



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO PIAUÍ
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA**

MÁRCIA VIEIRA DE SOUSA

**PERFIS DE DISTRIBUIÇÃO DE HETEROCROMATINA CONSTITUTIVA E
CONTEÚDO DE DNA EM *Mimosa* L. E EM *Solanum* L.**

TERESINA
2026

MÁRCIA VIEIRA DE SOUSA

**PERFIS DE DISTRIBUIÇÃO DE HETEROCROMATINA CONSTITUTIVA E
CONTEÚDO DE DNA EM *Mimosa* L. E EM *Solanum* L.**

Tese apresentada à Universidade Federal do Piauí, Campus Ministro Petrônio Portela, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Agronomia, na área de concentração em Genética e Melhoramento, como requisito para obtenção do título de Doutora em Genética e Melhoramento.

Orientadora: Prof^ª. Dr^ª. Regina Lucia Ferreira Gomes

Coorientadora: Prof^ª. Dr^ª. Livia do Vale Martins

Coorientadora: Prof^ª. Dr^ª. Ana Christina Brasileiro-Vidal

FICHA CATALOGRÁFICA
Universidade Federal do Piauí
Biblioteca Setorial CCA
Serviço de Representação da Informação

S725p Sousa, Márcia Vieira de.
 Perfis de distribuição de heterocromatina constitutiva e conteúdo
 de dna em *Mimosa L.* e em *Solanum L.* / Márcia Vieira de Sousa. --
 2026.
 92 f.

 Tese (Doutorado) – Universidade Federal do Piauí, Centro de
 Ciências Agrárias, Programa de Pós-Graduação em Agronomia,
 2026.
 “Orientadora: Profa. Dra. Regina Lucia Ferreira Gomes.”

 1. Bandeamento por CMA/DAPI. 2. Conteúdo de DNA. 3.
 Diversidade citogenética. 4. Recursos genéticos vegetais. I. Gomes,
 Regina Lucia Ferreira. II. Título.

CDD 572.8

Bibliotecário: Rafael Gomes de Sousa - CRB3/1163

Márcia Vieira de Sousa

**Perfis de distribuição de heterocromatina constitutiva e conteúdo de DNA
em *Mimosa* L. e em *Solanum* L.**

Tese apresentada à Universidade Federal do Piauí, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Agronomia, para obtenção do título de Doutora em Genética e Melhoramento.

APROVADA em 30 de janeiro de 2026

Comissão Julgadora:

Lívia do Vale Martins
Prof^a. Dr^a. Lívia do Vale Martins – UFPI

Marcones Ferreira Costa
Prof. Dr. Marcones Ferreira Costa – UFPI

Michelli Ferreira dos Santos
Prof^a. Dr^a. Michelli Ferreira dos Santos – UFPI

Jardel Oliveira Santos
Prof. Dr. Jardel Oliveira Santos – UFPI

Pedro Marcos de Almeida
Prof. Dr. Pedro Marcos de Almeida – UESPI

Regina Lucia Ferreira Gomes
Prof^a. Dr^a. Regina Lucia Ferreira Gomes – UFPI
(Orientador)

**TERESINA-PI
2026**

AGRADECIMENTOS

A Deus, por ter sido o combustível diário na minha árdua jornada de doutoranda, me dando força, discernimento e resiliência para enfrentar cada desafio e superar meus limites. Sem Teu sustento não teria conseguido chegar até aqui;

À Universidade Federal do Piauí e ao Programa de Pós-Graduação em Agronomia, por terem me proporcionado a oportunidade de ingressar no doutorado, contribuindo de forma essencial para minha formação acadêmica e profissional;

À CAPES, pelo suporte financeiro mediante concessão de bolsa de estudo, o que possibilitou a dedicação integral para o desenvolvimento da minha pesquisa;

À minha orientadora, mulher arretada, prof^a Dr^a Regina Lucia pela generosidade e confiança em acolher o grupo de pesquisa do Laboratório de Citogenômica Vegetal/LCV e também por aceitar ser minha orientadora de forma especial. Seu exemplo de força, dedicação e alegria no desenvolvimento da docência e pesquisa é inspiração;

À minha coorientadora, amiga e anjo científico prof^a Dr^a Livia do Vale por ter me apresentado ao universo da Citogenética, pela orientação impecável, pela parceria, confiança e por tantos ensinamentos valiosos. Você é padrão de excelência em tudo o que faz! É um exemplo de humildade! É a minha maior incentivadora, acreditando no meu potencial até mais do que eu mesma! Obrigada por todo suporte intelectual e por ter deixado essa jornada mais leve!

A todos e a todas que formam a família LCV, prof. Dr. Marcones Costa; Ana Júlia; Idaiane Cristina e Marlon por me possibilitar aprender com diferentes perspectivas e crescer coletivamente. Meu agradecimento especial às discentes Grazielly Santos, Loane Costa e Mariana Ellen por todo suporte incansável de bancada, pela parceria, paciência e competência que possibilitaram o desenvolvimento da minha tese. Vocês foram essenciais;

Aos meus companheiros e companheiras da turma do doutorado (2022), Ana Raquel, Edson, Felipe, Laíse, Rhaiana e Regiane por compartilharem comigo risos, aperreios, motivações, conhecimentos e muitas experiências positivas. Gratidão pela força e desejo que continuem trilhando os caminhos de sucesso;

Ao meu pai Manoel por todo apoio, amor e dedicação. À minha mãe Rosângela (in memoriam), por ser luz que nunca se apaga. Sua presença dentro de mim continua iluminando meus caminhos e inspirando cada uma das minhas conquistas;

Ao meu esposo Allan Rogers, pelo companheirismo constante, por ser meu incentivador diário e por caminhar ao meu lado em todos os momentos desta jornada. À minha vida, minha flor, minha Lis, por florescer todos os dias em mim a vontade de me superar a cada dia, estudar e trabalhar, a fim de oferecer uma vida melhor para ela;

À minha rede de apoio - minha sogra Aurineida Lopes (*in memoriam*), meu irmão Jailson, minhas cunhadas Bruna; Karine e Nayra - pelo cuidado e dedicação com minha filha Lis nos momentos que não pude acompanhá-la. Vocês foram essenciais para que eu pudesse trilhar essa jornada com tranquilidade;

Ao meu irmão Anselmo, à minha cunhada Tamyres, às minhas sobrinhas Ana Talyne e Maria Geovana; aos meus sobrinhos Gustavo e Adryan pelos laços familiares que me fortalecem com muito amor;

Aos meus amigos e amigas de longa data e recentes, em especial, à minha comadre Bruna Lima, por estar sempre presente na minha vida, compartilhando alegrias, tristezas, por se alegrar pelas minhas conquistas e por me apoiar diante das adversidades. Sua amizade é valiosa;

Finalmente, agradeço a todos que, de forma direta ou indireta, contribuíram para a finalização deste ciclo.

RESUMO

A caracterização citogenética e genômica é essencial para o estudo da diversidade vegetal e evolução dos recursos genéticos vegetais. *Mimosa* L. destaca-se por possuir uma rica biodiversidade endêmica do Cerrado brasileiro, contribuindo para a manutenção da sustentabilidade dos ecossistemas terrestres. O gênero *Solanum* L. possui destaque socioeconômico pela movimentação global de várias espécies importantes para a segurança alimentar mundial, em especial a batata (*S. tuberosum* L.) e o tomate (*S. lycopersicum* L.). Apesar da relevância desses gêneros, suas espécies silvestres permanecem subexploradas, principalmente, sob a perspectiva citogenética e genômica. Neste trabalho, avaliou-se o cariótipo de diferentes populações de sete espécies de *Mimosa* e de doze espécies de *Solanum* mediante bandeamento por fluorocromos CMA/DAPI e estimativa do conteúdo de DNA por citometria de fluxo. Em *Mimosa*, eventos de polissomatia foram observados em seis espécies, exceto na espécie diploide *M. verrucosa*. O número de bandas de heterocromatina constitutiva (HC) CMA⁺ variou de quatro em *M. caesalpiniifolia* (células diploides) a 104 em *M. candollei* (células octaploides), sem aparente relação com a filogenia do gênero. O conteúdo de DNA variou de 1C = 0,64 pg (*M. sensitiva*) a 1C = 1,55 pg (*M. arenosa*), sem relação com seu nível de ploidia ($r = 0.1417$). Os dados sugerem que a polissomatia é evento comum no gênero, possivelmente representando uma estratégia para adaptação dessas plantas ao ambiente, bem como seu crescimento e desenvolvimento. Nesse trabalho, realizou-se a primeira análise intra e interespecífica com relação ao padrão de HC e conteúdo de DNA para diferentes espécies de *Mimosa*, contribuindo para a compreensão da dinâmica da heterocromatina e organização genômica desse gênero cientificamente negligenciado. Em *Solanum*, reportamos novos dados de HC para *S. andreaeanum*, *S. peruvianum*, *S. paludosum* e valores de conteúdo de DNA 1C para *S. corneliomullerii* e *S. andreaeanum*, em um contexto filogenético. O número de blocos de HC variou de dois (*S. viarum*) a 42 (*S. paludosum*). Espécies do clado Potato geralmente exibiram maior número de blocos CH, enquanto em Lepstostemonum, geralmente exibiram poucos blocos, exceto *S. paludosum*. Contudo, não foi possível inferir a relação entre o padrão HC e os clados filogenéticos. O valor médio 1C variou de 1,0 pg em *S. melongena* (diploide) a 1,80 pg em *S. laciniatum* (octaploide), com correlação moderada ($r = 0.69$) para os níveis de ploidia das espécies analisadas. A caracterização citogenética de *Mimosa* e *Solanum* contribui, portanto, para a compreensão da sua estrutura cariotípica, distribuição do DNA repetitivo, estimativa do tamanho do genoma e dinâmica evolutiva dentro desses gêneros, fornecendo subsídios para estratégias de conservação e de programas de melhoramento genético de espécies de grande importância econômica, ambiental e social.

Palavras-chave: bandeamento por CMA/DAPI; conteúdo de DNA; diversidade citogenética; recursos genéticos vegetais.

ABSTRACT

Cytogenetics and genomics characterization is essential for understanding plant diversity and evolution of plant genetic resources. *Mimosa* L. stands out for its high biodiversity, most endemic to the Brazilian Cerrado, notably contributing to the sustainability of terrestrial ecosystems. *Solanum* L., in turn, has major socioeconomic importance due to the global importance of several species for world food security, particularly potato and tomato. Despite the relevance of both genera, their wild species remain largely underexplored, particularly from cytogenetic and genomic perspectives. In this study, we evaluated the karyotypes of different populations of seven *Mimosa* species and twelve *Solanum* species using CMA/DAPI fluorochrome banding and genome size estimation by flow cytometry. In *Mimosa*, polysomaty events were detected in six species, except for the diploid species *M. verrucosa*. The number of constitutive heterochromatin (CH) CMA⁺ bands ranged from four in *M. caesalpinifolia* (diploid cells) to 104 in *M. candollei* (octaploid cells), with no apparent relationship to the phylogeny of the genus. Nuclear DNA content ranged from 1C = 0.64 pg (*M. sensitiva*) to 1C = 1.55 pg (*M. arenosa*), with no correlation with ploidy level ($r = 0.1417$). Our data indicates that polysomaty may be a common feature in the genus, possibly representing as an adaptive strategy related to growth, development and environmental conditions. This work provides the first intra- and interspecific analysis of CH patterns and DNA content across different *Mimosa* species, contributing to the understanding of heterochromatin dynamics and genome organization in this scientifically neglected genus. In *Solanum*, we report new CH data for *S. andreanum*, *S. peruvianum*, and *S. paludosum*, as well as novel 1C DNA content estimates for *S. corneliomullerii* and *S. andreanum*, in a phylogenetic context. The number of CH blocks ranged from two (*S. viarum*) to 42 (*S. paludosum*). Species of the Potato clade generally exhibited a higher number of CH blocks, whereas members of Leptostemonum clade exhibited fewer blocks, except for *S. paludosum*. However, we could not infer a clear relationship between the CH pattern and the phylogenetic clades. Mean of 1C value ranged from 1.0 pg in *S. melongena* (diploid) to 1.80 pg in *S. laciniatum* (octaploid), revealing a moderate correlation with the ploidy levels ($r = 0.69$). The cytogenetic characterization of *Mimosa* and *Solanum* enhances our understanding of karyotype structure, repetitive DNA distribution, genome size estimation and evolutionary dynamics within these genera, providing valuable information for conservation strategies and breeding programs of species with significant ecological, economic, and social importance.

Keywords: CMA/DAPI banding; DNA content; cytogenetic diversity; plant genetics resources.

LISTA DE FIGURAS

Revisão de literatura

- Figura 1 - Ciclo endomitótico geral de uma célula somática. O ciclo celular não é concluído, representando um aumento do número cromossômico da célula somática21

Capítulo 1

- Figure 1. - Percentage of diploid, triploid, tetraploid and octaploid polysomatic cells in root meristems of different *Mimosa* populations59
- Figure 2. - Distribution of heterochromatin CMA⁺ bands (yellow) across polysomatic metaphase cells from different *Mimosa* populations, with ploidy levels indicated on the right. (a) *Mimosa verrucosa*. Inserts represent one CMA⁺ pair at the interstitial position; (b-b') *M. candollei*; (c-c') *M. ophtalmocentra*. Inserts highlight small dot-like CMA⁺ bands in pericentromeric regions. (d-d') *Mimosa arenosa*. Inserts display a chromosome with two terminal bands on opposite arms: one strong CMA⁺⁺ likely corresponding to NOR and another small terminal band. This CMA pattern is identified as asterisks. (e-e') *Mimosa tenuiflora*. Insert in e' shows a chromosome with two bands: one CMA⁺ pericentromeric and another terminal on the long arm. This CMA pattern is identified as hashtags. Arrowheads and arrows indicate small pericentromeric and small terminal bands, respectively, difficult to detect. Bar in (e'') = 10 µm.....69
- Figure 3. - CMA/DAPI banding revealed variation in CMA⁺ bands (yellow) in polysomatic metaphase cells from different *M. caesalpinifolia* and *M. sensitiva* populations, with ploidy levels identified on the right. (a-a') *Mimosa caesalpinifolia* population 1, (b-b') population 2, (c-c''), and population 3; (d-d'') *M. sensitiva* population 1 and (e-e') population 2. Arrowheads indicate small pericentromeric bands difficult to detect. Bar in e' = 10 µm70
- Figure 4. - Mean nuclear 1C value (pg) in *Mimosa* species, with ploidy on the right. Different letters indicate statistically significant differences (ANOVA followed by Tukey's test, $p < 0.05$)71

Capítulo 2

- Figure 1. - CMA/DAPI banding in metaphase chromosomes of different *Solanum* species belonging to Grade I. The chromosomes are pseudocoloured in grey (DAPI), while blocks of constitutive heterochromatin are stained yellow (CMA). (a-a'') *S. laciniatum*, (b-b'') *S. pennellii*, (c-c'') *S. peruvianum*, (d-d'') *S. lycopersicum*, (e-e'') *S. pimpinellifolium*, (f-f'') *S. andreaeanum*. Bar = 10 µm.....94

Figure 2. - CMA/DAPI banding in metaphase chromosomes of *Solanum* species belonging to Clade II. The chromosomes are pseudocoloured in grey (DAPI), while blocks of constitutive heterochromatin are stained in yellow (CMA). (a-a'') *Solanum viarum*, (b-b'') *S. paludosum*, (c-c'') *S. melongena*, (d-d'') *S. macrocarpon*, and (e-e'') *S. pseudocapsicum*. Bar = 10 μ m.....**95**

Figure 3. - Idiograms showing the number, size and position of heterochromatic CMA⁺ bands (yellow blocks) and/or mean 1C value (pg) of twelve *Solanum* species plotted in a phylogenetic tree based on Hilgenhof (2023). Chromosomes are traditionally ordered from the longest to the shortest. In *S. viarum*, the heteromorphic chromosome pair is underlined. EHS = Eastern Hemisphere Spiny**96**

LISTA DE TABELAS

Capítulo 1

Table 1 - Scientific name, provenance, chromosome number ($2n$) and the ploidy levels observed in the polysomatic cells, range of chromosome size (RCS), karyotype formula (KF), haploid karyotype length (HKL), number and position of CMA ⁺ bands, percentage of constitutive heterochromatin (CH %) per haploid karyotype, and genome size in 1C (pg) for 11 populations of the seven <i>Mimosa</i> species analyzed in this study.....	66
---	----

Capítulo 2

Table 1 - Chromosome number, morphometric parameters, CMA ⁺ bands, and mean 1C value (pg) in twelve <i>Solanum</i> species, distributed across two main groups, four major clades and seven minor clades, following the phylogeny of Hilgenhof <i>et al.</i> 2023.....	93
---	----

SUMÁRIO

1.	INTRODUÇÃO.....	13
2.	REFERENCIAL TEÓRICO.....	16
2.1.	O gênero <i>Mimosa</i> L. (Leguminosae Juss.).....	16
2.1.1.	Taxonomia e aspectos biológicos.....	16
2.1.2.	Filogenia.....	17
2.1.3.	Importância sócioeconômica, nutricional, farmacológica e ambiental	18
2.1.4.	Citogenética, genética e genômica de <i>Mimosa</i>	20
2.1.4.1.	Citogenética clássica e molecular.....	20
2.1.4.2.	Estimativa do conteúdo de DNA por citometria de fluxo.....	23
2.1.4.3.	Sequenciamento do genoma.....	23
2.2.	O gênero <i>Solanum</i> L. (Solanaceae Juss.).....	24
2.2.1.	Taxonomia e aspectos biológicos.....	24
2.2.2.	Filogenia.....	26
2.2.3.	Importância social, econômica, nutricional e farmacológica.....	27
2.2.4.	Citogenética, genética e genômica de <i>Solanum</i>	30
2.2.4.1.	Citogenética clássica e molecular.....	30
2.2.4.2.	Estimativa do conteúdo de DNA por citometria de fluxo.....	31
2.2.4.3.	Sequenciamento do genoma.....	31
2.2.5.	Melhoramento genético em <i>Solanum</i>	32
	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	39
	CAPÍTULO 1 – Assessing karyotype diversity and genome size in Underexploited <i>Mimosa</i> L. species (Leguminosae Juss.)	56
	CAPÍTULO 2 - Cytogenetics of <i>Solanum</i> L. genus (Solanaceae Juss.) a phylogenetic framework.....	76
	CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	97

1. INTRODUÇÃO

A caracterização do conjunto de cromossomos é fundamental para compreensão da estrutura, função e evolução do genoma de espécies vegetais (Heslop-Harrison e Shwarzacher, 2011). O bandejamento por fluorocromos CMA (Cromomicina A3) e DAPI (4'6-diamidino-2-fenilidol) destaca-se por ser uma ferramenta valiosa para a caracterização citogenética vegetal, fornecendo informações sobre o número e tamanhos dos cromossomos, morfologia, níveis de ploidia, dentre outras características cariotípicas (Schweizer, 1976). Adicionalmente, por meio desse bandejamento, é possível explorar a dinâmica de frações do DNA repetitivo (heterocromatina constitutiva) dentro do genoma de uma espécie, compará-lo com outras espécies proximamente relacionadas bem como identificar sua variação em determinado táxon (Guerra, 1998).

