

Evolução dos estudos acerca dos cromossomos holocêntricos: uma revisão de literatura

Evolution of studies about holocentric chromosomes: a literature review

Evolución de los estudios sobre cromosomas holocentricos: una revisión de la literatura

Recebido: 07/12/2022 | Revisado: 21/12/2022 | Aceitado: 22/12/2022 | Publicado: 26/12/2022

Amanda Ferreira dos Santos

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-0860-3108>
Universidade Estadual de Alagoas, Brasil
E-mail: amandhaferreira2013@gmail.com

Ellen Karollyne Santos Lopes

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3326-4486>
Universidade Federal de Alagoas, Brasil
E-mail: ellenkarollyne50@gmail.com

Allana Caroline Bonfim Costa

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5543-7985>
Universidade Estadual de Alagoas, Brasil
E-mail: allanacbc@hotmail.com

João Pedro Silva Oliveira

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6508-7106>
Universidade Estadual de Alagoas, Brasil
E-mail: jpoliveira875@hotmail.com

Maria Thalillian Santos Figueiredo

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2374-0872>
Universidade Federal de Alagoas, Brasil
E-mail: mtsfigueiredo9@hotmail.com

Edilene Honorato da Silva

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-0663-8120>
Universidade Federal de Alagoas, Brasil
E-mail: lynda.honorato@gmail.com

Jessia Elem Cunha Barbosa

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5783-9670>
Universidade Federal de Alagoas, Brasil
E-mail: jessia.barbosa@arapiraca.ufal.br

Resumo

A principal fonte de estudo da citogenética é o cromossomo, cujo é uma estrutura celular composta por material genético e proteínas. Os cromossomos podem ser divididos em holocêntricos que são cromossomos que não apresentam centrômeros localizados ao longo da sua estrutura, diferentemente dos cromossomos monocêntricos, os quais possuem o centrômero localizado, o qual é o tipo de cromossomo mais comum nas espécies em geral. O presente estudo buscou em revisar bibliograficamente estudos acerca dos cromossomos holocêntricos afim de acompanhar a evolução das pesquisas dessa temática. A revisão de literatura foi feita a partir dados bibliográficos em sites de busca como o Google Acadêmico, Scielo, PubMed e Lilacs. Foram achados ao todo 5.024 artigos científicos, onde apenas dez deles foram dispostos numa tabela de acordo com os critérios da metodologia. Ainda que existam bastante estudos acerca dos cromossomos holocêntricos, mais pesquisas são necessárias para esclarecer algumas dúvidas evolutivas, de especiação das espécies e de comparações taxonômicas entre as espécies do mesmo gênero.

Palavras-chave: Citogenética; Centrômeros; Cromossomos.

Abstract

The main source of study of cytogenetics is the chromosome, which is a cellular structure composed of genetic material and proteins. Chromosomes can be divided into holocentric chromosomes, which are chromosomes that do not have centromeres located along their structure, unlike monocentric chromosomes, which have a localized centromere, which is the most common type of chromosome in species in general. The present study sought to bibliographically review studies about holocentric chromosomes in order to follow the evolution of research on this topic. The literature review was carried out from bibliographic data on search engines such as Google Scholar, Scielo, PubMed and Lilacs. A total of 5,024 scientific articles were found, of which only ten were arranged in a table according to the criteria of the methodology. Although there are a lot of studies about holocentric chromosomes, more

research is needed to clarify some evolutionary doubts, speciation of species and taxonomic comparisons between species of the same genus.

Keywords: Cytogenetics; Centromeres; Chromosomes.

Resumen

La principal fuente de estudio de la citogenética es el cromosoma, que es una estructura celular compuesta por material genético y proteínas. Los cromosomas se pueden dividir en cromosomas holocéntricos, que son cromosomas que no tienen centrómeros ubicados a lo largo de su estructura, a diferencia de los cromosomas monocéntricos, que tienen un centrómero localizado, que es el tipo de cromosoma más común en las especies en general. El presente estudio buscó revisar bibliográficamente estudios sobre cromosomas holocéntricos con el fin de seguir la evolución de las investigaciones sobre este tema. La revisión bibliográfica se realizó a partir de datos bibliográficos en buscadores como Google Scholar, Scielo, PubMed y Lilacs. Se encontraron un total de 5.024 artículos científicos, de los cuales solo diez se ordenaron en una tabla según los criterios de la metodología. Aunque hay muchos estudios sobre cromosomas holocéntricos, se necesita más investigación para aclarar algunas dudas evolutivas, especiación de especies y comparaciones taxonómicas entre especies del mismo género.

