Nomenclatura cromossômica para o gênero *Manihot* Mill: uma abordagem para a caracterização citogenética, evolução e melhoramento genético da mandioca

Reginaldo de Carvalho[1*], David Oliveira da Silva[1], Genialdo Ramos dos Santos[1], Alfredo Augusto Cunha Alves[2]

1 Universidade Federal Rural de Pernambuco, Departamento de Agronomia, Programa de Pós-graduação em Agronomia – Melhoramento Genético de Plantas, Recife, PE, Brasil
2 EMBRAPA Mandioca e Fruticultura Tropical, Rua Embrapa s/nº, Caixa Postal 007. CEP: 44380-000 Cruz das Almas, Bahia.
*Autor para correspondência: reginaldo.carvalho@ufrpe.br

Submetido em 28 de setembro de 2025
Aceito em 09 de janeiro de 2026.
Publicado em 26 de novembro de 2026.

Resumo - A mandioca (*Manihot esculenta* Crantz) constitui uma das principais culturas alimentares de regiões tropicais e subtropicais, apresentando importância simultaneamente alimentar, socioeconômica e industrial. O gênero *Manihot* compreende elevada diversidade específica, predominantemente sul-americana, incluindo espécies silvestres que representam fontes potenciais de variabilidade genética para o melhoramento da cultura. Apesar da relativa estabilidade do número cromossômico no gênero, a elevada similaridade morfológica entre seus cromossomos dificulta a discriminação citogenética de espécies, acessos e variedades. Neste estudo foram caracterizados 14 acessos de *M. esculenta* e dez espécies silvestres relacionadas por meio de coloração convencional, bandamento com CMA/DAPI, hibridização fluorescente in situ (FISH) e análises morfométricas. Todas as espécies analisadas apresentaram 2n = 36 cromossomos, predominantemente metacêntricos e submetacêntricos, confirmando a estabilidade cromossômica geral do gênero. Entretanto, foram identificadas diferenças na distribuição da heterocromatina, nos padrões de CMA/DAPI e no número e posicionamento dos sítios de DNAr 45S e 5S. *Manihot dichotoma*, *M. reflexifolia* e *M. glaziovii* subsp. *noronhense* apresentaram padrões particulares de distribuição dos marcadores, evidenciando variação cromossômica que não seria detectada apenas pela contagem e morfologia cromossômicas. Com base nesses resultados, propomos uma nomenclatura de Tipos Cromossômicos para *Manihot*, buscando atribuir uma identidade citogenética aos diferentes padrões observados. A proposta pode complementar abordagens moleculares e genômicas contemporâneas, contribuindo para estudos de citotaxonomia, evolução, filogenia, conservação de recursos genéticos e direcionamento de cruzamentos em programas de melhoramento da mandioca.

Palavras-chave: Mandioca. Nomenclatura cromossômica. CMA/DAPI. Fluorescência.

Chromosome nomenclature for the genus *Manihot* Miller: a cytogenetic approach for the characterization, evolution, and genetic improvement of cassava

Abstract - Cassava (Manihot esculenta Crantz) is one of the main food crops in tropical and subtropical regions, presenting simultaneous dietary, socioeconomic, and industrial importance. The genus *Manihot* comprises high specific diversity, predominantly South American, including wild species that represent potential sources of genetic variability for crop improvement. Despite the relative stability of the chromosome number in the genus, the high morphological similarity among its chromosomes hinders the cytogenetic discrimination of species, accessions, and varieties. In this study, 14 accessions of M. esculenta and ten related wild species were characterized using conventional staining, CMA/DAPI banding, fluorescent in situ hybridization (FISH), and morphometric analyses. All analyzed species presented 2n = 36 chromosomes, predominantly metacentric and submetacentric, confirming the overall chromosomal stability of the genus. However, differences were identified in heterochromatin distribution, CMA/DAPI patterns, and the number and position of 45S and 5S rDNA sites. *Manihot dichotoma*, *M. reflexifolia*, and *M. glaziovii* subsp. *noronhense* showed unique marker distribution patterns, evidencing chromosomal variation that would not be detected by chromosome counting and morphology alone. Based on these results, we propose a Chromosome Type nomenclature for *Manihot*, aiming to assign a cytogenetic identity to the different patterns observed. The proposal can complement contemporary molecular and genomic approaches, contributing to studies of cytotaxonomy, evolution, phylogeny, conservation of genetic resources, and cross-breeding guidance in cassava breeding programs.

Keywords: Cassava. Chromosome nomenclature. CMA/DAPI. Fluorescence.

Nomenclatura cromosómica para el género *Manihot* Miller: un enfoque para la caracterización citogenética, evolución y mejoramiento genético de la mandioca

Resumen - La mandioca o yuca (Manihot esculenta Crantz) constituye uno de los principales cultivos alimentarios de las regiones tropicales y subtropicales, presentando una importancia simultáneamente alimentaria, socioeconómica e industrial. El género *Manihot* comprende una elevada diversidad específica, predominantemente sudamericana, incluyendo especies silvestres que representan fuentes potenciales de variabilidad genética para el mejoramiento del cultivo. A pesar de la relativa estabilidad del número cromosómico en el género, la elevada similitud morfológica entre sus cromosomas dificulta la discriminación citogenética de especies, accesos y variedades. En este estudio se caracterizaron 14 accesos de M. esculenta y diez especies silvestres relacionadas mediante coloración convencional, bandeo con CMA/DAPI, hibridación fluorescente in situ (FISH) y análisis morfométricos. Todas las especies analizadas presentaron 2n = 36 cromosomas, predominantemente metacéntricos y submetacéntricos, confirmando la estabilidad cromosómica general del género. Sin embargo, se identificaron diferencias en la distribución de la heterocromatina, en los patrones de CMA/DAPI y en el número y posicionamiento de los sitios de ADNr 45S y 5S. *Manihot dichotoma*, *M. reflexifolia* y *M. glaziovii* subsp. *noronhense* presentaron patrones particulares de distribución de los marcadores, evidenciando una variación cromosómica