As frações de heterocromatina constitutiva (HC) são constituídas por DNA altamente repetitivos ricos em Guanina e Citosina (GC) ou Adenina e Timina (AT), que variam em número, tamanho, intensidade e distribuição. Essas frações auxiliam na organização e estruturação dos cromossomos dentro do núcleo, bem como na regulação da expressão gênica. Assim, a análise da HC é útil para os estudos de diversidade citogenética, caracterização, taxonomia, organização do genoma e da evolução das espécies vegetais (Rego *et al.*, 2009; Mesquita *et al.*, 2025).

Adicionalmente, a estimativa do conteúdo de DNA (C DNA) por citometria de fluxo enriquece os estudos cariotípicos por complementar com informações sobre o tamanho do genoma e o nível de ploidia das espécies estudadas (Galbraith *et al.* 2021). Além disso, pode ser utilizada também na análise do ciclo celular, estimativa de ciclos de endoreduplicação, mensuração da composição das bases de DNA e monitoramento citométrico de sementes para estudo de vias reprodutivas (Loureiro *et al.*, 2023). Essa caracterização citogenética e genética de recursos vegetais é, portanto, valiosa para fornecer subsídios aos bancos de germoplasma com potencial para serem empregadas nos programas de caracterização, conservação e melhoramento genético vegetal (Almeida *et al.*, 2022).

Os gêneros *Mimosa* L. e *Solanum* L. são considerados reservatórios importantes de recursos genéticos vegetais, principalmente de espécies silvestres, estratégicas no fornecimento de genes relevantes para a sustentabilidade ambiental e melhoramento genético. *Mimosa* (Leguminosae L.), possui cerca de 620 espécies com ampla distribuição geográfica, adaptadas a diferentes tipos ambientais (Pow, 2025). No Brasil, ocorrem principalmente, no bioma Cerrado (Simon e Proença, 2000; Santos *et al.*, 2014), com espécies endêmicas importantes na

recuperação de áreas degradadas, na medicina tradicional (Rizwan *et al.*, 2022), na alimentação animal (Carvalho, 2004), estratégias para os sistemas agroflorestais e para a produção de mel (Souza *et al.*, 2024), madeira (Araújo e Paes, 2018) e carvão (Gonçalves *et al.*, 1999).

Já *Solanum* (Solanaceae Juss.) possui cerca de 1.250 espécies distribuídas mundialmente (Hilgenhof *et al.*, 2023), com grande potencial socioeconômico (Serenio *et al.*, 2017; Devaux *et al.*, 2020), sendo mais reconhecido por suas espécies cultivadas, como batata (*S. tuberosum* L.), o tomate (*S. lycopersicum* L.) e a berinjela (*S. melongena* L.). Além disso, o gênero possui uma biodiversidade considerável de espécies silvestres, importantes para o melhoramento genético do gênero.

Os gêneros *Mimosa* e *Solanum*, ainda são inexplorados cientificamente, apesar das suas potencialidades, sobretudo, pela perspectiva citogenética e genética. Em *Mimosa*, os estudos citogenéticos estão restritos à contagem cromossômica para cerca de 10% das espécies (<http://ccdb.tau.ac.il/>). Em *Solanum*, embora mais avançados, os estudos são mais restritos a espécies cultivadas de batata e tomate e seus parentes próximos, negligenciando as demais espécies silvestres que podem servir como doadoras de alelos favoráveis para as grandes culturas agrícolas.

Em relação à estimativa do conteúdo de DNA, em *Mimosa*, dados restringem-se apenas a *M. pudica* e *M. invisa*. Já em *Solanum*, o valor 1C é reportado apenas para 42 espécies (Plant DNA C-values Database; <https://cvalues.science.kew.org/>). Diante desse contexto, este estudo busca responder como se organizam a estrutura cariotípica e o conteúdo de DNA nuclear das espécies de *Mimosa* e *Solanum*, bem como de que forma essas informações podem contribuir para a compreensão da evolução genômica desses gêneros e para a identificação de seu potencial de uso em programas de melhoramento genético.

As espécies silvestres de *Mimosa* e *Solanum* apresentam padrões de bandeamento cromossômico por CMA/DAPI pouco descritos ou não descritos, que pode relevar elevada diversidade na organização estrutural de seus cariótipos. Assume-se que a integração dos dados citogenéticos e genéticos permitirá identificar espécies citogeneticamente relacionadas, contribuindo para o entendimento das relações evolutivas nos gêneros *Mimosa* e *Solanum*. Por fim, considera-se que essas espécies negligenciadas sob a perspectiva citogenética e genômica apresentam características com potencial aplicação em programas de melhoramento, atuando como fontes de variabilidade genética para culturas agrícolas.

A tese encontra-se estruturada da seguinte forma: inicialmente, é apresentada uma revisão de literatura contemplando os principais aspectos botânicos, citogenéticos,

citogenômicos para os gêneros *Mimosa* e *Solanum* e de melhoramento genético relacionado a *Solanum*. Em seguida, é apresentado o Capítulo 1, organizado na forma de artigo científico intitulado “Assessing karyotype diversity and genome size in underexploited *Mimosa* L. species (Leguminosae Juss.)”, submetido ao periódico The Nucleus, no qual são discutidos os padrões de diversidade cariotípica e a variação do tamanho do genoma em espécies silvestres de *Mimosa*. Posteriormente, apresenta-se o Capítulo 2, em artigo intitulado “Cytogenetics of selected *Solanum* L. genus (Solanaceae Juss.) within a phylogenetic framework”, submetido e aceita na revista Crop Breeding and Applied Biotechnology, que aborda a citogenética do gênero *Solanum* em um contexto filogenético. Finalmente, são apresentadas as considerações finais contendo a síntese dos nossos achados, as lacunas ainda existentes e as perspectivas futuras, bem como o subsídio que os nossos resultados fornecerão aos programas estratégicos de conservação e de melhoramento genético voltados aos gêneros *Mimosa* e *Solanum*.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 O gênero *Mimosa* L. (Leguminosae Juss.)

2.1.1 Taxonomia e aspectos biológicos

Mimosa, o quinto maior gênero de Leguminosae, possui cerca de 620 espécies com ampla distribuição e adaptabilidade ecológica (Powo, 2025). Essas espécies ocorrem, 0ddd1wsavanas, regiões secas e propensas a incêndios (Bruneau *et al.*, 2024). O Brasil possui uma rica diversidade de *Mimosa* sp., com 73% das espécies endêmicas, sendo metade ocorrente no bioma Cerrado (Morim *et al.*, 2025). Além desse bioma, *Mimosa* tem representatividade, na Caatinga, contribuindo para a manutenção da resiliência desse domínio fitogeográfico (Sousa *et al.*, 2020).

Em geral, a morfologia de *Mimosa* sp. se apresenta com hábitos de crescimento do tipo arvoretas, arbustos, subarbustos ou lianas. Os ramos são cilíndricos, tetragonulares, costados ou armados. Possuem acúleos retos ou retrorsos, infranodais, internodais ou seriados. Os tricomas podem ser simples, glandulares ou setosos. As folhas podem ser palmadas, bipinadas ou paripinadas; as estípulas são persistentes ou caducas; os pecíolos são cilíndricos ou quadrangulares; os movimentos seismonásticos (fechamento dos folíolos a leve toque ou vibração) podem estar presentes ou ausentes; podem ou não apresentar espículas interpinais; e possuem parafilídios (Sousa *et al.*, 2022).

As inflorescências podem ser do tipo espiga ou glomerular, solitárias ou 2–3-fasciculadas, axilares ou em pseudorracemos terminais. As flores são sésseis; o cálice é campanulado ou tubuloso, com quatro ou cinco lóbulos; a corola é campanulada ou tubulosa, com quatro ou cinco pétalas, brancas ou róseas; o androceu é isostêmone ou diplostêmone, com filetes brancos ou róseos, anteras oblongas, ovóides, rimosas; ovário oblongo, sésil ou subsésil e estilete filiforme. O fruto é craspédio, sésil ou estipitado, plano compresso, plano-corrugado ou quadrangular, armado ou inerme. As sementes possuem formas elipsoides, oblongas ou ovóides, com cores castanhas, cinzas, marrons ou pretas (Sousa *et al.*, 2022).

Quanto ao sistema sexual, as informações ainda são escassas, sendo reportadas para poucas espécies. Estudos identificaram a andromonoiccia (indivíduos que apresentam, na mesma inflorescência, flores hermafroditas e masculinas) em *Mimosa caesalpinifolia* Benth., *M. bimucronata* (DC.) Kuntze, *M. pudica* L., *M. candollei* R. Gretchen e *M. tenuiflora* (Willd.) Poir. Já o hermafroditismo (indivíduos de uma população apresentam flores com funcionalidade feminina e masculina) foi identificado apenas em *M. polyantha* Benth. (Gonçalves *et al.*, 2024; Medina-Acosta *et al.*, 2025; Sousa *et al.*, 2025). Suas flores podem ser

polinizadas por meio de insetos, como as abelhas *Apis mellifera* e *Melipona fasciculata* (Barbosa *et al.*, 2024; Sousa *et al.*, 2025).

2.1.2 Filogenia

A sistemática filogenética revolucionou a taxonomia, possibilitando a revisão das classificações tradicionais em todo o grupo de organismos vegetais, incluindo em *Mimosa* (Borges *et al.*, 2022). Barneby (1991) propôs uma série de hipóteses para a evolução das características morfológicas e anatômicas proeminentes, como hábito de crescimento, folhagens, estruturas reprodutivas e pólen. Essa classificação (Barneby, 1991) reconheceu cinco seções, 41 séries, 39 subséries e muitos táxons infra específicos dentro do gênero. Mesmo com a adição de 130 novas espécies e 200 novos táxons infra específicos, poucas espécies e poucos táxons foram descritos, deixando lacunas na filogenia do gênero (Simon *et al.*, 2011).

Posteriormente, Simon *et al.* (2011) testaram os grupos monofiléticos propostos por Barneby (1991), que utilizaram sequências plastidiais *trnD-trnT* para cerca de 40% de espécies do gênero. Além disso, reconstruíram a evolução de um conjunto de caracteres morfológicos e estabeleceram relações das espécies do Velho Mundo com o restante do gênero. Desse modo, a classificação infragenérica de Barneby (1991), otimizada por Simon *et al.* (2011), divide as espécies de *Mimosa* nas seguintes seções: *Mimadenia* Barneby, *Calothamos* Barneby., *Batocaulon* DC., *Habbasia* DC. e *Mimosa* L.

Embora o gênero *Mimosa* seja monofilético, quatro das cinco seções e pelo menos 17 das séries apresentaram inconsistências quanto ao seu monofiletismo, incluindo as séries *Pachycarpae* Benth e *Setosae* Barneby, pertencentes à seção *Habbasia*. Borges *et al.* (2022), mediante análise de três *loci* plastidiais (*trnD-T*, *trnL-F* e parte do gene *matK*) e uma região nuclear (regiões espaçadoras transcritas internas ITS1 e ITS2 e a subunidade 5,8S), observaram que espécies de *Pachycarpae* e a maioria das espécies de *Setosae* formam um clado, porém não são individualmente monofiléticas. A análise evidenciou que algumas espécies de *Setosae* são mais proximamente relacionadas à série *Piresianae*, sustentadas por sinapomorfias morfológicas.

Mesmo com os avanços recentes utilizando análise filogenética com marcadores moleculares para estimativa e divergência dentro do gênero, ainda existem incongruências na delimitação dos clados em *Mimosa*. Possivelmente, o aumento da amostragem, bem como o número de características e marcadores moleculares específicos possam contribuir para uma análise filogenética mais robusta, resolvendo, desse modo, suas inconsistências.

2.1.3 Importância sócioeconômica, nutricional, farmacológica e ambiental

As leguminosas são fundamentais na sustentabilidade do planeta, pois garantem nutrição humana e animal, mantêm o equilíbrio ecológico, suprem com matéria prima à promoção da saúde humana, além de ser base nas cadeias produtivas que geram desenvolvimento econômico e social (Praharaj e Maitra, 2020). No entanto, a potencialidade de *Mimosa sp.* ainda precisa ser melhor explorada, uma vez que existem poucos estudos que abordam a relevância dessas espécies.

A literatura existente ressalta a expressiva importância socioeconômica de *M. caesalpinifolia* (sabiá). A planta tem rápido crescimento, espinhos, atributos paisagísticos e resistência à deterioração que potencializam como madeira de boa qualidade, útil para ser usada como postes e na construção de cercas vivas (Araújo e Paes, 2018). Além dessas características, possui teor elevado de lignina e alta densidade que favorece a utilização da sabiá na produção de carvão (Gonçalves *et al.*, 1999).

Na agricultura, *M. caesalpinifolia* tem potencial como bioestimulante no processo de cultivo inicial de milho e de feijão por intermédio do efeito alelopático (Bernardes e Poletto, 2024). *Mimosa invisa* Mart. ex Colla mostrou-se efetiva como pesticida vegetal contra *Leptocorisa acuta*, uma praga que prejudica a plantação de arroz (Wowor *et al.*, 2022). Ainda, sementes de *Mimosa* podem ter a dormência quebrada para a produção de açúcar fermentável e geração de biocombustível (Ramaraj *et al.*, 2021).

Nutricionalmente, *M. caesalpinifolia* e *M. tenuiflora* têm potencial como forrageira, sendo utilizadas na alimentação animal, devido ao alto teor de energia e proteína, o que contribui para o seu valor nutritivo na alimentação de ruminantes (Antas *et al.*, 2024; Alencar *et al.*, 2025). *Mimosa tenuiflora* também serve de alimento para as abelhas, destacando-se como potencial melífero (Souza *et al.*, 2024).

No aspecto medicinal, espécies endêmicas do Cerrado e da Caatinga apresentam relevância na medicina tradicional local. Diferentes partes da planta, como a casca, as folhas, sementes e raízes, são depósitos de compostos bioativos com diferentes atividades biológicas (Souza *et al.*, 2008; Rizwan *et al.*, 2022). Chás e infusões de diferentes espécies de *Mimosa* são popularmente usados, por exemplo, no tratamento de feridas, resfriados, dores, diarreias, distúrbios gastrointestinais, hepáticos e respiratórios, dentre outros (Rosado-Valado *et al.*, 2000; Rivera-Arce *et al.* 2007; Nghonjuyi *et al.* 2016).

Extratos de diferentes *Mimosa* mostraram sua eficácia antimicrobiana cientificamente comprovada. Extratos etanólicos de *M. caesalpinifolia*, extraídos da casca e das folhas, foram, por exemplo, eficazes contra a produção de biofilmes dentários causados pelas bactérias

Streptococcus mitis e *S. mutans* (Lima *et al.*, 2018). O extrato foliar de acetato de etila de *M. pudica* apresentou potencial antibacteriano contra *S. aureus*, *Bacillus cereus*, *E. coli* e *K. pneumoniae* (Mandal *et al.*, 2022). Já *M. pigra* L. pode ser considerada uma planta antifúngica contra uma variedade de microorganismos, tais como: *Trichophyton rubrum*, *T. mentagrophytes*, *Microsporum gypseum*, *C. albicans*, *C. tropicalis*, *C. krusei* e *C. parapsilosis* (De Moraes *et al.* 2017). Ainda, *M. pudica* demonstrou atividade anti-inflamatória, protegendo e restaurando tecidos testiculares contaminados pelo metal tóxico cádmio (Onvijie *et al.*, 2018).

As plantas são consideradas fontes promissoras de moléculas anticancerígenas (Alami e Elachouri, 2020). A fração diclorometano da casca do caule de *M. caesalpinifolia* foi testada nas células tumorais de camundongos, apresentando ação antiproliferativa contra células S180 de sarcoma, induzindo uma redução nas células viáveis e o surgimento de pontes, brotos, apoptose e necrose (Pinheiro-Ferreira *et al.*, 2021). Gaikwad *et al.* (2025) desenvolveram um sistema carreador de fármacos lipossomal modificado (PLAROsomes), para superar o vazamento de fármacos em lipossomos convencionais. O extrato encapsulado de *M. pudica* (MIPA) em PLAROsomes foi avaliado contra linhagens celulares de câncer de próstata (PC-3) e de pele (B16F10), reduzindo significativamente a viabilidade celular em B16F10 (linhagem tumoral de melanoma) e adenocarcinoma metastático.

Adicionalmente, estudos mostram que o gênero *Mimosa* é uma fonte importante de compostos antioxidantes. Silva *et al.* (2018) avaliaram a ação protetiva de *M. caesalpinifolia* em camundongos com colite grave, doença inflamatória intestinal que pode evoluir para câncer colorretal (Yang *et al.*, 2016). Já *M. pudica* apresentou efeito hepatoprotetor e propriedade cardioprotetora, além de efeito antidepressivo (Kumaresan *et al.*, 2015; Patro *et al.*, 2016; Hanumanthappa *et al.*, 2022).