Palabras clave: Citogenética; Centrómeros; Cromosomas.

1. Introdução

Devido ao avanço da tecnologia e das comunicações, a genética é um tema que passou a fazer parte do cotidiano da sociedade. Dentro dessa área, se encontra a citogenética, a qual está sendo cada vez mais estudada já que ela faz parte do melhoramento genético, por exemplo, na agricultura, no desempenho de animais para controle de características quantitativas, no tratamento de doenças humanas, entre outros (Aguilar-Aleixo, 2021; Silva et al., 2009; Intriери et al., 2016).

A principal fonte de estudo da citogenética é o cromossomo, cujo é uma estrutura celular composta por material genético e proteínas, podendo ele ser visto através da microscopia durante a divisão celular. Entre as várias classificações dos cromossomos, pode-se dividi-los em holocêntricos que, por sua vez não apresentam centrômeros localizados ao longo da sua estrutura, diferentemente dos cromossomos monocêntricos, os quais possuem o centrômero localizado, cujo é o tipo de cromossomo mais comum nas espécies em geral. Devido a essa desordem do centrômero, algumas espécies podem apresentar a meiose diferente das demais, chamada de meiose invertida (Viana; et al., 2003; Hofstatter et al., 2022).

A meiose invertida ou também meiose pós-reducional acontece em consequência dos cromossomos holocêntricos não terem um único centrômero em seu corpo, por isso, durante a fase meiótica na anáfase I, as cromátides irmãs se segregam. Esse evento normalmente ocorre apenas na meiose II. Já na prófase II da meiose invertida, as cromátides individuais são exibidas, indicando desse modo que teve perda completa da coesão da cromátide irmã durante a meiose I (Marques et al., 2016).

Muitas espécies do reino animal apresentam cromossomos holocêntricos, que são estudados por muito tempo, já no reino vegetal não é muito comum, sendo observado apenas nas espécies da família Cyperaceae, o que despertou o interesse científico para identificar as razões dessas espécies conservarem os cromossomos holocêntricos. Esses estudos são importantes também para entender eventos evolutivos que são refletidos das estruturas cromossômicas (Moura, 2021; Hofstatter et al., 2021; Hofstatter et al., 2022).

Apesar dos cromossomos holocêntricos serem menos comum, eles já foram verificados em quase 800 espécies de plantas, insetos e nematoides e, mesmo que o estudo deles seja essencial para desvendar questões epigenéticas e evolutivas, pesquisas sobre eles ainda são pouco realizadas em comparação às pesquisas sobre espécies que carregam a monocentricidade, que está muito mais avançada do ponto de vista científico (Seranatne; et al., 2022; Wang; et al., 2022).

Visto isso, torna-se importante documentar e organizar esses estudos numa revisão de literatura e, assim, facilitar a compreensão acerca da evolução dos estudos científicos dos cromossomos holocêntricos e como a ciência está evoluindo nas pesquisas dessa temática.

