutivamente conservada em espécies do gênero *Mus* (MATSUBARA et al., 2004; MATSUBARA et al., 2003). A distribuição dos clusters de rDNA 18S no gênero *Mus* foi altamente variável, de 1 a 21 pares de cromossomos. Nesse mesmo trabalho de Cazaux et al (2011), foi demonstrado que mais da metade dos pontos de quebra de rearranjo no gênero estavam em locais onde ambos os clusters de rDNA e centrômeros estavam presentes. Ambas as estruturas genômicas coincidem com os pontos de quebra no gênero *Mus*, sugerindo que a acumulação de um grande número de repetições na região centromérica pode contribuir para o alto nível de repadronização cromossômica observada nesse grupo.

Em estudo com espécies do gênero *Oecomys* da região Amazônica, Gross et al (2016) observaram que as NORs se localizavam preferencialmente na região terminal dos cromossomos e o número aumentava de acordo com o aumento do número diploide. Esse padrão também é observado em outros membros da família Cricetidae (LIRA 2012; ROMANOVA et al 2006; VENTURA et al 2009; FAGUNDES et al. 1997). Gross et al (2016) ainda relatam que os múltiplos locais de 18S rDNA observados em *Oecomys bicolor* devem ser resultado de eventos de duplicação e dispersão. Grozdanov et al (2003) e Britton-Davidian et al (2012) declaram que a diversidade de NOR observada em roedores é um indicador de altos índices de transposição intracromossômica na ausência de rearranjos visíveis, sugerindo, portanto, que esse caráter representa um estado derivado para o táxon. Apesar disso, a posição e a localização do gene 5S se mostra bastante conservada, principalmente quando comparado ao gene 45S (GROSS et al, 2016). A posição intersticial encontrada para o gene 5S está relacionada à proteção de sequências, evitando possíveis eventos de transposição e crossing-over, que são mais comuns nas regiões terminais do cromossomo (MARTINS; GALETTI JUNIOR, 1999).

3 APRESENTAÇÃO DOS RESULTADOS

Neste trabalho foi realizado uma compilação dos dados da distribuição cromossômica do rDNA 45S para 45 espécies e 5S rDNA para 22 espécies pertencente as famílias Muridae e Cricetidae. A variação observada no número de cromossomos que carregam o 45S rDNA foi de 4 a 42 pares e para 5S rDNA esse número variou de 1 a 5 pares. No entanto, a maioria das espécies possui de 2 a 4 pares com sítios de rDNA 45S e/ou rDNA 5S. Os dados completos analisados são apresentados na (Tabela 1) e são referentes a publicações realizadas entre os anos de 1975 e 2018.

TABELA 1: ANÁLISE DA DISTRIBUIÇÃO DO 45S RDNA E 5S RDNA EM ESPÉCIES DA FAMÍLIA CRICETIDAE E MURIDAE. (continua)

| Família | Espécie | Nº 45S | | Nº 5S | | Referência | |
|----------|-----------------------------|--------|------|-------------|------|------------|------------------------|
| | | 2n | rDNA | Posição 45S | rDNA | | Posição 5S |
| Cricetid | | | | | | | |
| ae | <i>Akodon montensis</i> | 24 | 4 | T | 1 | I | Soares et al, 2018 |
| | <i>Cricetulus griseus</i> | 22 | 10 | T | | | Hsu, 1975 |
| | <i>Mesocricetus auratus</i> | 44 | | | 1 | I | Lomholt, 2001 |
| | <i>Microtus agrestis</i> | 50 | 6 | P | | | Hsu, 1975 |
| | <i>Oecomys auyantepui</i> | 65 | 4 | T | 2 | P | Gomes Junior, 2016 |
| | <i>Oecomys bicolor</i> | 80 | 24 | T | 2 | I | Gomes Junior, 2016 |
| | <i>Oecomys rutilus</i> | 90 | 4 | T | 2 | I | Gomes Junior, 2016 |
| | <i>Peromyscus eremicus</i> | 48 | 9 | T | | | Matsuabara et al, 2004 |
| Muridae | <i>Apodemus agrarius</i> | 48 | 6 | T | 5 | T | Matsuabara et al, 2004 |
| | <i>Apodemus argenteus</i> | 46 | 6 | T | 2 | T | Matsuabara et al, 2004 |
| | <i>Apodemus gurkha</i> | 48 | 22 | T | 2 | T | Matsuabara et al, 2004 |
| | <i>Apodemus peninsulae</i> | 48 | 5 | T | 2 | T | Matsuabara et al, 2004 |
| | <i>Apodemus semotus</i> | 48 | 4 | T | 2 | T | Matsuabara et al, 2004 |
| | <i>Apodemus speciosus</i> | 47 | 2 | T | 2 | T | Matsuabara et al, 2004 |
| | <i>Apodemus sylvaticus</i> | 48 | 18 | T e I | 2 | T | Matsuabara et al, 2004 |
| | <i>Mus booduga</i> | 40 | 28 | P | | | Cazaux et al, 2011 |
| | <i>Mus caroli</i> | 40 | 40 | P | | | Cazaux et al, 2011 |
| | <i>Mus cervicolor</i> | 40 | 32 | P | | | Cazaux et al, 2011 |

| | | | | | | |
|-----------------------------------|----|----|---|---|-------|--|
| <i>Mus cooki</i> | 40 | 26 | P | | | Cazaux et al, 2011 |
| <i>Mus cypriacus</i> | 40 | 16 | P | | | Cazaux et al, 2011 |
| <i>Mus famalus</i> | 40 | 36 | P | | | Cazaux et al, 2011 |
| <i>Mus fragilicauda</i> | 40 | 38 | P | | | Cazaux et al, 2011 |
| <i>Mus haussa</i> | 36 | 2 | P | | | Cazaux et al, 2011 |
| <i>Mus hortunalus</i> | 40 | 8 | P | | | Matsuda et al, 1995 |
| <i>Mus indutus</i> | 36 | 6 | P | | | Cazaux et al, 2011 |
| <i>Mus macedonicus</i> | 40 | 12 | P | | | Cazaux et al, 2011 |
| <i>Mus matthey</i> | 36 | 14 | P | | | Cazaux et al, 2011 |
| <i>Mus minutoides</i> | 18 | 8 | P | | | Cazaux et al, 2011 |
| <i>Mus musculoides</i> | 18 | 4 | P | | | Cazaux et al, 2011 |
| <i>Mus musculus castaneus</i> | 40 | 8 | P | | | Cazaux et al, 2011 |
| <i>Mus musculus brevisrostris</i> | 40 | 20 | P | | | Matsuda et al, 1995 |
| <i>Mus musculus domesticus</i> | 40 | 12 | P | | | Cazaux et al, 2011; Suzuki et al, 1990 |
| <i>Mus musculus molissinus</i> | 40 | 22 | P | 2 | T | Matsuda et al, 1994 e 1995 |
| <i>Mus musculus musculus</i> | 40 | 12 | P | 2 | T | Elsevier, 1975; Matsubara 2003; Cazaux 2011; Suzuki 1990; Matsuda 1995 |
| <i>Mus pahari</i> | 48 | 42 | P | | | Cazaux et al, 2011 |
| <i>Mus platythrix</i> | 26 | 6 | P | 2 | T | Matsubara et al, 2003 |
| <i>Mus spicelgus</i> | 40 | 10 | P | | | Cazaux et al, 2011 |
| <i>Mus spretus</i> | 40 | 6 | T | 2 | T | |
| <i>Mus terricolor</i> | 40 | 16 | I | | | Cazaux 2011 |
| <i>Rattus norvegicus</i> | 42 | 9 | I | 4 | I e T | Szabo, 1978 |
| <i>Rattus rattus</i> | 38 | 6 | P | | | Cazaux 2011; Cavagna 2002 |
| <i>Taterillus congicus</i> | 54 | 6 | T | 2 | T | Dobgny 2004 |
| <i>Taterillus gracilis</i> | 37 | 2 | I | 2 | I e T | Dobgny 2004 |
| <i>Taterillus pygargus</i> | 23 | 4 | I | 4 | I | Dobgny 2004 |
| <i>Taterillus sp</i> | 24 | 2 | P | 3 | I | Dobgny 2004 |
| <i>Taterillus tranieri</i> | 15 | 3 | I | 4 | I e T | Dobgny 2004 |

Interstitial=I; Pericentromerica=P; Terminal=T

Varição cromossômica em Cricetidae e Muridae

Considerando as espécies com dados da localização do rDNA foi realizado a análise de variação do número diploide. Nas espécies da família Cricetidae o número de cromossomos variou de $2n=22$ a 90 (GRÁFICO 1). Enquanto que em Muridae o número diplóide variou de $2n= 15$ a 54 (GRÁFICO 2).

