

Citogenética de peces: conocimientos actuales y perspectivas futuras

Fish cytogenetics: current knowledge and future perspectives

Mauro Nirchio Tursellino¹, Italo Goti², Juan Antonio Gómez H.³

¹Universidad Técnica de Machala, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Departamento de Acuicultura, Ecuador;
<https://orcid.org/0000-0001-7171-2433>; manirchio@utmachala.edu.ec

²Universidad de Panamá, Centro Regional Universitario de Azuero, Facultad de Ciencias Naturales, Exactas y Tecnología, Panamá; italo.goti@up.ac.pa; <https://orcid.org/0000-0001-5702-5389>

³Universidad de Panamá, Facultad de Ciencias Naturales, Exactas y Tecnología, Panamá;
juanay05@hotmail.com; <https://orcid.org/0000-0002-8548-3018>

Fecha de recepción: 15-09-2024

Fecha de aceptación: 10-11-2024

DOI <https://doi.org/10.48204/j.vian.v8n2.a6568>

Resumen: El papel fundamental de los peces es mantener el equilibrio en el ecosistema, por su adaptabilidad. La diversidad genética y estructura cromosómica refleja la biología evolutiva a través de técnicas de cariotipado, bandeado cromosómico e hibridación fluorescente y permite conocer la biología de los peces. A través del análisis citogenético se definen especies similares morfológicamente similares. La variabilidad en la configuración de los cromosomas sexuales en peces presenta una alta plasticidad evolutiva y notable diversidad, característica de flexibilidad y variabilidad que permiten mejor adaptación ambiental. La presencia de cromosomas B, considerados parásitos genómicos, aumentan la variabilidad genética de una población al actuar como reservorio de material genético e inducen reorganizaciones cromosómicas, lo que los convierte en bioindicadores. La prueba de micronúcleos, utilizada en la toxicología acuática, para identificar fragmentos cromosómicos reflejan daños genéticos e inestabilidad cromosómica. Los cariotipos ancestrales, reflejo de la complejidad de la evolución cromosómica, destacan implicaciones evolutivas en los linajes de peces. El reto de las futuras investigaciones citogenéticas en peces parte del desarrollo de tecnologías en biología molecular u otras como la pintura cromosómica, análisis de polimorfismos de un solo núcleo y la secuenciación, herramientas que han servido para tener una visión de la organización del genómica, su evolución cromosómica y la diferenciación de especies. Se concluye que a través de la citogenética se facilita el entendimiento de la evolución cromosómica, la gestión en la acuicultura, la conservación de especies en peligro de extinción y como indicadores de la salud ambiental acuática.

Palabras clave: Cariotipo, micronúcleo, bioindicador, toxicidad genética, evolución cromosómica

Abstract: The fundamental role of fish is to maintain the balance in the ecosystem, due to their adaptability. Genetic diversity and chromosomal structure reflect evolutionary biology through karyotyping, chromosome banding, and fluorescent hybridization techniques and allow us to understand the biology of fish. Cytogenetic analysis defines morphologically similar species. The variability in the configuration of sex chromosomes in fish shows high evolutionary plasticity and notable diversity, a characteristic of flexibility and variability that allows better environmental adaptation. The presence of B chromosomes, considered genomic parasites, increases the genetic variability of a population by acting as a reservoir of genetic material and induces chromosomal rearrangements, which makes them bioindicators. The micronucleus test, used in aquatic toxicology, to identify chromosomal fragments reflects genetic damage and chromosomal instability. Ancestral karyotypes, a reflection of the complexity of chromosomal evolution, highlight evolutionary implications in fish lineages. The challenge of future cytogenetic research in fish is based on the development of molecular biology technologies or others such as chromosome painting, single-nucleus polymorphism

analysis, and sequencing, tools that have served to provide insight into the organization of genomics, its chromosomal evolution and species differentiation. It is concluded that through cytogenetics, the understanding of chromosomal evolution, management in aquaculture, conservation of endangered species, and indicators of aquatic environmental health is facilitated.

Keywords: Karyotype, micronucleus, bioindicator, genetic toxicity, chromosomal evolution

1. Introducción

Los peces son uno de los grupos de vertebrados más diversos y habitan en casi todos los medios acuáticos, desde los océanos más profundos hasta los lagos y arroyos poco profundos (Nelson et al., 2016; Zhu et al., 2021). Desempeñan un papel fundamental en el mantenimiento del equilibrio de los ecosistemas, la regulación de la cadena alimentaria y la salud de los ecosistemas (Levêque, 2017; Villéger et al., 2017). Además, los peces son una importante fuente de alimento para humanos y animales (Boyd et al., 2022; Lynch et al., 2016; Tacon y Metian, 2013) y se utilizan ampliamente en la investigación científica debido a su adaptabilidad y diversidad genética (Harris et al., 2014; Wittbrodt et al., 2002). Su adaptabilidad y sus variadas estrategias ecológicas son el resultado de más de 400 millones de años de evolución y han sobrevivido a cuatro de las cinco grandes extinciones masivas del Fanerozoico (Smithwick y Stubbs, 2018).

El estudio de la estructura cromosómica, la función y el comportamiento de los cromosomas de los peces, ofrece valiosa información sobre su biología evolutiva. Este campo ha evolucionado considerablemente en el último siglo, empezando con estudios descriptivos centrados en el recuento de cromosomas y la identificación de patrones generales de variación del cariotipo entre especies. A medida que avanzaron las técnicas científicas, sobre todo con el desarrollo de métodos como el cariotipado, el bandeo cromosómico y la hibridación fluorescente in situ (FISH), los investigadores adquirieron la capacidad de explorar reordenamientos cromosómicos, marcadores genéticos y variabilidad dentro de las especies y entre ellas. Estos avances han puesto al descubierto procesos cruciales como la evolución cromosómica, la variación genética y la diferenciación entre especies, lo que ha permitido comprender mejor la especiación y la evolución adaptativa (Pisano et al., 2007; Rossi, 2021). Gracias a estos enfoques moleculares, la

citogenética de peces sigue ampliando nuestros conocimientos sobre los mecanismos evolutivos y la diversidad genética que define a las especies de peces.