que no sería detectada únicamente por el conteo y la morfología cromosómicos. Con base en estos resultados, proponemos una nomenclatura de Tipos Cromosómicos para *Manihot*, buscando atribuir una identidad citogenética a los diferentes patrones observados. La propuesta puede complementar enfoques moleculares y genómicos contemporáneos, contribuyendo a estudios de citotaxonomía, evolución, filogenia, conservación de recursos genéticos y orientación de cruzamientos en programas de mejoramiento de la mandioca.

Palabras clave: Mandioca. Nomenclatura cromosómica. CMA/DAPI. Fluorescencia.

Introdução

O gênero *Manihot* Mill (1754), pertence a família Euphorbiaceae e é constituído por cerca de 150 espécies organizadas em 19 seções taxonômicas, com distribuição Neotropical. Suas espécies apresentam grande plasticidade fenotípica morfológica variando quanto ao padrão de crescimento, desde ervas diminutas, lianas, arbustos até árvores (Nassar, 2000; Suarez-Contento, 2024). A mandioca (*Manihot esculenta* Crantz) é uma das principais culturas de raízes e tubérculos plantadas nas regiões tropicais e subtropicais, desempenhando papel importante na segurança alimentar, na geração de renda e no fornecimento de matéria-prima para diferentes cadeias agroindustriais. Além do consumo direto das raízes, seus derivados apresentam ampla utilização na produção de amidos, farinhas, féculas, alimentos processados, alimentação animal e outros produtos de interesse industrial. A importância atual da cultura é particularmente associada à sua capacidade de produção sob condições ambientais adversas, incluindo períodos de deficiência hídrica e solos de baixa fertilidade, características que têm ampliado o interesse pela mandioca no contexto das mudanças climáticas e da agricultura em ambientes tropicais (Ntui et al., 2024; Xiao et al., 2025).

A mandioca pertence ao gênero *Manihot* Mill., Euphorbiaceae, grupo predominantemente neotropical que apresenta elevada diversidade morfológica, ecológica e genética. Estudos filogenômicos recentes indicam que o gênero possui origem sul-americana e diversificação relativamente recente, com aproximadamente seis milhões de anos, sendo reconhecida uma ampla diversificação em diferentes ambientes, incluindo florestas secas, savanas e florestas tropicais. Esses estudos também demonstraram que a história evolutiva de *Manihot* é mais complexa do que aquela sugerida por análises morfológicas isoladas, incluindo eventos de introgressão entre espécies silvestres e a mandioca cultivada (Simon et al., 2022).

A diversidade existente no gênero constitui importante recurso para a conservação e o melhoramento genético da mandioca. Estudos realizados com grandes coleções de germoplasma demonstraram elevada diversidade genética entre acessos brasileiros, identificando grupos genéticos e padrões de estruturação associados à origem geográfica e à história de domesticação. Em um banco de germoplasma brasileiro, por exemplo, a análise de milhares de acessos utilizando genotipagem por sequenciamento identificou dezenas de milhares de SNPs e diferentes grupos genéticos, evidenciando a magnitude da diversidade disponível para programas de melhoramento (Ogbonna et al., 2021).

Nesse contexto, a caracterização cromossômica permanece relevante, mesmo diante da expansão das abordagens moleculares e genômicas. Todas as espécies de *Manihot* analisadas citogeneticamente apresentam, em geral, 2n = 36 cromossomos, pequenos e predominantemente metacêntricos a submetacêntricos. Estudos clássicos demonstraram ainda a ocorrência de seis sítios

de DNAr 45S e, geralmente, um par cromossômico portador de DNAr 5S, evidenciando elevada conservação do complemento cromossômico no gênero e um suposto processo de diploidização em seu cariótipo ao longo da evolução. Entretanto, estabilidade no número cromossômico não significa ausência de diferenciação cromossômica. Alterações na quantidade e distribuição de heterocromatina, na posição de regiões organizadoras do nucléolo, na localização dos sítios de DNAr e em características morfométricas podem fornecer marcadores úteis para reconhecer diferenças entre espécies e acessos. Essa questão torna-se particularmente importante em *Manihot*, cujos cromossomos apresentam dimensões reduzidas e elevada similaridade morfológica, limitando a identificação individual dos cromossomos por métodos convencionais (Carvalho; Guerra, 2002).

A citogenética molecular também adquiriu novo significado com o avanço da genômica da mandioca. Estudos genômicos demonstraram que *M. esculenta* apresenta elevada heterozigosidade e considerável variação estrutural entre haplótipos, incluindo grandes inserções, deleções e outras variantes estruturais. (Mansfeld et al., 2022). Mais recentemente, uma montagem telômero-a-telômero permitiu a reconstrução dos 36 cromossomos da mandioca, possibilitando investigar regiões anteriormente pouco acessíveis, incluindo centrômeros, telômeros e regiões enriquecidas em elementos transponíveis. Nessa montagem, os elementos transponíveis representaram aproximadamente 70% do genoma, destacando a importância das sequências repetitivas na organização e evolução cromossômica da espécie. (Xu et al. 2023). Esses avanços reforçam a necessidade de integrar informações citogenéticas clássicas com dados moleculares e genômicos. Marcadores cromossômicos podem fornecer uma representação física de regiões do genoma e, quando associados a dados de sequenciamento, podem contribuir para compreender a diferenciação cromossômica, a evolução dos genomas e a relação entre espécies silvestres e cultivadas.