GRÁFICO 1: VARIAÇÃO DO NÚMERO DIPLOIDE EM ESPÉCIES DA FAMÍLIA CRICETIDAE

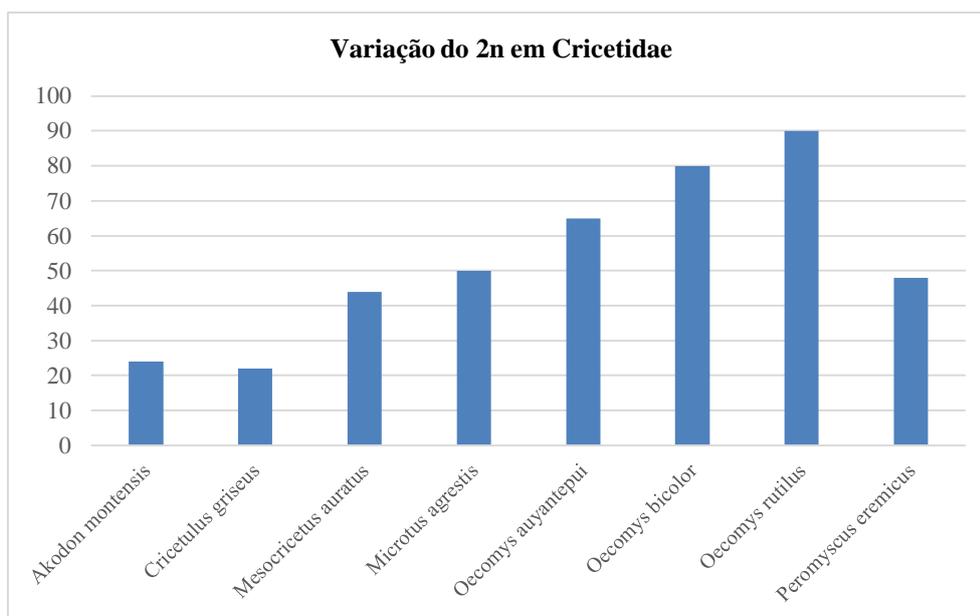


GRÁFICO 2: VARIAÇÃO DO NÚMERO DIPLOIDE EM ESPÉCIES DA FAMÍLIA EM MURIDAE

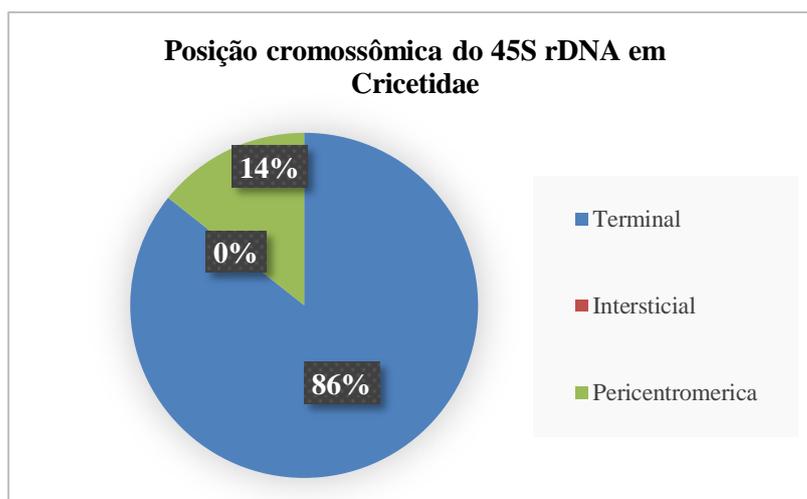


Distribuição cromossômica do 45S rDNA

Família Cricetidae

Foram encontrados dados da distribuição cromossômica do sítio 45S rDNA em 7 espécies da família Cricetidae. O número de cromossomos portadores do sítio 45S rDNA variou de 4 a 24 pares (Tabela 1). Quanto a posição, a mais frequente observada foi a terminal (GRÁFICO 3).

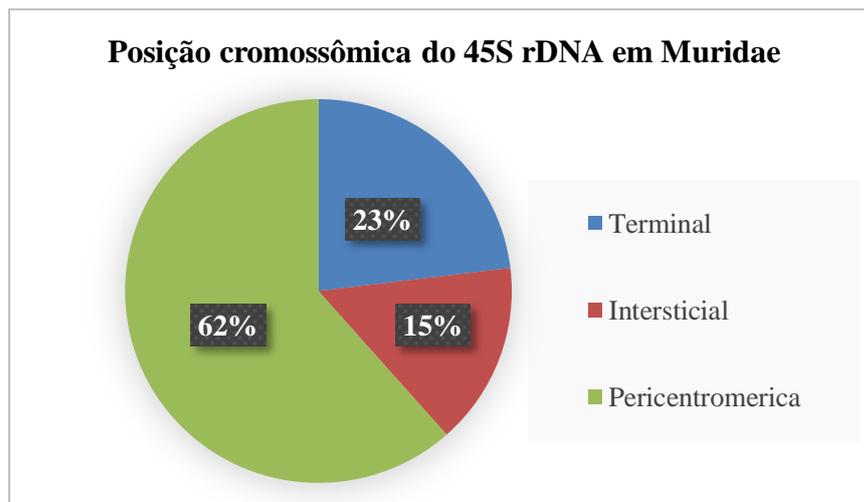
GRÁFICO 3: POSIÇÃO DE OCORRÊNCIA DO SÍTIO 45S RDNA NO CROMOSSOMO EM CRICETIDAE



Familia Muridae

Foram obtidos dados da distribuição cromossômica do sítio 45S rDNA em 38 espécies da família Muridae. Quando ao número de cromossomos que carregam o 45S rDNA, foi observada uma variação de 2 a 42 pares (Tabela 1). A posição cromossômica mais frequente observada para o 45S rDNA foi a pericentromérica (GRÁFICO 4).

GRAFICO 4: POSIÇÃO DE OCORRÊNCIA DO SÍTIO 45S RDNA NO CROMOSSOMO MURIDAE

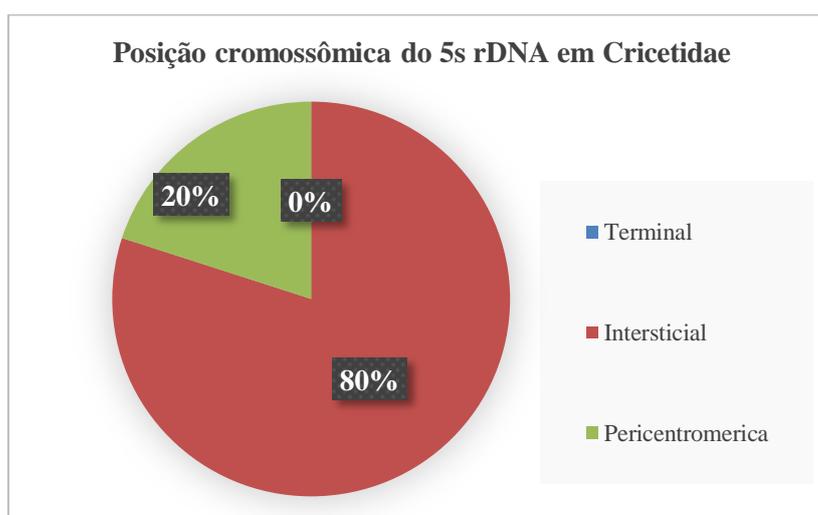


Distribuição cromossômica do 5S rDNA

Família Cricetidae

Para o sítio 5S rDNA, foram obtidos dados da sua distribuição cromossômica em 5 espécies da família Cricetidae. O número de cromossomos portadores do 5S rDNA variou de 1 a 2 pares (Tabela 1). A posição cromossômica mais frequente observada para o sítio 5S rDNA foi intersticial (GRÁFICO 5).

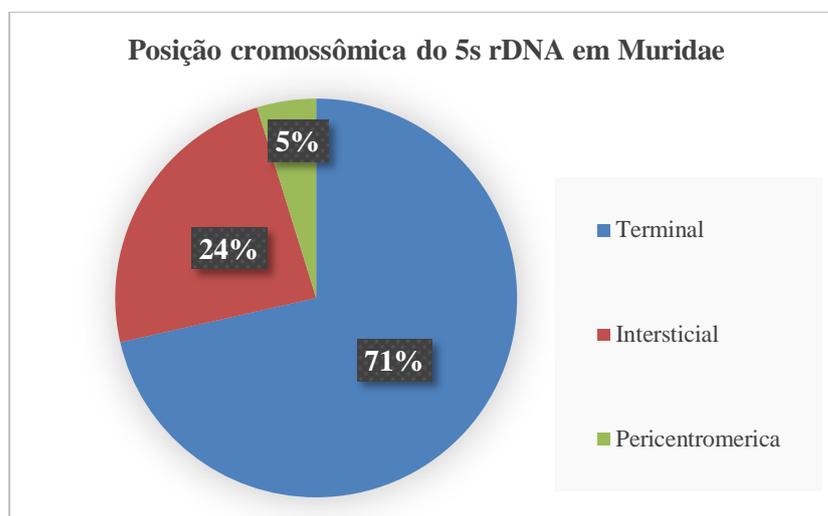
GRÁFICO 5: POSIÇÃO DE OCORRÊNCIA DO SÍTIO 5S NO CROMOSSOMO EM CRICETIDAE



Família Muridae

Foram encontrados dados da distribuição cromossômica do sítio 5S rDNA em 17 espécies da família Muridae. A variação observada no número de cromossomos que carregam o 5S rDNA foi de 2 a 5 pares (Tabela 1). Em relação a posição do sítio 5S rDNA no cromossomo, foi visto que a mais maioria localiza-se na região terminal (GRÁFICO 6).

GRÁFICO 6: POSIÇÃO DE OCORRÊNCIA DO SÍTIO 5S RDNA NO CROMOSSOMO EM MURIDAE.



Regiões organizadoras do nucléolo - NORs

Neste trabalho também foi realizada a análise dos dados da variação numérica e localização cromossômica das regiões organizadoras do nucléolo. Foram encontrados registros para 32 espécies da Família Cricetidae e 18 para a Família Muridae. Em geral a variação numérica foi de 2 a 11 pares cromossômicos portadores da NOR. Quanto a localização cromossômica, foi visto que a posição terminal é a mais frequente. Os dados completos analisados são apresentados na Tabela 2.

TABELA 2: ANÁLISE DA DISTRIBUIÇÃO DA REGIÃO ORGANIZADORA DE NUCLÉOLO EM ESPÉCIES DAS FAMÍLIAS CRICETIDAE E MURIDAE. (continua)

