

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE PONTA GROSSA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA EVOLUTIVA

IASMIN IETEK

CITOGENÔMICA COMPARATIVA DO ANDORINHÃO-DE-COLEIRA-BRANCA
(*STREPTOPROCNE ZONARIS*) E DO ANDORINHÃO-DE-COLEIRA-FALHA
(*STREPTOPROCNE BISCUTATA*)

PONTA GROSSA
2026

IASMIN IETEK

CITOGENÔMICA COMPARATIVA DO ANDORINHÃO-DE-COLEIRA-BRANCA
(*STREPTOPROCNE ZONARIS*) E DO ANDORINHÃO-DE-COLEIRA-FALHA
(*STREPTOPROCNE BISCUTATA*)

Dissertação apresentada ao programa de Pós-Graduação em Biologia Evolutiva da Universidade Estadual de Ponta Grossa em associação com a Universidade Estadual do Centro-Oeste, como parte dos requisitos para obtenção do título de mestre em Ciências Biológicas, Área de concentração em Biologia Evolutiva.

Orientador: Prof. Dr. Roberto Ferreira Artoni
Coorientador: Prof. Dr. Tiago Marafija Degrandi

PONTA GROSSA
2026

122 leteka, lasmin
 Citogenômica comparativa do andorinhão-de-coleira-branca (*Streptoprocne zonaris*) e do andorinhão-de coleira-falha (*Streptoprocne biscutata*) / lasmin leteka. Ponta Grossa, 2026.

40 f.

Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas - Área de Concentração: Biologia Evolutiva), Universidade Estadual de Ponta Grossa.

Orientador: Prof. Dr. Roberto Ferreira Artoni.

Coorientador: Prof. Dr. Tiago Marafiga Degrandi.

1. Apodidae. 2. Aves - Citogenética. 3. Evolução cromossômica. 4. Genômica comparativa. I. Artoni, Roberto Ferreira. II. Degrandi, Tiago Marafiga. III. Universidade Estadual de Ponta Grossa. Biologia Evolutiva. IV.T.

CDD: 576.5

IASMIN IETEK

CITOGENÔMICA COMPARATIVA DO ANDORINHÃO-DE-COLEIRA-BRANCA
(*STREPTOPROCNE ZONARIS*) E DO ANDORINHÃO-DE-COLEIRA-FALHA
(*STREPTOPROCNE BISCUTATA*)

Dissertação apresentada ao programa de Pós-Graduação em Biologia Evolutiva da Universidade Estadual de Ponta Grossa em associação com a Universidade Estadual do Centro-Oeste, como parte dos requisitos para obtenção do título de mestre em Ciências Biológicas, Área de concentração em Biologia Evolutiva.

Orientador: Prof. Dr. Roberto Ferreira Artoni

Coorientador: Prof. Dr. Tiago Marafiga Degrandi

Ponta Grossa, 27 de fevereiro de 2026.

Documento assinado digitalmente



ROBERTO FERREIRA ARTONI

Data: 03/03/2026 11:02:00-0300

Verifique em <https://validar.it.gov.br>

Dr. Roberto Ferreira Artoni - Orientador
Doutor em Genética e Evolução
Universidade Estadual de Ponta Grossa

Documento assinado digitalmente



ANALIA DEL VALLE GARNERO

Data: 03/03/2026 08:08:56-0300

Verifique em <https://validar.it.gov.br>

Profa. Dra. Analía del Valle Garnero
Doutora em Ciências
Universidade Federal do Pampa

Documento assinado digitalmente



MATEUS HENRIQUE SANTOS

Data: 03/03/2026 12:13:33-0300

Verifique em <https://validar.it.gov.br>

Prof. Dr. Mateus Henrique Santos
Doutor em Genética
Universidade Estadual de Ponta Grossa

AGRADECIMENTOS

Agradeço, antes de tudo, à vida, por me permitir vivenciar experiências tão belas e emocionantes. Por me ensinar que cada tropeço também é avanço e que cada esforço vale a pena. Por me permitir viver e sentir intensamente cada etapa dessa jornada.

À minha família, que me incentivou mesmo em silêncio, sempre acreditando em mim e no meu potencial, sendo meu porto seguro. Em especial ao meu avô, Altair Sebastião Araújo, que veio a falecer durante o período do mestrado e não pôde acompanhar essa trajetória por completo, mas que esteve presente em cada passo.

Aos meus amigos, que celebraram cada conquista comigo. E ao meu namorado, por segurar minha mão nos tempos difíceis, por enxugar minhas lágrimas após as frustrações e por acreditar tanto em mim.

Ao meu orientador, pela confiança e apoio ao longo da pesquisa. Ao meu coorientador, que está comigo desde a graduação, que me ensinou, aconselhou, apoiou e também soube dar os necessários puxões de orelha. Levarei cada ensinamento para além da pós-graduação, levarei para a vida. Obrigada pela parceria.

Aos colegas de laboratório, agradeço pelas conversas, pelas risadas, pelos cafés após o almoço e, sobretudo, pela ajuda e troca de conhecimento. Obrigada, LabGEv.

Ao técnico de laboratório Miguel Airton Carvalho, que, além das piadas que alegravam o dia, também foi um excelente conselheiro.

Às agências de fomento e à Universidade Estadual de Ponta Grossa, pelo apoio financeiro que tornou possível a realização desta pesquisa.

E, por fim, agradeço a mim mesma. Pela coragem de continuar mesmo nos dias turbulentos. Este período foi de grande aprendizado — não apenas de conteúdo e conhecimento, mas de crescimento e amadurecimento como pessoa.

RESUMO

As aves apresentam genomas compactos e cariótipos relativamente conservados, porém variações na organização cromossômica e no conteúdo de sequências repetitivas podem refletir trajetórias evolutivas distintas entre linhagens aparentadas. Nesse contexto, o presente estudo realizou a caracterização citogenômica de *Streptoprocne zonaris* e *Streptoprocne biscutata* (Apodidae), integrando dados citogenéticos e citogenômicos. Ambas as espécies apresentaram números diploides reduzidos ($2n = 68$ e $2n = 72$, respectivamente). A análise telomérica revelou padrões contrastantes entre as espécies, com expansão telomérica autossômica em *S. zonaris* associada à amplificação de uma família satDNA, enquanto em *S. biscutata* a marcação intensa ficou restrita ao cromossomo W. Não foi observado aumento no tamanho genômico, e ambas espécies apresentaram ~1,36 Gb típico ao observado em aves. A análise do satelitoma identificou nove famílias de satDNA em *S. zonaris* e sete em *S. biscutata*, com diferenças marcantes na abundância relativa, composição nucleotídica e padrões de divergência. As famílias compartilhadas apresentaram alta similaridade de sequência, sustentando a hipótese da biblioteca. A localização cromossômica por FISH revelou a localização predominantemente pericentromérica das sequências de satDNA, concentradas em poucos macrocromossomos telocêntricos. Em conjunto, os resultados evidenciam que variações no conteúdo e na dinâmica de DNAs satélites desempenham papel relevante na diferenciação citogenômica entre espécies próximas, contribuindo para a compreensão da evolução cromossômica em Apodidae.

Palavras-chave: Apodidae, evolução cromossômica, satDNA, *Streptoprocne*

ABSTRACT

Birds have compact genomes and relatively conserved karyotypes; however, variations in chromosomal organization and in the content of repetitive sequences may reflect distinct evolutionary trajectories among related lineages. In this context, the present study performed a cytogenomic characterization of *Streptoprocne zonaris* and *Streptoprocne biscutata* (Apodidae), integrating cytogenetic and cytogenomic data. Both species presented reduced diploid numbers ($2n = 68$ and $2n = 72$, respectively). Telomeric analysis revealed contrasting patterns between the species, with autosomal telomeric expansion in *S. zonaris* associated with the amplification of a satDNA family, whereas in *S. biscutata* the intense signal was restricted to the W chromosome. No increase in genome size was observed, and both species presented ~1.36 Gb, typical of birds. The satellitome analysis identified nine satDNA families in *S. zonaris* and seven in *S. biscutata*, with marked differences in relative abundance, nucleotide composition, and divergence patterns. The shared families showed high sequence similarity, supporting the library hypothesis. Chromosomal mapping by FISH revealed a predominantly pericentromeric localization of satDNA sequences, concentrated in a few telocentric macrochromosomes. Taken together, the results indicate that variations in the content and dynamics of satellite DNAs play a relevant role in cytogenomic differentiation between closely related species, contributing to the understanding of chromosomal evolution in Apodidae.

Keywords: Apodidae, chromosome evolution, satellite DNA, *Streptoprocne*

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Representação das espécies do gênero <i>Streptoprocne</i> e seus respectivos cariótipos. (A) <i>Streptoprocne zonaris</i> (andorinhão-de-coleira-branca) e (B) cariótipo de fêmea, com número diploide $2n = 68$ cromossomos. (C) <i>Streptoprocne biscutata</i> (andorinhão-de-coleira-falha) e (D) cariótipo de fêmea, com número diploide $2n = 72$ cromossomos	20
Figura 2 - Análise de bandamento C (CBG) e hibridização <i>in situ</i> fluorescente (FISH) com sonda telomérica. (A) Metáfase de <i>Streptoprocne zonaris</i> e (B) metáfase de <i>Streptoprocne biscutata</i> após bandamento C. (C, E) FISH com sonda telomérica em <i>S. zonaris</i> e (D, F) em <i>S. biscutata</i>	21
Figura 3 - Matriz de similaridade (%) entre as famílias de DNA satélite de <i>Streptoprocne zonaris</i> e <i>Streptoprocne biscutata</i>	25
Figura 4 - Repeat landscape de <i>S. zonaris</i> (A) e <i>S. biscutata</i> (B), mostrando a abundância (eixo Y) e a divergência Kimura-2-parâmetros (eixo X) de todos os satDNAs identificados.....	23
Figura 5 - Análise por hibridização <i>in situ</i> fluorescente (FISH) das sondas de satDNA, SzoSat3 (A e B) e SzoSat4 (C e D) em <i>Streptoprocne zonaris</i> (A e C) e <i>Streptoprocne biscutata</i> (B e D)	25
Figura 6 - Análise por hibridização <i>in situ</i> fluorescente (FISH) das sondas de satDNA, SbiSat3 (A e B) e SbiSat5 (C e D) em <i>Streptoprocne zonaris</i> (A e C) e <i>Streptoprocne biscutata</i> (B e D)	26

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	8
2	OBJETIVO.....	12
2.1	OBJETIVO GERAL.....	12
2.2	OBJETIVOS ESPECÍFICOS	12
3	A ANÁLISE COMPARATIVA DE <i>STREPTOPROCNE ZONARIS</i> E <i>STREPTOPROCNE BISCUTATA</i> SUGERE PADRÕES DE AMPLIFICAÇÃO DE DNA SATÉLITE NA EVOLUÇÃO DO CARIÓTIPO.....	13
4	CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	35
	REFERÊNCIAS.....	36

1 INTRODUÇÃO

As aves constituem uma das classes mais diversas de vertebrados, com aproximadamente 11 mil espécies, exibindo uma ampla variedade de adaptações morfológicas e comportamentais, especialmente relacionadas ao voo, e ocupando ambientes terrestres e aquáticos distintos (Gill et al. 2024). A diversificação desse grupo ocorreu de forma rápida após o evento de extinção em massa no final do Cretáceo, o que resultou em linhagens evolutivamente próximas e com poucas diferenças genéticas profundas (Feduccia et al., 2003; Jarvis et al., 2014). Esse cenário tem imposto desafios para a compreensão das relações filogenéticas entre as aves, uma vez que muitos eventos de divergência ocorreram em um curto intervalo de tempo evolutivo (Zhang et al., 2014). Diante disso, diferentes abordagens têm sido empregadas para aprimorar o entendimento da história evolutiva das aves. Nesse contexto, a citogenômica, que integra análises de citogenética clássica e molecular com dados de sequenciamento genômico, tem se mostrado uma ferramenta importante para investigar a organização estrutural, funcional e evolutiva do genoma (Griffin et al. 2025).

O genoma das aves é considerado compacto e altamente conservado, resultado de um processo evolutivo caracterizado pela perda de sequências repetitivas, contenção da expansão de elementos transponíveis e redução do conteúdo gênico (Primmer et al., 1997; Zhang et al., 2014). Estima-se que aproximadamente 10–20% do genoma aviário seja composto por sequências repetitivas, valor consideravelmente inferior ao observado em mamíferos, nos quais o conteúdo repetitivo pode variar entre 30–50% do genoma (Burt et al., 2002). Esse conjunto de sequências repetitivas, denominado repeatoma, é predominantemente representado por elementos transponíveis, além de DNAs satélites e outras repetições em tandem, como microsatélites. Os elementos transponíveis correspondem a sequências dispersas ao longo do genoma, com capacidade de transposição, desempenhando papel importante na organização da cromatina e na modulação do tamanho genômico (Yang et al., 2024). Por outro lado, as repetições em tandem, classificadas de acordo com o tamanho das unidades repetitivas em microsatélites, minissatélites e DNAs satélites, apresentam organização mais localizada, sendo frequentemente associadas a regiões cromossômicas específicas e a funções

estruturais relacionadas à estabilidade cromossômica e à correta segregação durante a divisão celular (Ruiz-Ruano et al., 2016; Pozzobon et al., 2025).