No aspecto ambiental, o gênero *Mimosa* dispõe de uma diversidade de espécies com boa adaptação ecológica a condições ambientais adversas. *Mimosa bimucronata*, por exemplo, ocorre em regiões com diferentes temperaturas e climas, como tropical, subtropical úmido e temperado úmido, desenvolvendo-se em solos encharcados, pedregoso de basalto e em encostas úmidas. Essa espécie possui dois ecótipos definidos, principalmente tolerante ao frio. A planta é utilizada como forrageira, bem como nos programas de reflorestamento ambiental, por se adaptar a terrenos críticos, como úmidos e rochosos, e por controlar processos erosivos (Carvalho, 2004).

No bioma Caatinga, *M. tenuiflora* é tolerante aos estresses abióticos, como à seca e à altas temperaturas. Contribui na manutenção do ecossistema e na recuperação de áreas ambientais degradadas, por produzir um bom estoque de serrapilheira em um curto espaço de

tempo. Desse modo, fornece nutrientes ao solo necessários ao desenvolvimento de outras plantas, além da boa capacidade de retenção hídrica (Silva *et al.*, 2021; Macedo, *et al.* 2022).

Mimosa caesalpiniiifolia, também adaptada a Caatinga, é utilizada nos programas de reflorestamento, pela capacidade de desenvolvimento por meio da irrigação, utilizando água residual, diminuindo o consumo de água potável do ambiente no qual está inserida (Herculano *et al.*, 2024). Sabiá também se desenvolveu em solos com estresse hídrico, salino e contaminado com o cádmio, recuperando áreas afetadas com esse metal pesado (Andrade *et al.*, 2025; SOUSA *et al.*, 2018). *Mimosa pudica* além de ajudar na recuperação de áreas degradadas, atua na fitorremediação, descontaminando o meio ambiente (Jangme *et al.*, 2025).

Diante do exposto, evidenciamos que *Mimosa* sp. são importantes na sustentação dos biomas Cerrado e Caatinga servindo de alimentação para animais economicamente importantes desses biomas como, por exemplo, os caprinos. Além disso, dispõem de uma fonte de compostos bioativos com potencial farmacológico para o tratamento de diversas doenças. Adicionalmente, a boa capacidade de se desenvolver em ambientes negativamente impactados, podendo restaurar os mesmos, traz luz para a necessidade de programas estratégicos de conservação e de melhoramento genético voltados para o gênero.

2.1.4 Citogenética, genética e genômica de *Mimosa*

2.1.4.1 Citogenética clássica e molecular

A cariotipagem envolve o estudo do conjunto de cromossomos de uma espécie, no que diz respeito ao seu número, tamanho e morfologia, bem como de regiões cromossômicas específicas, sejam de eu- ou heterocromatina (Heslop-Harrison e Shwarzacher, 2011). Essas informações são valiosas na análise cariotípica para os estudos da diversidade inter- e intraespecífica, na compreensão de processos evolutivos que darão suporte aos programas de melhoramento genético, bem como para a caracterização desses recursos genéticos.

Em *Mimosa*, o número cromossômico básico é $x = 13$, sendo a maioria das espécies diploides com $2n = 2x = 26$, com os cromossomos pequenos, de morfologia predominantemente meta e submetacêntrica (Dahmer *et al.* 2012; Morales *et al.* 2014; Rice *et al.* 2015). De acordo com Sánchez-Villegas *et al.* (2025), a contagem cromossômica dentro do gênero é restrita a cerca de 10% das espécies. A poliploidia, condição biológica em que uma espécie possui mais de dois conjuntos cromossômicos básicos, foi reportada em cerca de 20-30% das espécies de *Mimosa* (Morales *et al.*, 2014).

A poliploidia é formada por eventos mitóticos e meióticos raros como, por exemplo, não-disjunção meiótica, hibridização (formação de híbridos) ou endomitose. A endomitose é,

por sua vez, um processo de duplicação dos cromossomos sem divisão nuclear, ou seja, a célula passa por todas as etapas da intérfase, porém o ciclo celular não se completa. Os cromossomos chegam ao estágio de prófase ou metáfase, mas não prosseguem para os estágios de anáfase e telófase. Assim, os cromossomos se condensam e entram na fase interfásica G1 com duas vezes mais DNA que a G1 inicial. De modo mais claro, enquanto o período G1 do tecido somático tem geralmente 2C (conteúdo de DNA), após o ciclo endomitótico (ou endomitose), o núcleo entra em G1 com 4C (Guerra, 1998). O ciclo endomitótico está esquematizado na Figura 1.

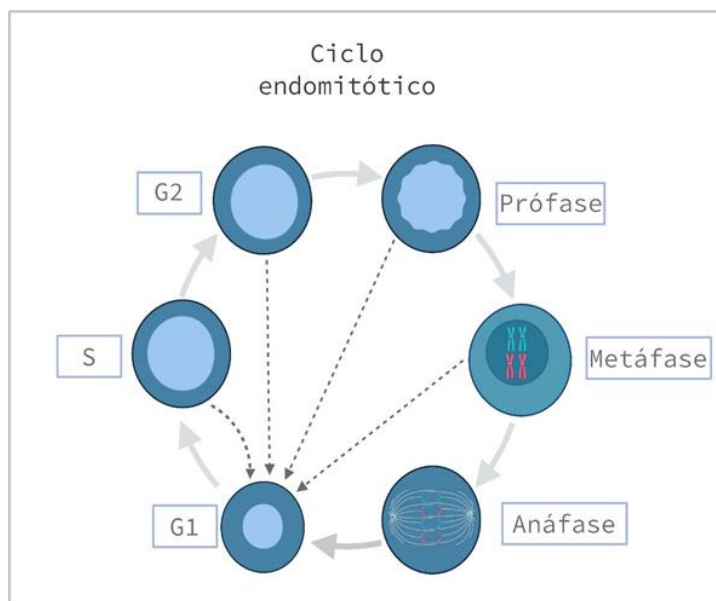


Figura 1. Ciclo endomitótico geral de uma célula somática. O ciclo celular não é concluído, representando um aumento do número cromossômico da célula somática.

Os ciclos endomitóticos podem levar a um fenômeno pouco estudado na natureza, denominado polissomatia. Esse termo refere-se às células com diferentes níveis de ploidia no mesmo tecido ou órgão de um organismo (Smulder *et al.*, 1994). Curiosamente, polissomatia ocorre em um grande número de acessos do gênero *Mimosa*, como previamente relatado em *M. bimucronata*, *M. caesalpinifolia* e *M. pudica* (Dahmer *et al.*, 2012; Sousa *et al.* 2013; Reis e Sousa, 2022). Embora já se saiba que a polissomatia resulta de endoreduplicação, a base molecular para esse fenômeno ainda permanece desconhecida.

De acordo com Dahmer *et al.* (2012), a polissomatia ocorre em um curto período do desenvolvimento da plântula, logo após a germinação da semente como uma forma de acelerar o crescimento e o estabelecimento da planta no ambiente. No Brasil, o gênero *Mimosa* ocorre predominantemente no bioma Cerrado, além de ser encontrado na Caatinga (Simon e Proença,

2000; Santos *et al.*, 2014). Esses biomas possuem condições ambientais adversas como elevadas temperaturas, alta taxa de evapotranspiração e baixos índices de pluviosidades, com chuvas irregulares (Coutinho, 2006). Em *Mimosa*, acredita-se que a polissomatia contribua para o desenvolvimento e estabelecimento das espécies do gênero em condições desfavoráveis e adversas de crescimento, que incluem altas temperaturas, seca e incêndios (Kunakh *et al.*, 2008).

Dentre as ferramentas citogenéticas clássicas, destaca-se o bandeamento por fluorocromos CMA (Cromomicina A3) e DAPI (4'-6-diamidino-2-fenilindol). Essa técnica possibilita o estudo cariotípico de uma espécie, permitindo identificar o número, morfologia e tamanho cromossômico, bem como a distribuição de blocos de heterocromatina constitutiva nos seus cromossomos (BIKRAM e KIMBER, 1974; SCHWEIZER, 1976). Estes corantes fluorescentes identificam, portanto, a constituição de blocos heterocromáticos, detalhando o padrão de bases CMA e DAPI, que ligam especificamente a sequências ricas em GC e AT, respectivamente (Guerra, 1988).

Por meio dessa abordagem, é possível diferenciar espécies em nível cariotípico, além de traçar um padrão de blocos de heterocromatina constitutiva (fração do DNA repetitivo que compõe o genoma das espécies) no cariótipo de diferentes espécies, como observado em diferentes acessos dos gêneros *Allium* L. (Bacelar *et al.*, 2021), *Capsicum* L. (Almeida *et al.*, 2022) e *Cucumis* L. pertencentes a bancos de germoplasma (Santos *et al.*, 2022). Desse modo, é possível compreender a organização genômica e da dinâmica do DNA repetitivo entre e dentro dos clados, além de fornecer subsídios para os programas de melhoramento genético. Em *Mimosa*, essa técnica só foi realizada, até o momento, em duas espécies: *M. caesalpiniiifolia* ($2n = 2x = 26$) e *M. pudica* ($2n = 4x = 52$), ambas apresentando dois blocos heterocromáticos CMA⁺⁺/DAPI⁻ terminais em seus cariótipos (Sousa *et al.*, 2012; Reis e De Sousa, 2022).

A FISH (Fluorescent *In Situ* Hybridization; Hibridização *in situ* fluorescente), por sua vez, consiste em uma ferramenta citogenética molecular importante para a compreensão da natureza de uma diversidade de sequências de DNA de um genoma/ cariótipo de uma espécie (O'Connor, 2008). Dentre as sequências de DNA utilizadas como sondas para FISH, destacam-se os sítios de DNA ribossomais (DNAr) 5 e 35S, as sequências centroméricas, teloméricas; elementos repetitivos e sequências de DNA cópia-única inseridas em uma ampla gama de vetores, como os cromossomos Artificiais de Bactérias (BACs) (Guerra, 2004; Jiang e Gill, 2006).

Estudos citomoleculares mediante FISH são escassos, restringindo-se apenas às duas espécies previamente caracterizadas pelo bandeamento CMA e DAPI. Em *M. caesalpiniiifolia*,

dois sítios terminais de DNAr 35S foram encontrados no cromossomo 12 das suas células diploides (Sousa *et al.*, 2012). Proporcionalmente, nas células polissomáticas tetraploides, foram encontrados quatro sítios terminais de DNAr 35S. Já em *M. pudica*, espécie tetraploide, foi identificado um par de sítio de DNAr 35S em regiões de constrição secundária no par seis e outro par de DNA ribossomal 5S na região proximal do braço curto do cromossomo 12 (Reis e Sousa *et al.*, 2022).

2.1.4.2 Estimativa do conteúdo de DNA por citometria de fluxo

Adicionalmente à citogenética, a mensuração do conteúdo de DNA mostra-se uma ferramenta aliada da citogenética vegetal. A citometria de fluxo é uma técnica amplamente empregada no estudo das organelas de plantas, principalmente do núcleo, além das mitocôndrias, plastídeos e cromossomos (Vrána *et al.* 2014), sendo mais utilizada na análise do núcleo celular para estimar o tamanho do genoma de uma espécie e seu nível de ploidia (Galbraith *et al.* 2021).

Atualmente, o banco de dados de valores C de DNA de plantas (Plant DNA C-values Database; <https://cvalues.science.kew.org/>), cataloga dados de valor 1C para diversas espécies de plantas. Com relação à família Leguminosae, o banco possui dados de conteúdo genômico de 651 espécies, com 1C variando de 0,31 a 27,40 picogramas (pg) em *Leucaena macrophylla* Benth. e *Vicia faba* L., respectivamente. No gênero *Mimosa*, a estimativa do conteúdo de DNA restringe-se apenas a duas espécies: *M. pudica* (tetraploide) e *M. invisa* (diploide), com 0,60 e 0,70 pg, respectivamente.

2.1.4.3 Sequenciamento do genoma

Com o avanço das plataformas de sequenciamento do genoma das espécies vegetais, aliado ao seu baixo custo e rapidez, ocorreu um avanço no sequenciamento do genoma de plantas. Atualmente, cerca de 2.000 espécies vegetais possuem os genomas sequenciados, sendo a maioria pertencente ao grupo de plantas economicamente importantes, com genomas diploides pequenos (<https://www.plabipd.de/pubplantmain.html>). No gênero *Mimosa*, apenas *M. pudica* e *M. bimucronata* possuem genomas sequenciados.

Griesmann *et al.* (2018), ao investigar a simbiose de nódulos radiculares com bactérias fixadoras de nitrogênio, sequenciaram os genomas de 10 espécies de plantas, incluindo *M. pudica* (900 Mpb; mega pares de bases), utilizando sequenciamento Illumina. Recentemente, Jia *et al.* (2024) sequenciaram, montaram e anotaram o genoma de *M. bimucronata* a fim de investigar quais os genes envolvidos no movimento foliar, bem como os genes relacionados na fixação simbiótica de nitrogênio, mediante plataformas Sequel II PacBio e Illumina HiSeq X

Ten. O tamanho do genoma foi estimado em 660 Mb, com anotação de 32.146 genes. Foram anotados também genes de RNA não codificantes, sendo 165 de RNA transportador, 99 microRNAs, 39 RNAs ribossomais e 336 pequenos RNAs nucleares presentes no genoma monoploide dessa espécie. Além disso, foi observado que 57,04% do genoma consiste em elementos repetitivos, com abundância de retrotransposons de longa repetição.

Em relação à expansão e contração de famílias gênicas no genoma de *M. bimucronata*, 1.817 famílias gênicas apresentaram eventos de expansão, enquanto 1.078 famílias gênicas tiveram contração. A análise de ortologia gênica mostrou que essas famílias estão relacionadas a processos metabólicos, como o metabolismo dos terpenoides e a fosforilação de proteínas. Foram identificadas também diferentes variações estruturais, como as duplicações, inversões e translocações que afetaram 714 genes associados ao processo de regulação da proteólise, regulação da atividade da hidrolase, respostas à herbivoria e a estímulos externos, como a luz e o toque (Jia *et al.* 2024). Sequenciar o genoma de uma espécie é, portanto, fundamental para o estudo da sua biologia e fisiologia, uma vez que variações estruturais no genoma são identificadas, possibilitando a análise detalhada do transcriptoma e identificação de genes associados a diversos processos biológicos das espécies em resposta à sua adaptação ambiental.

O gênero *Mimosa* é um recurso genético valioso que merece ser melhor explorado sob diferentes aspectos, incluindo sob o ponto de vista citogenético, genético e genômico, uma vez que esse gênero pode servir como organismo modelo para a compreensão de fenômenos sistemáticos e evolutivos dentro da família das leguminosas. Estudos genômicos desse grupo podem auxiliar na elucidação de mecanismos biológicos relacionados à adaptação ambiental, no desenvolvimento sustentável e potencial medicinal dessas espécies pouco exploradas, porém de grande importância econômica, ecológica e social.

2.2 O gênero *Solanum* L. (Solanaceae Juss.)

2.2.1 Taxonomia e aspectos biológicos

O gênero *Solanum*, pertencente à família Solanaceae, possui cerca de 1.250 espécies e amplamente distribuídas mundialmente (Hilgenhof *et al.*, 2023). A maior concentração dessas espécies ocorre na América do Sul, principalmente nos Andes. Os centros de diversidade e endemismo são a América do Norte, México, leste brasileiro, oeste africano, australiano e indiano e em Madagascar, nos mais diversos habitats, que vão desde florestas úmidas a regiões desérticas secas (<https://solanaceaesource.myspecies.info/content/distribution>). As espécies mais conhecidas são a batata (*S. tuberosum* L.), o tomate (*S. lycopersicum* L.) e a berinjela (*S.*

melongena L.), especialmente pelo papel socioeconômico mundial que desempenham. No entanto, *Solanum* dispõe de uma biodiversidade de espécies silvestres pouco exploradas, com potencial farmacológico, ornamental e ecológico (Hilgenhof *et al.*, 2023; Kasan *et al.*, 2024; Liu *et al.*, 2024; Sun e Deng, 2025).

Em geral, o gênero é relativamente de fácil reconhecimento, com flores pentâmeras e simpétalas e anteras deiscuentes com poros (Hilgenhof *et al.*, 2023). Contudo, a identificação de espécies a nível individual permanece um desafio para os taxonomistas (Sarkinen *et al.* 2025). Quanto à sua morfologia, apresenta hábitos de crescimento distintos, como trepadeiras, ervas, epífitas, subarbustos, arbustos ou árvores, podendo apresentar órgãos subterrâneos especializados, como rizomas, funcionais tanto para armazenamento de nutrientes como para reprodução vegetativa. Podem ou não apresentar estruturas de proteção, como os espinhos e os tricomas. O tipo foliar pode ser simples ou lobado com a base foliar encontrada na forma afilada, truncada ou cordada (<https://solanaceaesource.myspecies.info/content/distribution>; Hilgenhof *et al.*, 2023).

A inflorescência pode estar posicionada na região terminal, internodal, axilar, oposta à folha ou com brotos espinhosos. Cálice e corola possuem cinco lóbulos, cinco estames e um ovário superior com dois carpelos. A deiscência das anteras ocorre por poros terminais, com filamentos curtos. A forma da corola pode ser estrelada ou rotata, com simetria bilateral, actinomorfa e zigomorfa, nas cores branca, verde, amarela ou lilás (<https://solanaceaesource.myspecies.info/content/distribution>; Anderson *et al.*, 2015; Hilgenhof *et al.*, 2023).

O fruto possui uma diversidade de cores, tamanhos e formas, podendo ser carnosos ou secos, nas cores verde, branca, lilás, laranja, amarela ou vermelha, com ou sem tricomas, sendo dispersos por diferentes animais, incluindo répteis, aves, morcegos, primatas e mamíferos (Knapp *et al.*, 2017; Hilgenhof *et al.*, 2023). Interessantemente, o tamanho e a cor dos frutos estão evolutivamente correlacionados, sendo frutos com cores opacas duas vezes maiores que frutos com cores pretas/ arroxeadas ou vermelhas (Messeder *et al.*, 2024).