| Família | Espécie | 2n | Nº de NOR | Posição | Referência |
|------------|----------------------------------|-------------|-----------|---------|--------------------------------|
| Cricetidae | <i>Akodon cursor</i> | 24 e 25 | 5 | T | Yonenaga-Yassuda et al, 1992 |
| | <i>Akodon cursor</i> | 14, 15 e 16 | 3 e X | T e P | Yonenaga-Yassuda et al, 1983 |
| | <i>Akodon montensis</i> | 24 | 4 | T | Soares et al, 2018 |
| | <i>Arvicola amphibius</i> | 36 | 4 | P | Seker et al, 2018 |
| | <i>Arvicola sapidus</i> | 40 | 8 | P | Sanchez et al, 19999 |
| | <i>Microtus dogramacii</i> | 48 | 4 | P | Şekeroglu et al, 2011 |
| | <i>Microstus kermanensis</i> | 54 | 4 | P | Mahmoudi et al, 2017 |
| | <i>Microtus schidlovskii</i> | 60 | 10 | P | Arslan et al, 2016 |
| | <i>Microtus anatolicus</i> | 60 | 8 | P | Arslan et al, 2017 |
| | <i>Microtus arvalis</i> | 46 | 5 | T e P | Sanchez 1990 |
| | <i>Microtus cabrerai</i> | 54 | 6 | P | Sanchez 1991 |
| | <i>Microtus irani karamani</i> | 60 | 7 | P | Arslan et al 2016 |
| | <i>Microtus mystacinus</i> | 54 | 4 | P | Mahmoudi et al, 2017 |
| | <i>Microtus nivalis</i> | 54 | 8 | P | Sanchez 1990 |
| | <i>Microtus obscurus</i> | 46 | 4 | T e P | Yorulmaz et al, 2013 |
| | <i>Oecomys auyantepui</i> | 64 | 2 | T | Gross et al, 2016 |
| | <i>Oecomys auyantepui</i> | 64 e 66 | 2 | T | Gross et al, 2016 |
| | <i>Oecomys bicolor</i> | 80 | 5 | T | Gross et al, 2016 |
| | <i>Oecomys bicolor</i> | 80 | 5 | T | Gross et al, 2016 |
| | <i>Oecomys paricola FN=72</i> | 68 | 3 | T | Rosa, 2011 |
| | <i>Oecomys paricola FN=74</i> | 70 | 2 | T | Rosa, 2011 |
| | <i>Oecomys paricola FN=76</i> | 70 | 2 | T | Rosa, 2011 |
| | <i>Oecomys rutilus</i> | 53 | 2 | T | Gross et al, 2016 |
| | <i>Oecomys rutilus</i> | 54 | 2 | T | Gross et al, 2016 |
| | <i>Rhagomys rufescens</i> | 36 | 6 | T e P | Testoni et al, 2010 |
| | <i>Rhipidomys cf: mastacalis</i> | 44 | 4 | T | Silva e Yonenaga-Yassuda, 1999 |
| | <i>Rhipidomys sp A</i> | 44 | 4 | T | Silva e Yonenaga-Yassuda, 1999 |
| | <i>Rhipidomys sp B FN=71</i> | 50 | 4 | | Silva e Yonenaga-Yassuda, 1999 |
| | <i>Rhipidomys sp B FN=72</i> | 50 | 4 | | Silva e Yonenaga-Yassuda, 1999 |
| | <i>Thaptomys sp</i> | 50 | | T | Ventura et al, 2004 |
| | <i>Thaptomys nigrita</i> | 52 | | T | Ventura et al, 2004 |
| | <i>Wiedomys pyrrhorhinus</i> | 62 | 4 | T | Souza et al, 2001 |
| Muridae | <i>Apodemus agrarius</i> | 48 | 4 | T e P | Shbulotova et al, 1990 |
| | <i>Apodemus agrarius</i> | 48 | 6 | T e P | Chassovnikarova et al, 2009 |
| | <i>Apodemus peninsulae</i> | 48 | 2 | T | Rubtsov et al, 2004 |
| | <i>Apodemus sylvaticus</i> | 48 | 8 | T | Stitou et al, 2000 |
| | <i>Berylmys berdmorei</i> | 41 | 4 | | Badenhorst et al, 2011 |
| | <i>Berylmys bowersi</i> | 40 | 4 | | Badenhorst et al, 2011 |
| | <i>Bandicota savilei</i> | 45 | 2 | | Badenhorst et al, 2011 |
| | <i>Leopoldamys edwardsi</i> | 42 | 5 | | Badenhorst et al, 2011 |

| | | | | |
|----------------------------------|----|----|-------|------------------------|
| <i>Maxomys surifer</i> | 52 | 8 | | Badenhorst et al, 2011 |
| <i>Mus musculus</i> | 40 | 11 | P | Suzuki et al, 1999 |
| <i>Myomys albipes</i> | 46 | 3 | I e P | Corti et al, 1999 |
| <i>Niviventer fulvescens</i> | 46 | 5 | | Badenhorst et al, 2011 |
| <i>Rattus exulans</i> | 42 | 3 | | Badenhorst et al, 2011 |
| <i>Rattus losea</i> | 42 | 3 | | Badenhorst et al, 2011 |
| <i>Rattus norvegicus</i> | 42 | 3 | | Badenhorst et al, 2011 |
| <i>Rattus rattus</i> | 40 | 3 | | Badenhorst et al, 2011 |
| <i>Rattus tanezumi</i> | 42 | 3 | | Badenhorst et al, 2011 |
| <i>Stenocephalemys albocauda</i> | 54 | 3 | T e P | Corti et al, 1999 |

T = Terminal; P = Pericentromérico; I = Intersticial

Variação cromossômica em Cricetidae e Muridae

Considerando as espécies das Famílias Cricetidae e Muridae que foram encontrados dados da localização das NORs, foi avaliado também a variação do número diploide. Para Cricetidae, foi visto $2n= 14$ a 80 (Gráfico 7) e para Muridae, essa variação foi de $2n= 40$ a 54 (Gráfico 8).

GRÁFICO 7: VARIAÇÃO DO NÚMERO DIPLOIDE EM ESPÉCIES DA FAMÍLIA CRICETIDAE

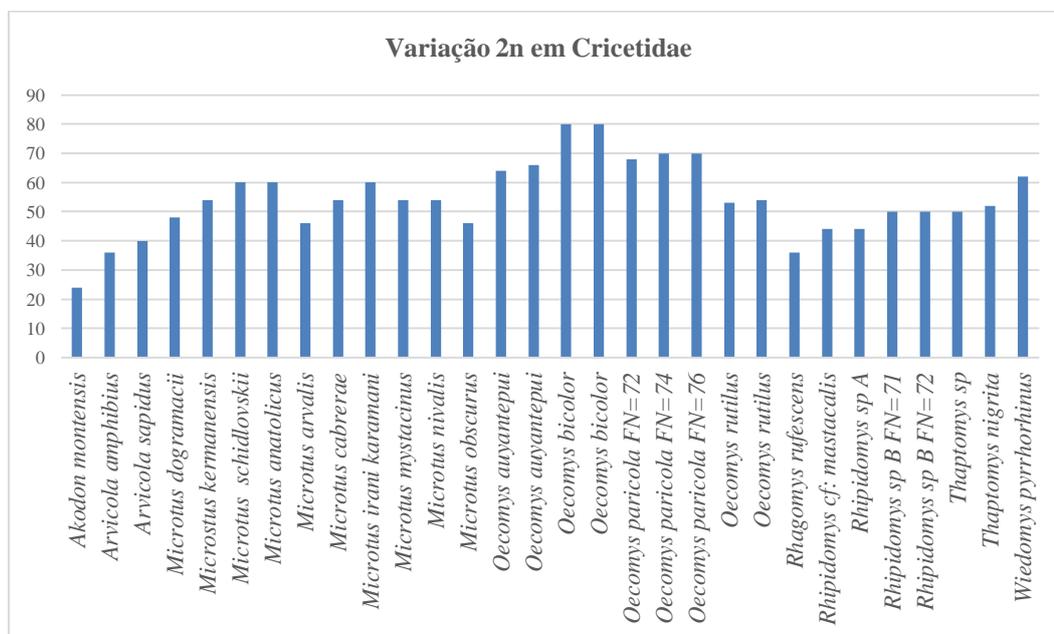
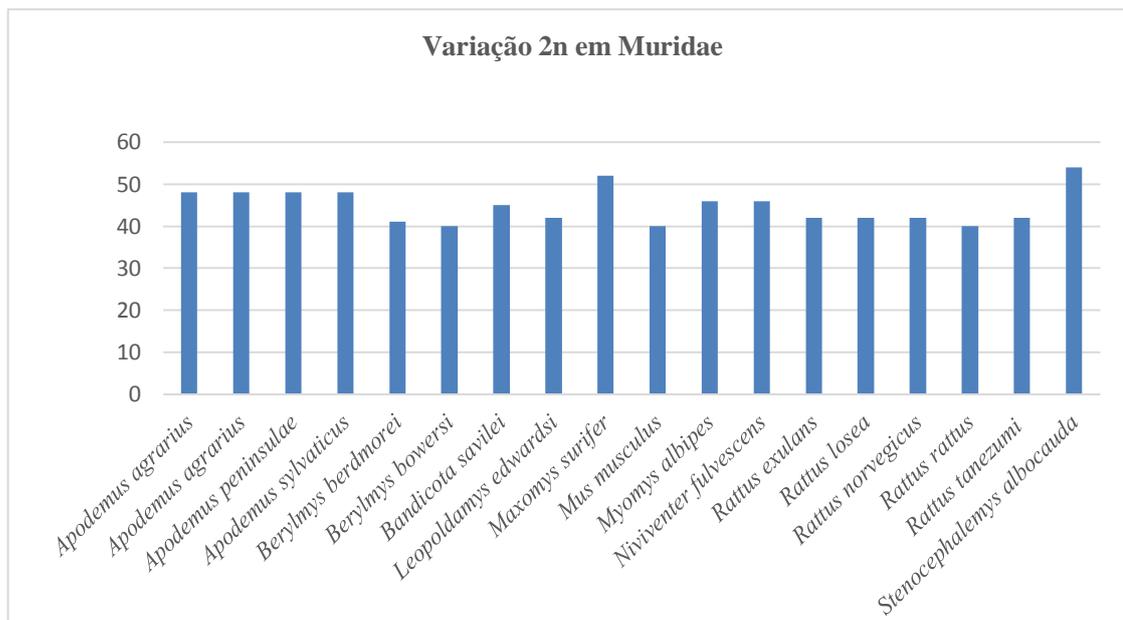


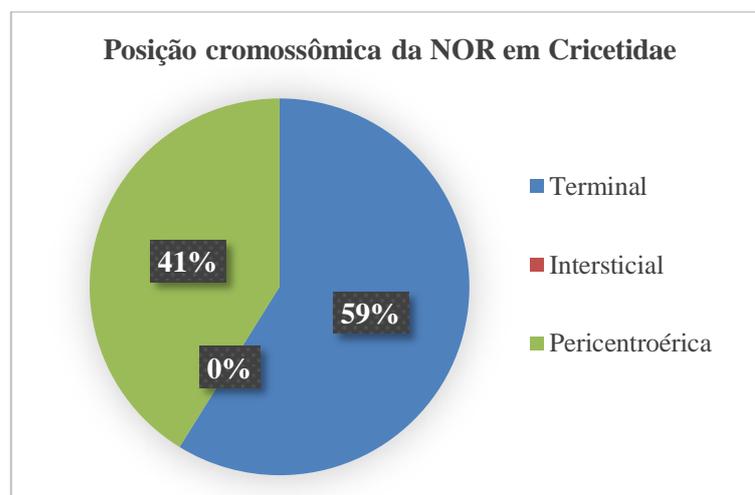
GRÁFICO 8: VARIAÇÃO DO NÚMERO DIPLOIDE EM ESPÉCIES DA FAMÍLIA MURIDAE



Regiões Organizadoras de Nucléolo (NORs) em Cricetidae

Na Família Cricetidae, o número de pares cromossômicos portadores da NOR variou de 2 a 10 e foi observado também a presença da NOR no cromossomo X da espécie *Akodon cursor* (Tabela 2). Quanto a localização, as NORs foram observadas com mais frequência na região terminal (Gráfico 9).