Uma estratégia particularmente promissora é a construção de classificação baseados em "Tipos Cromossômicos", nos quais combinações de características morfométricas, padrões de heterocromatina e distribuição de sequências repetitivas são utilizadas para reconhecer cromossomos ou conjuntos cromossômicos específicos. Essa abordagem foi desenvolvida e aplicada de forma sistemática em *Citrus* e gêneros relacionados, nos quais a combinação de bandamento CMA/DAPI e localização de sítios de DNAr permitiu reconhecer diferentes tipos cromossômicos e detectar variações cariotípicas entre espécies e cultivares (Carvalho et al., 2005; Brasileiro-Vidal et al., 2007). Abordagens semelhantes foram empregadas em outros grupos vegetais, especialmente naqueles em que os cromossomos apresentam morfologia muito semelhante, demonstrando que pequenas diferenças podem adquirir valor taxonômico e evolutivo quando analisadas de forma integrada.

No gênero *Manihot*, entretanto, ainda existe uma lacuna na utilização sistemática de caracteres citogenéticos combinados para estabelecer uma nomenclatura comparativa devido ao pequeno tamanho dos cromossomos em μm. Assim, o presente trabalho teve como objetivo caracterizar cromossomicamente diferentes acessos de *M. esculenta* e espécies silvestres relacionadas utilizando coloração convencional, CMA/DAPI, FISH com sondas de DNAr 45S e 5S e análises morfométricas, buscando identificar padrões de diferenciação cromossômica, via heterocromatina e propor uma nomenclatura baseada em Tipos Cromossômicos para o gênero. A proposta pretende complementar as informações genômicas atualmente disponíveis e oferecer uma ferramenta adicional para estudos citotaxonômicos, filogenéticos, conservação de germoplasma e melhoramento genético da mandioca.

Materiais e métodos

Para a realização do trabalho e geração das informações necessárias para confecção do Tipos cromossômicos, foram estudadas 14 variedades de *Manihot esculenta*, além de 10 espécies nativas representadas na Tabela 1. As espécies foram cultivadas em vasos na casa de vegetação do Departamento de Agronomia da Universidade Federal Rural de Pernambuco.

Coloração convencional

Para a coloração convencional foram utilizadas raízes jovens pré-tratadas com 8-hidroxiquinoleína por 4 horas a temperatura ambiente, fixadas em Carnoy 3:1 (etanol: ácido acético glacial) por um período mínimo de 24 horas, guardadas em freezer -20ºC até posterior análise. Para coloração convencional, as lâminas foram preparadas pela técnica do esmagamento em uma gota de ácido acético 45%, congeladas em nitrogênio líquido para remoção da lamínula e coradas com Giemsa 2% (Guerra e Souza 2002).

Coloração com fluorocromos CMA/DAPI

Para a coloração com os corantes fluorescentes CMA e DAPI foi adotada a metodologia de Schweizer e Ambros (1994). As raízes foram digeridas entre duas e três horas em uma solução de celulase (2%) e pectinase (20%) a 37ºC, picotadas e esmagadas em ácido acético a 45%. As lâminas foram envelhecidas por três dias em temperatura ambiente e, posteriormente, coradas com CMA a 0,5 mg/mL, por 60 minutos e novamente coradas com DAPI 2 g/ml por 30 minutos e montadas em tampão McIlvaine-glicerol 1:1 (v/v).

Hibridização fluorescente in situ - FISH

Para localizar os sítios de DNAr por FISH, o clone (D2) contendo um fragmento de 500 pb proveniente da região do DNAr 5S de *Lotus japonicus* (Regel) K. Larsen (Fabaceae) e o clone (R2), um fragmento de 6,5 kb correspondente ao DNAr 18S- 5,8S-25S de *Arabidopsis thaliana* (Wanzenböck, Schbfer, Schweizer, Bachmair, 1997) foram marcados com Cy3-dUTP (Amersham) e utilizados como sondas. O protocolo de FISH foi realizado como descrito por Pedrosa et al. (2006).

Fotodocumentação

As melhores células foram fotografadas em microscópio de epifluorescência Leica DM 2500 equipado com câmera digital DFC 345FX utilizando-se para processamento das imagens o software CW 4000. As imagens foram editadas e montadas no software Adobe Photoshop CS5 utilizando-se do brilho e contraste. A montagem dos ideogramas foi feita utilizando os softwares Corel DRAW X7 e Adobe Photoshop CS5. As medições cromossômicas foram feitas usando o MicroMeasure v. 3.3 (www.colostate.edu/Depts/Biology/MicroMeasure).

Morfometria cromossômica

Para caracterização do cariótipo foi feita a morfometria com base na média do índice centromérico (IC), tamanho dos braços, curto (b) e longo (B), razão entre os braços curto e longo

(R), além do comprimento médio cromossômico CMC). A nomenclatura adotada para a morfologia cromossômica foi a de Levan et al. (1964), sendo M para metacêntricos (IC=50.0-40.1), SM para submetacêntricos (IC = 40.0-25.1), A para acrocêntricos (IC = 25.1-0.01) e T para telocêntricos (IC = 0.00) (ver tabela 2).