2. Metodologia

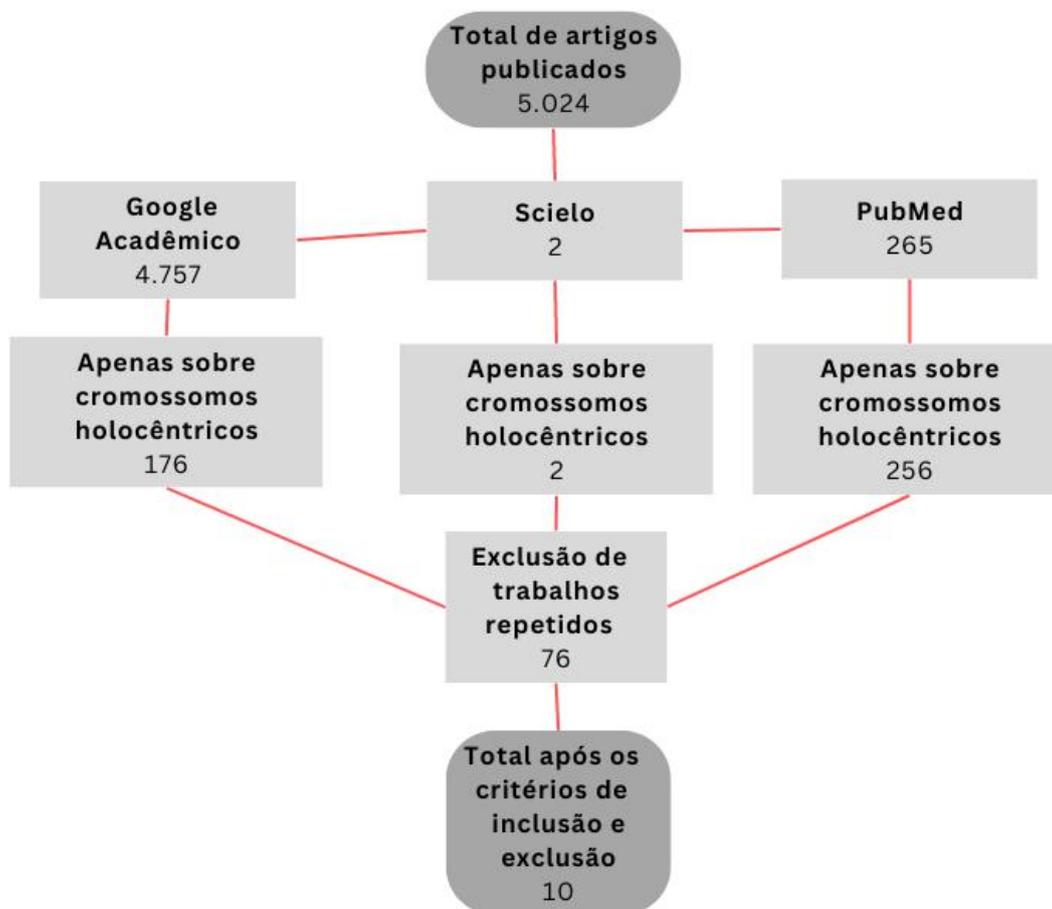
No mundo digital, há um aglomerado de informações sendo produzidas e ficam disponíveis, elas se distribuem no ciberespaço de forma desordenada. Por isso, compactar essas informações é necessário para uma busca relevante da temática que se pretende estudar. A revisão de literatura sistemática é uma forma de auxiliar nisso, pois ela busca sintetizar as informações científicas e serve como fonte de auxílio para profissionais atuantes e pesquisadores em estudos futuros (Brizola; Fantin, 2017; Sampaio; Mancini, 2007).

Assim, o estudo se objetivou em realizar uma revisão sistemática de literatura (Sampaio; Mancini, 2007), buscando por meio de pesquisa digital em plataformas de dados bibliográficos como o Google Acadêmico, Scielo, PubMed e Lilacs, artigos científicos que abordassem o tema “cromossomos holocêntricos” através das palavras-chave: cromossomos holocêntricos e holocentric chromossomes. O estudo se utilizou apenas de duas palavras de busca para os resultados para que os artigos não ficassem repetitivos.

O critério de inclusão consistiu em resgatar todos os estudos compreendendo os idiomas inglês e português. Como o estudo trata-se de uma revisão acerca da evolução das descobertas e estudos dos cromossomos holocêntricos, esta pesquisa não se limitou em tempo máximo e mínimo. Todos os estudos monográficos, trabalhos de conclusão de curso, dissertações e teses foram incluídos, resumos contendo objetivos e resultados principais também foram inclusos na pesquisa. O critério de exclusão consistiu em não registrar no estudo os artigos científicos que não tivessem as informações necessárias como objetivos e resultados principais, em sua maioria resumos e artigos incompletos, além de excluir artigos repetidos nas plataformas.

No total foram achados 5.024 artigos científicos, incluindo dissertações e teses, onde apenas dez deles se adequaram à pesquisa, os quais foram postos numa tabela, onde foram classificados pela cronologia do mais antigo ao mais atual publicado. Cada artigo teve o autor e ano de publicação, título, objetivo e resultados principais na tabela afim de comparação ao longo dos estudos.

Figura 1 - Fluxograma representativo da filtragem de artigos científicos incluídos e excluídos da pesquisa.



Fonte: Autores (2022).

3. Resultados e Discussão

No total, a pesquisa consistiu em 5.024 artigos científico, incluso estudos repetidos entre as diferentes plataformas. A Tabela 1 mostra a disposição desses estudos nas diferentes plataformas.

Tabela 1 - Dados acerca dos artigos científicos encontrados em busca nas plataformas digitais de dados bibliográficos.

<i>Plataformas</i>	<i>Cromossomos Holocêntricos</i>	<i>Holocentric chromossomes</i>
Google Acadêmico	87	4.670
Scielo	2	0
PubMed	10	255
Lilacs	0	0
Total	99	4.925

Fonte: Autores (2022).

Na busca, foi possível ver que poucos artigos foram publicados antes dos anos de 1900 até 2000, sendo apenas 1.012 artigos encontrados durante esse período. Mas durante o período de 2001 até 2022, mais estudos foram publicados envolvendo

o tema, onde mais de 4 mil artigos foram encontrados nesta pesquisa. Foi possível observar também que a maioria dos estudos científicos publicados são oriundos de dissertações de mestrado e de teses de doutorado.