Em relação ao sistema sexual apresenta as formas cosexuais (hermafroditas), andromonoicias e dioicias (Anderson *et al.*, 2014; Cantley *et al.*, 2023; Hilgenhof *et al.*, 2023). O sistema cosexual, por exemplo, ocorre em *S. vespertilio* Aiton (Anderson *et al.*, 2014; Cantley *et al.*, 2023). O sistema andromonoicídio é observado em *S. elaeagnifolium* Cav. (Knapp *et al.*, 2017). Enquanto que o sistema dioicídio, no qual as flores masculinas e femininas se encontram em indivíduos separados, ocorre por sua vez, em *S. asymmetriphyllum* (Anderson e Symon, 1989; Cantley *et al.*, 2023).

2.2.2 Filogenia

Solanum (antigo gênero *Lycopersicon*) tem sido tradicionalmente caracterizado pela morfologia floral uniforme com flores simpétalas e um cone central de anteras poricidas deiscentes, possuindo ampla diversidade na parte vegetativa e reprodutiva, com formas de vida adaptadas a diferentes condições climáticas. Previamente à filogenia molecular, sua divisão infragenérica em seções foi baseada em sua diversidade morfológica (D'arcy, 1972; Dunal, 1852; Bohs, 2005).

Estudos prévios permitiram avanços significativos na reconstrução da história evolutiva do gênero. A atual filogenia foi construída a partir da super matriz de dados gerada pela análise bayesiana de nove regiões (ITS, *waxy* e sete marcadores plastidiais) de 742 espécies (cerca de 60%) de *Solanum* (Gagnon *et al.*, 2022). Além disso, foram analisados 25 traços morfológicos, incluindo oito traços vegetativos, dois traços de inflorescência, sistema sexual, sete traços florais, e sete traços relacionados aos frutos de 1.245 espécies aceitas.

Com base na atual filogenia, o gênero monofilético *Solanum* está organizado em três grupos monofiléticos principais: 1) *Thelopodium*, que divergiu primeiro, e inclui 3 espécies irmãs; 2) Grau I, com cerca de 339 espécies não espinhosas, incluindo espécies cultivadas como batata, pepino e tomate; e 3) Clado II, com a maior linhagem filogenética no gênero (73% de *Solanum*) incluindo os tomates arbóreos e as berinjelas.

Além dos grupos principais, o gênero está organizado em 12 clados maiores e 49 clados menores. Dentro do Grau I, são incluídos quatro clados maiores e 16 menores. Os clados maiores são: VANAns (Valdiviense, *Archaeosolanum*, *Normania* e *Africanas* não espinhosas), *DulMo* (*Dulcamara* e *Moreloid*), *Regmandra* e *Potato*. Esse último inclui, por sua vez, vários clados menores de relevância econômica, com destaque para os clados *Tomato* (com 17 espécies de tomate domesticadas e silvestres), *Petota* (cerca de 108 espécies de batatas cultivadas e silvestres), *Etuberosum* (com três espécies da América do Sul) e *Basarthrum*.

Já clado II contém sete clados maiores, sendo *Leptostemonum* o maior, com cerca de 570 espécies espinhosas divididas em 19 clados menores, incluindo o clado EHS (*Eastern Hemisphere Spiny*). Recentemente, Messeder *et al.* (2024) utilizaram 1.786 genes nucleares de 247 espécies, incluindo 122 transcriptomas/ genomas para dar suporte à filogenia, alocando cerca de 30 novas espécies na atual filogenia do gênero. A partir dessas análises, a origem do gênero *Solanum* foi estimada em cerca de 53 milhões de anos atrás (Ma), indicando sua origem no período Eoceno. Já os Grau I e Clado II divergiram entre 27 a 35 Ma.

Zhang *et al* (2025), ao analisarem de novo a montagem de 128 genomas de *Solanum*, identificaram que a batata (seção *Petota*) e seus 107 parentes silvestres são derivados de um

evento de especiação híbrido ancestral entre as seções *Etuberosum* e *Tomato*, que divergiram há cerca de 14 milhões de anos. A hibridização entre eles originou o clado *Petota*, há cerca de 8-9 milhões de anos, o que coincidiu com a rápida formação dos Andes (6-10 milhões de anos). A formação de tubérculos, uma característica inovadora dentro da seção *Petota*, também possui ancestralidade híbrida.

2.2.3 Importância social, econômica, nutricional e farmacológica

A alimentação global de forma nutritiva e sustentável exerce uma pressão sobre a agricultura e o uso dos recursos naturais. Em vista disso, uma nação sustentável é capaz de produzir seu próprio alimento, reduzindo a fome e a pobreza mediante desenvolvimento econômico local de produção e consumo, visando além de lucro, segurança alimentar e nutricional, conservação do meio ambiente e da tradição social (Sereno *et al.*, 2017). Nesse contexto, o gênero *Solanum* tem destaque socioeconômico por fornecer culturas agrícolas e espécies silvestres importantes para o consumo alimentar, movimentando o mercado global e gerando renda aos pequenos e grandes produtores (Sereno *et al.*, 2017; Devaux *et al.*, 2020).

A batata, terceira cultura alimentar mais consumida do mundo, atrás apenas do arroz e do trigo, é um alimento básico cultivado em aproximadamente 19 milhões de hectares de terras agricultáveis em todo o mundo, com produção mundial de 378 milhões de toneladas (Devaux *et al.*, 2020). A maior concentração ocorre nas regiões temperadas, cultivadas, principalmente, para fins comerciais, sendo, portanto, uma fonte de renda relevante. Dados apontam a China como maior produtor mundial dessa cultura agrícola (FAO, 2023). No Brasil, a produção de batata tem destaque para os estados de Minas Gerais, São Paulo e Paraná com produção de cerca de quatro milhões de toneladas (Shimoyama *et al.*, 2024).

A fim de garantir a segurança alimentar da população, alguns países possuem iniciativas importantes na produção da batata. A China dispõe de plano alimentar que visa aumentar sua produção e consumo, promovendo sua cultura como alimento básico, estratégia importante para implementação de políticas públicas e liberação de recursos financeiros. No Peru, principal centro de origem da batata, foi desenvolvida uma cadeia produtiva de batatas nativas, no início de 2000, gerando vários novos produtos, como batatas fritas coloridas, batata fritas congelada, licores de batata e até cosméticos. Essa cadeia além de envolver economicamente do pequeno ao grande produtor, valoriza, também, a batata nativa como um recurso natural de desenvolvimento econômico e social (Devaux *et al.*, 2020).

O tomate também desempenha um papel socioeconômico importante. No Brasil, é um dos produtos mais cultivados, sendo a maior parte plantada pela agricultura familiar. Sua

produção ocorre em todo o país, com destaque para os estados de Goiás, São Paulo e Minas Gerais. Em 2022, a estimativa da safra de tomate foi de 3,6 milhões de toneladas, contribuindo para o desenvolvimento do país e para o fortalecimento da agricultura familiar (Cardoso *et al.*, 2024).

Ainda no contexto socioeconômico, *S. sessiliflorum* Dunal destaca-se como espécie silvestre importante na sociobiodiversidade, uma vez que gera renda aos pequenos produtores rurais de Antonina no Paraná. O fruto serve como matéria prima para vários produtos que são comercializados em feiras orgânicas e mercados municipais (Serenio *et al.*, 2017). Já *S. quitoense* Lam. é uma planta estratégica na economia familiar da comunidade Wamani (Amazônia equatoriana), por ser bastante comercializada no mercado local. Essa espécie é muito nutritiva, sendo amplamente utilizada na alimentação humana da região. Desse modo, *S. quitoense* é importante para a cadeia produtiva e desenvolvimento sócioeconômico da comunidade amazônica (Torres-Navarrete *et al.*, 2018; Óbregon *et al.*, 2024).

Quanto ao aspecto nutricional, *Solanum* é rico em macro e micronutrientes. O tubérculo de *S. tuberosum* L. é uma fonte de energia por fornecer carboidratos, também possui gorduras, proteínas e potássio (Fleming e Morri, 2024). Os micronutrientes, como fósforo, potássio, cálcio, sódio, zinco e magnésio são encontrados, por exemplo, em *S. quitoense* e *S. tuberosum* (Óbregon *et al.*, 2024; Sabucun *et al.*, 2025). *Solanum torvum* SW. é um aliado poderoso no combate à anemia, por ser fonte natural de ferro (Golly *et al.*, 2025). *S. lycopersicum* L. fornece vitaminas, carotenoides e vários compostos antioxidantes com funções imunomodulatórias e anticâncer (Ali *et al.*, 2021; Li *et al.*, 2024). *Solanum aeothypicum* e *S. melongena* L. são, por sua vez, ricas em vitaminas, aminoácidos e fibras, auxiliando na digestão, na eliminação de resíduos e redução dos níveis de colesterol, além de reduzir o risco de câncer, hipertensão e doenças cardíacas coronárias (Edeke *et al.*, 2020).

Solanum, também é considerado um reservatório de compostos bioativos como alcaloides, flavonoides, esteróis, polifenóis, saponinas, entre outros, encontrados nas diferentes partes da planta. Esses compostos são utilizados na medicina tradicional com potencial farmacológico para o desenvolvimento de medicamentos para prevenção e tratamento de várias doenças (Gafforov *et al.*, 2024; revisado por Sousa *et al.* 2022). Na medicina tradicional, o extrato foliar de *S. dulcamara* L. pode, por exemplo, ser utilizado para tratar doenças como a gota, herpes, reumatismo e diabetes (Gafforov *et al.*, 2024).

Além disso, estudos mostram que várias espécies do gênero possuem potencial antimicrobiano. Os extratos clorofórmicos das diferentes partes de *S. virginianum* L. (casca, folha, baga e flores) tiveram efeito significativo sobre o crescimento de *Salmonella typhi*,

bactéria causadora da febre tifoide (Kidgell *et al.*, 2002). Extratos frutíferos de *S. anguivi* Lam. demonstraram ação antimicrobiana contra bactérias gram positivas e negativas, respectivamente, *Staphylococcus Aureus* e *Klebsiella pneumoniae* (Tegener *et al.*, 2022). Extratos foliares alcoólicos de *S. paniculatum* L. e *S. xanthocarpum* (Wild) foram, por sua vez, efetivos sobre o crescimento de diferentes patógenos orais causadores de cáries dentárias (Valerino-Diaz, 2018; Mahalaskmi *et al.*, 2021).

Adicionalmente, o gênero *Solanum* também possui ação antifúngica. Alawode *et al.* (2018), mostraram que os extratos de hexano da casca e da folha de *S. erianthum* D. Don apresentaram atividade biológica contra *Candida albicans*, *Aspergillus niger*, *Penicillium notatum* e *Rhizopus stolonifer*. Já Senizza *et al.* (2022) observaram que os extratos de *S. erianthum* e *S. torvum* tiveram ação significativa sobre diferentes fungos do gênero *Aspergillus*, como *A. fumigatus*, *A. niger*, *A. versicolor*, *A. flavus*, além das espécies de *Penicillium* *P. funiculosum*, *P. ochrocholoron* e *P. ferrucosum*.

Espécies de *Solanum* também possuem fitoquímicos que atuam nas vias inflamatórias em resposta a infecções (Adetutu e Olukorede, 2021). A resposta inflamatória, seja aguda ou crônica, envolve a participação de monócitos, neutrófilos e macrófagos, além das células T, parenquimais e estromais, como mediadores pró- inflamatórios, citocinas anti-inflamatórias, hormônios, microRNAs e receptores-padrão de reconhecimento (PAUL, 2012). Nesse sentido, o extrato foliar de *S. aeothyricum* estabilizou o efeito de lise dos eritrócitos, impedindo a liberação de produtos ribossomais que causam danos aos tecidos (Adetutu e Olukorede, 2021). O extrato frutífero de *S. lycocarpum* A.St.-Hill reduziu o edema de pata em ratos, por meio da diminuição da migração de neutrófilos, células de defesa envolvidas no processo inflamatório (Morais, *et al.* 2020). Benvenuti *et al.* (2021) analisaram o efeito anti-inflamatório de *S. diploconos* (Mart.) Bohs mediante observação do comportamento dos mediadores inflamatórios submetidos à ação dos extratos frutíferos, previamente afetados pelo pró-inflamatório LPS (lipolissacarídeo). O extrato reduziu, de forma significativa, os níveis de espécie reativa ao nitrogênio, fator de necrose tumoral e interleucinas IL-1 β e IL-6.

Solanum spp. destacam-se, ainda, na ação anticancerígena, servindo como matéria prima para formulação de fármacos, que podem atuar em diferentes mecanismos de ação contra células cancerosas. Nesse contexto, os extratos frutíferos de *S. nigrum* Linn. e *S. coagulans* A. Schimp ex Dunal. apresentaram efeitos significativos contra a citotoxicidade de hepatocarcinomas, células de câncer de mama e câncer renal (Churiyah Churiyah *et al.*, 2020). Já o extrato frutífero de *S. sessiflorum* diminuiu a proliferação de células cancerosas de cólon retal (Montagner *et al.*, 2020), enquanto o extrato frutífero de *S. nigrum* diminuiu a viabilidade

de célula tumoral provocando a apoptose, suprimindo o ciclo celular (Churiyah Churiyah *et al.*, 2020).

Diante do exposto, fica evidente o potencial da biodiversidade de *Solanum* para a melhoria da qualidade de vida humana. Além de seu valor nutricional e medicinal, suas espécies oferecem benefícios relevantes ao desenvolvimento econômico, refletindo diretamente na melhoria das condições sociais e de saúde da população.

2.2.4 Citogenética, genética e genômica de *Solanum*

2.2.4.1 Citogenética clássica e molecular

As espécies de *Solanum* possuem o número cromossômico básico $x = 12$, sendo a maioria diploide ($2n = 2x = 24$). Contudo, também são encontrados organismos tetraploides ($2n = 4x = 48$), hexaploides ($2n = 6x = 72$) e octaploides ($2n = 8x = 92$ e $2n = 8x = 96$) (Olmstead *et al.*, 2008; Chiarini *et al.*, 2018). Geralmente, essas espécies apresentam cariótipo simétrico, cromossomos pequenos com morfologias majoritariamente meta- e submetacêntrica (Brasileiro-Vidal *et al.*, 2009; Rego *et al.*, 2009; Melo *et al.*, 2011; Chiarini *et al.*, 2018).

Quando comparado com o gênero *Mimosa* anteriormente descrito, estudos citogenéticos, genéticos e genômicos em *Solanum* são considerados mais avançados. Porém, apesar de ser um gênero megadiverso e estar entre os 10 maiores gêneros de plantas em termos de número, estudos citogenéticos e genéticos são reportados para poucas espécies em *Solanum*. Acerca do padrão de heterocromatina constitutiva (HC) por bandeamento CMA/DAPI, os estudos limitam-se a cerca de 30 espécies do gênero, sendo a maioria reportado em espécies dentro dos clados menores Tomato (Potato, Grau I) e Acanthophora (Leptostemonum, Clado II) (Brasileiro-Vidal *et al.*, 2009; Rego *et al.*, 2009; Melo *et al.*, 2011; Acosta *et al.* 2012; Miguel *et al.*, 2012; Moyetta *et al.*, 2016; Mesquita *et al.*, 2025).

Em *Solanum*, as frações variam em quantidade, tamanho, intensidade e posição no genoma, podendo ser localizado nas regiões centrométricas, proximais, intersticiais ou terminais dos seus cromossomos (Rego *et al.*, 2009; Mesquita *et al.*, 2025). Em tomates, por exemplo, o conteúdo de HC é baixo, cerca de 12-17% de CMA⁺, apesar de apresentar um grande número de blocos em seus cariótipos. Ainda sobre as frações de DNA altamente repetitivas, foram reportados blocos de CMA⁺ colocalizadas com sítios de DNAr 5s, 5.8, 18, 26 e 35s, variando em número, tamanho e localização no genoma, contribuindo para a diferenciação cariotípica entre *Solanum* e os gêneros proximamente relacionados, consequentemente, auxiliando os estudos taxonômicos e evolutivo (Rego *et al.*, 2009; Melo *et al.*, 2011; Moyetta *et al.*, 2016; Chiarini *et al.*, 2018).

Atualmente, o banco de dados (<https://www.plantrdnadatabase.com/>) reporta informações da distribuição de sítios de DNA ribossomal para o cariótipo de 46 espécies de *Solanum*. Há uma variação quanto ao número e localização dos sítios de DNAr 5 e 35S nas espécies do gênero, sem correlação aparente com o tamanho do genoma e com o nível de ploidia (Mesquita *et al.*, 2025). Quanto aos *loci* de DNAr 5S, há uma predominância de dois sítios distribuídos nos cariótipos das espécies descritas, localizados em diferentes regiões cromossômicas (pericentroméricas, intersticiais e terminais). Em relação aos sítios de DNAr 35S, os *loci* geralmente estão presentes em um par, sendo majoritariamente localizados em regiões subterminais e terminais, correspondentes às regiões organizadoras de nucléolo (<https://www.plantrdnadatabase.com/>).

2.2.4.2 Estimativa do conteúdo de DNA por citometria de fluxo

Em *Solanum*, o valor para 1 C (pg) foi reportado apenas para 42 espécies (<https://cvalues.science.kew.org/search/angiosperm>), variando de 0,60 a 3,70 pg em *S. chacoense* Bitter. e *S. macranthum* Dunal, respectivamente. Dentro da seção Tomato, os tamanhos dos genomas são similares, em torno de 1,0 pg. É interessante ressaltar que as espécies do clado Cyphomandra (Clado II) possuem grandes tamanhos de genoma, conhecidos como genomas gigas, com tamanho médio de 10,71 pg, variando de 1C = 6,8 a 24,8 pg (revisado por Mesquita *et al.*, 2025).

Em relação ao sequenciamento, aproximadamente 90 genomas *Solanum* sp. foram sequenciados (<https://www.plabipd.de/plantgenomespa.ep>). Nesse contexto, destacam-se os consórcios (The Potato Genome Sequencing Consortium, 2011; The Tomato Genome Consortium, 2012), pioneiros no sequenciamento do genoma da batata e do tomate, respectivamente.