Resultado e discussão

A conservação do número cromossômico observada nas espécies analisadas confirma a elevada estabilidade citogenética descrita anteriormente para *Manihot* (Carvalho; Guerra, 2002). Entretanto, a manutenção de 2n = 36 não implica uniformidade estrutural dos cromossomos (Fig. 1). No presente estudo, diferenças foram observadas na morfometria, condensação cromossômica, distribuição da heterocromatina e localização dos sítios de DNAr, demonstrando que a análise cromossômica em maior resolução permite detectar variação não evidenciada pela simples determinação do número cromossômico. Esse aspecto é particularmente importante em *Manihot*, uma vez que a maioria dos cromossomos apresenta tamanho reduzido e morfologia semelhante, dificultando sua identificação individual.

A estabilidade observada também deve ser interpretada em conjunto com o conhecimento atual sobre a organização genômica da mandioca. Estudos recentes demonstraram elevada heterozigosidade e extensa variação estrutural entre haplótipos de *M. esculenta*, incluindo milhares de variantes estruturais de grande escala. (Mansfeld et al. (2022) Dessa forma, a relativa uniformidade observada ao nível do cariótipo não deve ser interpretada como ausência de diferenciação genômica. Ao contrário, os dados disponíveis sugerem que diferentes níveis de organização do genoma podem apresentar graus distintos de conservação e variabilidade.

A ocorrência de seis sinais de DNAr 45S na maioria dos materiais analisados, coincidentes com regiões CMA+, está de acordo com o padrão descrito anteriormente para *Manihot* (Carvalho; Guerra, 2002). Contudo, as diferenças encontradas em *M. dichotoma*, *M. reflexifolia* e *M. leptophylla* demonstram que a distribuição dessas regiões pode apresentar variação interespecífica (Fig. 2). A presença de sete sinais 45S em *M. dichotoma* é particularmente interessante porque essa espécie foi agrupada com *M. glaziovii* em análises filogenéticas anteriores, apesar de os dois táxons apresentarem padrões citogenéticos distintos no presente estudo. Esse resultado reforça que caracteres cromossômicos isolados não devem ser interpretados como equivalentes diretos de relações filogenéticas, mas podem funcionar como caracteres complementares em análises integrativas.

Essa interpretação é especialmente pertinente diante dos estudos filogenômicos recentes do gênero. Simon et al. (2022) demonstraram que a história evolutiva de *Manihot* envolve diversificação recente, fluxo gênico entre espécies silvestres e a mandioca cultivada com introgressão de pelo menos cinco espécies silvestres no genoma da mandioca, incluindo *M. glaziovii*. Assim, padrões cromossômicos compartilhados ou divergentes podem refletir diferentes processos evolutivos e devem ser avaliados conjuntamente com dados moleculares, morfológicos e ecológicos.

O padrão relativamente conservado dos sítios de DNAr 5S observado na maioria das espécies analisadas também merece destaque. A presença de dois sinais terminais em um par cromossômico constitui um caráter aparentemente conservado, enquanto a ocorrência de um sinal adicional em *M. glaziovii* subsp. *noronhense* sugere possível diferenciação localizada. Embora não seja possível

determinar, com os dados disponíveis, o mecanismo responsável por essa variação, alterações no número e na posição de famílias multigênicas repetitivas constituem fontes reconhecidas de diferenciação cromossômica e podem estar relacionadas a processos de rearranjo, amplificação, deleção ou transposição (Beier et al., 2025).

A relevância dessas regiões torna-se ainda maior diante dos dados genômicos recentes de *M. esculenta*. A montagem telômero-a-telômero de um genoma de mandioca demonstrou elevada abundância de elementos transponíveis, especialmente retrotransposons LTR, e identificou regiões cromossômicas com forte enriquecimento de sequências repetitivas, incluindo regiões centroméricas. (Xu et al., 2023) Portanto, a diferenciação observada por CMA/DAPI e FISH no presente estudo pode representar apenas uma fração da diversidade estrutural existente entre os genomas de *Manihot*.

Nesse cenário, a proposta de Tipos Cromossômicos apresentada neste trabalho ganha nova perspectiva (Fig. 3) para a citogenética de *Manihot*. Originalmente concebida como uma estratégia para discriminar cromossomos muito semelhantes morfologicamente, essa nomenclatura pode ser entendida atualmente como uma tentativa de estabelecer uma linguagem citogenética comparativa para um gênero cuja diversidade genômica vem sendo progressivamente revelada por técnicas de sequenciamento. A integração futura desses Tipos Cromossômicos com marcadores derivados de sequências repetitivas, elementos transponíveis, regiões centroméricas e outros marcadores físicos poderá permitir uma caracterização mais refinada dos cromossomos de *Manihot*.

Além da aplicação taxonômica, essa abordagem apresenta potencial para o melhoramento genético. A diversidade existente entre espécies silvestres, representa uma fonte importante de alelos de interesse agronômico, e estudos genômicos recentes confirmam a ocorrência de introgressão natural entre espécies de *Manihot* e a mandioca cultivada (Simon et al. (2022) A caracterização cromossômica dos acessos utilizados em cruzamentos pode, portanto, complementar informações moleculares e contribuir para a interpretação de compatibilidade, origem de materiais e conservação de segmentos cromossômicos durante processos de hibridação e seleção.