Más allá de los conocimientos evolutivos, los estudios citogenéticos de los peces desempeñan un papel esencial en aplicaciones prácticas como la acuicultura (Arai, 2001; Arai y Fujimoto, 2018), biología de la conservación (Molina et al., 2023; Ráb et al., 2007), y gestión de especies invasoras (Jácome et al., 2019). Las técnicas citogenéticas se aplican para mejorar los programas de cría, vigilar la salud genética y proteger la biodiversidad mediante la identificación de marcadores genéticos asociados a especies invasoras. Estas herramientas se han vuelto indispensables para mejorar la gestión de las especies y promover una gestión sostenible de los recursos acuáticos. A medida que sigan apareciendo nuevas tecnologías, la citogenética de peces hará avanzar aún más nuestra comprensión de la biología de los peces y contribuirá a la conservación y el uso sostenibles de los ecosistemas acuáticos.

2. Desarrollo

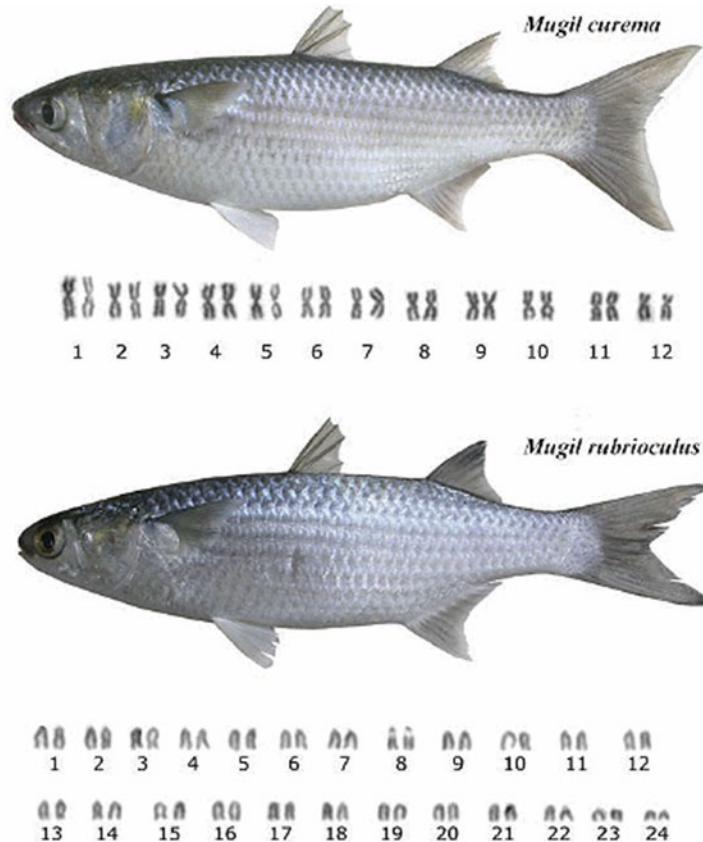
- **Citogenética en la taxonomía de peces**

La citogenética ha demostrado ser una herramienta clave en la taxonomía de peces, permitiendo una clasificación más precisa y una comprensión más profunda de las relaciones evolutivas entre especies. Tradicionalmente, la taxonomía de los peces se basaba principalmente en características morfológicas externas, como el color, las proporciones corporales y el número de espinas, entre otros. Sin embargo, estas características pueden ser insuficientes, especialmente en el caso de especies crípticas, que son morfológicamente similares, pero genéticamente distintas (Nirchio y Oliveira, 2014). El análisis citogenético, que incluye técnicas como el cariotipado, el bandeo cromosómico y la hibridación fluorescente in situ (FISH), ha revelado diferencias cromosómicas que no son evidentes en estudios morfológicos. Un ejemplo destacado es el género *Mugil*, donde varios estudios han identificado variaciones significativas en el número de cromosomas entre especies (Harrison et al., 2007; Nirchio et al., 2005, 2007, 2017, 2018). Estos avances han permitido

no solo la identificación de nuevas especies, sino también la reevaluación de las relaciones taxonómicas entre especies conocidas (Figura 1).

Figura 1

Comparación cariotípica entre Mugil curema (arriba) y Mugil rubrioculus (abajo), destacando las diferencias en la morfología cromosómica. Los cariotipos de ambas especies muestran 12 pares de cromosomas en Mugil curema y 22 pares en Mugil rubrioculus.



Fuente: Modificado de Nirchio y Oliveira (2014).

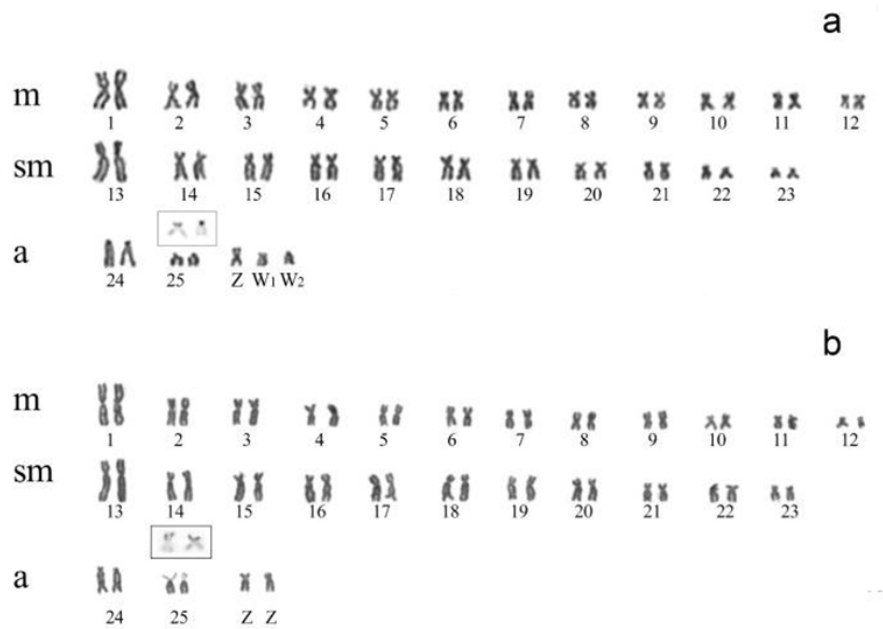
- **Cromosomas sexuales**

A diferencia de los mamíferos y las aves, que poseen cromosomas sexuales relativamente estables en todos sus linajes (sistemas XX/XY o ZZ/ZW), los peces muestran una extraordinaria variabilidad en sus sistemas de cromosomas sexuales. Mientras que algunas especies de peces poseen cromosomas sexuales identificables, en muchas otras los cromosomas sexuales son morfológicamente indistinguibles o están totalmente ausentes (Kottler y Schartl, 2018). La variedad de sistemas cromosómicos de determinación del sexo