Após uma análise mais criteriosa, muitos estudos abordavam somente cromossomos e não os cromossomos holocêntricos em si, que é o objetivo da pesquisa, além de que muitas publicações eram repetidas. Por isso, foram totalizados dez artigos que se adequaram à temática da pesquisa seguindo os critérios de inclusão da metodologia e foram listados a seguir:

Tabela 2 - Lista dos estudos científicos relacionados à pesquisa em cromossomos holocêntricos.

AUTOR (ANO)	TÍTULO	OBJETIVO	RESULTADOS PRINCIPAIS
VANZELA et al. (1998)	Multiple locations of the rDNA sites in holocentric chromosomes of <i>Rhynchospora</i> (Cyperaceae)	Relatar o número e a distribuição de sítios de RNA ribossômico 18S-5.8S-26S	O sinal da sonda de rDNA foi sempre localizado nas regiões teloméricas. Um alto grau de variação foi observado no número de sítios marcados, variando de 4-8 em cariótipos com $2n = 10$ a 30 sítios em um cariótipo com 50 cromossomos
VANZELA; GUERRA (2000)	Heterochromatin differentiation in holocentric chromosomes of <i>Rhynchospora</i> (Cyperaceae)	Relatar o padrão de distribuição da heterocromatina em cromossomos holocêntricos de seis espécies brasileiras de <i>Rhynchospora</i>	A heterocromatina foi observada em regiões cromossômicas terminais e intersticiais, indicando que os cromossomos holocêntricos de <i>Rhynchospora</i> apresentam um padrão de distribuição de heterocromatina semelhante aos cromossomos monocêntricos de plantas
VANZELA; COLAÇO (2008)	Comportamento mitótico e meiótico de cromossomos holocêntricos & gama irradiados em <i>Rhynchospora pubera</i> (Cyperaceae)	Avaliar a ocorrência de cinetócoros difusos em <i>Rhynchospora pubera</i> (Cyperaceae)	Alterações no número e no tamanho dos cromossomos foram detectadas, mas o comportamento dos cromossomos irradiados foi normal e nenhum micronúcleo foi observado. Todos os dados apontam para a presença de cinetócoros difusos em <i>R. pubera</i> .
SANTOS (2010)	Cytogenetic study in four species of Triatominae (Heteroptera-Reduviidae)	Caracterizar o ciclo meiótico dos cromossomos holocêntricos em espécies da subfamília Triatominae, pertencentes aos principais gêneros de importância epidemiológica	Os resultados encontrados nesse trabalho obtidos por bandeamento C, corroboram com a hipótese de que na Ordem Heteroptera os cromossomos apresentam pequenas quantidades de heterocromatina, e essas bandas são encontradas preferencialmente nas extremidades desses cromossomos.
MICHELAN et al. (2012)	Morphological and genomic characterization of <i>Rhynchospora tenuis</i> complex (Cyperaceae) and its taxonomic implications	Comparar As espécies de <i>Tenuis</i> através da morfologia, citogenética e análise molecular	A análise combinada da forma e tamanho dos aquênios e estilopódio, número de espiguetas, características citogenéticas e de marcadores moleculares, sugere uma clara proximidade entre <i>Rhynchospora junciformis</i> , <i>R. tenuis</i> subsp. <i>austrobrasilensis</i> e <i>R. enmanuelis</i> , em relação à <i>R. tenuis</i> .
BARDELLA (2014)	Comportamento e organização dos cromossomos holocêntricos de heterópteros da região sul do Brasil baseados em sequências repetitivas DNA, meiose e análise ultraestrutural	Estudar a organização e o mapeamento físico do DNA repetitivo entre os heterópteros	Das 30 espécies analisadas das infraordens Pentatomomorpha e Cimicomorpha, foram observadas variações nos números cromossômicos e cariótipos assimétricos, sobretudo em Reduviidae. O bandamento C-CMA3/DAPI também mostrou que há variabilidade na distribuição de bandas heterocromáticas entre autossomos e alossomos, contudo, a localização da heterocromatina predominou nos terminais cromossômicos. Os sítios de DNAr 18S foram localizados principalmente nas regiões terminais, com tendência à distribuição entre os autossomos nos Pentatomomorpha, enquanto que nas espécies de Cimicomorpha houve uma maior variação entre autossomos e alossomos