O conjunto de sequências de DNA satélite presentes no genoma de uma espécie é conhecido como satelitoma (Ruiz-Ruano et al., 2016). Essas sequências são formadas por unidades repetidas organizadas em tandem e se concentram em regiões específicas do genoma, especialmente associadas à heterocromatina centromérica, pericentromérica e subtelomérica (Thakur et al., 2021). Em espécies filogeneticamente relacionadas, parte desse repertório de satDNAs costuma ser compartilhada, refletindo a herança de sequências ancestrais comuns (Ruiz-Ruano et al., 2016). No entanto, a abundância relativa e a representação de cada família podem diferir entre linhagens, em decorrência de eventos independentes de amplificação ou redução, conforme descrito pela hipótese da biblioteca (*Library Hypothesis*) (Ruiz-Ruano et al., 2016). Além disso, o modelo de evolução concertada propõe que essas sequências repetitivas passam por processos de homogeneização dessas sequências, mediados principalmente por mecanismos como crossing-over desigual e conversão gênica, resultando em uma evolução coordenada dessas repetições ao longo do genoma (Coen et al., 1982; Garrido-Ramos et al., 2017). Estudos demonstram que, de modo geral, as aves apresentam um número reduzido de famílias de satDNA, como observado em *Vanellus chilensis*, no qual foram identificadas sete famílias (Kretschmer et al., 2024). Em contraste, em *Trogon surrucura* e *Trogon melanurus*, esse número é ligeiramente maior, com 16 e 15 famílias, respectivamente (Pozzobon et al., 2025). Além disso, *Apaloderma vittatum* (Trogonidae) apresentou algumas famílias de satDNA ricas em AT, contrastando com o padrão mais comum em aves, cujos satDNAs tendem a ser ricos em GC (Peona et al., 2023; Kretschmer et al., 2024; Oliveira et al., 2024). Os microcromossomos das aves são caracterizados por elevada densidade gênica e altas taxas de recombinação, características que podem influenciar o acúmulo e a dinâmica das sequências de satDNA (Huang et al., 2023; Pozzobon et al., 2025b). No gênero *Turdus*, o mapeamento *in situ* em *T. leucomelas* revelou a presença de satDNAs em microcromossomos, incluindo polimorfismos que sugerem eventos de translocação entre autossomos e cromossomos sexuais (Souza et al., 2024). Em conjunto, esses dados indicam que, apesar do número reduzido de famílias de satDNA em aves, a variação em sua composição, abundância e distribuição cromossômica reflete processos evolutivos relevantes e informativos para a compreensão da organização genômica do grupo.

Mesmo com o avanço das abordagens citogenômicas, a citogenética permanece essencial para a compreensão da organização e da dinâmica cromossômica das aves (Griffin et al., 2025). De modo geral, a maioria das espécies apresenta um cariótipo conservado, com mais de 50% das aves exibindo número diploide próximo a $2n = 80$ cromossomos (Griffin et al., 2007; Degrandi et al., 2020a). O cariótipo aviário é tradicionalmente dividido em macrocromossomos, correspondentes geralmente aos dez primeiros pares, de microcromossomos, com tamanho inferior a $2,5\ \mu\text{m}$, os quais se destacam por sua elevada densidade gênica (Rodionov et al., 1996; Ellegren et al., 2010). Apesar desse padrão de conservação, variações expressivas no número diploide e na organização cariotípica são observadas em determinadas linhagens, como em *Falco columbarius* (Falconidae), com $2n = 40$, e *Alcedo atthis* (Alcedinidae), com números variando entre $2n = 132$ – 146 (Bian; Li, 1989; Nishida et al., 2008; Degrandi et al., 2020a). Estudos baseados em pintura cromossômica demonstraram que, mesmo em cariótipos conservados, rearranjos intercromossômicos e intracromossômicos podem ocorrer em alguns grupos, desempenhando papel importante na dinâmica cromossômica evolutiva das aves (Griffin et al., 2007). Além disso, as aves apresentam um sistema de determinação sexual do tipo ZZ (machos) e ZW (fêmeas), no qual o cromossomo Z, geralmente correspondente ao quarto ou quinto par cromossômico e é considerado altamente conservado em termos de conteúdo gênico (Ohno et al. 2013, Griffin et al. 2007, Kretschmer et al. 2018). Em contraste, em ordens como Piciformes e Cariamiformes, o cromossomo Z pode apresentar aumento de tamanho associado ao acúmulo de DNA repetitivo (de Oliveira et al., 2017). O cromossomo W, por sua vez, é tipicamente pequeno e fortemente heterocromático, embora apresente variação considerável de tamanho e composição entre espécies (dos Santos et al. 2015, Barcellos et al. 2019).

A família Apodidae integra a ordem Apodiformes, juntamente com as famílias Trochilidae e Hemiprocnidae, formando um grupo monofilético (Mayr et al., 2002; McGuire et al., 2014). Os andorinhões (Apodidae) representam o segundo maior grupo dentro dos Apodiformes, reunindo cerca de 113 espécies de hábitos predominantemente insetívoros, distribuídas em regiões tropicais e subtropicais (Gill et al. 2024 - IOC World Bird List; Stimpson et al., 2013). Apesar da ampla distribuição e diversidade ecológica das espécies de Apodidae, os dados citogenéticos e citogenômicos disponíveis para a família ainda são escassos, com o número diploide

conhecido para apenas um número limitado de espécies (Degrandi et al., 2020a). Ainda assim, os dados existentes indicam um contraste evolutivo relevante dentro da família, uma vez que diferentes espécies apresentam variação $2n = 62$ a 74 , sugerindo uma tendência à redução do número diploide em relação ao $2n = 80$, proposto para o cariótipo ancestral das aves (Griffin et al., 2007). Esse padrão foi registrado, em *Apus pacificus* ($2n = 62$), *Hirundapus caudacutus* ($2n = 64$) e *Apus affinis* ($2n = 70$) e, (Bian; Li, 1989; Yadav et al., 1995; Malinovskaya et al., 2018). Em contraste, as espécies da família Trochilidae o número diploide tende a permanecer próximo ao valor ancestral das aves, como observado em *Campylopterus largipennis* ($2n = 78$), *Anthracothonax nigricollis* ($2n = 80$) e *Amazilia lactea* ($2n = 82$) (Les Christidis 1990; Degrandi et al., 2020b). Em conjunto, esses dados reforçam que a família Apodidae constitui um grupo promissor para estudos citogenômicos, permitindo investigar como mudanças na organização cromossômica contribuíram para a diversificação do grupo.

Diante da elevada diversidade das aves e dos avanços obtidos nos estudos voltados à compreensão de sua história evolutiva, grande parte das investigações ainda permanece concentrada em espécies modelo, resultando em lacunas significativas para diversos grupos. Esse cenário é particularmente evidente na ordem Apodiformes, especialmente na família Apodidae, para a qual os dados citogenômicos ainda são escassos. Nesse contexto, o presente estudo tem como objetivo caracterizar citogenomicamente as espécies *Streptoprocne zonaris* e *Streptoprocne biscutata*, integrando dados cromossômicos, genômicos a fim de compreender sua história evolutiva e os padrões de organização cromossômica.

2 OBJETIVO

2.1 OBJETIVO GERAL

Compreender os processos de evolução cromossômica em *Streptoprocne zonaris* e *Streptoprocne biscutata* (Apodidae), a partir de abordagens citogenéticas e citogenômicas comparativas, incluindo a caracterização do cariótipo e do satelitoma.

2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Determinar o número diploide e cariótipo de *S. zonaris* e *S. biscutata*;
- Identificar a distribuição heterocromatina constitutiva e os cromossomos sexuais;
- Caracterizar a distribuição cromossômica das sequências teloméricas;
- Estimar o tamanho genômico das espécies estudadas;
- Identificar e caracterizar as famílias de satDNA nos genomas das espécies estudadas;
- Comparar os padrões citogenômicos entre as espécies, integrando cariótipo, FISH e satelitoma.

3 A ANÁLISE COMPARATIVA DE *STREPTOPROCNE ZONARIS* E *STREPTOPROCNE BISCUTATA* SUGERE PADRÕES DE AMPLIFICAÇÃO DE DNA SATÉLITE NA EVOLUÇÃO DO CARIÓTIPO.

Os resultados desta dissertação foram organizados em um único capítulo, redigido no formato de artigo científico, de acordo com as diretrizes editoriais do periódico *Chromosome Research*.

A ANÁLISE COMPARATIVA DE *STREPTOPROCNE ZONARIS* E *STREPTOPROCNE BISCUTATA* SUGERE PADRÕES DE AMPLIFICAÇÃO DE DNA SATÉLITE NA EVOLUÇÃO DO CARIÓTIPO.

Iasmin Ieteka¹, Tiago Marafiga Degrandi¹, Allan Oliveira Leal¹, Roberto Ferreira Artoni¹,

¹ Universidade Estadual de Ponta Grossa (UEPG) - Ponta Grossa, Brazil;

Resumo: A ordem Apodiformes reúne aves com adaptações morfológicas altamente especializadas para o voo, incluindo as famílias Trochilidae, Hemiprocnidae e Apodidae. Além dessas particularidades morfológicas, esse grupo também apresenta padrões distintos de organização cromossômica. Embora estudos citogenéticos tenham demonstrado que Trochilidae mantém números diploides próximos ao cariótipo ancestral das aves, a família Apodidae destaca-se por uma tendência à redução do número cromossômico, permanecendo ainda pouco investigada sob uma abordagem citogenômica integrada. Neste estudo, combinamos análises citogenéticas clássicas, moleculares e genômicas para caracterizar a organização cromossômica e a composição do DNA satélite em duas espécies neotropicais filogeneticamente próximas do gênero *Streptoprocne*, *S. zonaris* e *S. biscutata*. As análises cariotípicas revelaram números diploides distintos entre as espécies ($2n = 68$ e $2n = 72$, respectivamente), bem como diferenças na morfologia cromossômica. Apesar dessas variações, ambas apresentaram tamanhos genômicos semelhantes (~1,36 Gb). A análise do repeatoma identificou nove famílias de DNA satélite em *S. zonaris* e sete em *S. biscutata*, com diferenças marcantes na abundância relativa e nos padrões de divergência. Seis famílias foram compartilhadas entre as espécies, em concordância com a hipótese da biblioteca, indicando uma origem ancestral comum seguida por trajetórias independentes de amplificação. O mapeamento cromossômico por FISH revelou a predominância de DNAs satélites em regiões pericentroméricas de macrocromossomos, além da identificação de um satDNA relacionado ao motivo telomérico em *S. zonaris*, associado à amplificação telomérica observada nessa espécie. Em conjunto, os resultados evidenciam que a redução do número diploide em *Streptoprocne* e um padrão particular na organização e dinâmica do satDNA, contribuindo para a compreensão dos processos envolvidos na evolução cromossômica em Apodidae.

Palavras-chave: Apodidae, evolução cromossômica, satDNA, *Streptoprocne*

Abstract: The order Apodiformes comprises birds with highly specialized morphological adaptations for flight, including the families Trochilidae, Hemiprocnidae, and Apodidae. While cytogenetic studies have shown that Trochilidae generally retain diploid numbers close to the proposed ancestral avian karyotype, the family Apodidae is characterized by a recurrent trend toward diploid number reduction and remains poorly explored under an integrated cytogenomic perspective. In this study, we combined classical cytogenetic and genomic approaches to characterize chromosomal organization and satellite DNA composition in two phylogenetically close Neotropical species of the genus *Streptoprocne*, *S. zonaris* and *S. biscutata*. Karyotypic analyses revealed distinct diploid numbers between the species ($2n = 68$ and $2n = 72$, respectively), as well as differences in chromosome morphology. Despite these differences, both species exhibited similar genome sizes (~ 1.36 Gb). Repeatome analyses identified nine satellite DNA families in *S. zonaris* and seven in *S. biscutata*, with marked differences in relative abundance and divergence patterns. Six satellite DNA families were shared between the species, consistent with the library hypothesis, indicating a common ancestral origin followed by independent amplification trajectories. Chromosomal mapping by FISH revealed a predominance of satellite DNAs in centromeric regions of macrochromosomes, in addition to the identification of a telomere-related satellite DNA in *S. zonaris*, associated with the telomeric amplification observed in this species. Taken together, our results indicate that diploid number reduction in *Streptoprocne* is accompanied by a differentiated dynamic of repetitive DNA, contributing to a better understanding of the processes underlying chromosomal evolution in Apodidae.