2.2.4.3 Sequenciamento do genoma

O consórcio do genoma completo da batata possibilitou o sequenciamento do clone homozigótico da batata duplo monoploide e do diploide heterozigótico. Foram sequenciados os genomas nucleares e organelares do duplo monoploide, mediante a tecnologia convencional de Sanger e duas plataformas de sequenciamento de última geração: Illumina Genome Analyser e Roche Pyrosequencing. O tamanho do genoma é de 844 Mb, cujo tamanho é suportado pelo sequenciamento realizado por Pham *et al.* (2020) utilizando a tecnologia Nanopore Oxford, com estimativa de 39.031 genes codificantes de proteínas e dois eventos de duplicação. Já o diploide heteromórfico foi sequenciado para explorar a diversidade do haplótipo e as possíveis

causas da erosão gênica, sendo identificadas que variações na presença/ausência de genes, bem como outras mutações são frequentes e, possivelmente, sejam a causa da depressão gênica na espécie (The Potato Genome Sequencing Consortium, 2011).

Adicionalmente, foram sequenciados os genomas do tomate *S. lycopersicum* linhagem Heinz 1.706 (domesticada) e *S. pimpinellifolium* (silvestre). O genoma de *S. lycopersicum* foi sequenciado e montado empregando a metodologia de Sanger e a tecnologia de última geração Roche/454 Titanium, enquanto que o de *S. pimpinellifolium* foi sequenciado e montado pela tecnologia Illumina. Os genomas dos tomates possuem aproximadamente 900 Mb e 739 Mb de tamanho, respectivamente, em *S. lycopersicum* e *S. pimpinellifolium*. Os genomas das espécies domesticada e silvestre divergem em 0,6%, correspondente a 5,4 milhões de SNPs (Polimorfismos de Nucleotídeos Únicos) distribuídos ao longo dos cromossomos e sinais recentes de miscigenação devido ao melhoramento. No entanto, apresentam 8% de divergência em relação a batata, com nove inversões maiores e várias menores. O sequenciamento dos genomas mostrou que a linhagem *Solanum* passou por duas triplicações consecutivas, das quais uma é antiga e compartilhada com as rosídeas e outra mais recente. Essas triplicações, por sua vez, foram importantes para novas funcionalidades de genes que controlam características dos frutos, como cor e polpa (The Tomato Genome Consortium, 2012).

No âmbito citogenético, a disponibilidade do genoma da batata e do tomate serviu de base para construção de sondas de pintura cromossômica e de código de barras baseados em oligo-FISH (Braz et al., 2018). A partir dessas sondas, foi possível identificar o cariótipo das seis espécies proximamente e distantemente relacionadas: *S. demissum*, *S. tuberosum* e *S. lycopersicum*, *S. bulbocastanum*, *S. etuberosum*, *S. caripense* e *S. melongena*. Ainda, foram identificados eventos de sintenia, colinearidades e rearranjos cromossômicos para uma maior compreensão da evolução e especiação do gênero (Braz et al., 2018). É importante ressaltar que as análises citomoleculares baseadas em oligo-FISH restringem-se apenas a esse trabalho. Há, portanto, necessidade em ampliar o número de informações citogenéticas e citogenômicas dentro de *Solanum*, a fim de contribuir para a compreensão da evolução cariotípica das espécies.

2.2.5 Melhoramento genético em *Solanum*

Diferentemente de *Mimosa*, *Solanum* possui programas de melhoramento genético bem estabelecidos. No entanto, são restritos às espécies domesticadas de maior importância social e econômica do gênero: batata, berinjela e tomate. Por outro lado, as espécies silvestres são essenciais nesses programas por servirem como doadoras de genes potencialmente úteis para o

desenvolvimento das cultivares (Gatahi *et al.*, 2020; Adithya *et al.*, 2024). De modo geral, os programas de melhoramento genético, em *Solanum*, visam melhorar o rendimento, o armazenamento, a qualidade dos frutos, além de obter plantas resistentes aos patógenos e tolerantes ao estresse abiótico mediante diferentes tecnologias.

A batata é um tubérculo rico em fibras, carboidratos e outros nutrientes, constituindo a base alimentar de vários países, especialmente na Europa e na Ásia. No entanto, o cultivo é desafiador, devido à susceptibilidade a altas temperaturas, o que afeta o desenvolvimento do tubérculo, reduzindo o rendimento da planta. Além dos fatores abióticos, o desenvolvimento da batata pode ser prejudicado pela infecção por diferentes patógenos que causam doenças socioeconomicamente importantes, por exemplo, o fungo *Phytophthora infestans* (Requeima), o vírus PLRV (Potato Leafroll Virus; Vírus do Enrolamento da Folha da Batata), a bactéria *Ralstonia solanacearum* (Murcha bacteriana) (Chincinska *et al.*, 2023).

Os programas de melhoramento da batata iniciaram-se no século XIX. *Solanum stenotomus* Juz. & Bukasov, possivelmente, seja a espécie ancestral de todas as batatas cultivadas, originando as cultivares que, ainda hoje, são mundialmente importantes, como a Russet e Burbank (Reddy *et al.*, 2018; Emygdio *et al.* 2020). Já, no Brasil, iniciaram, em 1946, pelo antigo Instituto Agrônomo do Sul (IAS) e, em 1976, o programa continuou sendo desenvolvido pela Embrapa Clima Temperado até os dias atuais em parceria com a Embrapa Hortaliças. A primeira cultivar lançada no Brasil foi a batata Baronesa, enquanto BRS F63 Camila é considerada uma cultivar essencialmente brasileira (Emygdio *et al.* 2020).

No melhoramento da batata, o conteúdo de amido é um dos principais alvos de interesse dos melhoristas (Adly *et al.*, 2023). O antioxidante antocianina também é um composto desejável, pois contribui para a tolerância à seca (Pescador-Dionísio *et al.*, 2024). Contudo, o melhoramento da planta é laborioso devido à natureza poliploide e do alto nível de heterozigosidade que causará incompatibilidades intraespecíficas. Isso pode resultar na erosão gênica e na inibição da introdução de novas características mediante cultivo tradicional (Adly *et al.*, 2023).

A triagem lenta e exaustiva da diversidade genética funcional dos parentes silvestres é outro fator que dificulta o melhoramento da batata. Enquanto que na indústria, a diversidade genética é limitada pela propagação vegetativa. Ressalta-se que as batatas silvestres, por exemplo, *S. acaule*, *S. boliviense*, *S. chacoense* e *S. demissum* são doadoras importantes de genes para o desenvolvimento das batatas cultivadas (Adly *et al.*, 2023).

Dentro dos métodos convencionais de melhoramento, a variação somaclonal, que corresponde às variações genéticas originadas *in vitro*, mostrou-se eficiente ao fornecer o clone

Ros 119. Esse clone possui grande potencial de acúmulo de amido com altos níveis de expressão dos genes AGPase (ADP-glicose pirofosforilase), SSs (Soluble Starch Synthase), GBSS (Granule-bound Starch Synthase), e SBEs (Starch Branching Enzyme) envolvidos na biossíntese do polissacarídeo (Larkin e Scowcroft, 1981; Adly *et al.*, 2023).

A formação dos híbridos oriundos dos cruzamentos das cultivares Cardinal x Roko e Kuroda x Burna foi fundamental para elevar o nível de heterose para o número e o peso médio do tubérculo. Desse modo, possibilitou melhoria nas características como o rendimento, maturação e resistência, que são controladas por genes dominantes, sendo o rendimento afetado pela erosão gênica. Assim, os materiais possuem potencial para futura liberação como novos híbridos comerciais (Khan *et al.* 2025).

Ainda sobre os híbridos, destaca-se a importância de BRS Gaia, no mercado, por acumular teor elevado de matéria seca com potencial para ser servida na forma de batata frita e processada como batata palha. Ressalta-se a baixa suscetibilidade ao esverdeamento pós-colheita e às deformações causadas pela temperatura elevada, além da suscetibilidade intermediária à murcha bacteriana e suscetibilidade moderada à requeima e à pinta preta (Pereira *et al.*, 2025).

A biotecnologia também tem contribuído para o melhoramento genético da batata ao produzir RNAi (RNA de interferência) para a supressão de genes, como por exemplo, o da invertase vacuolar da batata (VInv) (Pudota *et al.*, 2010). Esse gene é super expresso em baixas temperaturas levando ao acúmulo de açúcares redutores. Em altas temperaturas, produz a acrilamida, um produto carcinogênico, prejudicando, portanto, a indústria de processamento da batata na forma de chips (Dale e Bradshaw, 2003; Mottram *et al.*, 2002). Pudota *et al.* (2010) demonstraram a possibilidade de silenciamento de VInv empregando RNAi, evitando, consequentemente, o acúmulo de açúcares redutores em tubérculos armazenados ao frio. As linhas de batatas chips com o silenciamento de VInv apresentaram redução de 15 vezes no teor de acrilamida ao ser armazenada na temperatura de 4°, sem afetar o desenvolvimento do tubérculo. Isso demonstra que a qualidade do processamento e problemas com acrilamida podem ser controlados pela biotecnologia e melhoramento dirigido.

Técnicas mais sofisticadas da biotecnologia também tem sido empregada nos programas de melhoramento genético da batata como a edição genômica CRISPR/CAS9 (Clustered Regularly Interspaced Short Palindromic Repeats; Repetições Palindrômicas Curtas Agrupadas e Regularmente Interespaçadas). Essa abordagem introduz ou modifica um alelo, um gene ou uma sequência específica da batata, especialmente de traços qualitativos, sem alterar combinações alélicas (Chincinska *et al.*, 2023). As características introduzidas incluem

resistência aos herbicidas, aos micro-organismos patogênicos, tolerância à seca, vida útil prolongada e melhoria geral na qualidade e produção (Hameed *et al.*, 2018).

O programa de edição genômica envolve dois componentes principais: a endonuclease Cas9, enzima que corta o DNA em um local específico; e um sgRNA (RNA guia único), que direciona a Cas9 para o local alvo. Essa técnica tem foco no programa de melhoramento da batata em três áreas: 1) batata como planta modelo para otimizar a eficiência da tecnologia e para desenvolver novas ferramentas CRISPR/Cas9 voltadas para outros tubérculos, 2) poliploides e plantas que se propagam vegetativamente, visando o aumento da produtividade de tubérculos e melhoria na qualidade das suas cultivares para fins alimentícios e industriais; e 3) perspectivas futuras que direcionam o uso sob medida à produção de amido, lipídios e proteínas recombinantes (Chincinska *et al.*, 2023).

Nesse contexto, CRISPR/Cas9 (CRISPR- associated nuclease 9) possibilitou o desenvolvimento de linhas de deleção VInvIn2En (potencializador do gene invertase vacuolar da batata) em batatas diploides e tetraploides mediante edição gênica. Como visto anteriormente, VInv é super expresso em baixas temperaturas, acumulando, consequentemente, açúcares redutores. A batata quando processada na forma de batata frita, induz a reação dos açúcares redutores com aminoácidos livres resultando na neurotoxina acrilamida (Dale e Bradshaw, 2003; Mottram *et al.*, 2002).

A expressão induzida pelo frio do VInv é controlada pelo VInvIn2En, um potencializador de 200 pb, localizado no seu segundo íntron. Vários motivos de DNA no VInvIn2En se ligam aos fatores de transcrição envolvidos na resposta das plantas ao stress causado pelo frio. A mutação por deleção nesses motivos de DNA anulou, portanto, a função do VInvIn2En como potencializador transcricional (Zhu *et al.*, 2024).

Quanto à berinjela, termo genérico que se refere a aubergina do leste asiático (*S. melongena*) e às nativas africanas como a escarlata (*S. aeothipicum* L.) e a giboma (*S. macrocarpon* L.), são fontes de compostos bioativos que apresentam várias propriedades medicinais, como atividade anti-diabética, antimicrobiana, anti-cancerígena e contra a gastrite humana (Anibarro-Ortega *et al.*, 2025). Além disso, representa uma fonte nutricional importante por fornecer vitaminas e sais minerais e representa uma aliada ao emagrecimento por ser de baixa caloria e de baixo nível glicêmico (Doganlar *et al.*, 2023).

O período de desenvolvimento da berinjela é longo, sob condições quentes e frequentemente úmidas, tornando-as vulneráveis a uma série de doenças, pragas, nematoides e competição com as ervas daninhas. Nesse contexto, os esforços para o melhoramento genético decorrem da necessidade de produzir híbridos F1, visando aumentar o rendimento, a qualidade

do fruto, os teores de açúcares, antocianinas e compostos fenólicos. Ainda, objetiva-se diminuir a atividade da enzima polifenoloxidase para evitar o escurecimento dos frutos cortados, bem como torná-la tolerante aos estresses abióticos e bióticos ((Aubriot *et al.*, 2019; Rakha *et al.* 2021). As berinjelas possuem 14 espécies silvestres aparentadas, ameaçadas de extinção, muitas dessas concentradas na África, enquanto as cultivadas possuem cerca de 1.300 acessos (Rakha *et al.* 2021).

Em relação aos programas de melhoramento, estudos reportaram a hibridização entre a berinjela comum (*S. melongena*) e a erva daninha (*S. elaeagnifolium*), para tornar os híbridos tolerantes à seca, além de elevar as propriedades bioativas e o teor de compostos fenólicos. Com a produção de híbridos, os produtores têm alcançado grandes progressos em relação ao maior rendimento, precocidade, redução da espinhosidade e do amargor, além da melhoria na qualidade dos frutos (Garcia-Fortea *et al.*, 2019).

Por outro lado, a polinização e a emasculação manual dos progenitores são demoradas e dispendiosas. Em vista disso, a incorporação do macho esterilidade economiza esforço, tempo e custo para a produção dos híbridos (Rakha *et al.* 2021). O uso do número ilimitado de fontes masculinas estéreis no programa de melhoramento de híbridos comerciais tem risco potencial de estreitar a base genética desse táxon. Para contribuir com a redução do estreitamento da base genética, destaca-se o desenvolvimento de berinjela masculina estéril mediante contínuos retrocruzamentos utilizando *S. aethiopicum* do grupo Gilo como doador do citoplasma e *S. melongena* como doadora nuclear, expandindo a fonte de macho esterilidade nessa cultura agrícola (Khan *et al.*, 2023).

Ainda dentro dos métodos convencionais, Cakir *et al.* (2019) selecionaram os genótipos G30, G43, G49, G51 e G55 de *S. melongena*, mediante seleção por pedigree, como os melhores para o consumo a fresco, considerando várias características do fruto. Enquanto que Dolagar *et al.* (2023) selecionaram quatro linhas puras a partir de genótipos ideais de *S. melongena*, com boa capacidade de secagem para fins industriais. A berinjela seca, na Turquia, é muito apreciada na culinária local. A secagem, porém, geralmente é feita expondo o fruto ao sol, o que pode comprometer a sua qualidade devido ao longo tempo de exposição. Desse modo, a escolha dos melhores genótipos com boa capacidade de secagem contribui para o consumo da berinjela na forma desidratada versatilizando as receitas culinárias.

Importante ressaltar que o melhoramento clássico da berinjela é desafiado pela incompatibilidade sexual para os cruzamentos entre berinjelas cultivadas e os parentes silvestres. As características agronômicas na planta têm herança poligênica, sendo o processo de produção das sementes híbridas muito trabalhoso e as informações sobre os traços

agronômicos importantes associados à resistência aos fatores abióticos e bióticos limitadas (Rakha *et al.* 2021). Diante disso, técnicas de engenharia genética como a seleção assistida por marcadores auxiliam na identificação rápida, precisa e eficaz da resistência da berinjela a doenças provocadas por microrganismos patogênicos.

Por meio dessa abordagem, foi identificado o gene EBWR9 em uma população intraespecífica de linhagens recombinantes endogâmicas obtidas pelo cruzamento das cultivares MM738 com AG91-25. EBWR9 é resistente ao filotipo I de *Ralstonia solanacearum* que causa murcha bacteriana. Marcadores distintos relacionados a resistência a murcha bacteriana foram encontrados nos cromossomos da berinjela, como: AFLPs (Amplified Fragment Length Polymorphism; Polimorfismo de Comprimento de Fragmento Amplificado), SSRs, (Simple Sequence Repeats; Repetições de sequências simples e SNPs (Single Nucleotide Polymorphism; Polimorfismo de nucleotídeo único) (Barik *et al.*, 2020).

Ressalta-se ainda que a berinjela é um grupo de plantas que se destaca no uso comercial de transgênicos como, por exemplo, a berinjela transgênica que expressa o gene *cry1Ac* da bactéria *Bacillus thuringiensis* para o controle da broca da berinjela (*Leucinodes orbonalis*), praga que causa devastação nos seus frutos (Toppino *et al.*, 2088). Além disso, já disponível o transgênico que expressa o gene *mtlD*, tolerantes à seca e ao frio intenso que, consequentemente, são resistentes aos fungos *Fusarium oxysporum*, *Rhizoctonia solani* e *Verticillium dahliae* (Rakha *et al.* 2021).

Finalmente, *S. lycopersicum*, assim como *S. tuberosum*, destaca-se como um organismo modelo para estudos científicos e para a alimentação humana. O fruto é fonte das vitaminas A e C, além do licopeno, antioxidante poderoso contra o câncer (Gatahi *et al.*, 2020). Contudo, o melhoramento do tomate é limitado devido ao estreitamento de sua base genética. A espécie cultivada possui cerca de doze espécies silvestres relativas que podem servir como doadoras de alelos favoráveis ao desenvolvimento das cultivares como, por exemplo, as espécies tolerantes ao estresse abiótico (*S. chilense* Dunal (Reiche), *S. chesmanii* (L.Riley) Fosberg e *S. pennelli* Correl,) e resistente ao estresse biótico (*S. pimpinellifolium* e *S. peruvianum*) (Gatahi, 2020; Adithya *et al.*, 2025; Anand *et al.*, 2025). Assim como outras culturas agrícolas, o tomate é altamente vulnerável às pragas e doenças, levando à perda da sua produção e, consequentemente, elevando os prejuízos econômicos (Adithya *et al.*, 2025).

No programa de melhoramento genético do tomate, destacam-se alguns métodos convencionais. A seleção em massa, por exemplo, foi um método utilizado para aumentar o rendimento do tomate, selecionando plantas fenotipicamente atrativas com o objetivo de

aumentar o número de flores e cachos por planta, o peso dos frutos e o número de ciclos reprodutivos (Rashwan *et al.*, 2015).