SANTOS (2016)	Os cromossomos holocêntricos de <i>Rhynchospora Vahl</i> (Cyperaceae): evolução cariotípica e diversidade de sequências satélites	Entender como a estrutura centromérica difusa interfere na organização de sequências ao longo do cromossomo e na evolução do cariótipo como um todo	Em <i>Rhynchospora</i> , os eventos de fusão e fissão parecem atuar localmente no remodelamento dos cariótipos e as sequências satélites não mostram uma tendência única de distribuição. A estrutura centromérica difusa, portanto, não determina em larga escala a dinâmica evolutiva dos cromossomos do gênero
MOURA (2018)	Diversidade cariotípica em espécies do gênero <i>Cuscuta</i> L. (Convolvulaceae)	Entender diferentes aspectos da evolução cariotípica em plantas	A diversidade cariotípica em <i>Cuscuta</i> é de fato bem extensa
ALMEIDA (2021)	Estudos citogenéticos em cromossomos holo e monocêntricos de escorpiões amazônicos	Estudar a organização cromossômica, comportamento meiótico e evolução dos cromossomos holo e monocêntricos de escorpiões amazônicos	Possível formação de espécies crípticas, bem como diferentes tendências de evolução cromossômica específicas de cada família analisada no presente estudo, e um conjunto de adaptações que favorecem a ocorrência simultânea de meiose aquiasmática e rearranjos heterozigotos em <i>Scorpion</i> .
ELLIOT et al. (2022)	Chromosome size matters: genome evolution in the cyperid clade	Examinar o genoma e o tamanho médio dos cromossomos no clado ciperídeo (família Cyperaceae, Juncaceae e Thurniaceae)	As espécies de cyperid com cromossomos menores têm maiores distribuições geográficas e que há uma forte associação inversa entre o tamanho médio dos cromossomos e o número nessa linhagem.

Fonte: Autores (2022).

Entre 1974 e 1985, houve registros da descoberta de cromossomos holocêntricos em animais como lepidóptera e nematódeos. Já em 1993, estudos começaram a pesquisar diretamente os cromossomos holocêntricos, observando mais profundamente o comportamento deles durante a meiose em diferentes espécies (Murakami; Imai, 1974; Goday; et al., 1985; Albertson; Thomson, 1993). Porém, esses estudos não tiveram suas pesquisas disponibilizadas na íntegra, sendo disponibilizado apenas os resumos e, por isso, não foram incluídos na tabela.

No presente estudo, é possível observar que os cromossomos holocêntricos de organismos vegetais já era estudado em 1998. A maioria dos estudos sobre cromossomos holocêntricos em espécies vegetais se concentrou em espécies do gênero *Rhynchospora* por esta ser referência entre as plantas. Não só por isso, mas também para comparar a filogenética entre as espécies desse gênero (Vanzela; Colaço; 2008; Michelan et al., 2012; Vanzela et al., 1998; Vanzela; Guerra; 2000). O estudo de cromossomos holocêntricos nas espécies vegetais são importantes pois, possivelmente, as primeiras espécies de plantas terrestres tenham tido cromossomos difusos e essas pesquisas citogenéticas são capazes de elucidar de fato essa teoria (Zedek; Bureş, 2018).

Além disso, espécies de importância epidemiológica, espécies nativas e até percevejos também foram citadas em estudos envolvendo cromossomos holocêntricos (Santos, 2010; Bardella, 2014; Almeida 2021). Estudar os cromossomos difusos dessas espécies é importante para entender a especiação enquanto às mudanças estruturais que podem levar ao isolamento reprodutivo, já que rearranjos cromossômicos e poliploidia influencia na disfunção híbrida, devido aos problemas meióticos. Em outras palavras, devido aos rearranjos cromossômicos, a diversificação da linhagem na escala de gênero e subgênero impulsiona a evolução cromossômica, que por sua vez é desencadeada pelos cromossomos holocêntricos por meio de fissão, fusão e translocações (Escudero et al., 2016; Ruckman et al., 2020).

Um exemplo disso é a subfamília *Triatominae*, a qual possui espécies sugadoras de sangue, importantes por serem potenciais vetores do protozoário *Trypanosoma cruzi*, agente causador da Doença de Chagas. Essa subfamília é conhecida por ser bastante diversificada, além de apresentar número cromossômico extremamente estável e por serem holocêntricos. Um estudo envolvendo o cariótipo das espécies dessa subfamília mostrou, através da análise da localização cromossômica do

cluster de DNA ribossômico 45S, que ainda há uma alta mobilidade de rDNA entre as espécies desse gênero. Isso porque foi encontrado aglomerados de rDNA 45S em um a quatro loci por genoma haploide com diferentes padrões dos cromossomos, podendo ainda afetar a recombinação genética e a viabilidade de populações híbridas, ou seja, a mobilidade de aglomerados pode impulsionar a diversificação dessa subfamília (Pita et al., 2021).