Keywords: Apodidae, chromosome evolution, satellite DNA, *Streptoprocne*

INTRODUÇÃO

A maioria das aves apresenta um padrão cariotípico conservado, com mais de 50% das espécies analisadas exibindo números diploides próximos ao cariótipo ancestral proposto para o grupo, estimado em aproximadamente $2n = 80$ cromossomos (Degrandi et al. 2020a). Ainda assim, desvios desse padrão são observados em algumas ordens, refletindo variações no número diploide, o que as torna modelos relevantes para a investigação dos mecanismos evolutivos envolvidos na organização, estrutura e estabilidade dos cariótipos (Griffin et al. 2007, O'Connor et al. 2024). Nesse contexto, a ordem Apodiformes tem sido investigada por meio de abordagens de citogenética clássica e hibridização cromossômica comparativa, revelando que espécies da família Trochilidae apresentam números diploides próximos ao padrão ancestral das aves (Degrandi et al. 2020b). Por outro lado, a família Apodidae destaca-se por uma tendência recorrente à redução do número diploide.

Nos últimos anos, o avanço das tecnologias de sequenciamento tem permitido a integração de dados citogenéticos e genômicos, proporcionando um entendimento mais detalhado sobre a organização funcional, estrutural e evolutiva do genoma das aves (Griffin et al. 2025). Essa integração possibilitou a caracterização de famílias de DNA satélite (satDNAs), frequentemente chamadas de satelitoma, que se tornou um recurso valioso para a compreensão da arquitetura genômica e de processos evolutivos associados à reorganização cromossômica (Ferree e Barbash 2009; Jagannathan et al. 2021). Comparações entre genomas de espécies filogeneticamente próximas têm demonstrado que famílias de satDNA podem ser compartilhadas entre linhagens aparentadas, ainda que apresentem diferenças marcantes em sua abundância e distribuição cromossômica (Ruiz-Ruano et al. 2016). Essas variações refletem mudanças dinâmicas no conteúdo repetitivo ao longo da evolução, resultando em satelitomas heterogêneos, nos quais algumas famílias permanecem amplamente conservadas, enquanto outras se restringem a determinadas espécies (Lisachov et al. 2023; Peona et al. 2023).

As aves apresentam genomas tipicamente compactos quando comparadas a outros vertebrados, caracterizados por uma proporção relativamente baixa de sequências repetitivas (Primmer et al. 1997, Zhang et al. 2014). Com base no genoma de *Gallus gallus*, estima-se que aproximadamente 10–20% do genoma das aves seja composto por DNA repetitivo, valor consideravelmente inferior ao observado em outros grupos de vertebrados (Griffin et al. 2025). Esse padrão geral reflete-se também em um número reduzido de famílias de DNA satélite (satDNAs) descritas para a maioria das espécies de aves (Kretschmer et al. 2024, Souza et al. 2024, Pozzobon et al. 2025). Em aves, os satDNAs localizam-se predominantemente em regiões centroméricas e em microcromossomos, embora exceções específicas de determinadas linhagens tenham sido descritas (Kretschmer et al. 2024). Apesar de seu pequeno tamanho, os microcromossomos são relativamente ricos em genes quando comparados aos macrocromossomos, podendo representar ambientes favoráveis à acumulação ou retenção de sequências repetitivas (Pozzobon et al. 2025). Além disso, esse padrão é consistente com estudos que apontam regiões teloméricas e subteloméricas como regiões cromossômicas altamente dinâmicas e propensas ao acúmulo de sequências repetitivas em aves (Delany et al. 2000)

A família Apodidae (Aves, Apodiformes) é constituída com cerca de 113 espécies de hábitos predominantemente insetívoros, sendo amplamente distribuídas

nas regiões tropicais e subtropicais (Stimpson et al. 2013, Gill, Donsker e Rasmussen, 2024). Entre os representantes neotropicais, destacam-se os andorinhões do gênero *Streptoprocne*, adaptados a ambientes rupestres, cachoeiras e paredões rochosos, como *Streptoprocne zonaris* e *Streptoprocne biscutata*, espécies que ocorrem em simpatria no território brasileiro e se distinguem principalmente pelo padrão da coleira branca, sendo completa em *S. zonaris* e incompleta em *S. biscutata* (Kirwan et al. 2007, Pichorim et al. 2009, Biancalana et al. 2014, Marín et al. 2016). Em contraste com seu grupo irmão, *Trochilidae*, os *Apodidae* caracterizam-se por uma tendência à redução do número diploide, como observado em *Apus affinis*, *Apus pacificus* e *Hirundapus caudacutus*, para as quais foram descritos números diploides de $2n = 70$, $2n = 62$ e $2n = 64$, respectivamente (Bian; Li 1989, Yadav et al. 1995, Malinovskaya et al. 2018). Apesar dessa particularidade cariotípica, a família *Apodidae* ainda apresenta uma escassez de dados citogenéticos, com apenas seis espécies analisadas até o momento, o que limita a compreensão de sua história evolutiva e dos processos envolvidos na reorganização cromossômica do grupo.

Neste estudo, combinamos abordagens citogenéticas e genômicas para investigar a organização cromossômica e a dinâmica do DNA repetitivo em *Streptoprocne zonaris* e *Streptoprocne biscutata*. A caracterização citogenética, aliada às análises genômicas do satelitoma e ao mapeamento cromossômico das sequências repetitivas, permitiu investigar como a organização do DNA repetitivo se relaciona com a reorganização cariotípica entre espécies próximas.

MATERIAL E MÉTODOS

Coleta de amostras e localidade

Neste trabalho, espécimes de *S. zonaris* (5 fêmeas) e *S. biscutata* (3 fêmeas e 1 macho) foram capturados com o uso de redes de neblina, no Parque Estadual de Vila Velha, Ponta Grossa, Paraná, Brasil. Os indivíduos foram submetidos à eutanásia mediante administração de cetamina e xilazina, de acordo com protocolos éticos recomendados para vertebrados. Todos os procedimentos de coleta, captura e eutanásia foram realizados em conformidade com o Instituto Água e Terra do Paraná (IAT nº 53_24), o Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade (Sisbio nº 94084-1), a Comissão de Ética no Uso de Animais da Universidade Estadual de Ponta

Grossa (CEUA nº 24.000037927-3) e encontram-se devidamente cadastrados no Sistema Nacional de Gestão do Patrimônio Genético e do Conhecimento Tradicional Associado (SisGen, cadastro nº A4880CB).

Obtenção de cromossomos mitóticos e análises citogenéticas clássicas

Cromossomos mitóticos foram obtidos a partir de cultivo de fibroblastos, seguindo o protocolo de Sasaki et al. (1968), com modificações. Biópsias de pulmão foram mecanicamente dissociadas e submetidas à digestão enzimática com collagenase tipo IV a 37 °C. As células foram cultivadas em DMEM suplementado com 20% de soro fetal bovino e antibióticos (penicilina, 100 U/mL; gentamicina, 0,05 mg/mL; estreptomicina, 0,05 mg/mL; anfotericina B, 2,5 µg/mL) a 37 °C, com monitoramento diário. O bloqueio mitótico foi realizado incubando as células utilizando 100 microlitros de Colchicina (0,005%), seguido de tratamento hipotônico com KCl 0,075 M e fixação em metanol:ácido acético (3:1).

O número diploide foi determinado pela análise de 40 metáfases por espécime, observadas em microscópio óptico com objetiva de 100×. Os cariótipos foram organizados em ordem decrescente de tamanho e a morfologia cromossômica foi definida conforme Guerra et al. (2002). A coloração diferencial por bandas C (CBG), segundo Sumner (1972), foi empregada para a identificação do cromossomo W.

Extração de DNA genômico, análise de satDNA e estimativa do tamanho genômico

O DNA genômico total foi extraído a partir de tecido muscular de fêmeas de *S. zonaris* e *S. biscutata*, utilizando Extracta Kit DNA de tecido animal (Extracta 32 – Loccus), seguindo as recomendações do fabricante. A integridade e a qualidade do DNA foram avaliadas por eletroforese em gel de agarose a 1% e por espectrofotometria, considerando razões A260/280 entre 1,8 e 2,0. As amostras foram submetidas a sequenciamento genômico na plataforma DNBseq PE150 (paired-end).

A qualidade inicial das leituras foi avaliada, seguida da remoção de adaptadores, regiões de baixa qualidade e leituras curtas. Para evitar viés nas análises de elementos repetitivos, o genoma mitocondrial foi removido das bibliotecas com o NovoPlasty (Dierckxsens et al., 2017 - <https://github.com/ndierckx/NOVOPlasty>), utilizando o mitogenoma de *Cypseloides niger* como referência (GenBank MT456692.1).

Para a análise de satDNA, foram subamostradas aleatoriamente 500.000 leituras pareadas por espécie, as quais foram analisadas no pipeline TAREAN para identificação das famílias de satDNA (Novák et al. 2013, Novák et al. 2017). As sequências consenso obtidas foram utilizadas para filtrar as bibliotecas genômicas por alinhamento, removendo leituras correspondentes às famílias de satDNAs previamente identificadas. As bibliotecas filtradas foram novamente subamostradas e re-analisadas até a não detecção de novas famílias de satDNA.

Para análise de similaridade com famílias multigênicas as sequências de satDNA foram alinhadas no programa GENEIOUS 7.1.3 (Kearse et al. 2012) e quaisquer sequência com similaridade (>80%) foram removidas. Para eliminar redundância e analisar variantes de satDNAs, as sequências foram alinhadas consigo mesmas, utilizando ClustalW no programa GENEIOUS 7.1.3 (Kearse et al. 2012) e as sequências duplicadas foram classificadas conforme Novák et al. (2013).

O tamanho do genoma foi estimado por citometria de fluxo, utilizando método de coloração fluorescente com DAPI (4',6-diamidino-2-fenilindol). As análises foram realizadas no aparelho CyFlow™ Ploidy Analyzer - Sysmex, empregando *Astyanax mexicanus* como padrão interno de referência (1C = 1,4 Gb). Os valores obtidos em picogramas foram convertidos para tamanho genômico considerando a equivalência de 1 pg $\approx$ 0,978 Gb.

FISH - Fluorescent in situ hybridization

Os experimentos de FISH foram realizados em ambas as espécies, com sondas de telômero e famílias de satDNAs. A sonda telomérica foi gerada por PCR sem DNA molde, utilizando os primers (TTAGGG)₅ e (CCCTAA)₅, conforme descrito por Ijdo et al. (1991). A sonda foi marcada por PCR, incorporando 16 biotin-dUTP ao mix de reação. A detecção foi realizada com estreptavidina conjugada com Alexa Fluor 488.

Foram selecionadas oito famílias de satDNA previamente identificadas nas análises de repeatoma. Em *S. zonaris*, foram escolhidas as famílias SzoSat1, SzoSat3, SzoSat4 e SzoSat6, enquanto em *S. biscutata* foram selecionadas as famílias SbiSat1, SbiSat3, SbiSat5 e SbiSat6. As sequências consenso dessas famílias foram sintetizadas comercialmente (Exxtend) já conjugadas ao fluoróforo FAM. Os experimentos de hibridização *in situ* fluorescente (FISH) seguiram o protocolo descrito por Daniels e Delany (2003), com modificações: as lâminas foram

pré-tratadas com RNase A (100 µg/mL em 2× SSC, 1 h a 37 °C), digeridas com pepsina (0,005% em 10 mM HCl, 10 min a 37 °C), pós-fixadas em paraformaldeído a 1% e desidratadas em série etanólica (70%, 90% e 100%). A desnaturação cromossômica foi realizada em 70% formamida/2× SSC a 72 °C por 3 min. As sondas foram desnaturadas a 75 °C por 10 min antes da aplicação às lâminas. A hibridização foi conduzida por 24 h em câmara úmida a 37 °C. Após a hibridização, as lâminas foram lavadas em SSC 2× a 42 °C, e os cromossomos foram contracolorados com DAPI.

RESULTADOS

S. zonaris possui $2n = 68$ cromossomos (Figura 1A e 1B). O cariótipo é composto por dois pares de cromossomos autossômicos submetacêntricos (1 e 4), os pares 2 e 3 e do 5 ao 33 são todos telocêntricos. O cromossomo Z é submetacêntrico e o cromossomo W é acrocêntrico. *S. biscutata* possui $2n = 72$ cromossomos (Figura 1D e 1C). No cariótipo o cromossomo 1 é submetacêntrico, e os pares 12 e 13, são acrocêntricos, o restante consiste de cromossomos telocêntricos. O cromossomo Z é submetacêntrico e o cromossomo W é acrocêntrico. Com a análise de banda C, foi confirmada a identificação do cromossomo W, que demonstrou ser maior em *S. biscutata* quando comparado com *S. zonaris*. Mas ambas as espécies possuem o braço q do cromossomo W heterocromático e o braço p eucromático (Figura 2 A e B.).

Em *S. zonaris*, as sequências teloméricas (TTAGGG) apresentaram sinal amplificado nas regiões pericentroméricas dos pares 2, 3, 5, 7 e no braço p do cromossomo W (Figuras 2C e 2E). Em *S. biscutata*, não foram observados sinais intensos nos autossomos, mas o cromossomo W exibiu forte marcação no braço p (Figuras 2D e 2F).