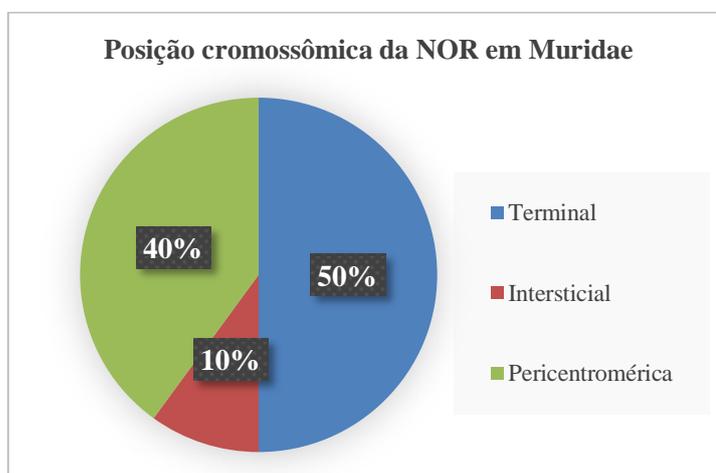
GRÁFICO 9: POSIÇÃO DE OCORRÊNCIA DAS NORs NO CROMOSSOMO EM CRICETIDAE.



Regiões Organizadoras de Nucléolo (NORs) em Muridae

Em Muridae, o número de cromossomos portadores da NOR variou de 2 a 11 pares. Em relação a posição, a mais frequente foi a terminal (Gráfico 10).

GRÁFICO 10: POSIÇÃO DE OCORRÊNCIA DAS NORS NO CROMOSSOMO EM MURIDAE



3. 1 DISCUSSÃO

A diversidade de número e localização das NORs encontradas neste trabalho podem ser resultado de altas taxas de transposição intracromossômica, na ausência de rearranjos visíveis em roedores, como foi estabelecido por Grozdanov et al (2003) e Britton-Davidian et al (2012). Contudo, a técnica de impregnação por nitrato prata pode gerar resultados imprecisos, visto que blocos de heterocromatina podem ser impregnados pela prata, levando à marcação de “falsas NORs” (Dobigny et al 2002). Além disso, essa técnica marca as proteínas associadas à estrutura nucleolar, e não as regiões de DNA ribossomal, limitando a identificação somente às NORs que estiveram ativas na intérfase anterior (MILLER et al, 1976). Portanto, é comum encontrar um maior número de sítios identificados pelo FISH através de sondas ribossomais se comparado aos sítios identificados através da impregnação por nitrato de prata.

Assim como foi encontrado neste trabalho, e é também comum em vários outros grupos (LIRA 2012; SANTOS 2010), Gomes Junior (2014) relata a grande diferença no número de sítios de NOR e rDNA 18S observados em *Oecomys bicolor*, onde a hibridização *in situ* revela múltiplos sítios desse gene. Acredita-se que esses múltiplos sítios em *O. bicolor* sejam resultado de duplicações e dispersões.

Apesar da grande variedade de posição e localização encontrada para o gene rDNA 45S (28S, 18S e 5.8S) na maioria dos grupos aqui analisados e em outros trabalhos (MARTINS; GALLETTI JUNIOR, 1999; GOMES JUNIOR, 2014) o gene rDNA 5S parece ter sua localização conservada. A posição intersticial encontrada para esse gene pode estar relacionada à proteção de sequências, evitando possíveis eventos de *crossing over*, que são mais comuns nas regiões terminais do cromossomo (MARTINS E GALETTI JR, 1999). Essas evidências corroboram com o padrão de distribuição do gene rDNA 5S encontrado neste trabalho, onde tanto para Murinae quanto para Cricetidae, a posição mais frequente na qual o gene 5S foi encontrada, foram as regiões intersticial e terminal do cromossomo. Ventura et al (2012) também constatou a conservação dos sítios cromossômicos de rDNA 5S na tribo Akodontini, apesar da grande variabilidade cariotípica do grupo.

Utilizando o gênero *Mus* como modelo (Rodentia, Muridae), Cazaux et al (2011) evidenciaram que os sítios de rDNA localizavam-se preferencialmente na região pericentromérica do cromossomo, sugerindo que o acúmulo de sequências repetitivas na região centromérica pode contribuir para os altos níveis de rearranjo cromossômico no grupo. Essa localização preferencial na região pericentromérica e centromérica também foi observada para alguns grupos Muridae e Cricetidae encontrados nesse levantamento.

No entanto, ainda não se pode afirmar que a presença de sequências repetitivas conduza para uma instabilidade genômica. Acredita-se que um fator adicional deve ser o responsável por desencadear tal processo, como a modificação epigenética do DNA, de pequenas repetições intercaladas. A hipometilação do DNA está associada às regiões de quebra e translocações cromossômicas, apontando para uma interação complexa entre a sequência de DNA, atividade transcricional, modificações no DNA e até mesmo estrutura da cromatina (BROWN; O'NEILL, 2010; CARBONE et al, 2009).

4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

O presente trabalho apresenta uma compilação de estudos sobre rDNA em Rodentia, principalmente nas famílias Cricetidae e Muridae. Os genes ribossomais são importantíssimos para o funcionamento da célula uma vez que codificam para as subunidades do ribossomo e estão diretamente ligados à codificação de proteínas. Estudos com rDNA ainda são relativamente recentes em Rodentia e há muitas lacunas a serem preenchidas, tendo em vista a diversidade da Ordem e a abrangência dos estudos encontrados neste trabalho. As variações observadas no número e posição dos rDNAs podem ser resultado da alta dinâmica molecular destas sequências repetitivas, que levam ao rearranjo dos cromossomos. Além disso, o acúmulo na região pericentromérica de sequências de rDNA pode estar relacionado às altas taxas de rearranjos cromossômicos. Porém, outros fatores parecem estar relacionados à dinâmica de repadronização cromossômica observada nos roedores, como a epigenética. Nesse sentido, fica claro a necessidade de ampliar os objetos de estudos, abrangendo um número maior de representantes de Rodentia, afim de ampliar o conhecimento a respeito do comportamento desses genes ribossomais em outros grupos de roedores.

5 REFERÊNCIAS

ANDRADE, L.M. Arquitetura da cromatina na região organizadora do nucléolo e o seu papel no controle da expressão dos genes ribossomais. Dissertação. Mestrado em Ciências – Genética e Melhoramento de plantas, Universidade de São Paulo – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” – Piracicaba, 2011.

APPELS, R., and R. L. Honeycutt. rDNA evolution over a billion years. In S. K. Dutta (ed.), **DNA Systematics**, p. 81-135. CRC Press, Boca Raton, 1986

ARAÚJO, Naiara Pereira et al. Cytogenetic analyses in *Trinomys* (Echimyidae, Rodentia), with description of new karyotypes. **Peerj**, [s.l.], v. 6, p.10-26, 31 jul. 2018. PeerJ. <http://dx.doi.org/10.7717/peerj.5316>.

ARNHEIM, Norman. Concerted evolution of multigene families. **Evolution of genes and proteins**, 1983.

ARSLAN, A.; ZIMA, J. Comparison of the chromosome banding pattern in the 2N= 52 cytotypes of *nannospalax xanthodon* and *n. Ehrenbergi* from Turkey. **ZOOL. STUD**, V. 54, N. 6, 2015.

ARSLAN, Atilla et al. A new cytotype (2n=46) of *Nannospalax xanthodon* from Turkey. **Zoology In The Middle East**, [s.l.], v. 60, n. 4, p.283-287, 29 set. 2014. Informa UK Limited. <http://dx.doi.org/10.1080/09397140.2014.966517>.

ARSLAN, Atilla et al. C-banding and Ag-NOR distribution patterns in Euphrates jerboa, *Allactaga euphratica* (Mammalia: Rodentia), from Turkey. *Mammalia*, v. 76, n.4, p. 435-439, 2012

ARSLAN, Atilla et al. Chromosome Banding Pattern in Fat Dormouse and Bank Vole (Mammalia: Rodentia) from Turkey. **Folia Biologica**, [s.l.], v. 61, n. 1, p.47-51, 31 jan. 2013. Institute of Systematics and Evolution of Animals, Polish Academy of Sciences. http://dx.doi.org/10.3409/fb61_1-2.47.

ARSLAN, Atilla et al. Comparison of the chromosome banding patterns in *Dryomys laniger* and *D. nitedula* from Turkey. **Turkish Journal Of Zoology**, [s.l.], v. 40, p.363-368, 2016. The Scientific and Technological Research Council of Turkey. <http://dx.doi.org/10.3906/zoo-1509-49>.

ARSLAN, Atilla et al. Comparison of the chromosome banding patterns in three species of social voles (*Microtus irani karamani*, *M. schidlovskii*, *M. anatolicus*) from Turkey. **Turkish Journal Of Zoology**, [s.l.], v. 40, p.910-916, 2016. The Scientific and Technological Research Council of Turkey. <http://dx.doi.org/10.3906/zoo-1508-11>.

ARSLAN, Atilla; ZIMA, Jan. Heterochromatin distribution and localization of NORs in the $2n = 48$ cytotypes of *Nannospalax xanthodon* and *N. ehrenbergi*. **Turkish Journal Of Zoology**, [s.l.], v. 41, p.390-396, 2017. The Scientific and Technological Research Council of Turkey. <http://dx.doi.org/10.3906/zoo-1602-48>.

ARSLAN, Atilla; ZIMA, Jan. The banded karyotype of the $2n = 58$ chromosomal race of mole rats from Erzincan, Turkey. **Folia Zoologica**, [s.l.], v. 62, n. 1, p.19-23, mar. 2013. Institute of Vertebrate Biology, Academy of Sciences of the Czech Republic. <http://dx.doi.org/10.25225/fozo.v62.i1.a3.2013>.

BADENHORST, Daleen et al. Chromosomal evolution in *Rattini* (Muridae, Rodentia). **Chromosome research**, v. 19, n. 6, p. 709, 2011.

BENTON, M. J.; DONOGHUE, P. C. J.. Paleontological Evidence to Date the Tree of Life. **Molecular Biology And Evolution**, [s.l.], v. 24, n. 1, p.26-53, 16 out. 2006. Oxford University Press (OUP). <http://dx.doi.org/10.1093/molbev/msl150>. Disponível em: <<https://academic.oup.com/mbe/article/24/1/26/1070944>>. Acesso em: 05 nov. 2018.