No ano de 2022, as pesquisas sobre os cromossomos holocêntricos se concentraram em estudos ainda em nematoides, aracnídeos, insetos e espécies vegetais para investigação epigenética, evolutiva, estabilidade do genoma, análise do cariótipo, organização da cromatina, tamanho médio dos cromossomos, entre outros. Pesquisas mostram que há uma associação inversa entre o tamanho dos cromossomos e sua distribuição geográfica, onde cromossomos menores são mais distribuídos geograficamente nas famílias do clado cyperid (Elliot et al., 2022; Wang; et al., 2022; Hofstatter et al., 2022).

Sabe-se que a histona centromérica CenH3, na maioria dos eucariotos, é essencial para a segregação dos cromossomos durante a mitose e meiose. A mutação ou má regulação da CenH3 pode ser prejudicial para a fertilidade e viabilidade das espécies, por isso, espera-se que essa histona seja conservada em todos os eucariotos e que ela evolua sob restrições evolutivas para que mantenha sua funcionalidade. Em nematoides das espécies de *Caenorhabditis*, por exemplo, foi descoberto que existe o que chamam de “porta giratória” não comum de parálogos HCP-3 (gene cuja função é a codificação de proteínas). Devido a isso, a duplicação de genes é frequente e esses parálogos são retidos sob seleção de purificação por um período evolutivo significativo antes de se degenerarem ou de serem perdidos por inteiro, a consequência é o retorno ao estado ancestral do genoma, codificando apenas um único gene HCP-3. Além disso, também foi descoberto que os cromossomos da espécie *C. elegans* se conectam, independentemente do CenH3, ao fuso meiótico, ao contrário do que acontece na maioria dos eucariotos. Em cromossomos holocêntricos, a incorporação de CenH3 em nucleossomos é mais plástica, pois essa histona não precisa se associar a sequências específicas ou regiões cromossômicas, por isso, os holocentrômeros toleram mais facilmente quebra, fusão ou rearranjos cromossômicos (Caro et al., 2022).

Mesmo que haja muitos estudos acerca da temática dos cromossomos difusos, suas implicações evolutivas ainda são indescritíveis. Mais estudos sobre eles são necessários para o avanço da descoberta acerca da compreensão da especiação cromossômica de espécies holocêntricas (Lucek; et al., 2022).

4. Considerações Finais

As pesquisas acerca dos cromossomos holocêntricos é recente do ponto de vista científico e ainda desperta interesse em pesquisas afim de conseguir esclarecer questões sob o ponto de vista evolutivo, da especiação de espécies, comparação taxonômica entre espécies do mesmo gênero, entre outros estudos que são possíveis esclarecer apenas com o estudo desses cromossomos.

Foi observado no presente estudo que, com o passar dos anos, as pesquisas sobre os cromossomos difusos se tornaram mais frequentes, sendo possível ver a variedade de pesquisas relacionadas ao tema em diferentes organismos, tanto em plantas como em animais.

Espera-se que mais artigos acerca de um tema tão importante quanto os cromossomos holocêntricos sejam mais publicados, tendo assim, mais visibilidade científica. Sugere-se que os próximos trabalhos científicos acerca do tema trabalhem mais com as espécies vegetais, as quais são tão pouco estudadas.

Agradecimentos

Agradecemos a todos que direta ou indiretamente contribuíram para a realização e sucesso deste artigo.