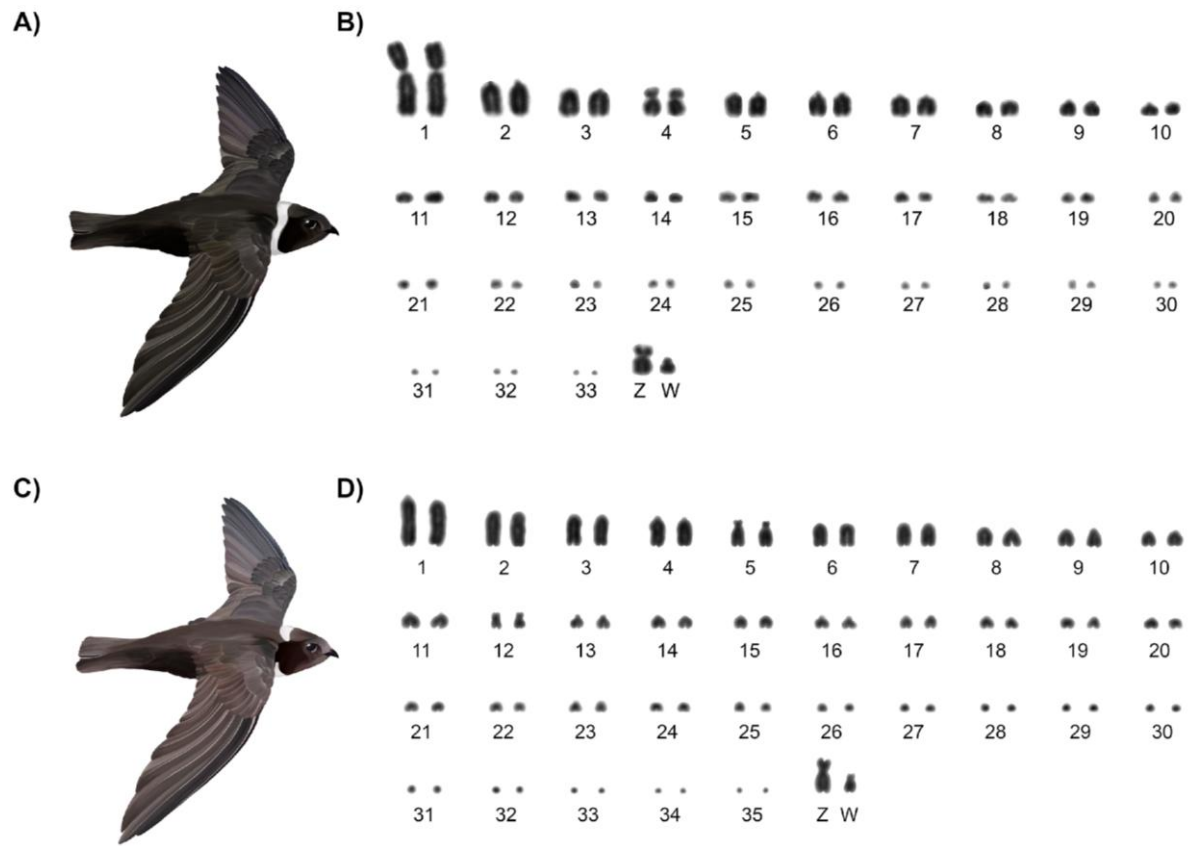


Figura 1: Representação das espécies do gênero *Streptoprocne* e seus respectivos cariÓtipos. (A) *Streptoprocne zonaris* (andorinhão-de-coleira-branca) e (B) cariÓtipo de fêmea, com número diploide $2n = 68$ cromossomos. (C) *Streptoprocne biscutata* (andorinhão-de-coleira-falha) e (D) cariÓtipo de fêmea, com número diploide $2n = 72$ cromossomos.

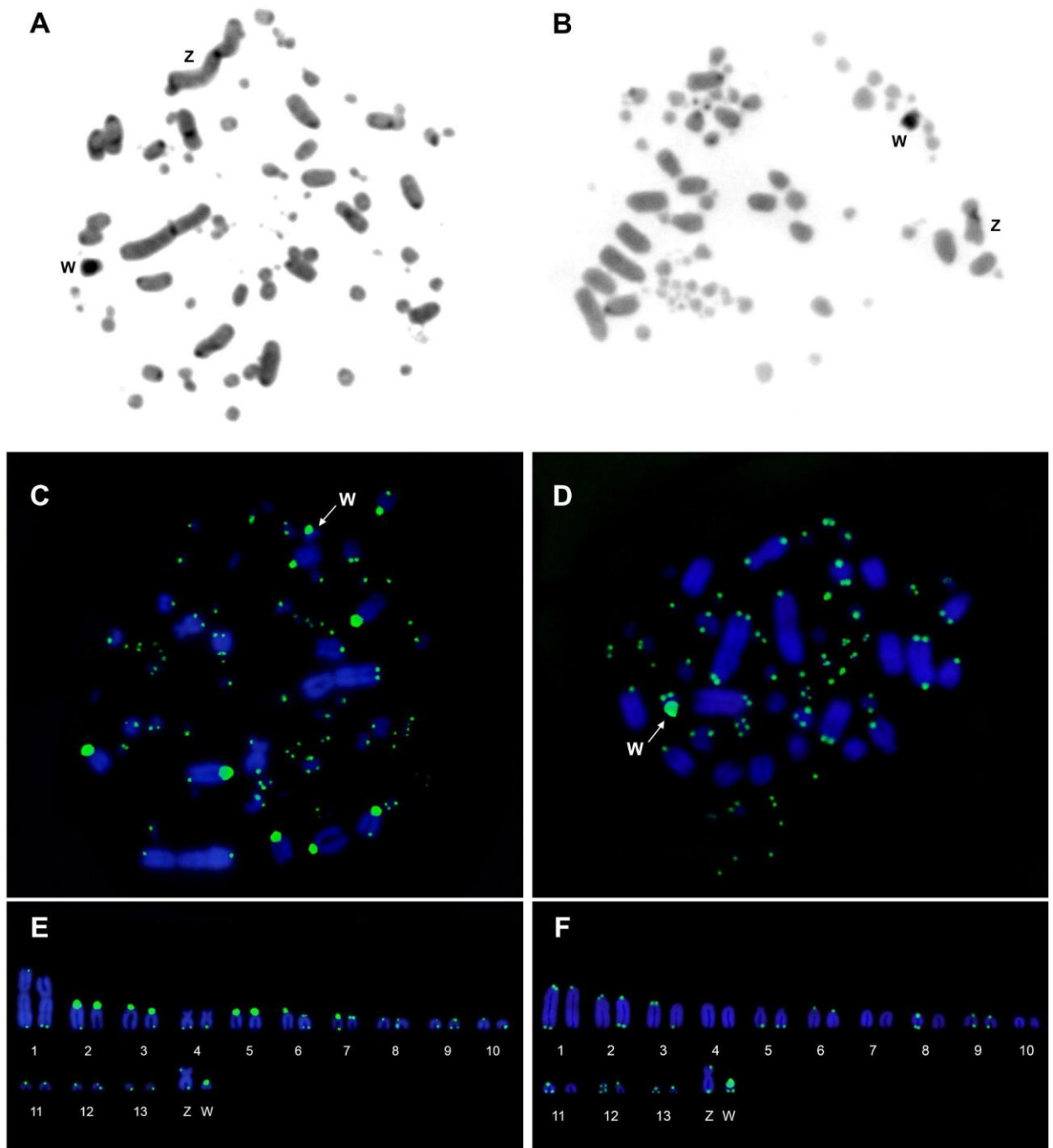


Figura 2: Análise de bandamento C (CBG) e hibridização in situ fluorescente (FISH) com sonda telomérica. (A) Metáfase de *Streptoprocne zonaris* e (B) metáfase de *Streptoprocne biscutata* após bandamento C. (C, E) FISH com sonda telomérica em *S. zonaris* e (D, F) em *S. biscutata*

A análise de citometria de fluxo revelou que *S. zonaris* e *S. biscutata* apresentam tamanhos genômicos semelhantes, estimados em aproximadamente 1,36 Gb (1,39 pg) para ambas as espécies. O sequenciamento resultou em cerca de 2,4 Gb de dados por espécie, correspondendo a uma cobertura aproximada de $\sim 1,8\times$ do genoma.

A análise do repeatoma permitiu a identificação e caracterização de famílias de satDNA que variaram quanto ao tamanho da unidade repetitiva, abundância relativa, divergência e composição nucleotídica (Tabela 1). Em *S. zonaris*, foram identificadas nove famílias de satDNAs, que representaram em conjunto aproximadamente 5,35% do genoma, enquanto em *S. biscutata* foram identificadas sete famílias, correspondendo a cerca de 3,58% do genoma. Em ambas as espécies, a família Sat01 - 28 foi a mais abundante, concentrando 3,58% do genoma em *S. zonaris* e 1,42% em *S. biscutata*. De modo geral, foram observadas tanto famílias relativamente ricas em A+T quanto famílias com composição nucleotídica mais equilibrada. Entre as famílias com maior conteúdo de A+T destacam-se SzoSat02–36 e SzoSat05–36 em *S. zonaris*, bem como SbiSat02–36, SbiSat04–36 e SbiSat07–24 em *S. biscutata*, todas apresentando valores superiores a ~58% de A+T (Tabela 1).

Tabela 1. Propriedades das famílias de DNA satélite identificadas em *Streptoprocne zonaris* e *Streptoprocne biscutata*.

<i>Streptoprocne zonaris</i>				
SatDNA	RUL (bp)	Abundância (%)	Divergência (%)	A+T (%)
SzoSat01-28	28	0,564	25,36	50,0
SzoSat02-36	36	0,143	14,89	63,89
SzoSat03-50	50	0,098	8,79	38,0
SzoSat04-63	63	0,059	5,96	34,92
SzoSat05-36	36	0,031	16,10	61,11
SzoSat06-42	42	0,030	12,26	33,33
SzoSat07-45	45	0,028	9,46	44,44
SzoSat08-31	31	0,019	19,13	38,71
SzoSat09-41	41	0,018	5,67	39,02
<i>Streptoprocne biscutata</i>				
SBISat01-28	28	0,502	24,35	50,0
SBISat02-36	36	0,145	14,54	63,89
SBISat03-84	84	0,105	9,02	35,71
SBISat04-36	36	0,087	16,19	63,89
SBISat05-63	63	0,075	7,08	34,92
SBISat06-62	62	0,028	20,20	45,16
SBISat07-24	24	0,014	14,71	58,33

Legenda: Tamanho do monômero (RUL), abundância relativa no genoma, divergência (Kimura 2-parâmetros) e conteúdo de A+T.

As famílias compartilhadas (SzoSat1 - SbiSat1, SzoSat2 - SbiSat4, SzoSat4 - SbiSat5, SzoSat5 - SbiSat2, SzoSat6 - SbiSat3 e SzoSat8 - SbiSat6) entre as

espécies apresentaram alta similaridade de sequência (>85%), de acordo com a classificação hierárquica de DNAs satélites (Figura 3). O gráfico de Repeat Landscape (Figura 4) evidencia que, em ambas as espécies, a composição do satelitoma é dominada por poucas famílias altamente abundantes, com destaque para a Sat01, que concentra a maior proporção do genoma e apresenta picos em valores intermediários a elevados de divergência Kimura. Esse padrão é consistente com a presença das famílias, SzoSat1–28; SbiSat1–28 e SzoSat2–36; SbiSat4–36, associadas a classes mais altas de divergência, contrastando com outras famílias que se distribuem predominantemente em classes de divergência mais baixas, como as famílias SzoSat3–50, SzoSat4–63 e SbiSat3–84, sugerindo diferentes histórias de expansão. Entre as famílias identificadas em *S. zonaris*, a SzoSat3–50 destacou-se por apresentar unidades repetitivas relacionadas ao motivo telomérico canônico (TTAGGG)_n, sendo classificada como um satDNA relacionado ao motivo telomérico.