observados en los peces, va desde la heterogamia masculina más común ($\text{♀XX}/\text{♂XY}$) y la heterogamia femenina ($\text{♂ZZ}/\text{♀ZW}$) hasta sistemas más complejos que implican la pérdida de cromosomas Y o W ($\text{♀XX}/\text{♂X0}$, $\text{♂ZZ}/\text{♀Z0}$) y configuraciones cromosómicas sexuales múltiples como $\text{♀XX}/\text{♂XY1Y2}$ o $\text{♀X1X1X2X2}/\text{♂X1X2Y}$ (Sember et al., 2021). Estudios recientes han revelado la presencia de un nuevo sistema cromosómico sexual en *Ancistrus clementinae*, una especie endémica de Ecuador. Esta especie presenta un sistema $\text{♂ZZ}/\text{♀ZW1W2}$ (Figura 2), siendo la primera vez que se identifica una configuración de este tipo en el género *Ancistrus* (Nirchio et al., 2023), subrayando la notable diversidad y plasticidad evolutiva de la diferenciación de los cromosomas sexuales en los peces, ya que este sistema de cromosomas sexuales múltiples probablemente se originó a partir de un sistema ZW estándar mediante reordenamientos cromosómicos y la acumulación de secuencias repetitivas de ADN, incluido el ADN ribosómico.

Figura 2

Cariotipo de Ancistrus clementinae, que ilustra el sistema de cromosomas sexuales $\text{♂ZZ}/\text{♀ZW1W2}$. (a) El cariotipo de la hembra muestra dos cromosomas W distintos (W1 y W2) además del cromosoma Z. (b) El cariotipo masculino muestra dos cromosomas Z. Los cromosomas se clasifican según su morfología en grupos metacéntricos (m), submetacéntricos (sm) y acrocéntricos (a).



Fuente: Adaptado de Nirchio et al. (2023).

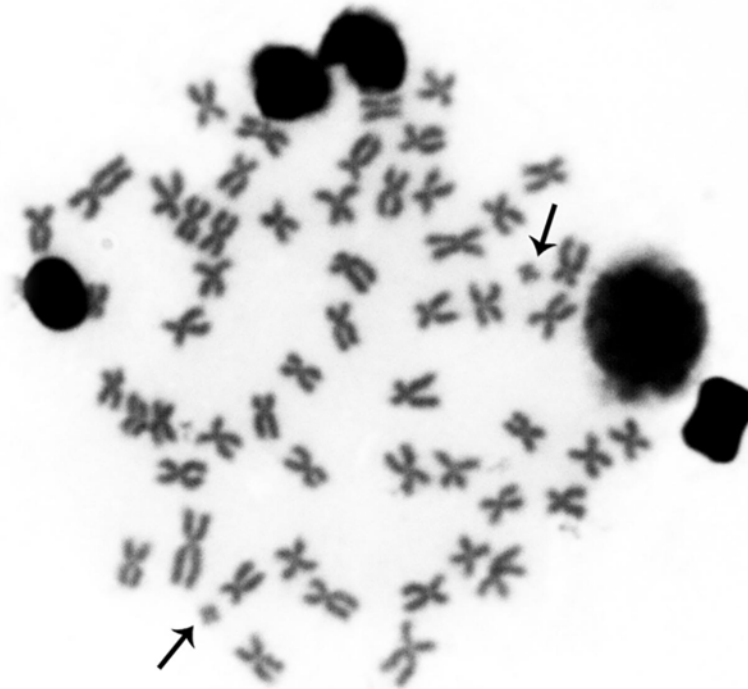
Estos sistemas múltiples surgen a menudo de fusiones o fisiones cromosómicas y se han descrito en 75 casos, el 80% de los cuales probablemente evolucionaron de forma independiente y diversa gama de sistemas de cromosomas sexuales plantea cuestiones fundamentales sobre cómo los peces determinan su sexo, un tema que no sólo es intrigante desde el punto de vista de la biología evolutiva, sino que también tiene implicaciones significativas para las prácticas acuícolas. La flexibilidad y variabilidad de estos sistemas de determinación del sexo permiten a los peces adaptarse a distintas condiciones ambientales, lo que es clave para su éxito evolutivo. La manipulación de la proporción de sexos es una práctica habitual en acuicultura, por lo que comprender estos mecanismos cromosómicos puede conducir a programas de cría y gestión genética de las poblaciones de peces más eficaces.

- **Cromosomas B: elementos cromosómicos anómalos en los peces**

Los cromosomas B o accesorios en peces representan uno de los temas más intrigantes de la citogenética, al ser elementos genéticos adicionales que desafían las normas de la genética mendeliana (Houben et al., 2014; Johnson Pokorná y Reifová, 2021). Estos cromosomas no son esenciales para la supervivencia ni forman parte del complemento genómico estándar (cariotipo A), y su presencia puede variar en número entre los individuos de una población (Camacho et al., 2000; Ruban et al., 2020). Los cromosomas B son generalmente más pequeños que los cromosomas A (Figura 3) y, aunque no contienen genes vitales, persisten en las poblaciones debido a su capacidad para replicarse y segregarse de manera independiente. Se han documentado en diversos organismos, incluyendo plantas y animales (Jones, 1995; Vujošević et al., 2018) y su aparición en peces ha permitido explorar su papel en la evolución, la adaptación y la variabilidad genética (Moreira-Filho et al., 2004; Noletto et al., 2012; Yoshida et al., 2011).

Figura 3

Metafase de Prochilodus mariae, que muestra la presencia de cromosomas B (indicados con flechas). Los cromosomas B son más pequeños que los cromosomas A estándar.