Referências

- Aguilar-Aleixo, L. (2021) Cromossomos, segredos e mistérios: metodologia alternativa no ensino de citogenética. *Revista Extensão & Cidadania*, 9(15), p. 110-118. <https://doi.org/10.22481/recuesb.v9i15.8716>
- Albertson, D. G., & Thomson, J. N. (1993). Segregation of holocentric chromosomes at meiosis in the nematode, *Caenorhabditis elegans*. *Chromosome research: an international journal on the molecular, supramolecular and evolutionary aspects of chromosome biology*, 1(1), 15–26. 10.1007/BF00710603
- Almeida, B. R. R. de. (2021). Estudos citogenéticos em cromossomos Holo e monocêntricos de escorpiões amazônicos. 213f. Tese (Doutorado em Genética e Biologia Molecular) - Universidade Federal do Pará, Belém. <http://192.168.0.209:8080/jspui/handle/prefix/337>
- Araújo, D. de. (2007). Citogenética de 13 espécies de aranhas haploginas pertencentes às famílias Pholcidae, Sicariidae e Scytodidae (Araneomorphae): evolução cromossômica, sistema cromossômico de determinação sexual e citotaxonomia. 2007. 162 f. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) – Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências de Rio Claro, Rio Claro. <https://repositorio.unesp.br/handle/11449/100530>
- Bardella, V. B. (2014). Comportamento e organização dos cromossomos holocêntricos de heterópteros da região Sul do Brasil baseados em sequências repetitivas DNA, meiose e análise ultraestrutural. 2014. 124 f. Tese (doutorado em genética) - Universidade Estadual Paulista Julio de Mesquita Filho, Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas, São José do Rio Preto. <https://repositorio.unesp.br/handle/11449/122183>
- Brizola, J., & Fantin, N. (2017). Revisão da literatura e revisão sistemática da literatura. *Revista De Educação Do Vale Do Arinos - RELVA*, 3(2). <https://doi.org/10.30681/relva.v3i2.1738>
- Caro, L., Raman, P., Steiner, F. A., Ailion, M., & Malik, H. S. (2022). Recurrent but short-lived duplications of centromeric proteins in holocentric *Caenorhabditis* species. *Molecular biology and evolution*, 39(10), msac206. <https://doi.org/10.1093/molbev/msac206>
- Elliott, T. L., Zedek, F., Barrett, R. L., Bruhl, J. J., Escudero, M., Hroudová, Z., & Bureš, P. (2022). Chromosome size matters: genome evolution in the cyperid clade. *Annals of Botany*. <https://doi.org/10.1093/aob/mcac136>
- Escudero, M., Hahn, M., Brown, B. H., Lueders, K., & Hipp, A. L. (2016). Chromosomal rearrangements in holocentric organisms lead to reproductive isolation by hybrid dysfunction: The correlation between karyotype rearrangements and germination rates in sedges. *American journal of botany*, 103(8), 1529-1536. <https://doi.org/10.3732/ajb.1600051>
- Goday, C., Ciofi-Luzzatto, A., & Pimpinelli, S. (1985). Centromere ultrastructure in germ-line chromosomes of *Parascaris*. *Chromosoma*, 91(2), 121-125. Doi: 10.1007/BF00294055
- Hofstatter, P. G., Thangavel, G., Castellani, M., & Marques, A. (2021). Meiosis progression and recombination in holocentric plants: what is known? *Frontiers In Plant Science*, 12, e658296. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.658296>
- Hofstatter, P. G., Thangavel, G., Lux, T., Neumann, P., Vondrak, T., Novak, P., Zhang, M., Costa, L., Castenalli, M., Scott, A., Toegelová, H., Fuchs, J., Mata-Sucre, Y., Dias, Y., Vanzela, A. L. L., Huettel, B., Almeida, C. C. S., Simkova, H., Souza, G., Pedrosa-Harand, A., Maca, J., Mayer, K. F. X., Houben, A., & Marques, A. (2022). Repeat-based holocentromeres influence genome architecture and karyotype evolution, *Cell*, 185, 16. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2022.06.045>
- Intrieri, A. C. U. (2016). Huntington: distúrbio no cromossomo 4. *UNILUS Ensino e Pesquisa*, 12(29), 22-34. <http://revista.unilus.edu.br/index.php/ruep/article/view/687>
- Lucek, K., Augustijn, H., Escudero, M. (2022). A holocentric twist to chromosomal speciation? *Trends in Ecology & Evolution*, 37(8), 655-662. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2022.04.002>
- Marques, A., Schubert, V., Houben, A., & Pedrosa-Harand, Andrea. (2016). Reestruturação de centrosomeres holocêntricos durante a meiose na planta *Rhynchospora pubera*. *Genetics*, 204(2), 555-568. <https://doi.org/10.1534/genetics.116.191213>
- Michelan, V. S., Trevisan, R., Silva, C. R. M. Da, Souza, R. F., Luceño, M., & Vanzela, A. L. L. (2012). Caracterização morfológica e genômica do complexo *Rhynchospora tenuis* (Cyperaceae) e suas implicações taxômicas. *Rodriguésia*, 63, 775-784. <https://doi.org/10.1590/S2175-78602012000400003>
- Moura, A. I. (2018). Diversidade cariotípica em espécies do gênero *Cuscuta* L. (Convolvulaceae). 2018. 74 f. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal). Universidade Federal de Pernambuco, Recife. <https://repositorio.ufpe.br/handle/123456789/33312>
- Moura, A. I. (2022). Evolução cariotípica em *Cuscuta* L. (Convolvulaceae). 2022. 106f. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) – Universidade Federal de Pernambuco, Recife. <https://repositorio.ufpe.br/handle/123456789/46648>
- Murakami, A., & Imai, H. T. (1974). Cytological evidence for holocentric chromosomes of the silkworms, *Bombyx mori* and *B. mandarina*, (Bombycidae, Lepidoptera). *Chromosoma*, 47, 167–178. 10.1007/bf00331804
- Pita, S., Lorite, P., Cuadrado, A., Panzera, Y., De Oliveira, J., Alevi, K. C. C., Rosa, J. A., Freitas, S. P. C., Gómez-Palácio, A., Solari, C., Monroy, C., Dom, P. L., Cabrera-Bravo, P. L., & Panzera, F. (2021). High chromosomal mobility of r DNA clusters in holocentric chromosomes of Triatominae, vectors of Chagas disease (Hemiptera-Reduviidae). *Medical and Veterinary Entomology*, 36(1), 66-80. <https://doi.org/10.1111/mve.12552>
- Ruckman, S. N., Jonika, M. M., Casola, C., & Blackmon, H. (2020). Chromosome number evolves at equal rates in holocentric and monocentric clades. *Plos Genetics*, 6(10), e1009076. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1009076>
- Sampaio, R. F., & Mancini, M. C. (2007). Estudos de revisão de literatura sistemática: um uia para síntese criteriosa da evidência científica. *Brazilian Journal of Physical Therapy*, 11(1). <https://doi.org/10.1590/S1413-35552007000100013>
- Santos, S. M. (2010). Cytogenetic study in four species of Triatominae (Heteroptera-Reduviidae). 82 f. Tese (Doutorado em Ciência entomológica; Tecnologia entomológica) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa. <https://locus.ufv.br/handle/123456789/886>
- Santos, T. R. B. dos. (2016). Os cromossomos holocêntricos de *Rhynchospora Vahl* (Cyperaceae): evolução cariotípica e diversidade de sequências satélites. 91 f. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) - Universidade Federal de Pernambuco, Centro de Biociências, Recife. <https://attena.ufpe.br/handle/123456789/17678>