Conclusão

Os resultados demonstram que, embora as espécies e acessos de *Manihot* analisados apresentem elevada estabilidade quanto ao número cromossômico, com 2n = 36, essa estabilidade é acompanhada por diferenças detectáveis em características morfométricas, padrões de condensação da cromatina, distribuição de heterocromatina e localização dos sítios de DNAr 45S e 5S. Essas variações demonstram que a caracterização citogenética em maior resolução pode fornecer informações adicionais àquelas obtidas pela contagem cromossômica convencional. A proposta de uma nomenclatura baseada em Tipos Cromossômicos constitui, portanto, uma ferramenta potencialmente útil para a caracterização comparativa de espécies e acessos de *Manihot*, particularmente em materiais nos quais os cromossomos apresentam elevada similaridade morfológica. Considerando os avanços recentes na genômica da mandioca, recomenda-se que estudos futuros integrem essa abordagem com mapeamento de sequências repetitivas, elementos transponíveis, regiões centroméricas e dados genômicos de alta resolução. Essa integração poderá ampliar a capacidade de reconhecer diferenciação cromossômica e estabelecer relações entre variação citogenética, diversidade genética, evolução do gênero e utilização de espécies silvestres em

programas de melhoramento. Por fim, este trabalho criou uma ferramenta citogenética que pode ser integrada à genômica moderna de *Manihot*.

Agradecimentos

Os autores agradecem à Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco (FACEPE) e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo suporte financeiro. À Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE) e a EMBRAPA Mandioca e Fruticultura Tropical pela disponibilização das espécies e variedades de *Manihot* em pesquisa.

Conflito de Interesse: Os autores declaram não haver conflito de interesse.

Referências

Beier et al. (2025). Chromosome-level genome assemblies of Thai cassava ecotypes (*Manihot esculenta* & *Manihot glaziovii*) Scientific Data, 2025 *12:1591* https://doi.org/10.1038/s41597-025-05998-3.

Brasileiro-Vidal AC, Dos Santos -Serejo, JA, Soares-Filho, WS, Guerra M. (2007). A simple chromosomal marker can reliably distinguishes *Poncirus* from *Citrus* species. *Genetica*, v. 129, p. 273–279, 2007. DOI: 10.1007/s10709-006-0007-4.

Carvalho R, Guerra M (2002). Cytogenetics of Manihot esculenta Crantz (cassava) and eight related species. Hereditas, v. *136*(2), p. 159–168.

Carvalho R, Soares-Filho WS, Brasileiro-Vidal AC, Guerra, M (2005). The relationships among lemons, limes and citron: a chromosomal comparison. *Cytogenetic and Genome Research*, v. 109, p. 276–282. DOI: 10.1159/000082410

Guerra M, Souza MJ (2002). Como observar cromossomos : um guia de técnicas em citgenética vegetal, animal, e humana. (M. Guerra & M. J. de Souzas, Eds.). Ribeirão Preto: Fundação de Pesquisas Científicas de Ribeirão Preto.

Levan A, Fredga K, Sandberg A (1964). Nomenclature for centromeric position at chromosomes. Hereditas, p. 201–220.

Liang Xiao, Dong Cheng, Wenjun Ou, Xin Chen, Ismail Yusuf Rabbi, Wenquan Wang, Kaimian Li, and Huabing Yan (2025). Advancements and strategies of genetic improvement in cassava (Manihot esculenta Crantz): from conventional to genomic approaches. Horticulture Research, 12: uhae341. https://doi.org/10.1093/hr/uhae341.

Mansfeld BN et al. (2022). Large structural variations in the haplotype-resolved African cassava genome. *The Plant Journal*. (Wiley Online Library).

Nassar, NMA. (2000). Cytogenetics and evolution of cassava (Manihot esculenta Crantz). Genetics and Molecular Biology, v. *23*(4), p. 1003–1014.

Ntui VO et al. (2024). Cassava molecular genetics and genomics for enhanced resistance to diseases and pests. *Molecular Plant Pathology*, 25. (British Society for Plant Pathology).

Ogbonna, AC. et al. (2021). Comprehensive genotyping of a Brazilian cassava (*Manihot esculenta* Crantz) germplasm bank: insights into diversification and domestication. *Theoretical and Applied Genetics*, 134, 1343–1362. (Springer)

Pedrosa-Harand, Almeida CCS, Mosiolek M, Blair MW, Schweizer D, Guerra, M (2006). Extensive ribosomal DNA amplification during Andean common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) evolution. Theoretical and Applied Genetics, v. *112*(5), p. 924–933.

Simon, MF. et al. (2022). Phylogenomic analysis points to a South American origin of *Manihot* and illuminates the primary gene pool of cassava. *New Phytologist*, 233, 534–545.

Suarez-Contento KY, Martins MLL, Athiê-Souza SM (2024). A look at endemic manihot species for northeastern Brazil: taxonomy, richness, distribution and conservation. Acta Botanica Brasilica 38: e20230097. doi: 10.1590/1677-941X-ABB-2023-0097.

Schweizer, D., Ambros, P.F. (1994). Chromosome Banding. In: Gosden, J.R. (eds) Chromosome Analysis Protocols. Methods in Molecular Biology™, vol 29. Humana Press. https://doi.org/10.1385/0-89603-289-2:97.

Xu et al. (2023). Telomere-to-telomere assembly of cassava genome reveals the evolution of cassava and divergence of allelic expression. Horticulture Research, 10: uhad200.

Wanzenböck EM, Schbfer C, Schweizer D, Bachmair A (1997). Ribosomal transcription units integrated via T-DNA transformation associate with the nucleolus and do not require upstream repeat sequences for activity in Arabidopsis thaliana. **The Plant Journal,** v. *11*(5), p. 1007–1016.