Aunque tradicionalmente se han considerado "parásitos genómicos", algunos estudios sugieren que los cromosomas B pueden tener funciones importantes en circunstancias específicas. Pueden aumentar la variabilidad genética dentro de una población, actuando como un reservorio de material genético que podría ser aprovechado en entornos cambiantes. También pueden inducir reorganizaciones cromosómicas, como translocaciones o fusiones, influyendo en la evolución del genoma y la especiación. Además, han demostrado afectar la expresión de genes en los cromosomas A, lo que podría influir en procesos biológicos como la reproducción, el crecimiento o la respuesta a factores ambientales. En algunos casos, su presencia ha sido asociada con cambios en la fertilidad y la viabilidad, aunque su impacto puede variar considerablemente entre especies.

Los cromosomas B se han observado en diversas especies de peces, tanto de agua dulce como marina, con ejemplos notables como *Astyanax scabripinnis* (Moreira-Filho et al., 2004; Vicari et al., 2011), *Prochilodus lineatus* (Artoni et al., 2006; Maistro et al., 2000;

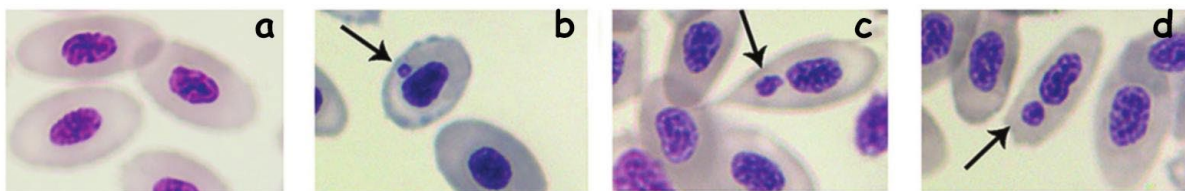
Stornioli et al., 2021) y *Prochilodus mariae* (*Oliveira et al., 2003*). La frecuencia de estos cromosomas varía significativamente entre poblaciones e incluso dentro de una misma especie, lo que subraya su naturaleza dinámica y enigmática (*Nascimento et al., 2020*; *Oliveira et al., 2003*; *Voltolin et al., 2010*).

- **Citogenética en toxicología acuática**

Los métodos citogenéticos tienen un valor incalculable en el campo de la toxicología acuática, especialmente cuando se trata de evaluar el impacto de los contaminantes sobre la salud genética de los organismos acuáticos. Una de las técnicas más utilizadas es la **prueba de micronúcleos**, que identifica pequeños cuerpos extranucleares (micronúcleos) formados a partir de fragmentos cromosómicos o cromosomas enteros que no se integran correctamente en nuevos núcleos durante la división celular (Figura XX). Aunque esta prueba se diseñó inicialmente para detectar daños cromosómicos en roedores (*Heddle et al., 1991*; *Schmid, 1975, 1976*), desde entonces se ha adaptado para su uso en muchos organismos, incluidos los peces, debido a su fiabilidad para detectar daños genéticos e inestabilidad cromosómica (*Salunke et al., 2024*; *Sommer et al., 2020*).

Figura 4

*Micronúcleos en eritrocitos de *Andinoacara rivulatus* expuestos a cloruro de mercurio ($HgCl_2$). (a) Células control sin micronúcleos. (b)-(d) Las flechas indican la presencia de micronúcleos de diferentes tamaños. La formación de micronúcleos es una señal de daño genotóxico provocado por la exposición al cloruro de mercurio, lo que refleja inestabilidad cromosómica en las células.*



Fuente: Modificado de *Nirchio et al. (2019)*.

Los peces son especialmente adecuados para este tipo de análisis. Su alta sensibilidad a los contaminantes ambientales los convierte en excelentes **bioindicadores**, que ayudan a

los científicos a controlar la salud de los ecosistemas acuáticos. La prueba de micronúcleos es una potente herramienta para evaluar la genotoxicidad en los peces, ya que permite detectar precozmente los daños relacionados con la contaminación a nivel genético. Esta capacidad de revelar daños cromosómicos sutiles antes de que se produzcan efectos visibles convierte a los peces en una parte esencial de los esfuerzos de vigilancia medioambiental (Mustafa et al., 2024; van Treeck et al., 2020).

La prueba se ha aplicado con éxito tanto a **especies marinas** como a **especies de agua dulce** para detectar el impacto genético de los contaminantes ambientales, ayudando a los investigadores a vigilar los efectos genéticos de la contaminación en ambos ecosistemas. Su capacidad para detectar signos tempranos de daños cromosómicos en los peces permite calibrar la salud ambiental y tomar medidas preventivas antes de que la contaminación cause daños irreversibles. A medida que los medios acuáticos se enfrentan a amenazas crecientes de las actividades humanas, el papel de pruebas como ésta se hace aún más crucial para salvaguardar la biodiversidad y promover prácticas sostenibles.

- **Cariotipo en peces marinos y dulceacuícolas**

La evolución cromosómica en peces marinos y de agua dulce refleja adaptaciones a sus respectivos entornos y presenta variaciones notables en su estructura cariotípica. Generalmente, los peces de agua dulce tienden a mostrar una mayor variabilidad cromosómica debido a las condiciones geográficas y ambientales que influyen en la dispersión y el aislamiento genético (Nirchio et al., 2014). Este fenómeno es evidente en los cíclidos (Kocher, 2004), en los que se han observado reordenamientos cromosómicos complejos que incluyen fusiones y fisiones cromosómicas, destacando la adaptación rápida de los cíclidos a distintos nichos ecológicos, particularmente en cuerpos de agua dulce como los lagos de África y América del Sur (Poletto et al., 2010).

En contraste, los peces marinos muestran patrones cromosómicos más conservadores, con una tendencia hacia un menor número de cromosomas y una menor variabilidad estructural (Motta-Neto et al., 2019; Paim et al., 2017). Esto puede explicarse por el mayor

potencial de dispersión de las especies marinas, lo que reduce el aislamiento geográfico y limita la divergencia genética entre las poblaciones. En muchos peces marinos, como los que pertenecen al orden Perciformes, el número diploide tiende a estar alrededor de 48 cromosomas, con una prevalencia de cromosomas acrocéntricos (Molina et al., 2024; Soares et al., 2013), aunque algunos grupos pueden tener cariotipos con mucha diversidad de cromosomas producto de inversiones pericéntricas y modificaciones que afectan a las regiones organizadoras del nucléolo (NOR) que ponen de relieve el papel de los reordenamientos cromosómicos en la diversificación evolutiva de los peces marinos (Coluccia et al., 2010; Gómez-Herrera et al., 2021; Nirchio, Gaviria, et al., 2019). Estos mecanismos permiten ajustes en la estructura cromosómica que pueden influir en la regulación génica, facilitando la adaptación a diferentes presiones ambientales y promoviendo la especiación.