A seleção genealógica, no qual descendentes do tomate foram selecionados de um único cruzamento, também foi empregado para obter variedade traços desejáveis. A seleção iniciou na geração F₂ e estendeu-se até a geração F₆ (Iqbal *et al.*, 2019). Porém, nos estudos de Mawasid *et al.* (2024), esse método não foi adequado na seleção da geração inicial de *S. lycopersicum* com boa performance quanto aos componentes dos rendimentos.

A produção de híbridos também é uma tecnologia aplicada no melhoramento do tomate. Iastremski *et al.* (2025) demonstraram que o híbrido F₁ (TOM-808 x TOM-717) foi o mais promissor no programa de melhoramento contra as pragas *Tetranychus urticae* e *Phthorimaea absoluta*. O alto teor de açúcares acilados no híbrido reduz a oviposição dessas pragas diminuindo, consequentemente, o dano foliar.

Como o melhoramento tradicional no tomate para as características complexas é limitado devido à baixa herdabilidade, interações ambientais e dificuldades de fenotipagem, as abordagens biotecnológicas são promissoras ao contornarem algumas deficiências encontradas nos métodos convencionais. A seleção assistida por marcadores, por exemplo, auxilia os programas de melhoramento identificando traços desejáveis encontrados nas espécies silvestres; porém, pode ser limitada por depender fortemente de marcadores que podem variar entre diferentes origens genéticas (Anand *et al.*, 2025).

Nesse sentido, a edição genômica no tomate pode melhorar a qualidade, o rendimento dos frutos, aumentar a resistência ao estresse, promover a domesticação e, mais recentemente, adaptá-la à agricultura urbana (Adhyta *et al.*, 2024). Os genes-alvo no programa de edição são, por exemplo, relacionados ao sabor e ao aroma (SibZIP1, wORF, SIVPE5), ao amadurecimento das frutas (SITXH5, SIPG, SINAC4), à resistência ao estresse biótico (CP, rgsCaM promoter, SIPelo), à tolerância ao estresse abiótico (SIABCG23, SIWRKY52, SINPR1) à coloração da fruta e da via carotenóide (Greenfleshs, SIMYB12, SISGR1) e ao desenvolvimento do pólen e macho esterilidade (SIPDH, MSI, SIACO2) (Anand *et al.*, 2025).

É evidente, portanto, que as espécies silvestres e cultivadas de *Solanum* são recursos-chave nos programas de melhoramento genético para o desenvolvimento de materiais mais adaptados ao estresse abiótico e biótico das espécies do gênero, bem como para melhorar a produtividade obtendo alimentos mais nutritivos, contribuindo, assim, para a segurança alimentar e nutricional mundial.

REFERÊNCIAS

- ACOSTA, Cristina; GUERRA, Marcelo; MOSCONE, Eduardo. Karyological relationships among some South American species of *Solanum* (Solanaceae) based on fluorochrome banding and nuclear DNA amount. **Plant Syst Evol**, n.298, 2012. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s00606-012-0657-x>. Acesso em: 17 nov. 2025.
- ADETUTU, Olasunkanmi; OLUKOREDE, Afuye. Evaluation of in vitro anti-inflammatory potential of aqueous *Solanum aetihipiopicum* (Garden egg) leaf extract. **Journal of biomedicine and biosensor**, v.1, n.1,, 2021. Disponível em: <https://gpub.org/journal-admin/uploads/articles/jbb111.pdf>. Acesso em: 12 nov. 2025.
- ADITHYA, A; RANI, I; SAVITHA, B; MURUGAN, M.; SUDHA, M.; PRABHU, M. 'BRS Gaia': A red-skinned potato cultivar with high dry matter content for fresh market. **Horticultura brasileira**, v.43, n. e289822, 2025. Disponível em: <https://www.scielo.br/j/hb/a/SMz8DnyQFvYQDkNpGVKQtLw/?format=pdf&lang=en>. Acesso em: 07 nov. 2025.
- ADLY, Walaa; NIEDBALA, Gniewko; EL-DENARY Mohammad; MAHASSEN Mohamed; PIEKUTOWSKA, Magdalena; WOJCIECHOWSKI, Tomasz *et al.* Somaclonal Variation for Genetic Improvement of Starch Accumulation in Potato (*Solanum tuberosum*) Tubers. **Plants**, v.12, n.232, 2023. Disponível em: <https://link.springer.com.ez17.periodicos.capes.gov.br/article/10.1007/BF02342540>. Acesso em: 05 nov. 2025.
- ALAMI, Ilyass; ELACHOURI, Mostafa. Anticancer medicinal plants used by Moroccan people: Ethnobotanical, preclinical, phytochemical and clinical evidence. **Journal of Ethnopharmacol.** n.266, 2021. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/33022340/>. Acesso em: 12 Jun. 2025.
- ALAWODE, T.; LAJIDEL, L.; OWOLABIL, B. J.; OLALEYE, M. T.; OGUNYEMI, B.T. Antimicrobial studies on leaf and stem extracts of *Solanum eriathum*. **Microbiology Research Journal International**, v. 23, n.3, p. 1-6, 2018. Disponível em: <http://ebookly.2promojournal.com/id/eprint/686/1/Alawode2332018MRJI39911.pdf>. Acesso em: 12 nov. 2025.
- ALENCAR, E; FILHO, J; VALE, A.; LEITE, A.; BAKKE, O; BEZERRA, L. *et al.* Effect of silvopastoral management techniques on growth and soot biomass production of *Mimosa tenuiflora* (Willd.) Poir in semi-arid regions. **Livestock Research for Rural development**, v.37, n.2, 2025. Disponível em: <https://lrrd.cipav.org.co/lrrd37/2/3719elis.html>. Acesso em: 14 nov. 2025.
- ALI, Yousuf; SINA, Abu; KHANDKER, Shahad; NEESA, Lutfun; KABIR, Alamgir. Nutritional Composition and Bioactive Compounds in Tomatoes and Their Impact on Human Health and Disease: A Review. **Foods**, v.10, n.45, 2021. Disponível em: <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC7823427/pdf/foods-10-00045.pdf>. Acesso em: 12 nov. 2025.
- ALMEIDA, Breno; MARTINS, Livia; LOPES, Ângela; GOMES, Regina; VALENTE, Sérgio; PERON, Ana Paulo *et al.* Karyotype polymorphism of GC-rich constitutive heterochromatin in *Capsicum* L. pepper accessions. **Crop breeding and Applied Biotechnology**, v.22, n.1, e38642113, 2021.
- ANAND, Sreekumar; VISAKH, Ravindran; BHALAJI, Shrithar; REDDY, Noru; RAJASEKHARAN, Athulya. Current Trends in CRISPR-Cas System Based Genome Editing in Tomato (*Solanum lycopersicum*). **Plant Breeding**, v.0, n.1,2025. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/pbr.70023>. Acesso em: 07 nov. 2025.

ANDERSON, Gregory; SYMON, Davi. Functional Dioecy and Andromonoecy in *Solanum*. **Evolution**, v. 43, n.1, 1989. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/j.1558-5646.1989.tb04218.x>. Acesso em: 10 nov. 2025.

ANDERSON, Gregory; BERNADELLO, Gabriel; SANTOS-GUERRA, Arnoldo. Reproductive biology of *Solanum vespertilio* (Solanaceae), a zygomorphic, heterantherous, enantiostylous, and andromonoecious rare Canary Islands endemic. **Plant Syst Evol**, v. 301, 2015. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s00606-014-1143-4>. Acesso em: 10 nov. 2025.

ANDRADE, José; GARCIA, Kaio; PEREIRA, Arthur; FILHO, Paulo. Synergistic Effects of Silicon and Arbuscular Mycorrhizae on the Tolerance and Growth of *Mimosa caesalpiniaefolia* Benth. in Cd Contaminated Soil. **Tropical Plant**, v.18, n.60, 2025. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s12042-025-09428-x>. Acesso em: 04 nov. 2025.

ANIBARRO-ORTEGA, Mikel; DIAS, Maria; PETRÓVIC, Jovana; NUNES, Sonia; CALHELHA, Ricardo; COSTA, Eduardo *et al.* Valorization of *Solanum melongena* L. crop by-products: Phenolic composition and *in vitro* antioxidant, antidiabetic, anti-inflammatory, cytotoxic, and antimicrobial properties. **Process Biochemistry**, v.153, 2025. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1359511325001072#sec0115>. Acesso em: 07 nov. 2025.

ANTAS, Renato; MEDONÇA, Luciana; SILVA, Jodiene. GUIMARÃES, Alisson; ARAÚJO, Larissa; FREIRE, Antonio. Production of *Mimosa caesalpiniaefolia* benth seedlings using a waterabsorbing polymer and different water regimes. **Revista Caatinga**, v.37, n. e12314, 2024. Disponível em: <https://www.scielo.br/j/rcaat/a/y5bMcbYvbPLJZkPyJT4NRyn/?format=pdf&lang=en>. Acesso em: 14 nov. 2025.

ARAÚJO, João; PAES, Juarez. Natural Wood Resistance of *Mimosa caesalpiniaefolia* in Field Testing. **Floresta e Ambiente**, v.25, n.2, 2018. Disponível em: <https://www.scielo.br/j/floram/a/YHr8PVFpcGbJxQbRf6gQMkw/?format=pdf&lang=en>. Acesso em: 14 nov. 2025.

AUBRIOT, X.; DAUNAY, M. Eggplants and relatives: From exploring their diversity and phylogenetic relationships to conservation challenges. In **The Eggplant Genome; Springer**: Berlin/Heidelberg, Germany, pp. 91–134, 2019. Disponível em: https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-319-99208-2_10. Acesso em: 07 nov. 2025.

BARBOSA, L.; GALVÃO, C.; THAICKA, L.; SILVA-ALMEIDA, A.; BARROS, R. Pollen analysis of honey and pollen stored by *Melipona* (Melikerria) fasciculata Smith, 1854 (*Apidae Meliponini*), in an Amazon and Cerrado transition area, Maranhão, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v.84, n.e281066, 2024. Disponível em: <https://www.scielo.br/j/bjb/a/5NyH5pjHYTt7H9SQfsPyMzz/?format=pdf&lang=en>. Acesso em: 13 nov. 2025.

BACELAR, P.A.A. et al. Variations in heterochromatin content reveal important polymorphisms for studies of genetic improvement in garlic (*Allium sativum* L.). **Brazilian Journal of Biology**, v. 83, e243512, 2023.

BAIK, Satyaprakash; REDDY, Anand; PONNAM, Naresh; KUMARI, Meenu; REDDY, Lakshmana; PETIKAM, Srinivas. Breeding for bacterial wilt resistance in eggplant (*Solanum melongena* L.): Progress and prospects. **Crop Protection**, v. 137, n. 105270. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com.ez17.periodicos.capes.gov.br/science/article/pii/S0261219420302039?via%3Dihub#sec6>. Acesso em: 08 nov. 2025.

- BENEVUTTI, Larissa; NUES, Roberta; VENTURI, Ivonilce; RAMOS, Sílvia; BROERING, Milena; GOLDONI, Fernanda. Anti-Inflammatory and Healing Activity of the Hydroalcoholic Fruit Extract of *Solanum diploconos* (Mart.) Bohs. **Journal of Immunology Research**, v. 2018, p. 13, 2021. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1155/2021/9957451>. Acesso em: 12 nov. 2025.
- BERNARDES, Victor; POLETTO, Rodrigo. Stimulating action of aqueous extract of *Mimosa caesalpiniiifolia* Benth. em *Zea mays* L. and *Phaseolus vulgaris*. **Diálogo e interação**, v.18, n.1, 2024. Disponível em: <https://revista.faccrei.edu.br/revista-dialogo-e-interacao/article/view/213/161>.
- BIKRAM, Gill; KIMBER, Gordon. Giemsa C-Banding and the Evolution of Wheat. **Proceedings, of the National Academy of Sciences**, v.71, n.10, 1974. Disponível em: <https://www.pnas.org/doi/pdf/10.1073/pnas.71.10.4086>. Acesso em: 19 nov. 2025.
- BOHS, Lynn. Major clades in *Solanum* based on ndhF sequence data. Pp. 27–49 in: Keating, R., Hollowell, V.C. & Croat, T.B. (eds.), A festschrift for William G. D'Arcy: The legacy of a taxonomist. St. Louis: Missouri Botanical Garden Press. 2005. Disponível em: https://collections.lib.utah.edu/dl_files/e8/b0/e8b064939a6ecd498b34dd787aa8e5d6b8b4e520.pdf. Acesso em: 18 nov. 2025.
- BRASILEIRO-VIDAL, Ana Cristina; OLIVEIRA, M.; CARVALHEIRA, G.; GUERRA, Marcelo. Different chromatin fractions of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) and related species. **Micron**, v.40, n.8, 2009. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0968432809000882>. Acesso em: 17 nov.2025.
- BRAZ, Guilherme; HE, Li; ZHAO, Hainan; ZHANG, Tao; SEMRAU, Kassandra; ROUILLARD; TORRES, Giovana; JIANG, Jiming. Comparative Oligo-FISH Mapping: An efficient and powerful methodology to reveal karyotypic and chromosomal evolution. **Genetics**, v. 208, 2018. Disponível em: <https://academic.oup.com/genetics/article/208/2/513/6084199?login=false>. Acesso em: 16 nov. 2025.
- BRUNEAU, Anne; DE QUEIROZ, Luciano; RINGELBERG, Jens; BORGES, Leonardo; BORTOLUZZI, Costa; BROWN, Gilian *et al.* Advances in Legume Systematics 14. Classification of Caesalpinioideae. Part 2: Higher-level classification. **PhytoKeys**, v.3, n. 240, 2024. Disponível em: <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC11188994/>. Acesso em: 13 nov. 2025.
- CAKIR, uleyha; BALKAYA, Ahmet; KANDEMIR, Dilek; SARIBAS, Seyma. Determination of Superior Turkish Eggplant (*Solanum melongena* L.) Genotypes by Pedigree Selection Method. **Journal of Crop Breeding and Genetics**, v.5, n.1, 2019. Disponível em: <https://dergipark.org.tr/en/download/article-file/649574>. Acesso em: 08 nov. 2025.
- CHURIYAH, Churiyah; NINGSIH, Sri; FIRDAYANI, Firdayani. The cytotoxic, apoptotic induction, and cell cycle arrest activities of *Solanum nigrum* L. ethanolic extract on MCF – 7 human breast câncer cell. **Asian Pac J Cancer Prev**, v. 21, n.12, 2020. Disponível em: <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC8046323/>. Acesso em: 12 nov. 2025.
- CANTLEY, Jason; THANDEN, Jordon; ROCHE, Morgan; HAYES, Daniel; KATE, Stephanie; MARTINE, Christopher. A Foundational Population Genetics Investigation of the Sexual Systems of *Solanum* (Solanaceae) in the Australian Monsoon Tropics Suggests Dioecious Taxa May Benefit from Increased Genetic Admixture via Obligate Outcrossing. **Plants**, v.12, n. 2200, 2023. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2223-7747/12/11/2200>. Acesso em: 10 nov. 2025.

CARDOSO, Daniel; BORELLI, Vitória; PUTTI, Fernando; GÓES, Bruno. Horticultura no Brasil: Desafios e oportunidades na produção e sustentabilidade do tomate. **Revista Tema On line**, v.2, n.2, 2024. Disponível em: <https://publicacoes.uniesp.edu.br/index.php/9/article/view/221>. Acesso em: 11 nov. 2025.

CARVALHO, Paulo. Maricá-*Mimosa bimucronata*. Circular técnica da EMBRAPA. ISSN 1517-5278, 2024. Disponível em: <https://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/bitstream/doc/313255/1/circtec94.pdf>. Acesso em: 04 nov. 2025.

CHEN, Jianyong; BARTOS, Jan; BOUDICHEVSKAIA, Anastasia; VOIGT, Anna; RABANUS-WALLACE, Mark; DREISSIG, Steven *et al.* The genetic mechanism of B chromosome drive in rye illuminated by chromosomescale assembly. **Nature communications**, v.15, n.9686, 2024. Disponível em: <https://www.nature.com/articles/s41467-024-53799-w.pdf>. Acesso em: 16 nov. 2025.

CHÉVRE, Anne-Mary; MASON, Annaliese; CORITON, Olivier; GRANDONT, Laurie; JENCZEWSKI, Erick; LYSAK, Martin. Cytogenetics, a science linking genomics and breeding: the brassica model. **The Brassica napus Genome**, p. 21-39, 2018.

CHIARINI, Franco; SAZATORNIL, Federico; BERNARDELLO, Gabriel. Data reassessment in a phylogenetic context gives insight into chromosome evolution in the giant genus *Solanum* (Solanaceae). **Systematics and Biodiversity**, v.16, n.4, 2018). Disponível em: <https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/14772000.2018.1431320>. Acesso em: 17 nov. 2025.

CHINCINSKA, Izabela; MIKLASZEWSKA, Magdalena; SOŁTYS-KALINA, Dorota. Recent advances and challenges in potato improvement using CRISPR/ Cas genome editing. **Planta**, v. 257, n. 25, 2023. Disponível em: <https://link-springer-com.ez17.periodicos.capes.gov.br/article/10.1007/s00425-022-04054-3>. Acesso em: 05 nov. 2025.

COUTINHO, Leopoldo. O conceito de bioma. **Acta bot. bras.**, v.20, n.1, 2006. Disponível em: <https://www.scielo.br/j/abb/a/RhxPXYkYPBPbCQCxz8hGtSn/?format=pdf&lang=pt>. Acesso em: 14 Mai. 2025.

DAHMER, Nair; SIMON, Marcelo; SHIFINO-WITTMAN, Maria; HUGHES, Colin; MIOTO, Sílvia; GIULIANI, Julio. Chromosome numbers in the genus *Mimosa* L.: cytotaxonomic and evolutionary implications. **Plant Systematics and Evolution**, v. 291, n.3, 2011. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s00606-010-0382-2>. Acesso em: 11 ago. 2025.