BONVICINO, C.; ALMEIDA, F.c.. Karyotype, morphology and taxonomic Status of *Calomys expulsus* (Rodentia: Sigmodontinae). **Mammalia**, [s.l.], v. 64, n. 3, p.339-352, 2000. Walter de Gruyter GmbH. <http://dx.doi.org/10.1515/mamm.2000.64.3.339>. Disponível em: <<https://www.degruyter.com/view/j/mamm.2000.64.issue->

3/mamm.2000.64.3.339/mamm.2000.64.3.339.xml?intcmp=trendmd>. Acesso em: 25 set. 2018.

BRITTON-DAVIDIAN, J; CAZAUX, B; CATALAN, J. Chromosomal dynamics of nucleolar organizer regions (NORs) in the house mouse: micro-evolutionary insights. **Heredity**, [s.l.], v. 108, n. 2, p.68-72, jan. 2012.

BROWN, Judith D.; O'NEILL, Rachel J.. Chromosomes, Conflict, and Epigenetics: Chromosomal Speciation Revisited. **Annual Review Of Genomics And Human Genetics**, [s.l.], v. 11, n. 1, p.291-316, set. 2010. Annual Reviews. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev-genom-082509-141554>. Disponível em: <<https://www.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev-genom-082509-141554>>. Acesso em: 15 nov. 2018.

BUSH, G. L. et al. Rapid speciation and chromosomal evolution in mammals. **Proceedings Of The National Academy Of Sciences**, [s.l.], v. 74, n. 9, p.3942-3946, 1 set. 1977. Proceedings of the National Academy of Sciences. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.74.9.3942>. Disponível em: <<http://www.pnas.org/content/74/9/3942.short>>. Acesso em: 10 nov. 2018.

CABRERO, Josefa; CAMACHO, Juan Pedro M.. Location and expression of ribosomal RNA genes in grasshoppers: Abundance of silent and cryptic loci. **Chromosome Research**, [s.l.], v. 16, n. 4, p.595-607, 26 abr. 2008. Springer Nature. <http://dx.doi.org/10.1007/s10577-008-1214-x>. Disponível em: <<https://link.springer.com/article/10.1007/s10577-008-1214-x>>. Acesso em: 10 nov. 2018.

CARBONE, Lucia et al. Evolutionary Breakpoints in the Gibbon Suggest Association between Cytosine Methylation and Karyotype Evolution. **Plos Genetics**, [s.l.], v. 5, n. 6, p.363-367, 26 jun. 2009. Public Library of Science (PLoS). <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pgen.1000538>. Disponível em: <<https://link.springer.com/article/10.1023/A:1009216030316#citeas>>. Acesso em: 15 nov. 2018.

CARLETON, M.D.; MUSSER, G.G. Order Rodentia. In: Wilson, Don E. and Reeder, D. M., Mammal Species of the World, Third Edition. The Johns Hopkins University Press, p.745-752, 2005

CAZAUX, Benoîte et al. Are ribosomal DNA clusters rearrangement hotspots? A case study in the genus *Mus* (Rodentia, Muridae). **Bmc Evolutionary Biology**, [s.l.], v. 11, n. 1, p.100-110, 13 maio 2011. Springer Nature. <http://dx.doi.org/10.1186/1471-2148-11-124>. Disponível em: <<https://bmcevolbiol.biomedcentral.com/articles/10.1186/1471-2148-11-124>>. Acesso em: 10 set. 2018.

CERBONCINI, R. A. S.; MOCHI JR., C. M.; TIEPOLO, L.; PASSOS, F. C. New records of the red-rumped mouse *Juliomys pictipes* (Osgood , 1933) (Rodentia : Sigmodontinae) in coastal Atlantic Forest of Paraná, southern Brazil. **Biotemas**, v. 27, n. 1, p. 159–164, 2014.

CHASSOVNIKAROVA, Ts; ATANASOV, Nasko; DIMITROV, H. Chromosome polymorphism in Bulgarian populations of the striped field mouse (*Apodemus agrarius* Pallas 1771). **Comparative Cytogenetics**, v. 3, n. 1, p. 1-9, 2009.

COEN, Enrico S.; THODAY, John M.; DOVER, Gabriel. Article | Published: 18 February 1982 Rate of turnover of structural variants in the rDNA gene family of *Drosophila melanogaster*. **Nature**, [s.l.], v. 295, n. 2, p.564-568, 18 fev. 1982. Disponível em: <<https://www.nature.com/articles/295564a0>>. Acesso em: 11 nov. 2018.

CORTI, Marco et al. Karyotypic and genetic divergence in the Ethiopian *Myomys - Stenocephalemys complex* (Mammalia, Rodentia). **Italian Journal Of Zoology**, [s.l.], v. 66, n. 4, p.341-349, jan. 1999. Informa UK Limited. <http://dx.doi.org/10.1080/11250009909356275>.

COŞKUN, Yüksel et al. Nucleolar organizer region distribution in *Nannospalax ehrenbergi* (Nehring, 1898) (Rodentia: Spalacidae) from Iraq. **Turkish Journal Of**

Zoology, [s.l.], v. 38, p.250-253, 2014. The Scientific and Technological Research Council of Turkey. <http://dx.doi.org/10.3906/zoo-1304-9>.

DALVI, Débora De'nadai. Polimorfismos e Herança das Regiões Organizadoras de Nucléolos: analisando parentais e descendentes em *Akodon cursor* (Rodentia). 2017. 67 f. Dissertação (Mestrado) - Curso de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Espírito Santo, Vitória, Es, 2017. Disponível em: <http://repositorio.ufes.br/jspui/bitstream/10/9407/1/tese_11110_Dissertac%3fa%3fo_Debora_FINAL_Revisada20170807-190733.pdf>. Acesso em: 15 out. 2018.

DANIELS, L. M. e DELANY, M. E. Molecular and cytogenetic organization of the 5S ribosomal DNA array in chicken (*Gallus gallus*). **Chromosome Research**, v. 11, p. 305-317, 2003.

DI-NIZO, Camilla Bruno et al. Advances in cytogenetics of Brazilian rodents: cytotaxonomy, chromosome evolution and new karyotypic data. **Comparative Cytogenetics**, [s.l.], v. 11, n. 4, p.833-892, 21 dez. 2017. Pensoft Publishers. <http://dx.doi.org/10.3897/compcytogen.v11i4.19925>.

DOBIGNY, G. et al. Evolution of rRNA gene clusters and telomeric repeats during explosive genome repatterning in *Taterillus X* (Rodentia, Gerbillinae). **Cytogenetic And Genome Research**, [s.l.], v. 103, n. 1-2, p.94-103, 2003. S. Karger AG. <http://dx.doi.org/10.1159/000076296>. Disponível em: <<https://www.karger.com/Article/Abstract/76296>>. Acesso em: 10 nov. 2018.

DOVER, Gabriel; COEN, Enrico. Spring cleaning ribosomal DNA: a model for multigene evolution? **Nature**, [s.l.], v. 290, n. 1, p.731-732, 30 abr. 1981. Disponível em: <<https://www.nature.com/articles/290731a0>>. Acesso em: 11 nov. 2018.

DUNNUM, J.L.; SALAZAR-BRAVO, J. & YATEs, T.L. The Bolivian bamboo rat, *Dactylomys boliviensis* (Rodentia: Echimyidae), a new record for chromosome number in a mammal. **Mammalian Biology**, v. 66 p.121-126, 2001

EICKBUSH, T. H.; EICKBUSH, D. G.. Finely Orchestrated Movements: Evolution of the Ribosomal RNA Genes. **Genetics**, [s.l.], v. 175, n. 2, p.477-485, 1 fev. 2007. Genetics Society of America. <http://dx.doi.org/10.1534/genetics.107.071399>. Disponível em: <<http://www.genetics.org/content/175/2/477.short>>. Acesso em: 11 nov. 2018.

EISENBERG, J. F.; REDFORD, K. H. The contemporary mammalian fauna. **Mammals of the Neotropics. In: The central Neotropics: Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil**, v. 3, p. 49-522, 1999.

FLAVELL, R. B.. Variation in structure and expression of ribosomal DNA loci in wheat. **Genome**, [s.l.], v. 31, n. 2, p.963-968, 15 jan. 1989. Canadian Science Publishing. <http://dx.doi.org/10.1139/g89-168>. Disponível em: <http://www.nrcresearchpress.com/doi/abs/10.1139/g89-168#.W_RiOOhKjIU>. Acesso em: 12 nov. 2018

FAGUNDES, V. et al. ZOO-FISH of a microdissection DNA library and G-banding patterns reveal the homeology between the Brazilian rodents *Akodon cursor* and *A. montensis*. **Cytogenetic and Genome Research**, v. 78, n. 3-4, p. 224-228, 1997.

GALLAGHER JUNIOR, D. S. et al. A Molecular Cytogenetic Analysis of the Tribe Bovini (Artiodactyla: Bovidae: Bovinae) with an Emphasis on Sex Chromosome Morphology and NOR Distribution. **Chromosome Research**, [s.l.], v. 7, n. 6, p.481-492, set. 1999. Springer Nature. <http://dx.doi.org/10.1023/a:1009254014526>.

GALLARDO, M.h.; GONZÁLEZ, C.a.; CEBRIÁN, I.. Molecular cytogenetics and allotetraploidy in the red vizcacha rat, *Tympanoctomys barrerae* (Rodentia, Octodontidae). **Genomics**, [s.l.], v. 88, n. 2, p.214-221, ago. 2006. Elsevier BV. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ygeno.2006.02.010>.

GALLARDO, Milton H. et al. Discovery of tetraploidy in a mammal. **Nature**, [s.l.], v. 401, n. 6751, p.341-341, set. 1999. Springer Nature. <http://dx.doi.org/10.1038/43815>. Disponível em: <<https://www.nature.com/articles/43815>>. Acesso em: 10 nov. 2018.

GAVA, Adriana; SANTOS, Maurício B. dos; QUINTELA, Fernando M.. A new karyotype for *Cavia magna* (Rodentia: Caviidae) from an estuarine island and *C. aperea* from adjacent mainland. **Acta Theriologica**, [s.l.], v. 57, n. 1, p.9-14, 10 maio 2011. Springer Nature. <http://dx.doi.org/10.1007/s13364-011-0042-0>.

GIBSON, L.; LYNAM, A. J.; BRADSHAW, C. J. A.; HE, F.; BICKFORD, D. P.; WOODRUFF, D. S.; BUMRUNGSRI, S. ; LAURANCE, W.F. Near-complete extinction of native small mammal fauna 25 years after forest fragmentation. **Science**, v. 341, n. 6153, p. 1508–10, 2013.