Tabela 1. Lista de espécies analisadas, origem e conjunto cromossômico somático.

Taxon			Origem	2n
Seção	Espécie	Variedade/Cultivar		
Manihot	*Manihot eculenta* Crantz	Aipim Bravo	EMBRAPA - Mandioca e Fruticultura (Cruz das Almas - BA)	36
		Cruvela	Recife - PE	36
		Isabel de Souza	EMBRAPA - Mandioca e Fruticultura (Cruz das Almas - BA)	36
		Jaburu*	EMBRAPA - Mandioca e Fruticultura (Cruz das Almas - BA)	36
		Macaxeira Peixe	EMBRAPA - Mandioca e Fruticultura (Cruz das Almas - BA)	36
		Mandiocaba	EMBRAPA - Mandioca e Fruticultura (Cruz das Almas - BA)	36
		Clone 83194	EMBRAPA - Mandioca e Fruticultura (Cruz das Almas - BA)	36
		BGM 66	EMBRAPA - Mandioca e Fruticultura (Cruz das Almas - BA)	36
		BGM 342	EMBRAPA - Mandioca e Fruticultura (Cruz das Almas - BA)	36
		BGM 0537	EMBRAPA - Mandioca e Fruticultura (Cruz das Almas - BA)	36
		BGM 0549	EMBRAPA - Mandioca e Fruticultura (Cruz das Almas - BA)	36
		BGM 0867	EMBRAPA - Mandioca e Fruticultura (Cruz das Almas - BA)	36
		BGM 1159	EMBRAPA - Mandioca e Fruticultura (Cruz das Almas - BA)	36

Tabela 1. Lista de espécies analisadas, origem e conjunto cromossômico somático.

Taxon		Origem	2n
Sinuatae	BGM 1444	EMBRAPA - Mandioca e Fruticultura (Cruz das Almas - BA)	36
	Manihot anomala Pohl	EMBRAPA - Mandioca e Fruticultura (Cruz das Almas - BA)	36
Glaziovianne	*Manihot glaziovii* Müll. Arg	EMBRAPA - Mandioca e Fruticultura (Cruz das Almas - BA)	36
	Manihot glaziovii subsp. *noronhense*	Areia - PB	36
	Manihot dichotoma Ule	EMBRAPA - Mandioca e Fruticultura (Cruz das Almas - BA)	36
	Manihot maracasensis Ule	EMBRAPA - Mandioca e Fruticultura (Cruz das Almas - BA)	36
Peruvianae	*Manihot leptophylla* Pax & K. Hoffmann	EMBRAPA - Mandioca e Fruticultura (Cruz das Almas - BA)	36
Grandibracteatae	*Manihot tomentosa* Pohl	EMBRAPA - Mandioca e Fruticultura (Cruz das Almas - BA)	36
	Manihot elongata P. Carvalho & M. Martins	EMBRAPA - Mandioca e Fruticultura (Cruz das Almas - BA)	36
Sem seção	*Manihot reflexifolia* P. Carvalho & M. Martins	Chapada Diamantina - BA	36
	Híbrido de *M. reflexifolia*	Chapada Diamantina - BA	36

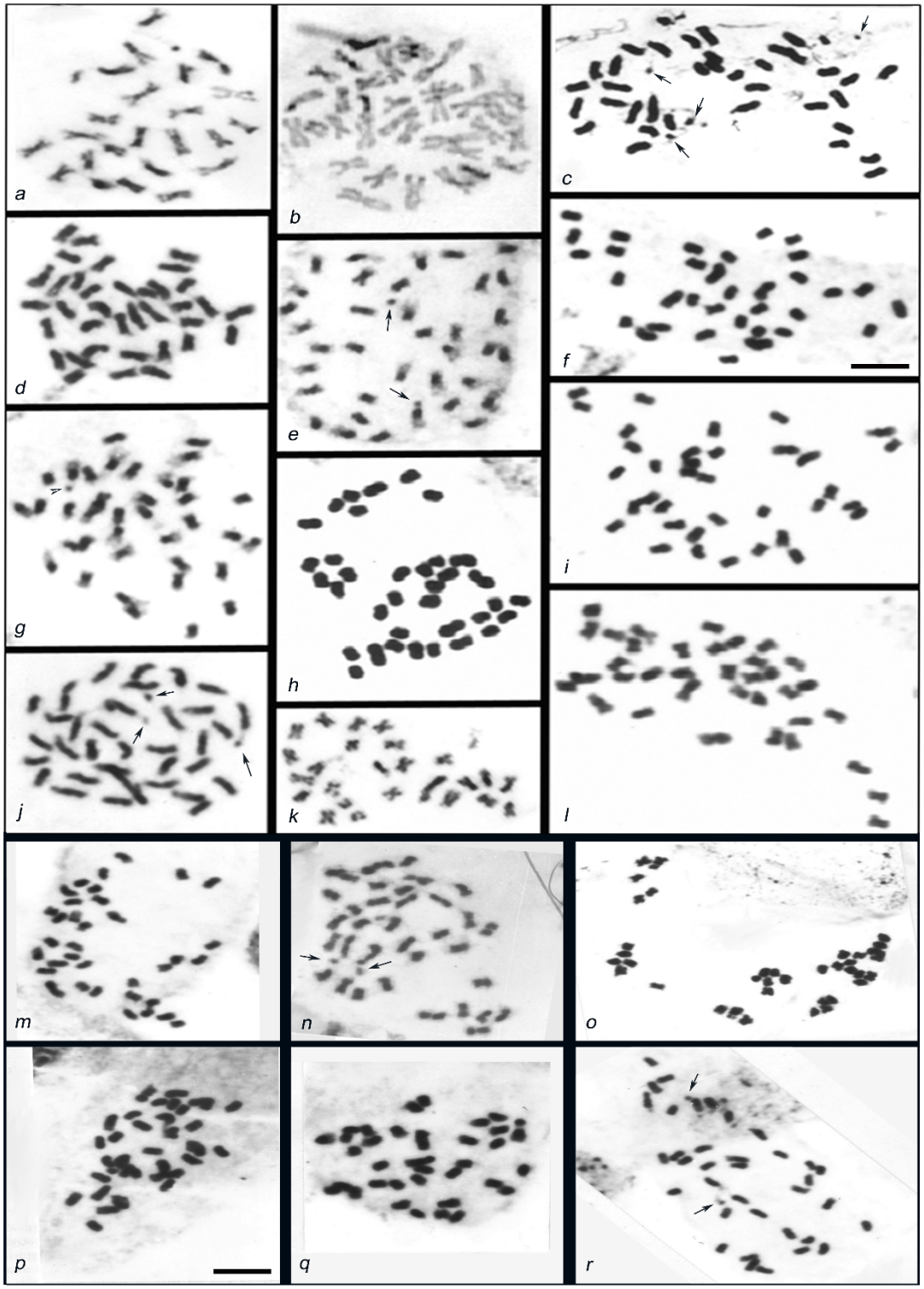
Tabela 2. Número cromossômico (2n); Comprimento Médio Cromossômico (CMC); Cromossomo menor e maior (b-B); média da razão entre braço longo e curto (R) e do Índice Centromérico (IC); Fórmula Cariotípica Média (M: metacêntrico) de espécies do gênero *Manihot* Mill. Seções descritas de acordo com Rogers e Appan (1973).