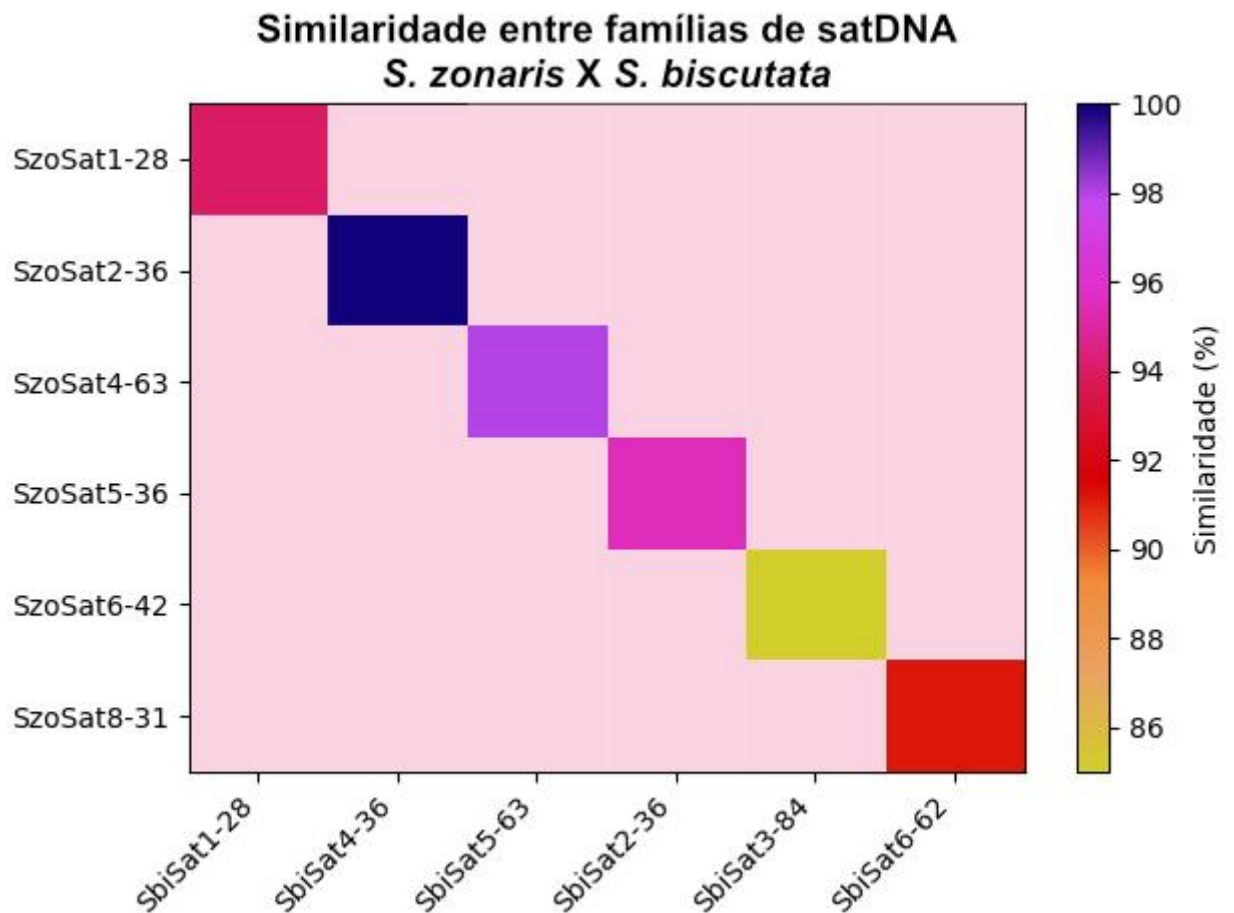


Figura 3: Matriz de similaridade (%) entre as famílias de DNA satélite de *Streptoprocne zonaris* e *Streptoprocne biscutata*.

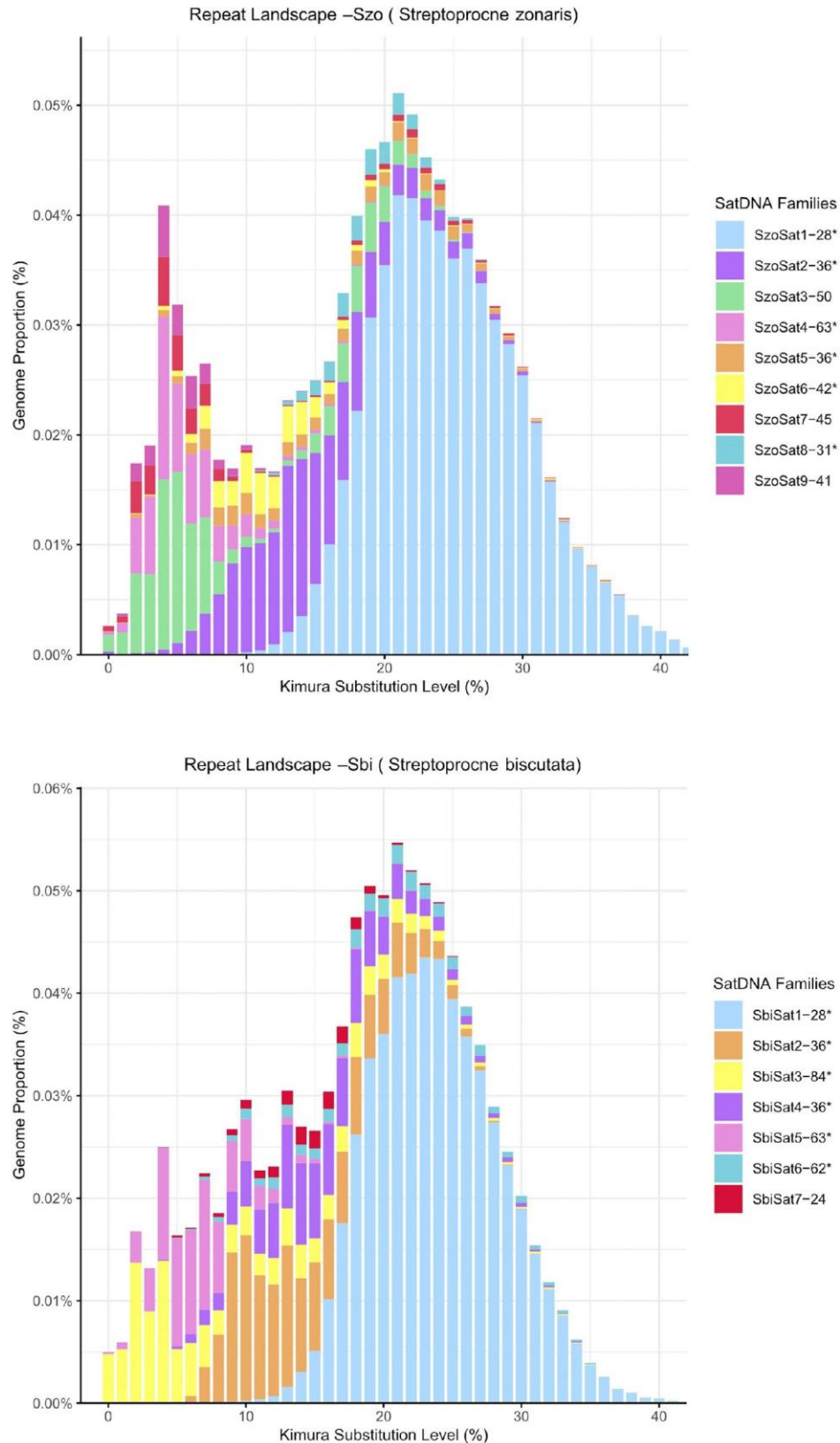


Figura 4: Repeat landscape de *S. zonaris* (A) e *S. biscutata* (B), mostrando a abundância (eixo Y) e a divergência Kimura-2-parâmetros (eixo X) de todos os satDNAs identificados.

Quatro famílias de satDNA de *S. zonaris* e quatro famílias de *S. biscutata* foram mapeadas nos cromossomos de fêmeas de *S. zonaris* e *S. biscutata* por meio

de FISH (Figura 5 e 6). A família SzoSat3–50 revelou sinais de hibridização localizados em regiões pericentroméricas em *S. zonaris* (Figura 5A), não sendo observado sinal em *S. biscutata* (Figura 5B). Por sua vez, a família SzoSat4–63 apresentou marcação pericentromérica em ambas as espécies, restrita a um único par microcromossomo (Figura 5C e 5D).

A família SbiSat3–84 (Figura 6A e 6B) revelou sinal apenas no par cinco em *S. zonaris*, enquanto em sua espécie de origem (*S. biscutata*) a marcação foi observada nos pares 9, 10, 13 e 14, ambos os padrões restritos às regiões pericentroméricas. A sonda SbiSat5–63 apresentou sinal centromérico em um único par cromossômico em ambas as espécies.

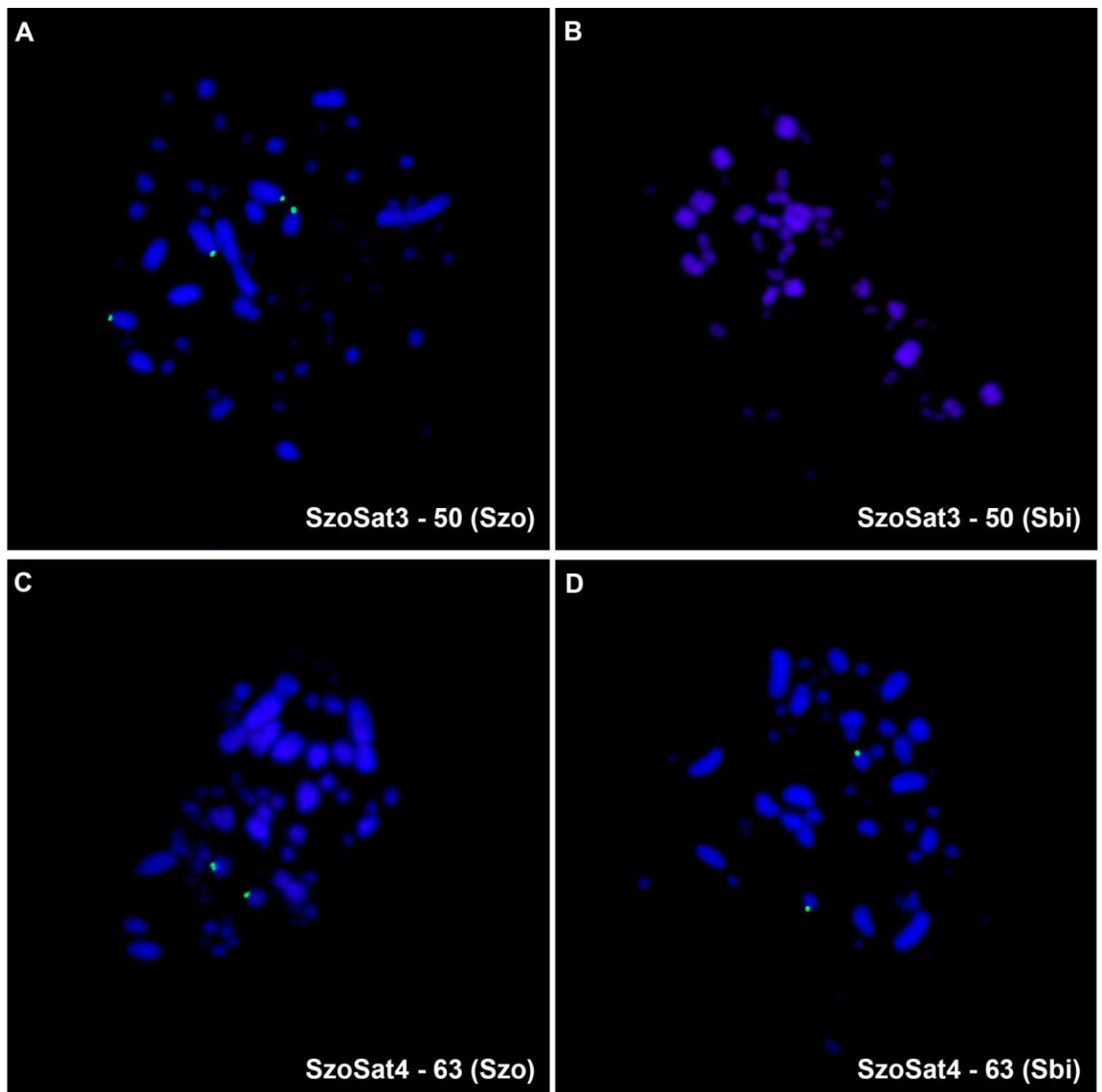


Figura 5: Análise por hibridização *in situ* fluorescente (FISH) das sondas de satDNA, SzoSat3 (A e B) e SzoSat4 (C e D) em *Streptoprocne zonaris* (A e C) e *Streptoprocne biscutata* (B e D).