- **El cariotipo ancestral en los peces: un debate**

La citogenética de peces no solo ha permitido avances en áreas prácticas como la acuicultura y la conservación, sino que también ha sido fundamental para comprender los complejos procesos evolutivos, como la evolución cromosómica. Uno de los debates más relevantes en este contexto es el del **cariotipo ancestral en peces Actinopterygios**, el cual sigue siendo una cuestión abierta en la comunidad científica. Originalmente, se propuso que los primeros vertebrados, incluidos los peces con aletas radiadas primitivas, poseían un complemento diploide de 48 cromosomas acrocéntricos. Esta hipótesis obtuvo apoyo a partir de la idea de que las duplicaciones completas del genoma (WGD, por sus siglas en inglés) contribuyeron a la complejidad genética observada en los vertebrados modernos, con una primera duplicación que ocurrió hace aproximadamente 500 millones de años y una segunda 100 millones de años después (Ohno et al., 1968; Van de Peer et al., 2010). Esta perspectiva ha sido ampliamente aceptada en la citogenética de peces, posicionando el cariotipo acrocéntrico de 48 cromosomas como un rasgo ancestral del que surgieron desviaciones a través de reorganizaciones cromosómicas.

Sin embargo, una hipótesis alternativa sugiere que el cariotipo ancestral podría haber incluido un número mayor de cromosomas, cercano a 60, como se observa en algunos grupos de peces basales como los Lepisosteiformes. Esta visión propone que la reducción a 48 cromosomas ocurrió de manera independiente en diferentes linajes de teleósteos mediante procesos como la fusión y la eliminación cromosómica (Brum y Galetti, 1997). Los estudios citogenéticos refuerzan esta idea, particularmente en peces marinos, donde los patrones cariotípicos tienden a ser más conservados en comparación con los cariotipos más variables que se encuentran en especies de agua dulce. Estas diferencias en la evolución cromosómica entre peces marinos y de agua dulce a menudo se atribuyen a factores ambientales, como la estabilidad del hábitat y el potencial de dispersión (Galetti et al., 2000; Nirchio et al., 2014).

Este debate en curso subraya la complejidad de la evolución cromosómica en los peces y destaca la necesidad de más investigaciones para comprender completamente el cariotipo ancestral y sus implicaciones evolutivas a lo largo de los diversos linajes de peces.

- **Orientaciones futuras en citogenética de peces**

El futuro de la citogenética de peces pasa por su integración con la genómica y la biología molecular. Técnicas como la pintura cromosómica, el análisis de polimorfismos de un solo nucleótido (SNP) y la secuenciación de nueva generación están ampliando el alcance de la investigación citogenética, ofreciendo una visión sin precedentes de la organización del genoma, la evolución cromosómica y la diferenciación de especies. La hibridación genómica comparativa (CGH) y los “microarrays” cromosómicos se están empleando para detectar reordenamientos cromosómicos, variaciones en el número de copias y duplicaciones génicas, arrojando luz sobre cómo estos cambios impulsan la especiación y la adaptación.

Otro avance prometedor es la aplicación de la citogenética a la biología evolutiva del desarrollo (evo-devo). Examinando las estructuras cromosómicas y la regulación génica, los investigadores pueden comprender mejor cómo los cambios genéticos contribuyen al desarrollo de fenotipos específicos e innovaciones evolutivas en los peces. Con los avances

en técnicas citogenéticas de alta resolución y tecnologías de edición del genoma como CRISPR, la citogenética de peces seguirá descubriendo nuevos aspectos de la diversidad genética, la adaptación y la conservación.

3. Conclusiones

La citogenética de peces ha pasado de ser un campo descriptivo que documentaba la variación del cariotipo a convertirse en una ciencia de vanguardia que integra la genómica y las técnicas moleculares. Ya sea para entender la evolución cromosómica, gestionar la acuicultura, conservar especies amenazadas o vigilar la salud ambiental, la citogenética de peces ofrece herramientas y conocimientos de valor incalculable. A medida que surjan nuevas tecnologías, este campo seguirá ampliando los límites de la investigación biológica, contribuyendo a la gestión sostenible y la conservación de los recursos acuáticos.

Referencias Bibliográficas

- Arai, K. (2001). Genetic improvement of aquaculture finfish species by chromosome manipulation techniques in Japan. *Aquaculture (Amsterdam, Netherlands)*, 197(1-4), 205–228. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(01\)00588-9](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(01)00588-9)
- Arai, K., y Fujimoto, T. (2018). Chromosome Manipulation Techniques and Applications to Aquaculture. In *Sex Control in Aquaculture* (pp. 137–162). John Wiley y Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/9781119127291.ch6>
- Artoni, R. F., Vicari, M. R., Endler, A. L., Cavallaro, Z. I., de Jesus, C. M., de Almeida, M. C., Moreira-Filho, O., y Bertollo, L. A. C. (2006). Banding pattern of A and B chromosomes of *Prochilodus lineatus* (Characiformes, Prochilodontidae), with comments on B chromosomes evolution. *Genética*, 127(1-3), 277–284. <https://doi.org/10.1007/s10709-005-4846-1>
- Boyd, C. E., McNevin, A. A., y Davis, R. P. (2022). The contribution of fisheries and aquaculture to the global protein supply. *Food Security*, 14(3), 805–827. <https://doi.org/10.1007/s12571-021-01246-9>
- Brum, M. J., y Galetti, P. M. (1997). Teleostei ground plan karyotype. *Journal of Computational Biology: A Journal of Computational Molecular Cell Biology*, 2, 91–102. <https://cir.nii.ac.jp/crid/1572543024466019200>
- Camacho, J. P., Sharbel, T. F., y Beukeboom, L. W. (2000). B-chromosome evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 355(1394), 163–178. <https://doi.org/10.1098/rstb.2000.0556>