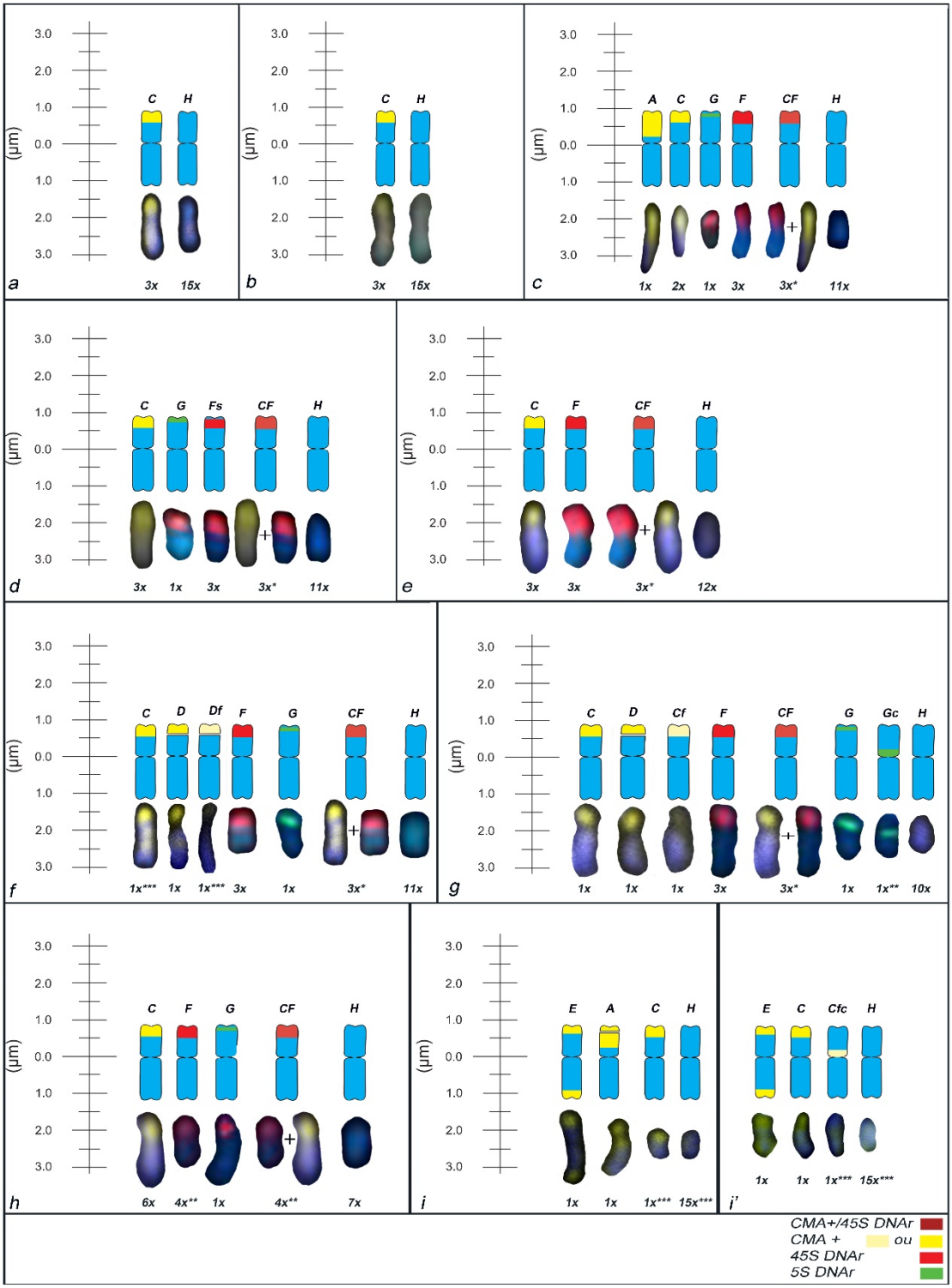
*** Cromossomos menos condensados.**

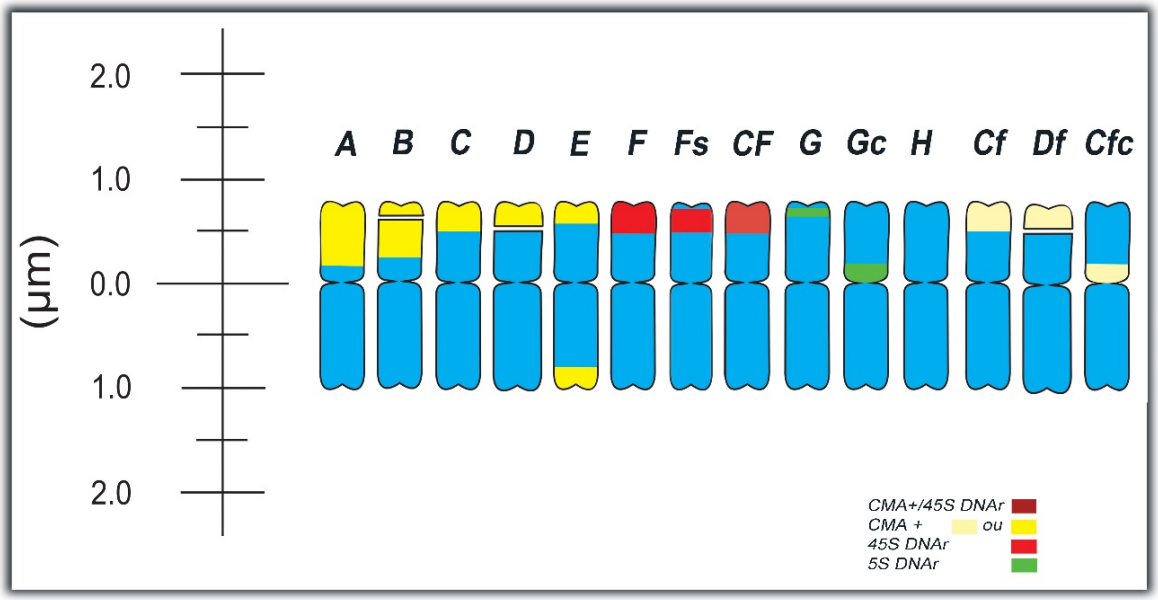
Taxon		Variedade/ Cultivar	2n	CMC	b-B (µm)	R	IC	FMC
Seção	Espécie							
Manihotioides	*Manihot eculenta* Crantz	Aipim Bravo	36	0,960±0,041	0,669±0,005 – 1,722±0,217	1,191	46,069	M
		BGM 66	36	1,034±0,035	0,725±0,004 – 1,635±0,090	1,274	44,646	M
		BGM 1444	36	1,075	0,580±0,011 – 1,989±0,985	1,293	44,127	M
		BGM 1159	36	0,948±0,024	0,679±0,009 – 1,409±0,001	1,189	45,877	M
		Clone 83194	36	0,867±0,054	0,547±0,004 – 1,680±0,154	1,260	44,804	M
		Cruvela	36	1,045±0,060	0,573 – 1,764±0,100	1,366	43,108	M
		Jaburu*	36	2,622±0,298	1,591±0,111 – 4,304±0,002	1,250	44,821	M
		Macaxeira Peixe	36	1,051±0,058	0,709±0,002 – 1,918±0,161	1,447	42,198	M

Tabela 1. Lista de espécies analisadas, origem e conjunto cromossômico somático.