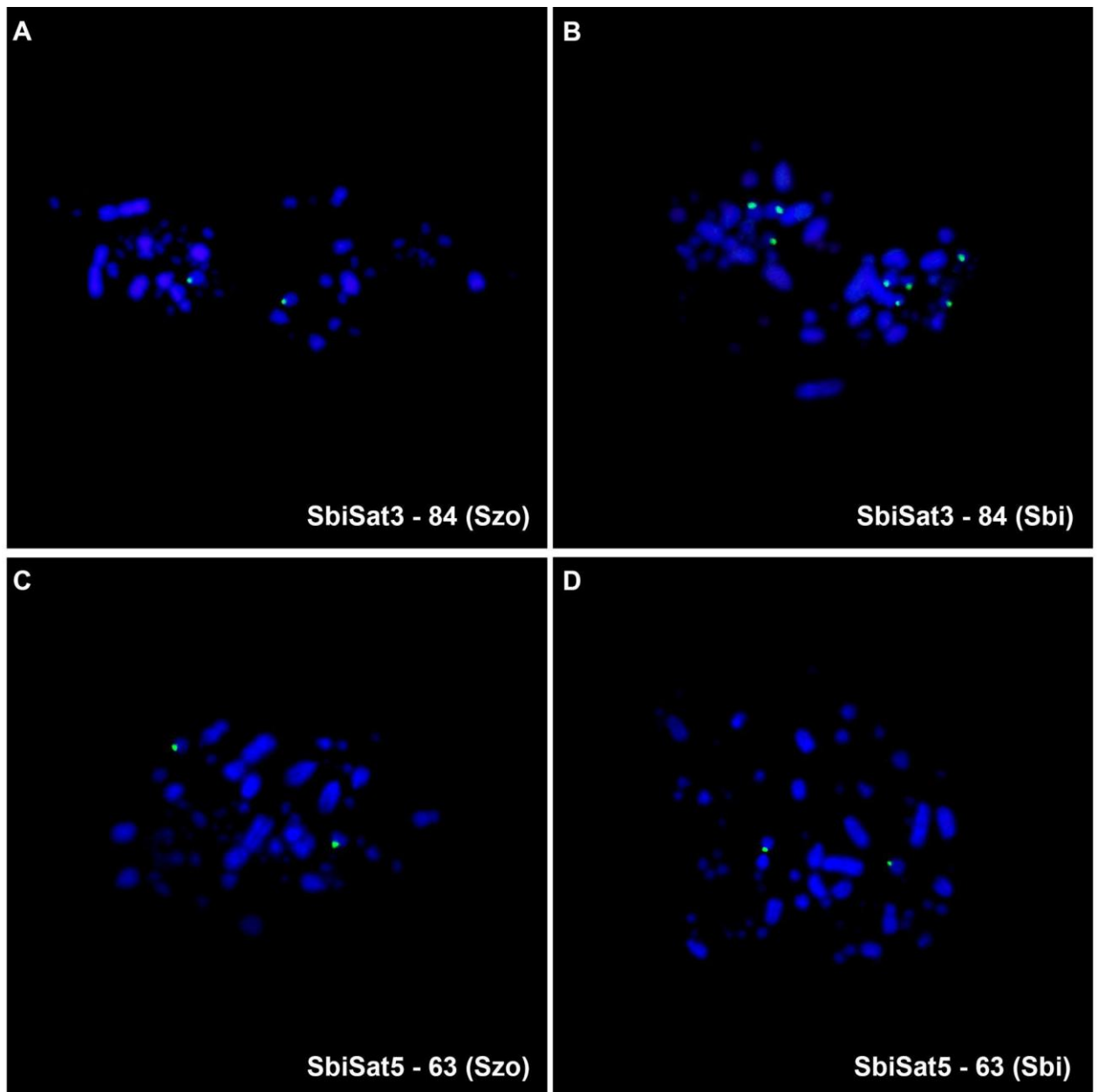


Figura 6: Análise por hibridização *in situ* fluorescente (FISH) das sondas de satDNA, SbiSat3 (A e B) e SbiSat5 (C e D) em *Streptoprocne zonaris* (A e C) e *Streptoprocne biscutata* (B e D).

Por fim, quatro famílias de satDNA (SzoSat1–28, SbiSat1–28, SzoSat6–42 e SbiSat6–62) não apresentaram sinais de hibridização, sugerindo que essas sequências estejam dispersas ao longo do genoma ou organizadas em agrupamentos de tamanho reduzido, abaixo do limite de detecção da técnica de FISH.

DISCUSSÃO

As duas espécies de *Streptoprocne* analisadas neste estudo apresentaram números diploides inferiores ao cariótipo ancestral das aves (PAK), estimado em $2n =$

80 cromossomos (Griffin et al., 2007). *S. zonaris* e *S. biscutata* exibiram $2n = 68$ e $2n = 72$ cromossomos, respectivamente sugerindo a ocorrência de rearranjos cromossômicos associados à redução do número diploide, um padrão frequentemente relacionado a eventos de fusão cromossômica em aves. Esse padrão contrasta com o observado em Trochilidae, grupo-irmão dentro de Apodiformes, no qual os números diploides permanecem próximos ao ancestral, geralmente variando entre 78 e 82 cromossomos (Degrandi et al. 2020b). Considerando que andorinhões (Apodidae) e beija-flores (Trochilidae) compartilham um ancestral comum relativamente recente, estimado em cerca de 42 milhões de anos (McGuire et al. 2014), é plausível supor que diferenças nos números cromossômicos atuais refletem trajetórias evolutivas distintas após a divergência dessas linhagens.

O cromossomo W em *S. zonaris* e *S. biscutata* apresenta um padrão predominantemente heterocromático, consistente com o acúmulo de DNAs repetitivos descrito para cromossomos sexuais femininos em aves (Nishida-Umehara et al. 2007). Esse padrão sugere que processos de heterocromatinização associados à expansão de sequências repetitivas também atuam nessas espécies. No entanto, embora não tenham sido observadas marcações de DNAs satélites nos cromossomos sexuais, o cromossomo W é amplamente reconhecido como uma região de acúmulo de sequências repetitivas, o que indica que a ausência de sinal pode estar relacionada à composição específica do repertório repetitivo dessas espécies ou a limitações na detecção das famílias de satDNA analisadas. Adicionalmente, diferenças observadas, como a variação no tamanho do braço curto do cromossomo W entre *S. zonaris* e *S. biscutata* (Figura 2A e 2B) indicam que esse cromossomo pode estar sujeito a mudanças estruturais rápidas, mesmo entre linhagens filogeneticamente próximas.

A análise telomérica revelou dois padrões centrais em *Streptoprocne*: a amplificação telomérica em autossomos de *S. zonaris* e a forte marcação telomérica no cromossomo W em ambas as espécies. De modo geral, a localização terminal das sequências teloméricas segue o padrão conservado descrito para aves, caracterizado pelo motivo canônico (TTAGGG) $_n$ (Nanda et al. 2002). No entanto, em *S. zonaris*, a amplificação telomérica observada em autossomos específicos, associada à presença do satDNA SzoSat3, que contém variantes desse motivo e foi mapeado nos cromossomos 2 e 5, sugere que a expansão dessa família pode estar contribuindo para esse padrão. A ausência dessa família em *S. biscutata* reforça essa associação, indicando que a amplificação telomérica autossômica em *S. zonaris* pode estar

relacionada ao acúmulo de satDNA com similaridade ao motivo telomérico. Esse resultado é consistente com a ideia de que regiões teloméricas e subteloméricas podem atuar como *hotspots* para a amplificação de sequências repetitivas em aves (Delany et al. 2000). Em contraste, embora uma forte marcação telomérica tenha sido observada no cromossomo W em ambas as espécies, não foi identificada nenhuma família específica de satDNA telomérico associada a esse cromossomo, sugerindo que esse padrão esteja mais relacionado à sua natureza predominantemente heterocromática e ao acúmulo de sequências repetitivas ainda não caracterizadas.

Os valores estimados de tamanho genômico para *S. zonaris* e *S. biscutata* (1,39 pg) situam-se próximos à média descrita para aves, que apresentam, de modo geral, genomas relativamente compactos quando comparados a outros vertebrados (Kapusta et al. 2017). Apesar dessa aparente homogeneidade, os resultados obtidos indicam que o conteúdo e a organização de satDNA podem variar consideravelmente entre linhagens próximas. Nesse sentido, embora ambas as espécies apresentem um número semelhante de famílias de satDNA, a abundância relativa dessas sequências diferiu substancialmente, correspondendo a aproximadamente 3,58% do genoma em *S. zonaris* e 1,42% em *S. biscutata*. Esse padrão sugere que mudanças na abundância, mais do que na diversidade de famílias, podem desempenhar um papel relevante na diferenciação genômica entre essas espécies. Resultados semelhantes têm sido descritos em outras aves, nas quais a variação no conteúdo de satDNA pode ser expressiva mesmo em genomas de tamanho semelhante, como observado em *Corvus splendens* e *Vanellus chilensis* (Peona et al. 2023; Kretschmer et al. 2024).

As análises comparativas indicaram que, embora *S. zonaris* e *S. biscutata* compartilhem um conjunto de famílias de satDNA, existem diferenças importantes nos padrões de divergência e organização dessas sequências. Nesse sentido, os perfis obtidos no Repeat Landscape sugerem trajetórias distintas de amplificação entre as espécies, com *S. zonaris* apresentando sinais mais evidentes de expansões recentes, enquanto *S. biscutata* exibe um padrão mais homogêneo de divergência, indicando eventos de amplificação mais antigos ou menos intensos. Embora diferenças na composição nucleotídica tenham sido observadas entre as espécies, essas variações devem ser interpretadas com cautela, uma vez que não foram avaliadas estatisticamente e não há dados comparativos disponíveis para outras espécies de Apodidae. Assim, os resultados apontam que a dinâmica temporal de amplificação dos satDNAs, mais do que diferenças na composição de bases, pode ser o principal

fator associado à diferenciação do satelitoma entre essas espécies (Pozzobon et al. 2025).

A hibridização dos satDNAs demonstrou que a maioria das famílias identificadas em *S. zonaris* e *S. biscutata* está localizada predominantemente em macrocromossomos, especialmente em regiões centroméricas de cromossomos telocêntricos. Esse padrão difere do observado em outras espécies de aves, nas quais sequências satélites são frequentemente descritas em microcromossomos ou associadas aos cromossomos sexuais, como em *Vanellus chilensis* (Kretschmer et al. 2024) e em representantes do gênero *Turdus*, onde a distribuição dos satDNAs inclui microcromossomos e diferentes compartimentos cromossômicos (Souza et. 2024). Essa variação na organização cromossômica dos satDNAs reforça que a distribuição dessas sequências em aves não segue um padrão único, podendo refletir trajetórias evolutivas específicas de cada linhagem. Além disso, estudos em *Turdus* demonstram que, mesmo em cromossomos sexuais, o acúmulo de DNAs repetitivos pode ser altamente variável, com cromossomos W apresentando desde padrões heterocromáticos típicos até configurações com baixo acúmulo de sequências repetitivas. Nesse contexto, a predominância de satDNAs em regiões centroméricas de macrocromossomos em *Streptoprocne* sugere que processos de amplificação e fixação dessas sequências podem ter ocorrido de forma diferencial ao longo da evolução do grupo, contribuindo para a organização particular do seu genoma.

CONCLUSÃO

Este estudo fornece uma caracterização citogenética e citogenômica integrada de duas espécies de *Streptoprocne*, contribuindo para o entendimento da evolução cromossômica em Apodidae, um grupo ainda pouco explorado sob essa abordagem. Nossos resultados demonstram que, apesar da proximidade filogenética e da similaridade no tamanho genômico, *S. zonaris* e *S. biscutata* apresentam trajetórias evolutivas distintas, evidenciadas por diferenças no número diploide, na morfologia cromossômica e na organização do DNA repetitivo. A redução do número diploide em relação ao cariótipo ancestral das aves sugere a ocorrência de rearranjos cromossômicos ao longo da evolução do grupo, apontando que Apodidae segue uma dinâmica cariotípica distinta daquela observada em linhagens aparentadas, como Trochilidae. Além disso, as diferenças interespecíficas na abundância, divergência e distribuição cromossômica dos DNAs satélites indicam que a evolução do satelitoma

desempenha um papel importante na diferenciação genômica entre espécies próximas. A identificação de um satDNA associado ao motivo telomérico em *S. zonaris*, juntamente com o padrão de amplificação telomérica observado, sugere que sequências repetitivas podem estar diretamente envolvidas na reorganização cromossômica e na dinâmica estrutural do genoma nessas espécies. Em conjunto, esses achados fornecem evidências de que a evolução cariotípica em Apodidae está associada a uma dinâmica diferenciada do DNA repetitivo, ampliando a compreensão dos mecanismos que moldam a organização genômica em aves.

AGRADECIMENTOS

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES), e do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Bian Q., Li X. Z. (1989). Studies on The Karyotypes of Birds. The 20 species of Climber birds.(Aves). *Zoological Research*, 10(4), 309-317.
- Biancalana, G.N. (2014). Breeding biology of the White-collared Swift (*Streptoprocne zonaris*) in southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Ornitologia*, 22, 123–131.
- Bolger, A.M., Lohse, M., Usadel, B. (2014). Trimmomatic: A flexible trimmer for Illumina sequence data. *Bioinformatics*, 30(15), 2114–2120. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu170>
- Card, D. C., Jennings, W. B., Edwards, S. V. (2023). Genome evolution and the future of phylogenomics of non-avian reptiles. *Animals*, 13(3), 471. <https://doi.org/10.3390/ani13030471>
- Daniels, L. M., Delany, M. E. (2003). Molecular and cytogenetic organization of the 5S ribosomal DNA array in chicken (*Gallus gallus*). *Chromosome Research*, 11(4), 305-317. <https://doi.org/10.1023/A:1024008522122>
- Degrandi, T.M., Barcellos, S.A., Costa, A.L., Garnero, A.D.V., Hass, I., Gunski, R.J. (2020a). Introducing the Bird Chromosome Database: An overview of cytogenetic studies in birds. *Cytogenetic and Genome Research*, 160, 151–163. <https://doi.org/10.1159/000506469>
- Degrandi, T.M., Furo, I.O., Oliveira, E.H.C., Costa, A.L., Ferguson-Smith, M.A., O'Brien, P.C.M., Pereira, J.C., Garnero, A.D.V., Gunski, R.J., Artoni, R.F. (2020b). Comparative chromosome painting in hummingbirds (Trochilidae). *Genetics and Molecular Biology*, 43(4), e20200162. <https://doi.org/10.1590/1678-4685-GMB-2020-0162>