- Coluccia, E., Deiana, A. M., Libertini, A., y Salvadori, S. (2010). Cytogenetic characterization of the moray eel *Gymnothorax tile* and chromosomal banding comparison in Muraenidae (Anguilliformes). *Marine Biology Research*, 6(1), 106–111. <https://doi.org/10.1080/17451000902932993>
- Galetti, P. M., Aguilar, C. T., y Molina, W. F. (2000). An overview of marine fish cytogenetics. In A. M. Solé-Cava, C. A. M. Russo, y J. P. Thorpe (Eds.), *Marine Genetics* (pp. 55–62). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-017-2184-4_6
- Gómez-Herrera, J. A., Nirchio, T. M., y Oliveira, C. (2021). Karyotype of *Sparisoma chrysopterum* (Bloch y Schneider 1801): insights into chromosomal evolution in Sparisomatinae (Perciformes: Scaridae). *Boletín Del Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente*, 60(2), 58–63. <https://iovo.com/revista/index.php/boletin57-1/article/view/217>
- Harris, M. P., Henke, K., Hawkins, M. B., y Witten, P. E. (2014). Fish is Fish: the use of experimental model species to reveal causes of skeletal diversity in evolution and disease. *Zeitschrift Fur Angewandte Ichthyologie Journal of Applied Ichthyology*, 30(4), 616–629. <https://doi.org/10.1111/jai.12533>
- Harrison, I. J., Nirchio, M., Oliveira, C., Ron, E., y Gaviria, J. (2007). A new species of mullet (Teleostei: Mugilidae) from Venezuela, with a discussion on the taxonomy of *Mugil gaimardianus*. *Journal of Fish Biology*, 71(sa), 76–97. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01520.x>
- Heddle, J. A., Cimino, M. C., Hayashi, M., Romagna, F., Shelby, M. D., Tucker, J. D., Vanparys, P., y MacGregor, J. T. (1991). Micronuclei as an index of cytogenetic damage: past, present, and future. *Environmental and Molecular Mutagenesis*, 18(4), 277–291. <https://doi.org/10.1002/em.2850180414>
- Houben, A., Banaei-Moghaddam, A. M., Klemme, S., y Timmis, J. N. (2014). Evolution and biology of supernumerary B chromosomes. *Cellular and Molecular Life Sciences: CMLS*, 71(3), 467–478. <https://doi.org/10.1007/s00018-013-1437-7>
- Jácome, J., Quezada Abad, C., Sánchez-Romero, O., Pérez, J. E., y Nirchio, M. (2019). Tilapia en Ecuador: paradoja entre la producción acuícola y la protección de la biodiversidad ecuatoriana. *Revista Peruana de Biología*, 26(4), 543–550. <https://doi.org/10.15381/rpb.v26i4.16343>
- Johnson Pokorná, M., y Reifová, R. (2021). Evolution of B chromosomes: From dispensable parasitic chromosomes to essential genomic players. *Frontiers in Genetics*, 12(727570). <https://doi.org/10.3389/fgene.2021.727570>
- Jones, R. N. (1995). B chromosomes in plants. *The New Phytologist*, 131(4), 411–434. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1995.tb03079.x>
- Kocher, T. D. (2004). Adaptive evolution and explosive speciation: the cichlid fish model. *Nature Reviews. Genetics*, 5(4), 288–298. <https://doi.org/10.1038/nrg1316>
- Kottler, V. A., y Schartl, M. (2018). The colorful sex chromosomes of teleost fish. *Genes*, 9(5). <https://doi.org/10.3390/genes9050233>
- Levêque, C. (2017). Role of fish in ecosystem functioning. In D. Paugy, C. Levêque, y O. Otero (Eds.), *The inland water fishes of Africa* (pp. 339–348). IRD Éditions, Éditions Mrac. <https://doi.org/10.4000/books.irdeditions.25130>

- Lynch, A. J., Cooke, S. J., Deines, A. M., Bower, S. D., Bunnell, D. B., Cowx, I. G., Nguyen, V. M., Nohner, J., Phouthavong, K., Riley, B., Rogers, M. W., Taylor, W. W., Woelmer, W., Youn, S.-J., y Beard, T. D., Jr. (2016). The social, economic, and environmental importance of inland fish and fisheries. *Environmental Review*, 24(2), 115–121. <https://doi.org/10.1139/er-2015-0064>
- Maistro, E. L., Oliveira, C., y Foresti, F. (2000). Cytogenetic analysis of A- and B-chromosomes of *Prochilodus lineatus* (Teleostei, Prochilodontidae) using different restriction enzyme banding and staining methods. *Genética*, 108(2), 119–125. <https://doi.org/10.1023/a:1004063031965>
- Molina, W. F., da Motta-Neto, C. C., y da Costa, G. W. W. F. (2023). Integrative Cytogenetics, A Conservation Approach in Atlantic Fish: Concepts, Estimates, and Uses. In P. M. Galetti (Ed.), *Conservation Genetics in the Neotropics* (pp. 167–199). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-031-34854-9_8
- Molina, W. F., Khensuwan, S., Rosa de Moraes, R. L., de Menezes Cavalcante Sassi, F., Werneck Félix da Costa, G. W., Miguel, D. Z., Supiwong, W., Jantararat, S., Phintong, K., Seetapan, K., Ditcharoen, S., Tanomtong, A., Liehr, T., y de Bello Cioffi, M. (2024). Karyotypic stasis and its implications for extensive hybridization events in corallivores species of butterflyfishes (Chaetodontidae). *Heliyon*, 10(6), e27435. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2024.e27435>
- Moreira-Filho, O., Galetti, P. M., Jr, y Bertollo, L. A. C. (2004). B chromosomes in the fish *Astyanax scabripinnis* (Characidae, Tetragonopterinae): an overview in natural populations. *Cytogenetic and Genome Research*, 106(2-4), 230–234. <https://doi.org/10.1159/000079292>
- Motta-Neto, C. C. da, Cioffi, M. de B., Costa, G. W. W. F. da, Amorim, K. D. J., Bertollo, L. A. C., Artoni, R. F., y Molina, W. F. (2019). Overview on karyotype stasis in Atlantic grunts (eupercaria, Haemulidae) and the evolutionary extensions for other marine fish groups. *Frontiers in Marine Science*, 6. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00628>
- Mustafa, S. A., Al-Rudainy, A. J., y Salman, N. M. (2024). Effect of environmental pollutants on fish health: An overview. *Egyptian Journal of Aquatic Research*, 50(2), 225–233. <https://doi.org/10.1016/j.ejar.2024.02.006>
- Nascimento, C. N. do, Troy, W. P., Alves, J. C. P., Carvalho, M. L., Oliveira, C., y Foresti, F. (2020). Molecular cytogenetic analyses reveal extensive chromosomal rearrangements and novel B chromosomes in *Moenkhausia* (Teleostei, Characidae). *Genetics and Molecular Biology*, 43(4), e20200027. <https://doi.org/10.1590/1678-4685-GMB-2020-0027>
- Nelson, J. S., Grande, T. C., y Wilson, M. V. H. (2016). *Fishes of the World*. <https://doi.org/10.1002/9781119174844>
- Nirchio, M., Cipriano, R., Cestari, M., y Fenocchio, A. (2005). Cytogenetical and morphological features reveal significant differences among Venezuelan and Brazilian samples of *Mugil curema* (Teleostei: Mugilidae). *Neotropical Ichthyology*, 3(1), 107–110. <https://doi.org/10.1590/s1679-62252005000100006>