GOMES JÚNIOR, Renan Gabriel. **CARACTERIZAÇÃO CITOGENÔMICA E DNA BARCODING DE TRÊS ESPÉCIES DE *Oecomys* (RODENTIA: SIGMODONTINAE) DA AMAZÔNIA BRASILEIRA**. 2014. 85 f. Dissertação (Mestrado) - Curso de Ciências Biológicas, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, 2014.

GOODPASTURE, Carl; BLOOM, Stephen E.. Visualization of nucleolar organizer regions in mammalian chromosomes using silver staining. **Chromosoma**, [s.l.], v. 53, n. 1, p.37-50, 1975. Springer Nature America, Inc. <http://dx.doi.org/10.1007/bf00329389>.

GORNUNG, E.. Twenty Years of Physical Mapping of Major Ribosomal RNA Genes across the Teleosts: A Review of Research. **Cytogenetic And Genome Research**, [s.l.], v. 141, n. 2-3, p.90-102, 2013. S. Karger AG. <http://dx.doi.org/10.1159/000354832>. Disponível em: <<https://www.karger.com/Article/Abstract/354832>>. Acesso em: 10 nov. 2018.

GRAPHODATSKY, A. Conserved and variable elements of mammalian chromosomes. **Cytogenetics Of Animals**, [s.i.], v. 10, n. 2, p.95-123, jul. 1989.

GRAZZINI, G.; MOCHI-JUNIOR, C. M.; OLIVEIRA, H.; PONTES, J. S.; GATTO-ALMEIDA, F.; SBALQUEIRO, I. J.; HASS, I.; TIEPOLO, L. M. First record of *Juliomys ossitenuis* Costa, Pavan, Leite & Fagundes, 2007 (Rodentia, Sigmodontinae) in Paraná state, southern Brazil. **Check List**, v. 11, n. 2, p. 1–5, 2015.

GROSS, Maria Claudia et al. 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. **Comparative Cytogenetics**, [s.l.], v. 10, n. 3, p.401-426, 8 set. 2016. Pensoft Publishers. <http://dx.doi.org/10.3897/compcytogen.v10i3.8306>.

GROZDANOV P, GEOGIEV O, KARAGYOZOV L (2003) Complete sequence of the 45-kb mouse ribosomal DNA repeat: analysis of the intergenic spacer. *Genomics* 82: 637– 643. doi: 10.1016/S0888-7543(03)00199-X

HALL, K. J.; PARKER, J. S.. Stable chromosome fission associated with rDNA mobility. **Chromosome Research**, [s.l.], v. 3, n. 7, p.417-422, nov. 1995. Springer Nature. <http://dx.doi.org/10.1007/bf00713891>.

HASS, I. et al. Comparative Chromosome Maps of Neotropical Rodents *Necomys lasiurus* and *Thaptomys nigrita* (Cricetidae) Established by ZOO-FISH. **Cytogenetic And Genome Research**, [s.l.], v. 135, n. 1, p.42-50, 2011. S. Karger AG. <http://dx.doi.org/10.1159/000330259>. Disponível em: <<https://www.karger.com/Article/Abstract/330259>>. Acesso em: 26 set. 2018.

HASS, I; SBALQUEIRO, I J; MÜLLER, S. Chromosomal phylogeny of four Akodontini species (Rodentia, Cricetidae) from Southern Brazil established by Zoo-FISH using *Mus musculus* (Muridae) painting probes. **Chromosome Research**, [s.l.], v. 16, n. 1, p.75-88, 25 fev. 2008. Springer Nature. <http://dx.doi.org/10.1007/s10577-007-1211-5>. Disponível em: <<https://link.springer.com/article/10.1007/s10577-007-1211-5>>. Acesso em: 26 set. 2018.

HEANEY, L. R.; BALETE, D. S.; RICKART, E. A.; ALVIOLA, P. A.; DUYA, M. R. M.; DUYA, M. V.; VELUZ, M. J.; VEDRE, L. V.; STEPPAN, S. J. Chapter 1: Seven New Species and a New Subgenus of Forest Mice (Rodentia: Muridae: Apomys) from Luzon Island. **Fieldiana Life and Earth Sciences**, v. 2, n. 2, p. 1–60, 2011.

HEANEY, L. R.; BALETE, D. S.; RICKART, E. A.; ALVIOLA, P. A.; DUYA, M. R. M.; DUYA, M. V.; VELUZ, M. J.; VEDRE, L. V.; STEPPAN, S. J. Chapter 1: Seven New

Species and a New Subgenus of Forest Mice (Rodentia: Muridae: *Apomys*) from Luzon Island. **Fieldiana Life and Earth Sciences**, v. 2, n. 2, p. 1–60, 2011.

HEANEY, L. R.; BALETE, D. S.; RICKART, E. A.; VELUZ, M. J.; JANSA, S. A. Three New Species of *Musseromys* (Muridae, Rodentia), the Endemic Philippine Tree Mouse from Luzon Island. **American Museum Novitates**, , n. 3802, p. 1–28, 2014.

HESLOP-HARRISON, J.S. RNA, genes and chromosome: repetitive DNA sequences in plants. **Chromosome Today**, Switzeland, v. 13, p. 45-56, 2000

HILLIS, D. M., and C. Moritz. An overview of applications of molecular systematics. In: D. M. Hillis and C. Moritz (eds.), **Molecular Systematics**, p. 502-515. Sinauer Associates, Sunderland, 1990

HILLIS, David M. MOLECULAR VERSUS MORPHOLOGICAL APPROACHES TO SYSTEMATICS. **Ecology And Sistematics**, Texas, v. 18, n. 2, p.23-42, jul. 1987.

HILLIS, David M.; DIXON, Michael T.. Ribosomal DNA: Molecular Evolution and Phylogenetic Inference. *The Quarterly Review Of Biology*, [s.l.], v. 66, n. 4, p.411-453, dez. 1991. University of Chicago Press. <http://dx.doi.org/10.1086/417338>. Disponível em: <<https://www.journals.uchicago.edu/doi/abs/10.1086/417338>>. Acesso em: 10 out. 2018.

HOWELL, W. M.; BLACK, D. A.. Controlled silver-staining of nucleolus organizer regions with a protective colloidal developer: a 1-step method. **Experientia**, [s.l.], v. 36, n. 8, p.1014-1015, ago. 1980. Springer Nature. <http://dx.doi.org/10.1007/bf01953855>. Disponível em: <<https://link.springer.com/article/10.1007/BF01953855#citeas>>. Acesso em: 12 nov. 2018.

HOWELL, W. M.; DENTON, T. E.; DIAMOND, J. R.. Differential staining of the satellite regions of human acrocentric chromosomes. **Experientia**, [s.l.], v. 31, n. 2, p.260-262, fev. 1975. Springer Nature. <http://dx.doi.org/10.1007/bf01990741>. Disponível em:

<<https://link.springer.com/article/10.1007%2FBF01990741?LI=true#citeas>>. Acesso em: 10 nov. 2018.

HUCHON D, et al. Rodent phylogeny and a timescale for the evolution of Glires: evidence from an extensive taxon sampling using three nuclear genes. **Mol Biol Evol** v. 19, p. 1053–1065, 2009

INSUA, Ana et al. The 5S rDNA of mussels *Mytilus galloprovincialis* and *M. edulis*: sequence variation and chromosomal location. **Chromosome Research**, [s.l.], v. 9, n. 6, p.495-505, 2001. Springer Nature. <http://dx.doi.org/10.1023/a:1011636714052>. Disponível em: <<https://link.springer.com/article/10.1023/A:1011636714052>>. Acesso em: 10 nov. 2018.

IVANITSKAYA, E. et al. Discrimination of $2n = 60$ *Spalax leucodon* cytotypes (Spalacidae, Rodentia) in Turkey by means of classical and molecular cytogenetic techniques. **Cytogenetic and Genome Research**, [s.l.], v. 122, n. 2, p.139-149, 2008. S. Karger AG. <http://dx.doi.org/10.1159/000163091>.

JANSA, Sharon A.; WEKSLER, Marcelo. Phylogeny of muroid rodents: relationships within and among major lineages as determined by IRBP gene sequences. **Molecular Phylogenetics And Evolution**, [s.l.], v. 31, n. 1, p.256-276, abr. 2004. Elsevier BV. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2003.07.002>. Disponível em: <<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1055790303002835>>. Acesso em: 25 set. 2018.

KIMURA, L. M. S. Principais Zoonoses. In: ANDRADE, A., PINTO, S. C.; OLIVEIRA, R. S. **Animais de Laboratório: criação e experimentação**. Rio de Janeiro: Editora FIOCRUZ, 2002. P. 201-209

KOCHER, T. D. et al. Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: amplification and sequencing with conserved primers.. **Proceedings Of The National Academy Of Sciences**, [s.l.], v. 86, n. 16, p.6196-6200, 1 ago. 1989. Proceedings of the National Academy of Sciences. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.86.16.6196>.

KRESS, Horst et al. Evolution of 5S rRNA gene families in *Drosophila*. **Chromosome Research**, [s.l.], v. 9, n. 5, p.403-415, 2001. Springer Nature. <http://dx.doi.org/10.1023/a:1016787602583>.

KRYSTAL, M. et al. Human nucleolus organizers on nonhomologous chromosomes can share the same ribosomal gene variants. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, [s.l.], v. 78, n. 9, p.5744-5748, 1 set. 1981. Proceedings of the National Academy of Sciences. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.78.9.5744>. Disponível em: <<http://www.pnas.org/content/78/9/5744.short>>. Acesso em: 10 nov. 2018.

LIAO, G. C: Concerted evolution: molecular mechanism and biological implications. **Am J hum Genet**, v. 64, p. 24–30, 1999

LIRA, T. **Citogenética clássica e molecular de alguns representantes da tribo *Oryzomyini* (Rodentia, Cricetidae) da Amazônia Central**. Tese de Doutorado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Amazônia, Brazil, p. 59, 2012

HROKÝ, Jiří et al. Heterogeneity of rDNA distribution and genome size in *Silene* spp. **Chromosome Research**, [s.l.], v. 9, n. 5, p.387-393, jul. 2001. Springer Nature. <http://dx.doi.org/10.1023/a:1016783501674>. Disponível em: <<https://link.springer.com/article/10.1023/A:1016783501674#citeas>>. Acesso em: 15 nov. 2018.