- Delany, M. E., Krupkin, A. B., Miller, M. M. (2000). Organization of telomere sequences in birds: evidence for arrays of extreme length and for in vivo shortening. *Cytogenetics and Cell Genetics*, 90(1-2), 139-145.
- Dierckxsens, N., Mardulyn, P., Smits, G. (2017). NOVOPlasty: De novo assembly of organelle genomes from whole genome data. *Nucleic Acids Research*, 45(4), e18. <https://doi.org/10.1093/nar/gkw955>
- Eden, F. C., Hendrick, J. P., Gottlieb, S. S. (1978). Homology of single copy and repeated sequences in chicken, duck, Japanese quail, and ostrich DNA. *Biochemistry*, 17(24), 5113-5121. <https://doi.org/10.1021/bi00617a007>
- Ferree, P.M., Barbash, D.A. (2009). Species-specific heterochromatin prevents mitotic chromosome segregation to cause hybrid lethality in *Drosophila*. *PLoS Biology*, 7, e1000234. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000234>
- Fry, K., Salser, W. (1977). Nucleotide sequences of HS- α satellite DNA from kangaroo rat *Dipodomys ordii* and characterization of similar sequences in other rodents. *Cell*, 12, 1069–1084. [https://doi.org/10.1016/0092-8674\(77\)90179-9](https://doi.org/10.1016/0092-8674(77)90179-9)
- Gill, F., Donsker, D., Rasmussen, P. (2024). *IOC World Bird List* (Version 14.2). <https://www.worldbirdnames.org/>
- Gregory, T. R., Andrews, C. B., McGuire, J. A., Witt, C. C. (2009). The smallest avian genomes are found in hummingbirds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1674), 3753-3757. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1004>
- Griffin, D.K., Robertson, L.B., Tempest, H.G., Skinner, B.M. (2007). The evolution of the avian genome as revealed by comparative molecular cytogenetics. *Cytogenetic and Genome Research*, 117(1–4), 64–77. <https://doi.org/10.1159/000103166>
- Griffin, D. K., Kretschmer, R., Larkin, D. M., Srikulnath, K., Singchat, W., Narushin, V. G., Romanov, M. N. (2025). Avian cytogenomics: Small chromosomes, long evolutionary history. *Genes*, 16(9), 1001. <https://doi.org/10.3390/genes16091001>
- Guerra, M. (2002). *Introdução à citogenética geral*. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan.
- Ijdo, J.W., Baldini, A., Ward, D.C., Reeders, S.T., Wells, R.A. (1991). Origin of human chromosome 2: An ancestral telomere–telomere fusion. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 88(20), 9051–9055. <https://doi.org/10.1073/pnas.88.20.9051>
- Jagannathan, M., Yamashita, Y.M. (2021). Defective satellite DNA clustering into chromocenters underlies hybrid incompatibility in *Drosophila*. *Molecular Biology and Evolution*, 38, 4977–4986. <https://doi.org/10.1093/molbev/msab223>
- Kapusta, A., Suh, A. (2017). Evolution of bird genomes—A transposon’s-eye view. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1389, 164–185. <https://doi.org/10.1111/nyas.13295>

Kapusta, A., Suh, A., Feschotte, C. (2017). Dynamics of genome size evolution in birds and mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114, E1460–E1469. <https://doi.org/10.1073/pnas.1616702114>

Kearse, M., Moir, R., Wilson, A., Stones-Havas, S., Cheung, M., Sturrock, S., Drummond, A. (2012). Geneious Basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics*, 28(12), 1647–1649. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts199>.

Kirwan, G.M. (2007). Separation of *Streptoprocne* swifts in the Atlantic Forest region. *Bulletin of the British Ornithologists' Club*, 127, 17–28.

Kretschmer, R., Toma, G.A., Deon, G.A., dos Santos, N., dos Santos, R.Z., Utsunomia, R., Porto-Foresti, F., Gunski, R.J., Garnero, A.D.V., Liehr, T., et al. (2024). Satellitome analysis in the southern lapwing (*Vanellus chilensis*) genome: Implications for satDNA evolution in charadriiform birds. *Genes*, 15, 258. <https://doi.org/10.3390/genes15020258>

Lisachov, A., Rumyantsev, A., Prokopov, D., Ferguson-Smith, M., Trifonov, V. (2023). Conservation of major satellite DNAs in snake heterochromatin. *Animals*, 13, 334. <https://doi.org/10.3390/ani13030334>

Malinovskaya, L., Shnaider, E., Borodin, P. (2018). Karyotypes and recombination patterns of the Common Swift (*Apus apus* Linnaeus, 1758) and Eurasian Hobby (*Falco subbuteo* Linnaeus, 1758). *Avian Research*, 9, 4. <https://doi.org/10.1186/s40657-018-0096-5>

Marín, M.A. (2016). Breeding biology and natural history notes for White-collared Swift *Streptoprocne zonaris* in Costa Rica. *Ornitología Neotropical*, 27, 257–268.

Nanda, I., Schrama, D., Feichtinger, W., Haaf, T., Scharf, M., Schmid, M. (2002). Distribution of telomeric (TTAGGG) n sequences in avian chromosomes. *Chromosoma*, 111(4), 215–227. <https://doi.org/10.1007/s00412-002-0206-4>

National Center for Biotechnology Information (NCBI). (2025). *Cypseloides niger* mitochondrion, complete genome (MT456692.1). GenBank. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore/MT456692.1>

Nishida-Umehara, C., Tsuda, Y., Ishijima, J., Ando, J., Fujiwara, A., Matsuda, Y., Griffin, D.K. (2007). The molecular basis of chromosome orthologies and sex chromosomal differentiation in palaeognathous birds. *Chromosome Research*, 15(6), 721–734. <https://doi.org/10.1007/s10577-007-1154-8>

Novák, P., Neumann, P., Pech, J., Steinhaisl, J., Macas, J. (2013). RepeatExplorer: A Galaxy-based web server for genome-wide characterization of eukaryotic repetitive elements from next-generation sequence reads. *Bioinformatics*, 29(6), 792–793. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btt054>

Novák, P., Ávila Robledillo, L., Koblížková, A., Vrbová, I., Neumann, P., Macas, J. (2017). TAREAN: a computational tool for identification and characterization of satellite

DNA from unassembled short reads. *Nucleic acids research*, 45(12), e111-e111. <https://doi.org/10.1093/nar/gkx257>

O'Connor, R. E., Kretschmer, R., Romanov, M. N., Griffin, D. K. (2024). A bird's-eye view of chromosomal evolution in the Class Aves. *Cells*, 13(4), 310. <https://doi.org/10.3390/cells13040310>

Peona, V., Kutschera, V.E., Blom, M.P.K., Irestedt, M., Suh, A. (2023). Satellite DNA evolution in Corvoidea inferred from short and long reads. *Molecular Ecology*, 32, 1288–1305. <https://doi.org/10.1111/mec.16845>

Pichorim, M., Roper, J.J., de A. M. Emygdio Filho, L. (2009). Experimental study of nest-site selection in the biscutate swift (*Streptoprocne biscutata*, Aves: Apodidae) in southern Brazil. *Biotropica*, 41(1), 81–84. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2008.00447.x>

Pichorim, M. (2011). The influence of clutch and brood sizes on nesting success of the biscutate swift *Streptoprocne biscutata* (Aves: Apodidae). *Zoologia*, 28(2), 186–192. <https://doi.org/10.1590/S1984-46702011000200005>

Primmer C.R, T Raudsepp, B. P Chowdhary, A. P Møller, H Ellegren (1997) Low frequency of microsatellites in the avian genome. *Genome Research* 7:471–482. <https://doi.org/10.1101/gr.7.5.471>

Pozzobon, LC.; Vidal, J.A.D.; Bitencour, F.L.; Garnero, A.D.V.; Gunski, R.J.; Silva Filho, H.G.d.; Porto-Foresti, F.; Utsunomia, R.; Cioffi, M.d.B.; de Freitas, T.R.O.; et al. (2025). Contrasting Satellitomes in New World and African Trogons (Aves, Trogoniformes). *Genes*, 16, 1301. <https://doi.org/10.3390/genes16111301>

Ruiz-Ruano, F.J., López-León, M.D., Cabrero, J., Camacho, J.P.M. (2016). High-throughput analysis of the satellitome illuminates satellite DNA evolution. *Scientific Reports*, 6, 28333. <https://doi.org/10.1038/srep28333>

Sasaki, M., Ikechi, T., Makino, S. (1968). A feather pulp culture technique for avian chromosomes, with notes on the chromosomes of the peafowl and the ostrich. *Experientia*, 24(12), 1292–1293. <https://doi.org/10.1007/BF02146692>

Souza, G.M., Vidal, J.A.D., Utsunomia, R., Deon, G.A., de Oliveira, E.H.C., França, R.T., Porto-Foresti, F., Liehr, T., de Souza, F.H.S., Kretschmer, R., et al. (2025). Cytogenomic analysis in seriemas (Cariamidae): Insights into an atypical avian karyotype. *Journal of Heredity*, 116, 441–452. <https://doi.org/10.1093/jhered/esaf029>

Stimpson, C. (2013). A 48,000 year record of swiftlets (Aves: Apodidae) in north-western Borneo: Morphometric identifications and palaeoenvironmental implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 374, 132–143. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2013.01.023>

Sumner, A.T. (1972). A simple technique for demonstrating centromeric heterochromatin. *Experimental Cell Research*, 75(1), 304–306. [https://doi.org/10.1016/0014-4827\(72\)90558-7](https://doi.org/10.1016/0014-4827(72)90558-7)

Yadav, J.S., Arora, R.B., Yadav, A.S. (1995). Karyotypes of two species of Indian birds and localization of nucleolus organizer regions. *Cytobios*, 82, 159–169.

Zhang G, Li C, Li Q, Li B, Larkin DM, Lee C, Storz JF, Antunes A, Greenwold MJ, Meredith RW, et al. (2014) Comparative genomics reveals insights into avian genome evolution and adaptation. *Science* 346:1311–1320.
<https://doi.org/10.1126/science.1251385>

4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

O presente estudo teve como objetivo integrar abordagens citogenéticas e genômicas para compreender a organização cromossômica e a dinâmica do DNA repetitivo em duas espécies filogeneticamente próximas da família Apodidae, *Streptoprocne zonaris* e *Streptoprocne biscutata*. A partir dessa abordagem integrada, foi possível caracterizar diferenças cariotípicas e genômicas entre as espécies, contribuindo para o entendimento dos processos envolvidos na evolução cromossômica desse grupo de aves. Os resultados evidenciaram que, apesar da semelhança no tamanho genômico, *S. zonaris* e *S. biscutata* diferem quanto ao número diploide, à morfologia cromossômica e à organização do DNA repetitivo. Ambas as espécies apresentam números diploides reduzidos em relação ao cariótipo ancestral proposto para as aves, indicando a ocorrência de rearranjos cromossômicos ao longo de sua história evolutiva. Além disso, a análise do satelitoma revelou um número reduzido de famílias de DNA satélite, com diferenças marcantes na abundância relativa, nos padrões de divergência e na distribuição cromossômica dessas sequências entre as espécies. A presença de famílias de satDNA compartilhadas, associada a variações interespecíficas na amplificação e organização dessas sequências, sustenta a hipótese da biblioteca e indica trajetórias evolutivas independentes após a divergência das espécies. O mapeamento cromossômico mostrou a predominância de DNAs satélites em regiões centroméricas de macrocromossomos, além de revelar um satDNA relacionado ao motivo telomérico em *S. zonaris*, o que fornece subsídios para a compreensão da amplificação telomérica observada nessa espécie. Esses resultados reforçam o papel do DNA repetitivo na reorganização cromossômica e na diversificação cariotípica em Apodidae.