- Nirchio, M., Gaviria, J. I., Siccha-Ramirez, Z. R., Oliveira, C., Foresti, F., Milana, V., y Rossi, A. R. (2019). Chromosomal polymorphism and molecular variability in the pearly razorfish *Xyrichtys novacula* (Labriformes, Labridae): taxonomic and biogeographic implications. *Genetica*, 147(1), 47–56. <https://doi.org/10.1007/s10709-019-00051-9>
- Nirchio, M., y Oliveira, C. (2014). Citogenética como herramienta taxonómica en peces. *Saber (Cumana, Venezuela)*, 26(4), 361–372. https://ve.scielo.org/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1315-01622014000400002
- Nirchio, M., Oliveira, C., de Bello Cioffi, M., de Menezes Cavalcante Sassi, F., Valdiviezo, J., Paim, F. G., Soares, L. B., y Rossi, A. R. (2023). Occurrence of sex chromosomes in fish of the genus *Ancistrus* with a new description of multiple sex chromosomes in the Ecuadorian endemic *Ancistrus clementinae* (Loricariidae). *Genes*, 14(2), 306. <https://doi.org/10.3390/genes14020306>
- Nirchio, M., Oliveira, C., Ferreira, I. A., Pérez, J., Gaviria, J., Harrison, I., Rossi, A., y Sola, L. (2007). COMPARATIVE CYTOGENETIC AND ALLOZYME ANALYSIS OF *Mugil rubrioculus* AND *M. curema* (TELEOSTEI: MUGILIDAE) FROM VENEZUELA. *Interciencia*, 32(11), 757–762. https://ve.scielo.org/scielo.php?pid=S0378-18442007001100008&script=sci_arttext
- Nirchio, M., Oliveira, C., Siccha-Ramirez, Z. R., de Sene, V. F., Sola, L., Milana, V., y Rossi, A. R. (2017). The *Mugil curema* species complex (Pisces, Mugilidae): a new karyotype for the Pacific white mullet mitochondrial lineage. *Comparative Cytogenetics*, 11(2), 225–237. <https://doi.org/10.3897/CompCytogen.v11i2.11579>
- Nirchio, M., Paim, F. G., Milana, V., Rossi, A. R., y Oliveira, C. (2018). Identification of a new mullet species complex based on an integrative molecular and cytogenetic investigation of *Mugil hospes* (Mugilidae: Mugiliformes). *Frontiers in Genetics*, 9(17). <https://doi.org/10.3389/fgene.2018.00017>
- Nirchio, M., Rossi, A. R., Foresti, F., y Oliveira, C. (2014). Chromosome evolution in fishes: a new challenging proposal from Neotropical species. *Neotropical Ichthyology: Official Journal of the Sociedade Brasileira de Ictiologia*, 12(4), 761–770. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-20130008>
- Nirchio, M., Ventimilla, O. J. C., Cordero, P. F. Q., Hernández, J. G., y Oliveira, C. (2019). Genotoxic effects of mercury chloride on the Neotropical fish *Andinoacara rivulatus* (Cichlidae: Cichlasomatini). *Revista de Biología Tropical*, 67(4), 745–754. <https://doi.org/10.15517/rbt.v67i4.34133>
- Noletto, R. B., Vicari, M. R., Cestari, M. M., y Artoni, R. F. (2012). Variable B chromosomes frequencies between males and females of two species of pufferfishes (Tetraodontiformes). *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 22(1), 343–349. <https://doi.org/10.1007/s11160-011-9231-9>
- Ohno, S., Wolf, U., y Atkin, N. B. (1968). Evolution from fish to mammals by gene duplication. *Hereditas*, 59(1), 169–187. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1968.tb02169.x>
- Oliveira, C., Nirchio, M., Granado, Á., y Levy, S. (2003). Karyotypic characterization of *Prochilodus mariae*, *Semaprochilodus kneri* and *S. laticeps* (Teleostei: Prochilodontidae) from Caicara del Orinoco, Venezuela. *Neotropical Ichthyology*, 1(1), 47–52. <https://doi.org/10.1590/s1679-62252003000100005>