DAHMER, Nair; SCHIFINO-WITTMANN, Maria; GIULIANI, Julio. Occurrence and significance of polysomaty in species of *Mimosa* L. **Caryologia**, v. 65, n. 3, 2012. Disponível em: <https://www.tandfonline.com/doi/full/10.1080/00087114.2012.735895>. Acesso em: 12 ago. 2025.

DALE, Finlay; BRADSHAW, Jonh. Progress in improving processing attributes in potato. **TRENDS in Plant Science**, v.8, n.7, 2003. Disponível em: [https://www.cell.com/trends/plant-science/abstract/S1360-1385\(03\)00130-4](https://www.cell.com/trends/plant-science/abstract/S1360-1385(03)00130-4). Acesso em: 27 dez. 2025.

D'ARCY, W. 1972. Solanaceae studies II: Typification of subdivisions of Solanum. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v.59, n.2, 1972. Disponível em: 18 nov. 2025. Disponível em: <https://www.jstor.org/stable/2394758>. Acesso em: 18 nov. 2025.

DAS, Ipsita; HAZRA, Pranab; LONGJAN, Mrinalini; BHACHARJEE, Tridip; MAURYA, Praveen; BANERJEE, Swadesh *et al.* Genetic control reproductive and fruit quality traits in

crosses involving cultivars and induced mutants of tomato (*Solanum lycopersicum* L.).

Springer Nature Link, v.99, n.56, 2020. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s12041-020-01209-7>. Acesso em: 13 nov. 2025.

DE MORAIS, C. B.; SCOPEL, M.; PEDRAZZA, G. P. R.; DA SILVA, F. K.; DALLA LANA, D. F.; TONELLO, M. L.; MIOTTO, S. T. S.; MACHADO, M. M.; DE OLIVEIRA, L. F. S.; FUENTEFRIA, A. M.; ZUANAZZI, J. A. S. Anti-dermatophyte activity of Leguminosae plants from Southern Brazil with emphasis on *Mimosa pigra* (Leguminosae).

Journal de Mycologie Médicale, v.27, n.4, 2017. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/28822705/>. Acesso em: 23 jul. 2025.

DEVAUX, A. GOFFAT, J.P.; PETSAKOS, A.; KROMAN, P.; GATTO, M.; OKELLO, J. *et al.* Global Food Security, Contributions from Sustainable Potato Agri-Food Systems. In: The Potato Crop, 2020.

DOĞANLAR, Cafer; VURAL, Elif; ZENGİN, Sinan; KARAKUS, Tuncay; ELLİALTIOĞLU, Sebnem. Determination of Eggplant Pure Lines Suitable for Drying by Different Methods. **Journal of Crop Breeding and Genetics**, v. 9, n1, 2023. Disponível em: <https://dergipark.org.tr/en/download/article-file/2933344>. Acesso em: 08 nov. 2025.

DUNAL, M. Solanaceae in: Candolle, A.L.P.P. de (ed.), *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*, v.13, n.1, 1852. Parisiis [Paris]: sumptibus Victoris Masson. Disponível em: <https://www.biodiversitylibrary.org/part/25967>. Acesso em: 18 nov. 2025.

EDEKE, Affiong; UCHENDU, Nene; OMEJE, Kingley; SOLOMON, Arome; ODIBA, Solomon. Nutritional and Pharmacological Potentials of *Solanum melongena* and *Solanum aethiopicum* Fruits. **The Journal of Phytopharmacology**, v.10, n.1, 2021. Disponível: https://phytopharmajournal.com/assets/pdf_files/Vol10_Issue1_12.pdf. Acesso em: 12 nov. 2025.

EMYGDIO, Beatriz; PEREIRA, Arione; SILVA, Giovani; CARVALHO, Agnaldo; CASTRO, Caroline; AZEVEDO, Fernanda *et al.* 2020. Programa de Melhoramento Genético de Batata da Embrapa. **Batata show**, v. XX, n. 57, 2020. Disponível em: <https://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/infoteca/bitstream/doc/1125313/1/Programa-de-melhoramento-genetico-de-batata-da-Embrapa.pdf>. Acesso em: 06 nov. 2025.

FAO, 2023. Production, Trade and Prices of commodities in: World food and agriculture 2024. Disponível em: <https://openknowledge.fao.org/server/api/core/bitstreams/8dde9b01-6771-45bc-ad39-cf194b616f9f/content>. Acesso em: 03 jan. 2026.

FLEMING, Stephen; MORRIS, Jenny. Perspective: Potatoes, Quality Carbohydrates, and Dietary Patterns. **Advances in nutrition**, v.15, n.100138, 2024. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2161831323013996>. Acesso em: 12 nov. 2025.

GAFFOROV, Yusufjon; RASETA, Milena; ZAFAR, Muhammad; MAKHKAMOV, Trobjon; YARASHEVA, Manzura Yarasheva; CHEN, Jia-Jia *et al.* Exploring biodiversity and ethnobotanical significance of *Solanum* species in Uzbekistan: unveiling the cultural wealth and ethnopharmacological uses. **Frontiers in pharmacology**, v.14, 2024. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/journals/pharmacology/articles/10.3389/fphar.2023.1287793/full>. Acesso em: 12 nov. 2024.

GAIERO, Paola; VAIO, Magdalena; PETERS, Sander; SCHRANZ, Eric; JONG, Hans; SPERANZA, Pablo; Comparative analysis of repetitive sequences among species from the potato and the tomato clades. **Annals of botany**, v.123, 2019. Disponível em: <https://academic.oup.com/aob/article/123/3/521/5140121>. Acesso em: 17 nov. 2025.

- GAIKWAD, Vaishali; LAWARE, Ravindra; MOHIRE, Nitin; BHINGE, Somnath. PLAROsomes as a modified liposomes delivery system for *Mimosa pudica* L. extract: Augmenting anticancer potential against prostate and skin cancer cell lines. **Annales Pharmaceutiques Françaises**, v.25,2025. Disponível em: [https:// www. sciencedirect. com/science/article/abs/pii/S0003450925000744?via%3Dihub](https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0003450925000744?via%3Dihub). Acesso em:10Jun. 2025.
- GAGNON, Edeline; HILGENHOF, Rebecca; OREJUELA, Andrés; MCDONELL, Angela; SABLOCK, Gaurav; AUBRIOT, Xavier *et al.* Phylogenomic discordance suggests polytomies along the backbone of the large genus *Solanum*. **American Journal of Botany**, v. 109, 2022. Disponível em: [https://bsapubs.onlinelibrary.wiley. com/doi/pdf/10.1002/ajb2.1827](https://bsapubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1002/ajb2.1827). Acesso em: 13 nov. 2025.
- GALBRAITH, Davi; LOUREIRO, João; ANTONIADI, Ioanna; BAINARD, Jillian; BURES, Petr; CAPAL, Petr *et al.* Best practices in plant cytometry. **Cytometry Part A**, v. 99, p. 311-317, 2021. Disponível em: [https://onlinelibrary.wiley.com/doi/epdf/10.1002/ cyto.a.24295](https://onlinelibrary.wiley.com/doi/epdf/10.1002/cyto.a.24295). Acesso em: 28 mai. 2025.
- GALMÉS, Jeroni; CONESA, Miquel; OCHOGAVIA, Joan; PERDOMO, Juan; FRANCIS, Davis; RIBAS-CARBÓ, Miquel *et al.* Physiological and morphological adaptations in relation to water use efficiency in Mediterranean accessions of *Solanum lycopersicum* pce_2239 245..260. **Plant, Cell and Environment**, v. 34, 2011. Disponível: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/j.1365-3040.2010.02239.x>. Acesso em: 13 nov. 2025.
- GARCÍA-FORTEA, E.; GRAMAZIO, P.; VILANOVA NAVARRO, S.; FITA, A.; MANGINO, G; VILLANUEVA, G. First successful backcrossing towards eggplant (*Solanum melongena*) of a New World species, the silverleaf nightshade (*S. elaeagnifolium*), and characterization of interspecific hybrids and backcrosses. **Scientia Horticulturae**, v. 246, 2019. Disponível em: [https://www. sciencedirect. com/science/article/abs/pii/S0304423818307994?via%3Dihub](https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0304423818307994?via%3Dihub). Acesso em: 07 nov. 2025.
- GATAHI, Dennis. Challenges and Opportunities in Tomato Production Chain and Sustainable Standards. **International Journal of Horticultural Science and Technology**, v.7, n.3, 2020. Disponível: [https://ijhst.ut.ac.ir/ article_77127_88 fcbd2a a6d13a3fe5a7ee57d521a88a.pdf](https://ijhst.ut.ac.ir/article_77127_88fbcd2aa6d13a3fe5a7ee57d521a88a.pdf). Acesso em: 06 nov. 2025.
- GUERRA, Marcelo; Introdução à Citogenética Geral: Os cromossomos metafásicos e o ciclo mitótico. Rio de Janeiro. Editora Guanabara e Koogan, 1988. p.1.
- GOGGIM, Fiona; LINGLING, Jia; SHAH, Gowri; HEBERT, Stephanie; WILLIAMSON, Valerie; ULMAN, Diane. Heterologous Expression of the Mi-1.2 Gene from Tomato Confers Resistance Against Nematodes but Not Aphids in Eggplant. **Molecular Plant-Microbiome Interactions**, v. 19, n.4, 2006. Disponível em: <https://apsjournals.apsnet.org/doi/abs/10.1094/MPMI-19-0383>. Acesso em: 08 nov. 2006.3
- GOLLY, Moses; AMPONSAN, Afia; ASEI, Rechiatu; DOKU, Emmanuel. Heavy Metal Bioaccumulation in *Solanum torvum* (Sw.) (Turkey Berry) From the Bono and Ahafo Regions: Nutritional Potential and Toxicological Risks. **Food Safety and Health**, v.3, 2025. Disponível em: <https://iadns.onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1002/fsh3.70008>. Acesso em: 12 nov. 2025.
- GONÇALVES, Celso; FERNANDES, Milton; ANDRADE, Azarias. Celulose e carvão vegetal de *Mimosa Caesalpiniaefolia* BENTH (sabiá). **Floresta e ambiente**, v.6, n.1, 1999. Disponível em: [https://www.scielo.br/j/floram/a/ ZT54wqvJQt5B6RQ9xhCx65h /?format=pdf&lang=pt](https://www.scielo.br/j/floram/a/ZT54wqvJQt5B6RQ9xhCx65h/?format=pdf&lang=pt). Acesso em: 14 nov. 2025.

GONÇALVES, Bruno; MANSANO, Vidal; MORAES, Renan; PAULINO, Juliana. Comparative floral development in *Mimosa* (Fabaceae: Caesalpinioideae) brings new insights into merism lability in the mimosoid clade. **Journal of Plant Research**, v.137, 2024. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s10265-023-01507-y>. Acesso em: 13 nov. 2025.

GRIESMANN, Maximilian; CHANG, Yue; LIU, Xin; SONG, Yue; HABERER, George; CROOK, Matthew; BILLAULT-PENNETEAU, Benjamin. Phylogenomics reveals multiple losses of nitrogen-fixing root nodule symbiosis. **Science**, v.361, n.6398, 2018. Disponível em: <https://www.science.org/doi/10.1126/science.aat1743>. Acesso em: 16 nov. 2025.

HAMEED, Amir; ZAID, Syed; SHAKIR, Sara; MANSOOR, Shahid. Application of new breeding technologies for potato improvement. **Frontiers in plant science**, v.9, n.925, 2018. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/journals/plant-science/articles/10.3389/fpls.2018.00925/full>. Acesso em: 06 nov. 2025.

HANUMANTHAPPA, Santhosh; HARRIS, Joy; SUDAKHAR, Nivedita; ASHOKA, Priyanka; HANUMANTHAPPA, Manjunatha. Antihypertensive and Cardioprotective Property of *Mimosa pudica* Using Zebra Fish. **Pharmacognosy research**, v.14, n.3, 2022. Disponível em: <https://www.phcogres.com/sites/default/files/PharmacognRes-14-3-333.pdf>. Acesso em: 01 Jul. 2022.

HE, Li; BRAZ, Guilherme; TORRES, Giovana; JIANG, Jiming. Chromosome painting in meiosis reveals pairing of specific chromosomes in polyploid *Solanum* species. **Chromosoma**, v. 127, p. 505-513, 2018. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/30242479/>. Disponível em: <https://docs.google.com/document/d/11AQccbYft1kZgWXKT2mGvRIUboOeyzJM/edit>. Acesso em: 16 nov. 2025.

HERCULANO, Évanny; SILVA, Viviane; BORGES, Igor; FIRMINO, LÍlian. CULTIVATION OF SABIÁ (*Mimosa caesalpinifolia* BENTH), A FOREST SPECIES FROM THE CAATINGA, UNDER DIFFERENT WATER QUALITIES AND IRRIGATION LEVELS. **Journal Of Ecoinnovation And Environmental Management**, v.2, n.1, 2024. Disponível em: https://scholar.google.com/scholar?as_ylo=2024&q=mimosa+caesalpinifolia+benth&hl=pt-BR&as_sdt=0,5. Acesso em: 04 nov. 2025.

HESLOP-HARIRISON, J.; SHWAZARCHER, Trude. Organisation of the plant genome in chromosomes. **The plant journal**, v.66, 2011. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/epdf/10.1111/j.1365-313X.2011.04544.x>. Acesso em: 19 nov. 2025.

HŘIBOVÁ, Eva; HOLUSOVÁ, Katerina; TRAVINICEK, Pavel; PETROVSKÁ, Béata; PONERT, Jan; SIMKOVÁ, Hana *et al.* The enigma of progressively partial endoreplication: new insights provided by flow cytometry and next-generation sequencing. **Genome Biology and Evolution**, v.8, n.6, 2016. Disponível em: <https://academic.oup.com/gbe/article/8/6/1996/2574127?login=true>. Acesso em: 07 ago. 2025.

HILGENHOF, Rebecca; GAGNON, Edeline; KNAPP, Sandra; AUBRIOT, Xavier; TEPE, Eric; BOHS, Lynn. *et al.* Morphological trait evolution in *Solanum* (Solanaceae): Evolutionary lability of key taxonomic characters. **Taxon**, v.72, n.4, 2023. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1002/tax.12990>. Acesso em: 10 nov. 2025.

HUANG, Wei; DU, Yang; JIN, Weiwei. B chromosome contains active genes and impacts the transcription of A chromosomes in maize (*Zea mays* L.) **BMC Plant Biology**, v.16, n. 88,

2016. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1186/s12870-016-0775-7>. Acesso em: 21 mai. 2025.

IASTREMSKI, Marcela; NETO, Jair; HATA, Fernando; VILELA, Leila; SIDOR, Matheus; MALUF, Wilson. Resistance of hybrids and elite tomato lines, developed through interspecific crosses between *Solanum lycopersicum* and *Solanum pennellii*, to major arthropod pests. **Bulletin of Entomological Research**, 2025. Disponível em: <https://www.cambridge.org/core/journals/bulletin-of-entomological-research/article/resistance-of-hybrids-and-elite-tomato-lines-developed-through-interspecific-crosses-between-solanum-lycopersicum-and-solanum-pennellii-to-major-arthropod-pests/DB7CA88EAD7F71EDEFD27705A0737D50>. Acesso em: 07 nov. 2025.

HE, Li; BRAZ, Guilherme; TORRES, Giovana; JIANG, Jiming. Chromosome painting in meiosis reveals pairing of specific chromosomes in polyploid *Solanum* species. **Chromosoma**, v.127, 2018. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s00412-018-0682-9>. Acesso em: 06 fev. 2026.

IWATA-OTSUBO, Aiko; LIN, Jer-Young; GILL, Navdep; JACKSON, Scott. Highly distinct chromosomal structure in cowpea (*Vigna unguiculata*), as revealed by molecular cytogenetic analysis. **Chromosome Res**, v. 24, 2016. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s10577-015-9515-3>. Acesso em: 14 nov. 2025.

JANGME, Chandrababhu; KADASI, Sundee; ARDAD, Rameshwar; PATIL Vrushabh; KHOLKUMBE, Aishwarya; PATIL Shubham. The Shy Healer: Exploring the Ethnopharmacology, Phytochemicals, and Biomedical Applications of *Mimosa pudica* L. **International Journal Of Pharmaceutical Sciences**, v. 3, n.7, 2025. Disponível em: https://www.researchgate.net/profile/Vrushabh-Patil-2/publication/393228422_The_Shhy_Healer_Exploring_the_Ethnopharmacology_Phytochemicals_and_Biomedical_Applications_of_Mimosa_Pudica_L/links/6863b0aa39c358351205c5b8/The-Shy-Healer-Exploring-the-Ethnopharmacology-Phytochemicals-and-Biomedical-Applications-of-Mimosa-Pudica-L.pdf. Acesso em: 04 nov. 2025.

JIA, Haifeng; LIN, Jishan; LIN, Zhicong; WANG, Yibin; XU, Liangwey; DING, Wenjie; MING, Ray. Haplotype-resolved genome of *Mimosa bimucronata* revealed insights into leaf movement and nitrogen fixation. **BMC genomics**, v. 25, n. 334, 2024. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1186/s12864-024-10264-8>. Acesso em: 2 jun. 2025.

JIMING, Jiang; GILL, Bikram. Current status and the future of fluorescence in situ hybridization (FISH) in plant genome research. **Genome**, v.49, n.9, 2006. Disponível em: <https://cdnsiencepub.com/doi/abs/10.1139/g06-076>. Acesso em: 19 nov. 2025.

JONES, Neil; ROUBEN, Andreas. B chromosomes in plants: escapees from the A chromosome genome? **TRENDS in Plant Science**, v.8, n.9, 2003. Disponível em: [https://www.cell.com/trends/plant-science/abstract/S1360-1385\(03\)00187-0](https://www.cell.com/trends/plant-science/abstract/S1360-1385(03)00187-0). Acesso em: 16 nov. 2025.

JONES, R. N. Transmission and Drive Involving Parasitic B Chromosomes. **Genes**, v. 9, n. 388, 2018. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2073-4425/9/8/388>. Acesso em: 21 mai. 2025.