LIU, WAN-SHENG; FREDGA, KARL. Telomeric (TTAGGG) n sequences are associated with nucleolus organizer regions (NORs) in the wood lemming. **Chromosome Research**, v. 7, n. 3, p. 235-240, 1999.

LOURENÇO, Luciana B.; RECCO-PIMENTEL, Shirlei M.; CARDOSO, Adão J.. Polymorphism of the Nucleolus Organizer Regions (NORs) in *Physala emus* Petersi (Amphibia, Anura, Leptodactylidae) Detected by Silver Staining and Fluorescence In Situ Hybridization. **Chromosome Research**, [s.l.], v. 6, n. 8, p.621-628, dez. 1998. Springer Nature. <http://dx.doi.org/10.1023/a:1009253410553>. Disponível em:

<<https://link.springer.com/article/10.1023/A:1009253410553#citeas>>. Acesso em: 15 nov. 2018.

MAHMOUDI, Ahmad et al. Systematic relationships within the *Microtus arvalis* (Rodentia: Cricetidae) group in Iran, inferred from cytogenetic analyses. **Zoology In The Middle East**, [s.l.], v. 64, n. 1, p.1-8, 12 dez. 2017. Informa UK Limited. <http://dx.doi.org/10.1080/09397140.2017.1414957>.

MARTINS, Cesar et al. Nucleotide Sequence of 5s rDNA and Localization of the Ribosomal RNA Genes to Metaphase Chromosomes of the Tilapiine Cichlid Fish, *Oreochromis Niloticus*. **Hereditas**, [s.l.], v. 133, n. 1, p.39-46, out. 2000. Springer Nature. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1601-5223.2000.00039.x>.

MARTINS, Cesar; GALETTI JUNIOR, Pedro M.. Chromosomal Localization of 5S rDNA Genes in Leporinus Fish (Anostomidae, Characiformes). **Chromosome Research**, [s.l.], v. 7, n. 5, p.363-367, 1999. Springer Nature. <http://dx.doi.org/10.1023/a:1009216030316>. Disponível em: <<https://link.springer.com/article/10.1023/A:1009216030316#citeas>>. Acesso em: 15 nov. 2018.

MARUYAMA, Takeo; IMAI, Hirotami T.. Evolutionary rate of the mammalian karyotype. **Journal of Theoretical Biology**, [s.l.], v. 90, n. 1, p.111-121, maio 1981. Elsevier BV. [http://dx.doi.org/10.1016/0022-5193\(81\)90125-9](http://dx.doi.org/10.1016/0022-5193(81)90125-9). Disponível em: <<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/0022519381901259>>. Acesso em: 10 nov. 2018.

MASSARINI, A, et al. Extensive chromosomal variation in *Ctenomys talarum talarum* from the Atlantic coast of Buenos Aires province, Argentina (Rodentia: Octodontidae). **Journal Neotropical Mammalogy**, v. 9, n. 2, p. 199-207, 2002

MATSUBARA, Kazumi et al. Identification of chromosome rearrangements between the laboratory mouse (*Mus musculus*) and the Indian spiny mouse (*Mus platythrix*) by comparative FISH analysis. **Chromosome Research**, [s.l.], v. 11, n. 1, p.57-64, 2003. Springer Nature. <http://dx.doi.org/10.1023/a:1022010116287>. Disponível em:

<<https://link.springer.com/article/10.1023/A:1022010116287>>. Acesso em: 12 nov. 2018.

MATSUBARA, Kazumi et al. Karyotypic evolution of *Apodemus* (Muridae, Rodentia) inferred from comparative FISH analyses. **Chromosome Research**, [s.i.], v. 12, n. 4, p.383-395, 20 fev. 2004. Disponível em: <<https://link.springer.com/article/10.1023/B:CHRO.0000034103.05528.83>>. Acesso em: 12 nov. 2018.

MEERBURG, Bastiaan G; SINGLETON, Grant R; KIJLSTRA, Aize. Rodent-borne diseases and their risks for public health. **Critical Reviews In Microbiology**, [s.l.], v. 35, n. 3, p.221-270, 23 jun. 2009. Informa UK Limited. <http://dx.doi.org/10.1080/10408410902989837>. Disponível em: <<https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/10408410902989837>>. Acesso em: 25 set. 2018

MINDELL, David P.; HONEYCUTT, Rodney L.. Variability in Transcribed Regions of Ribosomal DNA and Early Divergences in Birds. **The Auk**, Massachussets, v. 4, n. 106, p.539-548, out. 1990

MILLER, D. A. et al. Suppression of human nucleolus organizer activity in mouse-human somatic hybrid cells. **Experimental Cell Research**, v. 101, n. 2, p. 235-243, 1976.

MONTIJN, M. B. et al. The 5S rRNA Gene Clusters Have a Defined Orientation Toward the Nucleolus in *Petunia hybrida* and *Crepis capillaris*. **Chromosome Research**, [s.i.], v. 7, n. 5, p.387-399, set. 1999.

NAGAMACHI, Cleusa Yoshiko et al. CITOGENÉTICA DE PEQUENOS MAMÍFEROS NÃO-VOADORES DA AMAZÔNIA BRASILEIRA. In: NAGAMACHI, Cleusa Yoshiko; FELDBERG, Eliana; PIECZARKA, Julio Cesar. **CITOGENÉTICA DE PEQUENOS MAMÍFEROS NÃO-VOADORES DA AMAZÔNIA BRASILEIRA**. [s.i]: [s.i], 2013. p. 275-307.

NOWAK, Ronald M.. **Walker's Mammals of the World**. 6. ed. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 1999

O'NEILL, Rachel J. Waugh; O'NEILL, Michael J.; GRAVES, Jennifer A. Marshall. Erratum: Undermethylation associated with retroelement activation and chromosome remodelling in an interspecific mammalian hybrid. **Nature**, [s.l.], v. 393, n. 6680, p.68-72, maio 1998. Springer Nature. <http://dx.doi.org/10.1038/29985>. Disponível em: <<https://www.nature.com/articles/29985>>. Acesso em: 15 nov. 2018.

PAGLIA, A. P.; DA FONSECA, G. A.; RYLANDS, A. B.; HERRMANN, G.; AGUIAR, L. M.; CHIARELLO, A. G., LEITE, Y. R. L.; COSTA, L. P.; SICILIANO, S.; KIERULFF, M. C. M.; MENDES, S. L.; TAVARES, V. C.; MITTERMEIER, R. A. & PATTON, J. L. **Lista Anotada dos Mamíferos do Brasil**. 2nd ed. Belo Horizonte: Conservation International, 2012.

PATTERSON, Colin. **Molecules and Morphology in Evolution: Conflict Or Compromise?** Londres: Cambridge University Press, 1987.

Patton LJ, Pardiñas UFJ, D'Elía G (eds.) (2015) Mammals of South America. Volume 2: Rodents. The University of Chicago Press, Chicago and London.

PATTON, James L.; SHERWOOD, Steven W.. Genome Evolution in Pocket Gophers (Genus *Thomomys*). **Chromosoma**, [s.l.], v. 85, n. 2, p.149-162, jun. 1982. Disponível em: <<https://link.springer.com/article/10.1007/BF00294962>>. Acesso em: 30 out. 2018.

PENDAS, A.m. et al. Chromosomal mapping and nucleotide sequence of two tandem repeats of Atlantic salmon 5S rDNA. **Cytogenetic And Genome Research**, [s.l.], v. 67, n. 1, p.31-36, 1994. S. Karger AG. <http://dx.doi.org/10.1159/000133792>. Disponível em: <<https://www.karger.com/Article/Abstract/133792>>. Acesso em: 10 out. 2018.

PERCEQUILLO, Alexandre R.; WEKSLER, Marcelo; COSTA, Leonora P.. A new genus and species of rodent from the Brazilian Atlantic Forest (Rodentia: Cricetidae). **Zoological Journal Of The Linnean Society**, [s.l.], v. 161, n. 2, p.357-

390, 20 jan. 2011. Oxford University Press (OUP). <http://dx.doi.org/10.1111/j.1096-3642.2010.00643.x>. Disponível em: <https://academic.oup.com/zoolinnean/article/161/2/357/2732068>>. Acesso em: 10 nov. 2018.

PHILLIPS, R.b.; PLEYTE, K.a.; HARTLEY, S.e.. Stock-specific differences in the number and chromosome positions of the nucleolar organizer regions in arctic char (*Salvelinus alpinus*). **Cytogenetic And Genome Research**, [s.l.], v. 48, n. 1, p.9-12, 1988. S. Karger AG. <http://dx.doi.org/10.1159/000132576>.

QUINTELA, Fernando Marques et al. Pequenos mamíferos não-voadores (Didelphimorphia, Rodentia) em dois fragmentos de mata de restinga de Rio Grande, Planície Costeira do Rio Grande do Sul. **Biota Neotropica**, Rio Grande do Sul, v. 12, n. 1, p.1-7, 30 mar. 2012. Disponível em: <http://repositorio.furg.br/handle/1/4080>>. Acesso em: 10 nov. 2018.

RASKINA, O. et al. Repetitive DNA and chromosomal rearrangements: speciation-related events in plant genomes. **Cytogenetic And Genome Research**, [s.l.], v. 120, n. 3-4, p.351-357, 2008. S. Karger AG. <http://dx.doi.org/10.1159/000121084>. Disponível em: <https://www.karger.com/Article/Abstract/121084>>. Acesso em: 12 nov. 2018.

REIG, O. A. Distribuição geográfica e história evolutiva dos roedores muroideos sulamericanos (Cricetidae: Sigmodontinae). **Revista Brasileira de Genética**, v. 7, n. 2, p. 333-365, 1984.

ROMANENKO, S.a.; VOLOBOUEV, V.. Non-Sciuromorph Rodent Karyotypes in Evolution. **Cytogenet Genome Research**, Russia, v. 10, n. 5, p.10-23, jun. 2012. Disponível em: <https://www.karger.com/Article/Abstract/339294>>. Acesso em: 10 jul. 2018.

ROMANOVA, Ludmila G. et al. Implication of Nucleolar Protein SURF6 in Ribosome Biogenesis and Preimplantation Mouse Development¹. **Biology Of Reproduction**, [s.l.], v. 75, n. 5, p.690-696, 1 nov. 2006. Oxford University Press (OUP).

<http://dx.doi.org/10.1095/biolreprod.106.054072>. Disponível em: <<https://academic.oup.com/biolreprod/article/75/5/690/2629022>>. Acesso em: 10 nov. 2018.