- Senaratne, A. P., Cortes-Silva, N., & Drinnenberg, I. A. (2022). Evolution of holocentric chromosomes: Drivers, diversity, and deterrents. In.: *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 127, 90-99. <https://doi.org/10.1016/j.semcd.2022.01.003>
- Silva, K. de M., Guimarães, S. E. F., Lopes, P. S., Nascimento, C. S. do, Lopes, M. S., & Amaral, M. M. D. C. (2009). Mapeamento de locos de características quantitativas para desempenho no cromossomo 4 de suínos. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 38, 474-479. <https://doi.org/10.1590/S1516-35982009000300011>
- Vanzela, A. L., Cuadrado, A., Jouve, N., Luceño, M., & Guerra, M. (1998). Multiple locations of the rDNA sites in holocentric chromosomes of *Rhynchospora* (Cyperaceae). *Chromosome research: an international journal on the molecular, supramolecular and evolutionary aspects of chromosome biology*, 6(5), 345-349. https://www.researchgate.net/profile/Andre-Vanzela/publication/225930539_Multiple_Locations_of_the_rDNA_Sites_in_Holocentric_Chromosomes_of_Rhynchospora_Cyperaceae/links/02e7e5152dc386a671000000/Multiple-Locations-of-the-rDNA-Sites-in-Holocentric-Chromosomes-of-Rhynchospora-Cyperaceae.pdf
- Vanzela, A. L. L., & Guerra, M. (2000). Heterochromatin differentiation in holocentric chromosomes of *Rhynchospora* (Cyperaceae). *Genetics and Molecular Biology*, 23, 453-456. <https://doi.org/10.1590/S1415-4757200000200034>
- Vanzela, A. L. L., & Colaço, W. (2008). Comportamento mitótico e meiótico de cromossomos holocêntricos &gama; irradiados de *Rhynchospora pubera* (Cyperaceae). *Acta Scientiarum*, 24, 611-614. <https://doi.org/10.4025/actasciobiolsci.v24i0.2364>
- Viana, J. M. S., Cruz, C. D., & Barros, E. G. de. (2003). *Genética: volume I – fundamentos*. (2ª ed.): Editora UFV.
- Wang, Y., Wu, L., & Yuen, K. W. Y. (2022). The roles of transcription, chromatin organisation and chromosomal processes in holocentromere establishment and maintenance. In.: *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 127, 79-89. <https://doi.org/10.1016/j.semcd.2022.01.004>
- Zedek, F., & Bureš, P. (2018). Holocentric chromosomes: from tolerance to fragmentation to colonization of the land. *Annals of Botany*, 121(1), 9-16. <https://doi.org/10.1093/aob/mcx118>