Taxon		Origem						2n
Sinuatae	*Manihot anômala* Pohl	-	36	0,748±0,016	0,570±0,002 – 1,140±0,026	1,351	43,173	M
Glaziovianne	*Manihot glaziovii* Müll. Arg	-	36	0,954±0,019	0,708±0,001 – 1,325±0,002	1,350	43,411	M
Grandibracteatae	*Manihot tomentosa* Pohl	-	36	0,984±0,019	0,602±0,015 – 1,661±0,306	1,432	41,967	M


a
b
c
d
e
f
g
h
i
j
k
l
m
n
o
p
q
r


(µm)
3.0
2.0
1.0
0.0
a
C H
3x 15x
b
C H
3x 15x
c
A C G F CF H
1x 2x 1x 3x 3x* 11x
d
C G Fs CF H
3x 1x 3x 3x* 11x
e
C F CF H
3x 3x 3x* 12x
f
C D Df F G CF H
1x*** 1x 1x*** 3x 1x 3x* 11x
g
C D Cf F CF G Gc H
1x 1x 1x 3x 3x* 1x 1x** 10x
h
C F G CF H
6x 4x** 1x 4x** 7x
i
E A C H
1x 1x 1x*** 15x***
i'
E C Cfc H
1x 1x 1x*** 15x***
CMA+/45S DNAr
CMA + ou
45S DNAr
5S DNAr


2.0
1.0
0.0
1.0
2.0
(µm)
A B C D E F Fs CF G Gc H Cf Df Cfc
CMA+/45S DNAr
CMA + ou
45S DNAr
5S DNAr