ROSA, Celina Coelho. **Estudos Citogenéticas em Roedores do gênero *Oecomys* (Rodentia: Cricetidae)**. 2011. 54 f. Dissertação (Mestrado) - Curso de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Pará, Belém, 2011.

ROUSSELET, J. et al. Chromosome fission associated with growth of ribosomal DNA in *Neodiprion abietis* (Hymenoptera: Diprionidae). **Proceedings Of The Royal Society B: Biological Sciences**, [s.l.], v. 267, n. 1455, p.1819-1823, 22 set. 2000. The Royal Society. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2000.1216>. Disponível em: <<http://rspb.royalsocietypublishing.org/content/267/1455/1819.short>>. Acesso em: 12 nov. 2018.

RUBTSOV, N.b. et al. Comparative analysis of micro and macro B chromosomes in the Korean field mouse *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Murinae) performed by chromosome microdissection and FISH. **Cytogenetic And Genome Research**, [s.l.], v. 106, n. 2-4, p.289-294, 2004. S. Karger AG. <http://dx.doi.org/10.1159/000079301>.

SÁNCHEZ, A. et al. Variable conservation of nucleolus organizer regions during karyotypic evolution in Microtidae. **Genome**, v. 33, n. 1, p. 119-122, 1990.

SBALQUEIRO, Ives José. **Análises cromossômicas e filogenéticas em algumas espécies de roedores da região sul do Brasil**. 1989. 303 f. Tese (Doutorado) - Curso de Ciências Biológicas, Genética e Biologia Molecular, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1989. Disponível em: <<https://www.lume.ufrgs.br/handle/10183/28213>>. Acesso em: 27 out. 2018.

SANTOS, M.S. 2010. **Mapeamento gênico de sítios de DNAr 5S e 18S em *Astyanax scabripinnis* (Characiformes, Characidae)**. Dissertação (Mestrado), USP, São Paulo, 136p

SCHERTHAN, Harry et al. Chromosomal homeologies between human, harbor seal (*Phoca vitulina*) and the putative ancestral carnivore karyotype revealed by Zoo-FISH. **Chromosoma**, [s.l.], v. 106, n. 2, p.108-113, 18 jul. 1997. Springer Nature. <http://dx.doi.org/10.1007/s004120050230>.

SEKER, Perincek Seckinozan et al. Variation in the Conventional and Banded Karyotypes among Populations of *Arvicola amphibius* (L., 1758)(Mammalia: Rodentia) from Turkey. **ACTA ZOOLOGICA BULGARICA**, v. 70, n. 2, p. 147-152, 2018.

ŞEKEROĞLU, ZÜLAL ATLI; KEFELİOĞLU, HALUK; ŞEKEROĞLU, VEDAT. Cytogenetic characteristics of *Microtus dogramacii* (Mammalia: Rodentia) around Amasya, Turkey. **Turkish Journal of Zoology**, v. 35, n. 4, p. 593-598, 2011.

SHBULATOVA, Nina; NADJAFOVA, Rena S.; KOZLOVSKY, I. Cytotaxonomic analysis of species of the genera *Mus*, *Apodemus* and *Rattus* in Azerbaijan. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, v. 29, n. 2, p. 139-153, 1991.

SILVA, Maria Josá J.; YONENAGA-YASSUDA, Y.. Autosomal and Sex Chromosomal Polymorphisms with Multiple Rearrangements and a New Karyotype in the Genus *Rhipidomys* (Sigmodontinae, Rodentia). **Hereditas**, [s.l.], v. 131, n. 3, p.211-220, maio 1999. Springer Nature. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1601-5223.1999.00211.x>.

SILVA, Maria José de J.; PATTON, James L.; YONENAGA-YASSUDA, Yatiyo. Phylogenetic relationships and karyotype evolution in the sigmodontine rodent *Akodon* ($2n = 10$ and $2n = 16$) from Brazil. **Genetics And Molecular Biology**, [s.l.], v. 29, n. 3, p.469-474, 2006. FapUNIFESP (SciELO). <http://dx.doi.org/10.1590/s1415-47572006000300012>. Disponível em: <http://www.scielo.br/scielo.php?pid=S1415-47572006000300012&script=sci_arttext>. Acesso em: 5 out. 2018.

SIMON, Chris; FRANKE, Adrian; MARTIN, Andrew. The Polymerase Chain Reaction: DNA Extraction and Amplification. **Molecular Techniques In Taxonomy**, [s.l.], p.329-355, 1991. Springer Berlin Heidelberg. http://dx.doi.org/10.1007/978-3-642-83962-7_22.

SOARES, Amanda A. et al. B Chromosome Diversity and Repetitive Sequence Distribution in an Isolated Population of *Akodon montensis* (Rodentia, Sigmodontinae). **Cytogenetic And Genome Research**, [s.l.], v. 154, n. 2, p.79-85, 2018. S. Karger AG. <http://dx.doi.org/10.1159/000487471>.

SOUZA, Ana L. G et al. A new karyotype of *Wiedomys pyrrhorhinus* (Rodentia: Sigmodontinae) from Chapada Diamantina, northeastern Brazil. **Zoologia (curitiba)**, [s.l.], v. 28, n. 1, p.92-96, fev. 2011. FapUNIFESP (SciELO). <http://dx.doi.org/10.1590/s1984-46702011000100013>.

STITOU, S. et al. Recent evolution of NOR-bearing and sex chromosomes of the North African rodent *Lemniscomys barbarus*. **Chromosome Research**, v. 5, n. 7, p. 481-485, 1997.

STITOU, S. et al. Silent ribosomal cistrons are located at the pairing segment of the postreductional sex chromosomes of *Apodemus sylvaticus* (Rodentia, Muridae). **Heredity**, v. 86, n. 2, p. 128, 2001.

STULTS, D. M. et al. Genomic architecture and inheritance of human ribosomal RNA gene clusters. **Genome Research**, [s.l.], v. 18, n. 1, p.13-18, 21 nov. 2007. Cold Spring Harbor Laboratory. <http://dx.doi.org/10.1101/gr.6858507>. Disponível em: <<https://genome.cshlp.org/content/18/1/13.short>>. Acesso em: 10 nov. 2018.

SUZUKI, H; MORIWAKI, K; SAKURAI, S. Sequences and evolutionary analysis of mouse 5S rDNAs. **Molecular Biology And Evolution**, [s.l.], v. 11, n. 4, p.704-710, jul. 1994. Oxford University Press (OUP). <http://dx.doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a040149>.

SUZUKI, Hitoshi et al. Variation in the distribution of silver-staining nucleolar organizer regions on the chromosomes of the wild mouse, *Mus musculus*. **Molecular biology and evolution**, v. 7, n. 3, p. 271-282, 1990.

SVARTMAN, Marta; STONE, Gary; STANYON, Roscoe. Molecular cytogenetics discards polyploidy in mammals. **Genomics**, [s.l.], v. 85, n. 4, p.425-430, abr. 2005. Elsevier BV. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ygeno.2004.12.004>. Disponível em: <<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0888754305000029>>. Acesso em: 05 nov. 2018.

TESTONI, André Filipe et al. Description of the karyotype of *Rhagomys rufescens* Thomas, 1886 (Rodentia, Sigmodontinae) from Southern Brazil Atlantic forest. **Genetics and molecular biology**, v. 33, n. 3, p. 479-485, 2010.

UMETSU, F.; PARDINI, R. Small mammals in a mosaic of forest remnants and anthropogenic habitats — evaluating matrix quality in an Atlantic forest landscape. **Landscape Ecology**, v. 22, p. 517–530, 2007.

VAUGHN, T.V., RYAN, J. M. e CZAPLEWSKI, N. J. **Mammalogy**. 4th edition, Brooks Cole, 2000

VENTURA, Karen et al. An undescribed karyotype for *Thaptomys* ($2n = 50$) and the mechanism of differentiation from *Thaptomys nigrita* ($2n = 52$) evidenced by FISH and Ag-NORs. **Caryologia**, [s.l.], v. 57, n. 1, p.89-97, jan. 2004. Informa UK Limited. <http://dx.doi.org/10.1080/00087114.2004.10589376>.

VENTURA, Karen et al. 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 Research**, [s.l.], v. 17, n. 8, p.1063-1078, 20 nov. 2009. Springer Nature. <http://dx.doi.org/10.1007/s10577-009-9083-5>.

WIENBERG, J.; STANYON, R.. Comparative Chromosome Painting of Primate Genomes. **Ilar Journal**, [s.l.], v. 39, n. 2-3, p.77-91, 1 jan. 1998. Oxford University Press (OUP). <http://dx.doi.org/10.1093/ilar.39.2-3.77>.

WILLIAMS, Scott M.; STROBECK, Curtis. Sister chromatid exchange and the evolution of rDNA spacer length. **Journal Of Theoretical Biology**, [s.l.], v. 116, n. 4, p.625-636, out. 1985. Elsevier BV. [http://dx.doi.org/10.1016/s0022-5193\(85\)80092-8](http://dx.doi.org/10.1016/s0022-5193(85)80092-8).

YONENAGA-YASSUDA, Y. et al. Nucleolar organizer regions in *Akodon arviculoides* (Cricetidae, Rodentia): evidence for the activity of rDNA genes in both X chromosomes of females. **Cytogenetic and Genome Research**, v. 35, n. 2, p. 143-147, 1983.

YONENAGA-YASSUDA, Yatiyo; ASSIS, Maria de Fátima Lima de; KASAHARA, Sanae. Variability of the nucleolus organizer regions and the presence of the rDNA genes in the supernumerary chromosome of *Akodon aff. arviculoides*(Cricetidae, Rodentia). **Caryologia**, [s.l.], v. 45, n. 2, p.163-174, jan. 1992. Informa UK Limited. <http://dx.doi.org/10.1080/00087114.1992.10797220>.

YORULMAZ, Tarkan et al. Variations in C-heterochromatin and AgnOr distribution in the common vole (*Microtus arvalis sensu lato*) (Mammalia: Rodentia). **Archives Of Biological Sciences**, [s.l.], v. 65, n. 3, p.989-995, 2013. National Library of Serbia. <http://dx.doi.org/10.2298/abs1303989y>.

ZAPPES, Ia; PORTELLA, As; LESSA, Gm. Description of Karyotype of *Kerodon acrobata*, an endemic rodent in Brazilian Cerrado. **Brazilian Journal Of Biology**, [s.l.], v. 74, n. 1, p.251-256, fev. 2014. FapUNIFESP (SciELO). <http://dx.doi.org/10.1590/1519-6984.23512>.