REFERÊNCIAS

- BARCELLOS, S. A.; KRETSCHMER, R.; DE SOUZA, M. S.; COSTA, A. L.; DEGRANDI, T. M.; DOS SANTOS, M. S.; GARNERO, A. D. Karyotype evolution and distinct evolutionary history of the W chromosomes in swallows (Aves, Passeriformes). **Cytogenetic and Genome Research**, v. 158(2), p. 98-105, 2019.
- BIAN, X.; LI, Q. Studies on the karyotypes of birds v. the 20 species of climber birds. (aves), v. 11, p. 1-4, 1989.
- BIANCALANA, G. N. Breeding biology of the White-collared Swift (*Streptoprocne zonaris*) in southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Ornitologia**, v. 22, p. 123-131, 2014.
- BOLGER, A. M.; LOHSE, M.; E USADEL, B. Trimmomatic: a flexible trimmer for Illumina sequence data. **Bioinformatics**, v. 30, n. 15, p. 2114-2120, 2014.
- BURT, D. W. Origin and evolution of avian microchromosomes. **Cytogenetic and genome research**, v. 96(1-4), p. 97-112, 2002.
- COEN, E.; STRACHAN, T.; DOVER, G. Dynamics of concerted evolution of ribosomal DNA and histone gene families in the melanogaster species subgroup of *Drosophila*. **Journal of Molecular Biology**, v. 158(1), p. 17-35, 1982.
- DEGRANDI, T. M.; BARCELLOS, S. A.; COSTA, A. L.; GARNERO, A. D. V.; HASS, I.; GUNSKI, R. J. Introducing the Bird Chromosome Database: An Overview of Cytogenetic Studies in Birds. **Cytogenetic and Genome Research**, v. 160, p. 151-163, 2020a.
- DEGRANDI, T. M.; FURO, I. O.; OLIVEIRA, E. H. C.; COSTA, A. L.; FERGUSON-SMITH, M. A.; O'BRIEN, P. C. M.; PEREIRA, J. C.; GARNERO, A. D. V.; GUNSKI, R. J.; E ARTONI, R. F. Comparative chromosome painting in hummingbirds (Trochilidae). **Genetics and molecular biology**, v. 43(4). 2020b.
- DE OLIVEIRA, T. D.; KRETSCHMER, R.; BERTOCCHI, N. A.; DEGRANDI, T. M.; DE OLIVEIRA, E. H. C.; CIOFFI, M. D. B., GUNSKI, R. J. Genomic organization of repetitive DNA in woodpeckers (Aves, Piciformes): implications for karyotype and ZW sex chromosome differentiation. **PLoS One**, 12(1), e0169987, 2017.
- DE OLIVEIRA, A.M.; SOUZA, G.M.; TOMA, G.A.; DOS SANTOS, N.; DOS SANTOS, R.Z.; GOES, C.A.G.; DEON, G.A.; SETTI, P.G.; PORTO-FORESTI, F.; UTSUNOMIA, R. Satellite DNAs, heterochromatin, and sex chromosomes of the *wattled jacana* (Charadriiformes; Jacanidae): A species with highly rearranged karyotype. **Genome**, v. 67, p. 109–118, 2024.
- DIERCKXSENS, N.; MARDULYN, P.; SMITS, G. NOVOPlasty: de novo assembly of organelle genomes from whole genome data. **Nucleic Acids Research**, v. 45, n. 4, e18, 2017.

DOS SANTOS, M. D. S.; KRETSCHMER, R.; SILVA, F. A. O.; LEDESMA, M. A.; O'BRIEN, P. C.; FERGUSON-SMITH, M. A.; GUNSKI, R. J. Intrachromosomal rearrangements in two representatives of the genus *Saltator* (Thraupidae, Passeriformes) and the occurrence of heteromorphic Z chromosomes. **Genetica**, v. 143(5), p. 535-543, 2015.

ELLEGREN, H. Evolutionary stasis: the stable chromosomes of birds. **Trends in ecology & evolution**, v. 25(5), p. 283–291. 2010.

FEDUCCIA, A. 'Big bang' for tertiary birds? **Trends in Ecology & Evolution**, v. 18(4), p. 172-176, 2003.

GARRIDO-RAMOS, M. A. Satellite DNA: an evolving topic. **Genes**, v. 8(9), p. 230, 2017.

GILL, F.; DONSKER, E. D.; RASMUSSEN, P. *IOC World Bird List* (v. 14.2). 2024. Disponível em: <https://www.worldbirdnames.org/>. Acesso em: 23 ago. 2024.

GRIFFIN, D. K.; ROBERTSON, L. B.; TEMPEST, H. G.; E SKINNER, B. M. The evolution of the avian genome as revealed by comparative molecular cytogenetics. **Cytogenetic and genome research**, v. 117, p. 64–77, 2007.

GRIFFIN, D. K.; KRETSCHMER, R.; LARKIN, D. M.; SRIKULNATH, K.; SINGCHAT, W.; NARUSHIN, V. G.; ROMANOV, M. N. Avian cytogenomics: small chromosomes, long evolutionary history. **Genes**, v. 16(9), p. 1001, 2025.

GUERRA, M. **Introdução à citogenética geral**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2002.

IJDO, J. W.; BALDINI, A.; WARD, D. C.; REEDERS, S. T.; E WELLS, R. A. Origin of human chromosome 2: an ancestral telomere-telomere fusion. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 88, n.20, p. 9051–9055, 1991.

JARVIS, E. D.; MIRARAB, S.; ABERER, A. J.; LI, B.; HOUE, P.; LI, C.; HO, S. Y.; FAIRCLOTH, B. C.; NABHOLZ, B.; HOWARD, J. T.; SUH, A.; WEBER, C. C.; DA FONSECA, R. R.; LI, J.; ZHANG, F.; LI, H.; ZHOU, L.; NARULA, N.; LIU, L.; GANAPATHY, G.; ZHANG, G. Whole-genome analyses resolve early branches in the tree of life of modern birds. **Science**, v. 346(6215), p. 1320–1331, 2014.

KEARSE, M.; MOIR, R.; WILSON, A.; STONES-HAVAS, S.; CHEUNG, M.; STURROCK, S.; DRUMMOND, A. Geneious Basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. **Bioinformatics**, v. 28(12), p. 1647-1649, 2012.

KIRWAN, G. M. Separation of *Streptoprocne swifts* in the Atlantic Forest region. **Bulletin of the British Ornithologists' Club**, v. 127, p. 17-28, 2007.

KRETSCHMER, R.; FERGUSON-SMITH, M. A.; DE OLIVEIRA, E. H. C. Karyotype Evolution in Birds: From Conventional Staining to Chromosome Painting. **Genes**, v. 9(4), p. 181, 2018.

KRETSCHMER, R.; TOMA, G. A.; DEON, G. A.; DOS SANTOS, N.; DOS SANTOS, R. Z.; UTSUNOMIA, R.; PORTO-FORESTI, F.; GUNSKI, R. J.; GARNERO, A. D. V.; LIEHR, T.; DE OLIVEIRA, E. H. C.; DE FREITAS, T. R. O.; CIOFFI, M. B. Satellitome Analysis in the Southern Lapwing (*Vanellus chilensis*) Genome: Implications for SatDNA Evolution in Charadriiform Birds. **Genes**, v. 15(2), p. 258, 2024.

KULAK, M.; KOMISSAROV, A.; FILLON, V.; TSUKANOVA, K.; SAIFITDINOVA, A.; GALKINA, S. Genome organization of major tandem repeats and their specificity for heterochromatin of macro- and microchromosomes in *Japanese quail*. **Genome**, v. 65, p. 391–403, 2022.

MALINOVSKAYA, L.; SHNAIDER, E.; BORODIN, P. Karyotypes and recombination patterns of the *Common Swift* (*Apus apus* Linnaeus, 1758) and *Eurasian Hobby* (*Falco subbuteo* Linnaeus, 1758). **Avian Res** v. 9, p. 4, 2018.

MARÍN, M. A. Breeding biology and natural history notes for White-collared Swift *Streptoprocne zonaris* in Costa Rica. **Bulletin of the British Ornithologists Club** v. 27, p. 257-268, 2016.

MAYR, G. Phylogeny of Early Tertiary Swifts and Hummingbirds (Aves: Apodiformes). **The Auk**, v. 120, p. 127-133, 2003.

MAYR, G. Phylogenetic relationships of the paraphyletic ‘caprimulgiform’ birds (nightjars and allies). **J Zool Syst Evol Res**, v. 27, p. 1-15, 2010.

MAYR, G. An early eocene fossil from the British London clay elucidates the evolutionary history of the enigmatic Archaeotrogonidae (aves, strisores). **Palaeontology**, 7, 4, 2049–2064, 2021.

MCGUIRE, J. A.; WITT, C. C.; REMSEN, J. V.; CORL, A.; RABOSKY, D. L.; ALTSHULER, D. L.; DUDLEY, R. Molecular phylogenetics and the diversification of hummingbirds. **Current Biology**, v. 24(8), p. 910-916, 2014.

NATIONAL CENTER FOR BIOTECHNOLOGY INFORMATION (NCBI). *Genome assembly*. 2025. Disponível em: https://www.ncbi.nlm.nih.gov/datasets/genome/GCF_023375975.1/Acesso em: 12 ago. 2025.

NATIONAL CENTER FOR BIOTECHNOLOGY INFORMATION (NCBI). *Cypseloides niger mitochondrion, complete genome*. 2025. Disponível em: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore/MT456692.1/>. Acesso em: 24 jul. 2025.

NISHIDA-UMEHARA, C.; TSUDA, Y.; ISHIJIMA, J.; ANDO, J.; FUJIWARA, A.; MATSUDA, Y.; GRIFFIN, D. K. The molecular basis of chromosome orthologies and sex chromosomal differentiation in palaeognathous birds. **Chromosome research**, v. 15(6), p. 721–734, 2007.

NOVÁK, P.; NEUMANN, P.; PECH, J.; STEINHAISL, J.; E MACAS, J. RepeatExplorer: a Galaxy-based web server for genome-wide characterization of eukaryotic repetitive elements from next-generation sequence reads. **Bioinformatics**, v. 29(6), p. 792–793, 2013.

NOVÁK, P.; ÁVILA ROBLEDILLO, L.; KOBLÍŽKOVÁ, A.; VRBOVÁ, I.; NEUMANN, P.; MACAS, J. TAREAN: a computational tool for identification and characterization of satellite DNA from unassembled short reads. **Nucleic acids research**, v. 45(12), p. 111-111, 2017.

OHNO, S. *Sex chromosomes and sex-linked genes*. New York: Springer, 2013.

PEONA, V.; KUTSCHERA, V. E.; BLOM, M. P. K.; IRESTEDT, M.; E SUH, A. Satellite DNA evolution in Corvoidea inferred from short and long reads. **Molecular ecology**, v. 32(6), p. 1288–1305, 2023.

PICHORIM, M.; ROPER, J. J.; FILHO, EMYGDIO L. DE A. M. Experimental Study of Nest-Site Selection in the Biscutate Swift (*Streptoprocne biscutata*, Aves: Apodidae) in Southern Brazil. **Biotropica**, v. 41, n. 1, p. 81-84, 2009.

PICHHORIM, M. The influence of clutch and brood sizes on nesting success of the biscutate swift, *Streptoprocne biscutata* (Aves: Apodidae). **Zoologia**, v. 28, n. 2, p. 186–192, 2011.

POZZOBON, LC.; VIDAL, J.A.D.; BITENCOUR, F.L.; GARNERO, A.D.V.; GUNSKI, R.J.; SILVA FILHO, H.G.D.; PORTO-FORESTI, F.; UTSUNOMIA, R.; CIOFFI, M.D.B.; DE FREITAS, T.R.O. Contrasting Satellitomes in New World and African Trogons (Aves, Trogoniformes). **Genes**, v. 16, n. 1301, 2025.

PRIMMER C.R, T.; RAUDSEPP, B. P.; CHOWDHARY, A. P.; MØLLER, H ELLEGREN. Low frequency of microsatellites in the avian genome. **Genome Research** v. 7, p. 471–482, 1997.

RODIONOV, A. V. Micro vs. macro: A review of structure and functions of avian micro- and macrochromosomes. **Генетика**, v. 32(5), p. 597-608, 1996.

RUIZ-RUANO, F. J.; LÓPEZ-LEÓN, M. D.; CABRERO, J.; CAMACHO, J. P. M. High-throughput analysis of the satellitome illuminates satellite DNA evolution. **Scientific reports**, v. 6, n. 28333, 2016.

SASAKI, M.; IKECHI, T.; MAKINO, S. A feather pulp culture technique for avian chromosomes, with notes on the chromosomes of the peafowl and the ostrich. **Experientia**, v. 24, n.12, p. 1292–1293, 1968.

SOUZA, G. M.; KRETSCHMER, R.; TOMA, G. A.; DE OLIVEIRA, A. M.; DEON, G. A.; SETTI, P. G.; DE BELLO CIOFFI, M. Satellitome analysis on the pale-breasted thrush *Turdus leucomelas* (Passeriformes; Turdidae) uncovers the putative co-evolution of sex chromosomes and satellite DNAs. **Scientific Reports**, v. 14, n.1, 2024.

STIMPSON, C. A 48,000 year record of swiftlets (Aves: Apodidae) in North-western Borneo: Morphometric identifications and palaeoenvironmental implications. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 374, p. 132–143, 2013.

SUMNER A. T. A simple technique for demonstrating centromeric heterochromatin. **Experimental cell research**, v. 75(1), p. 304–306, 1972.

THAKUR, J.; PACKIARAJ, J.; HENIKOFF, S. Sequence, chromatin and evolution of satellite DNA. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 22(9), n. 4309, 2021.

YADAV J. S.; ARORA R. B.; YADAV A. S. Karyotypes of two species of Indian birds and localization of nucleolus organizer regions. **Cytobios**, v. 82, p.159-169, 1995.

YANG, H.; GOUBERT, C.; COTORAS, D. D.; DIMITROV, D.; GRAHAM, N. R.; CERCA, J.; GILLESPIE, R. G. Consistent accumulation of transposable elements in species of the Hawaiian Tetragnatha spiny-leg adaptive radiation across the archipelago chronosequence. **Evolutionary Journal of the Linnean Society**, v. 3, n.1, 2024.

ZHANG, G.; LI, C.; LI, Q.; LI, B.; LARKIN, D. M.; LEE, C.; STORZ, J. F.; ANTUNES, A.; GREENWOLD, M. J.; MEREDITH, R. W. Comparative genomics reveals insights into avian genome evolution and adaptation. **Science** v. 346, p. 1311–1320, 2014.