- Paim, F. G., Almeida, L. A. da H., Affonso, P. R. A. de M., Sobrinho-Scudeler, P. E., Oliveira, C., y Diniz, D. (2017). Chromosomal stasis in distinct families of marine Percomorpharia from South Atlantic. *Comparative Cytogenetics*, 11(2), 299–307. <https://doi.org/10.3897/compcytogen.v11i2.11942>
- Pisano, E., Ozouf-Costaz, C., Foresti, F., y Kapoor, B. G. (Eds.). (2007). *Fish Cytogenetics*. Science.
- Poletto, A. B., Ferreira, I. A., Cabral-de-Mello, D. C., Nakajima, R. T., Mazzuchelli, J., Ribeiro, H. B., Venere, P. C., Nirchio, M., Kocher, T. D., y Martins, C. (2010). Chromosome differentiation patterns during cichlid fish evolution. *BMC Genetics*, 11(1), 50. <https://doi.org/10.1186/1471-2156-11-50>
- Ráb, P., Bohlen, J., Rábová, M., Flajšhans, M., y Kalous, L. (2007). Cytogenetics as a tool in fish conservation: The present situation in Europe. In *Fish Cytogenetics* (pp. 215–240). CRC Press. <https://doi.org/10.1201/b10746-8>
- Rossi, A. R. (2021). Fish cytogenetics: *Present and future*. *Genes*, 12(7), 983. <https://doi.org/10.3390/genes12070983>
- Ruban, A., Schmutzer, T., Wu, D. D., Fuchs, J., Boudichevskaia, A., Rubtsova, M., Pistrick, K., Melzer, M., Himmelbach, A., Schubert, V., Scholz, U., y Houben, A. (2020). Supernumerary B chromosomes of *Aegilops speltoides* undergo precise elimination in roots early in embryo development. *Nature Communications*, 11(1), 2764. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-16594-x>
- Salunke, A., Pandya, P., Upadhyay, A., y Parikh, P. (2024). Chapter 4 - Fish biomarkers in environmental biomonitoring: an insight into water pollution. In R. Mishra, S. Madhav, R. K. Dhaka, y P. Garg (Eds.), *Biomarkers in Environmental and Human Health Biomonitoring* (pp. 65–79). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-443-13860-7.00002-1>
- Schmid, W. (1975). The micronucleus test. *Mutation Research*, 31(1), 9–15. [https://doi.org/10.1016/0165-1161\(75\)90058-8](https://doi.org/10.1016/0165-1161(75)90058-8)
- Schmid, W. (1976). The Micronucleus Test for Cytogenetic Analysis. In A. Hollaender (Ed.), *Chemical Mutagens: Principles and Methods for Their Detection* (pp. 31–53). Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4684-0892-8_2
- Sember, A., Nguyen, P., Perez, M. F., Altmanová, M., Ráb, P., y Cioffi, M. de B. (2021). Multiple sex chromosomes in teleost fishes from a cytogenetic perspective: state of the art and future challenges. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 376(1833), 20200098. <https://doi.org/10.1098/rstb.2020.0098>
- Smithwick, F. M., y Stubbs, T. L. (2018). Phanerozoic survivors: Actinopterygian evolution through the Permo-Triassic and Triassic-Jurassic mass extinction events. *Evolution; International Journal of Organic Evolution*, 72(2), 348–362. <https://doi.org/10.1111/evo.13421>
- Soares, R. X., Bertollo, L. A. C., da Costa, G. W. W. F., y Molina, W. F. (2013). Karyotype stasis in four Atlantic Scombridae fishes: mapping of classic and dual-color FISH markers on chromosomes. *Fisheries Science: FS*, 79(2), 177–183. <https://doi.org/10.1007/s12562-013-0602-0>
- Sommer, S., Buraczewska, I., y Kruszewski, M. (2020). Micronucleus Assay: The State of Art, and Future Directions. *International Journal of Molecular Sciences*, 21(4). <https://doi.org/10.3390/ijms21041534>

- Stornioli, J. H. F., Goes, C. A. G., Calegari, R. M., Dos Santos, R. Z., Giglio, L. M., Foresti, F., Oliveira, C., Penitente, M., Porto-Foresti, F., y Utsunomia, R. (2021). The B chromosomes of *Prochilodus lineatus* (teleostei, Characiformes) are highly enriched in satellite DNAs. *Cells (Basel, Switzerland)*, 10(6), 1527. <https://doi.org/10.3390/cells10061527>
- Tacon, A. G. J., y Metian, M. (2013). Fish Matters: Importance of Aquatic Foods in Human Nutrition and Global Food Supply. *Reviews in Fisheries Science*, 21(1), 22–38. <https://doi.org/10.1080/10641262.2012.753405>
- Van de Peer, Y., Maere, S., y Meyer, A. (2010). 2R or not 2R is not the question anymore. *Nature Reviews. Genetics*, 11(2), 166. <https://doi.org/10.1038/nrg2600-c2>
- van Treeck, R., Van Wichelen, J., y Wolter, C. (2020). Fish species sensitivity classification for environmental impact assessment, conservation and restoration planning. *The Science of the Total Environment*, 708(135173), 135173. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.135173>
- Vicari, M. R., de Mello Pistune, H. F., Castro, J. P., de Almeida, M. C., Bertollo, L. A. C., Moreira-Filho, O., Camacho, J. P. M., y Artoni, R. F. (2011). New insights on the origin of B chromosomes in *Astyanax scabripinnis* obtained by chromosome painting and FISH. *Genetica*, 139(8), 1073–1081. <https://doi.org/10.1007/s10709-011-9611-z>
- Villéger, S., Brosse, S., Mouchet, M., Mouillot, D., y Vanni, M. J. (2017). Functional ecology of fish: current approaches and future challenges. *Aquatic Sciences*, 79(4), 783–801. <https://doi.org/10.1007/s00027-017-0546-z>
- Voltolin, T. A., Senhorini, J. A., Oliveira, C., Foresti, F., Bortolozzi, J., y Porto-Foresti, F. (2010). B-chromosome frequency stability in *Prochilodus lineatus* (Characiformes, Prochilodontidae). *Genetica*, 138(3), 281–284. <https://doi.org/10.1007/s10709-009-9420-9>
- Vujošević, M., Rajičić, M., y Blagojević, J. (2018). B chromosomes in populations of mammals revisited. *Genes*, 9(10), 487. <https://doi.org/10.3390/genes9100487>
- Wittbrodt, J., Shima, A., y Schartl, M. (2002). Medaka--a model organism from the far East. *Nature Reviews. Genetics*, 3(1), 53–64. <https://doi.org/10.1038/nrg704>
- Yoshida, K., Terai, Y., Mizoiri, S., Aibara, M., Nishihara, H., Watanabe, M., Kuroiwa, A., Hirai, H., Hirai, Y., Matsuda, Y., y Okada, N. (2011). B chromosomes have a functional effect on female sex determination in Lake Victoria cichlid fishes. *PLoS Genetics*, 7(8), e1002203. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1002203>
- Zhu, R., He, D., Feng, X., Xiong, W., y Tao, J. (2021). The new record of the highest distribution altitude of cyprinid fishes in the world. *Zeitschrift Fur Angewandte Ichthyologie = Journal of Applied Ichthyology*, 37(3), 474–478. <https://doi.org/10.1111/jai.14204>