KASAN, Kamrull; SABIHA, Shambnam; ISLAM, Nurul; PINTO, João; SILVA, Olga. Ethnomedicinal Usage, Phytochemistry and Pharmacological Potential of *Solanum surattense* Burm. f. **Pharmaceuticals**, v.17, n.7, 2024. Disponível em: <https://www.mdpi.com/1424-8247/17/7/948>. Acesso em: 10 nov. 2025.

- KHAN, Mizanur; ARITA, Takashi; IWAYOSHI, Masaki ; OGURA-TSUJITA, Yuki; ISSHIKI, Shiro. Development of a Male-Sterile Line of Eggplant Utilizing the Cytoplasm of *Solanum aethiopicum* Gilo Group. **Environmental Control Biologyc**, v.61, n.4, 2023. Disponível em: https://www.jstage.jst.go.jp/article/ecb/61/4/61_63/_pdf. Acesso em: 07 nov. 2023.
- KHAN, B.A.; ALI, N.; ALI, S; ASLAM, S.; MALIK, A. HETEROSIS AND INBREEDING DEPRESSION IN POTATO (*solanum tuberosum* L.) HYBRIDS DEVELOPED THROUGH TRUE POTATO SEED IN NORTHERN PAKISTAN. **Journal of Breeding and Genetics**, v.57, n.3, 2025. Disponível em: <https://sabraojournal.org/wp-content/uploads/2025/06/SABRAO-J-Breed-Genet-57-3-977-988-MS24-190.pdf>. Acesso em: 06 nov. 2025.
- KIDGELL, Claire; PICKARD, Derec; WAIN, Jonh; JAMES, Keith; NGA, Diem; DIEP, Song *et al.* Characterisation and distribution of a cryptic *Salmonella typhi* plasmidi pHCM2. **Plasmid**, v. 47, n. 3, p. 159-171, 2002. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0147619X02000136>. Acesso em: 12 nov. 2025.
- KUNAKH, V.; ADONIN, V.; OZHEREDOV, S.; BLYUM, B. Mixoploidy in Wild and Cultivated Species of Cruciferae Capable of Hybridizing with Rapeseed *Brassica napus*. **Citology and Genetics**, v.42, n.3, 2008. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.3103/S0095452708030079>. Acesso em: 16 nov. 2025.
- KNAPP, Sandra; SAGONA, Eva; CARBONELL, Anna; CHIARINI, Franco. A revision of the *Solanum elaeagnifolium* clade (Elaeagnifolium clade; subgenus Leptostemonum, Solanaceae). **PhytoKeys**, v.84, 2017. Disponível em: <https://phytokeys.pensoft.net/articles.php?id=12695>. Acesso em: 10 nov. 2025.
- KUMARESAN, R.; VEERAKUMAR, S.; ELANGO, V. A Study on Hepatoprotective Activity of *Mimosa pudica* in Albino Rats. **International Journal of Pharmacognosy and Phytochemical Research**, v.7, n.2, 2015. Disponível em: https://www.researchgate.net/profile/Kumaresan-Ramanathan/publication/282237508_Astudyon_hepatoprotectiveactivityofMimosapudicainalbinorats/links/56e8efe008aec65cb45edf2f/A-study-on-hepatoprotective-activity-of-Mimosa-pudica-in-albino-rats.pdf?origin=scientificContributions. Acesso em: 30 Jun. 2025.
- LAKIN, P.J.; SCROWCROFT, W.R. Somaclonal Variation - a Novel Source of Variability from Cell Cultures for Plant Improvement. **Theorephical Applied Genetic**, v.60, n.4, 1981. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/24276737/>. Acesso em: 05 nov. 2025.
- LI, Ju; LIU, Fanhong; WU, Yue; TANG, Zhongqi; ZHANG, Dan; LYU, Jhan *et al.* Evaluation of nutritional composition, biochemical, and quality attributes of different varieties of tomato (*Solanum lycopersicum* L.). **Journal of Food Composition and Analysis**, v. 132, n. 106384, 2024. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0889157524004186#bib3>. Acesso em: 12 nov. 2025.
- LIMA, Fernando; DAMASCENO, Gustavo; PIRES, Luana; COSTA, João; ROCHA, Thiago; SANTOS, Aldenir. Atividade antibacteriana e antiaderente do extrato de *Mimosa caesalpiniaefolia* Benth sobre micro-organismos do biofilme dentário. **Diversitas Journal**, v.3, n.2,2018. Disponível em: https://diversitasjournal.com.br/diversitas_journal/article/view/639. Acesso em: 15 jul. 2025.
- LIU, Yongle; TANG, Xuan; DENG, Aihua; LI, Huan; XIAO, Yulong; ZHAO, Wenyan. Characterization and phylogenetic analysis of the chloroplast genome of *Solanum pseudocapsicum* (Solanaceae). **Mitochondrial DNA Part B Resources**, v.9, n.10, 2024.

Disponível em: <https://www.tandfonline.com/doi/pdf/10.1080/23802359.2024.2410442>. Acesso em: 10 nov. 2025.

LOUREIRO, João; CERTNER, Martin; LUCANOVÁ, Magdalena; SLIWINSKA, Elwira; KOLAR, Filip; DOLEZEL, Jaroslav; GARCIA, Sonia. The Use of Flow Cytometry for Estimating Genome Sizes and DNA Ploidy Levels in Plants. In: HEITKAM, Tony. **Plant Cytogenetics and Cytogenomics Methods and protocols**. Hertfordshire: Human press, 2023. p. 25-64. Disponível em: https://link.springer.com/protocol/10.1007/978-1-0716-3226-0_2. Acesso em: 13 ago. 2025.

MACEDO, Thatiane; MONTEIRO, Iziane; BRAGA, Rodolpho; SANTANA, José; CANTO, Juliana. Stock and Water Retention Capacity of Litter Accumulated on homogeneous plantation of *Mimosa tenuiflora* (Willd) Poiret. **Diversitas Journal**, v.7, n.4, 2022. Disponível em: https://diversitasjournal.com.br/diversitas_journal/article/view/2355. Acesso em: 04 nov. 2025.

MAHALASKHMI, Panjanathan; RAMESHKUMAR, Annasamy; SUDHA, Gunasekaran; DINESHKUMAR, Thayalan; VINOTH, Haridass; ADA, Malar. Evaluation of antimicrobial properties *Solanum xanthocarpum* and Pistacial lentiscus extracts on Streptococcus mutans, Lactobacillus species and Actinomyces viscosus: Na in vitro study. **Journal of oral and maxillofacial**, v. 23, 2019. Disponível em: https://journals.lww.com/jpat/fulltext/2019/23030/evaluation_of_antimicrobial_propertiesofsolanum.15.aspx. Acesso em: 12 nov. 2025.

MANDAL, Ashok; PANDEY, Anisha; SAH, Ranjit; BARAL, Adesh; SAH, Phoolgen. In Vitro Antioxidant and Antimicrobial Potency of *Mimosa pudica* of Nepalese Terai Region: Insight into L-Mimosine as an Antibacterial Agent. **Medicina Alternativa e Complementar Baseada em Evidências**, v.2022, n.1, 2022. Disponível em: <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC9568293/>. Acesso em: 15 jul. 2025.

MAWASID, Fajar; SYUKUR, Muhamad; TRIKOESOEMANINGTYAS, Trikoesoemaningtyas; WIBISONO, Kunto. Yield and yield components of tomato (*Solanum lycopersicum*) selected by pedigree method in the lowlands, Bogor-Indonesia. **Agronomía Mesoamericana**, v. 35, n. 52476, 2024. Disponível em: [file:///C:/Users/User/Downloads/52476-Article%20Text-261152-1-10-20240109%20\(3\).pdf](file:///C:/Users/User/Downloads/52476-Article%20Text-261152-1-10-20240109%20(3).pdf). Acesso em: 07 nov. 2025.

MEDINA-ACOSTA, Montserrat; GRETHER, Rosaura; MONTANA-ARIAS, Susana; DÍAZ-PONTONES, Davi. Revisiting the inflorescence structure, the floral traits and pollen aggregations of four species of *Mimosa* (Leguminosae, Caesalpinioideae) occurring in Mexico. **Botanical Sciences**, v.103, n.2, 2025. Disponível em: <https://www.scielo.org.mx/pdf/bs/v103n2/2007-4476-bs-103-02-498.pdf>. Acesso em: 13 nov. 2025.

MELO, C.; MARTINS, M.; OLIVEIRA, M.; BENKO-ISEPPON, A. CARVALHO, R. Karyotype analysis for diploid and polyploid species of the *Solanum* L. **Plant Syst Evol**, v.293, 2011. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s00606-011-0434-2>. Acesso em: 17 nov. 2025.

MESQUITA, Amanda; BRAZ, Guilherme; SHIMIZU, Gustavo; MACHADO, Raquel; ROMERO-DA-CRUZ, Maria; FORNI-MARTINS, Eliana. Karyotype diversity and genome size in the Cyphomandra clade of *Solanum* L. (Solanaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, v.207, 2025. Disponível em: <https://academic.oup.com/botlinnean/article/207/3/240/7720243>. Acesso em: 17 nov. 2025.

- MESSEDER, João; CARLO, Tomás; ZANGH, Gogin; TOVAR, Juan; ARANA, César; HUANG, Jie *et al.* A highly resolved nuclear phylogeny uncovers strong phylogenetic conservatism and correlated evolution of fruit color and size in *Solanum* L. **New Phytologist**, v.243, 2024. Disponível em: <https://nph-onlinelibrary-wiley-com.ez17.periodicos.capes.gov.br/doi/epdf/10.1111/nph.19849>. Acesso em: 18 nov. 2025.
- MONTAGNER, Greice; BARBISAN, Fernanda; LEDUR, Pauline; BOLIGNON, Aline; MOTTA, Jéssica; RIBEIRO, Euler. In vitro biological properties of *Solanum sessiliflorum* (Dunal), an Amazonian fruit. **Journal of medicinal food**, v.0, 2020. Disponível em: <https://www.liebertpub.com/doi/abs/10.1089/jmf.2019.0193>. Acesso em: 12 nov. 2025.
- MORAIS, Melissa; SALDANHA, Aline; RODRIGUES, João Paulo; MENDES, Iara; FERREIRA, Letícia; AMADO, Paulo *et al.* Chemical composition, antioxidant, anti-inflammatory and antinociceptive activities of the ethanol extract of ripe fruits of *Solanum lycocarpum* St. Hil. (Solanaceae). **Journal of Ethnopharmacology**, v. 262, n. 113125, 2020. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378874120330063>. Acesso em: 12 nov. 2025.
- MOTRAM, Donald; WEDZICHA, Bronislaw; DODSON, Andrew. Acrylamide is formed in the Maillard reaction. **Nature**, v.419, p.448-449, 2002. Disponível em: <https://www.nature.com/articles/419448a>. Acesso em: 27 dez. 2002.
- MORALES, Matias; WULFF, Arturo; FORTUNATO, Renée; POGGIO, Lídia. Chromosome studies in southern species of *Mimosa* (Fabaceae, Mimosoideae) and their taxonomic and evolutionary inferences. **Plant Syst Evol**, n.300, 2014. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s00606-013-0920-9>. Acesso em: 2 ago. 2025
- MORIM, Marli; FILARDI, Fabiano; SARTORI, Ângela; SIMON, Marcelo; IGANCI, João; LEWIS, Gwilym *et al.* Assembling the Brazilian flora: overview of Leguminosae diversity: The Brazil Flora Group – Leguminosae. **Brazilian Journal of Botany**, v.47, 2024. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s40415-024-01034-7>. Acesso em: 13 nov. 2025.
- MOYETTA, N.; URDAMPILLETA, J.; CHIARINI, F.; BERNARDELLO, G. Heterochromatin and rDNA patterns in *Solanum* species of the Morelloid and Dulcamaroid clades (Solanaceae). **Plant Biosystems**, v.151, n.3, 2017. Disponível em: <https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/11263504.2016.1187677>. Acesso em: 17 nov. 2025.
- NGHONJUYI, Ndaleh; TIAMBO, Christian; TAIWE, Germain; TOUKALA, Jean; LISITA, Frederico; JULIANO, Raquel *et al.* Acute and sub-chronic toxicity studies of three plants used in Cameroonian ethnoveterinary medicine: *Aloe vera* (L.) Burm. f. (Xanthorrhoeaceae) leaves, *Carica papaya* L. (Caricaceae) seeds or leaves, and *Mimosa pudica* L. (Fabaceae) leaves in Kabir chicks. **Journal of Ethnopharmacology**, v. 178, 2016. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S037887411530252X?via%3Dihub>. Acesso em: 16 Jul. 2025.
- ÓBREGON, Antônio; LOPEZ, Maria; ANGELES, Diego. Nutritional and Bioactive Properties Of *Solanum quitoense* Lam: native fruit from the south American Andes. **Journal of Microbiology, Biotechnology and Food Sciences**, v.13, n.4, 2024. Disponível em: <https://office2.jmbfs.org/index.php/JMBFS/article/view/10386/3518>. Acesso em: 12 nov. 2025.
- O'CONNOR C. Fluorescence in situ hybridization (FISH). **Nature Education**, v.1, n. 171, 2008.

- OLMESTEAD, Richard; BOHS, Lynn; MIGID, Hala; SANTIAGO, VALENTIN, Eugenio; GARCIA, Vicente; COLLIER, Sara. A molecular phylogeny of the Solanaceae. **Taxon**, v.57, n.4, 2008. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/tax.574010>. Acesso em: 17 nov. 2025.
- ONYIJE, F; NWANZE, M.; ALADE, G.; ALADE, T.; MGBERE, O.; OKPORA, C. *Mimosa pudica* Protects the Testes Against Cadmium-Induced Inflammation and Oligospermia: Potential Benefits in Treatment of Heavy Metal Toxicity. **Pathophysiology**, n.25, v.4, 2018. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/29739640/>. Acesso em: 12 Jun. 2025.
- PAPOLU, Pradeep. DUTTA, Tushar; TYAGI, Nidhi; RAO, Uma. Expression of Cystatin Transgene in Eggplant Provide Resistance to Root-Knot Nematode *Meloidogyne incognita*. **Frontiers in Plant Science**, v.7, n. 1122, 2016. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/journals/plant-science/articles/10.3389/fpls.2016.01122/full>. Acesso em: 08 nov. 2016.
- PATRO Ganesh; BHATTAMISRA, Subrat; MOHANTY, Bithay Effects of *Mimosa pudica* L. leaves extract on anxiety, depression and memory. **Avicenna J Phytomed**, v.6, n.6, 2016. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/28078250/>. Acesso em: 21 Set. 2025.
- PESCADOR-DIONÍSIO, Sara; ROBLES-FORT, Aida; PARISI, Bruno; GARCÍA-ROBLES, Imaculada; BASSOLINO, Laura; MANDOLINO, Giuseppe. Contribution of the regulatory miR156-SPL9 module to the drought stress response in pigmented potato (*Solanum tuberosum* L.). **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 217, n.109195, 2024. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0981942824008635?via%3Dihub>. Acesso em: 06 nov. 2025.
- PHAM, Gina; HAMILTON, John; WOOD, Joshua; BURKE, Joseph; ZHAO, Hainan; VAILLANCOURT, Brienne. Construction of a chromosome-scale long-read reference genome assembly for potato. **Giga n Science**, v.9, n.9, 2.020. Disponível em: <https://academic.oup.com/gigascience/article/9/9/giaa100/5910251>. Acesso em: 02 jan. 2025.
- PINHEIRO-FERREIRA, Michel; DRUMOND, Renata; SILVA, Jurandir; SOUSA, Ian; ALENCAR, Marcos; DA MATA, Ana Maria *et al.* Chemotherapeutic and Safety Profile of a Fraction from *Mimosa caesalpiniiifolia* Stem Bark. **Journal of Oncology**, n.9031975, 2021. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/34917149/>. Acesso em: 10 Jun. 2025.
- POWO. Plants of the World Online. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew, 2025. Disponível em: <https://powo.science.kew.org>. Acesso em: 13 nov. 2025.
- PRAHARAJ, Subashisa; MAITRA, Sagar. Importance of legumes in agricultural production system: an overview. **Agro-Economist-An International Journal**, v.7, n.2, 2020). Disponível em: https://www.researchgate.net/profile/Sagar-Maitra/publication/349636640_Importance_of_Legumes_in_Agricultural_Production_System_An_Overview/links/603911daa6fdcc37a85574fb/Importance-of-Legumes-in-Agricultural-Production-System-An-Overview.pdf. Acesso em: 14 nov. 2025.
- PUDOTA, Braskar; WU, Lei; BUSSE, James; WHITTY, Brett; HAMERNIK, Andy; JANSKY, Shelley. Suppression of the Vacuolar Invertase Gene Prevents Cold-Induced Sweetening in Potato. **Plant physiology**, v.154, n.2, p.939-948, 2010. Disponível em: <https://academic.oup.com/plphys/article/154/2/939/6111539>. Acesso em: 30 dez. 2025.
- RAMARAJ, Rameshprabu; BHUYAR, Prakash; INTAROD, Kodchapan; Sameechaem, Netnapa; UNPAPROM, Yuwalee. Stimulation of natural enzymes for germination of mimosa weed seeds to enhanced bioethanol production. **3 Biotech**, v.11, n.307, 2021. Disponível em:

https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC8166998/pdf/13205_2021_Article_2859.pdf.

Acesso em: 14 nov. 2025.

RAKHA, Mohamed; PROHENS, Jaime; TAHER, Daliar; WU, Tien-hor; SOLBERG, Svein. Eggplant (*Solanum melongena*, *S. aethiopicum* and *S. macrocarpon*) Breeding. In: **Advances in Plant Breeding Strategies: Vegetables Crops**. V.9, 2021.

RASHAWAN, A. Improvement of weight fruit and yield in super strain-B cultivar of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill) by Mass selection. **Journal of American Science**, v. 11, n.9, 2015. Disponível em: [Ayman- Rashwan/ publication/ 312611290 Improvementofweightfruitandyieldinsuperstrain-BcultivaroftomatoLycopersiconesculentumMillbyMassselection/links/58866f2a92851c21ff4d5d53/Improvement-of-weight-fruit-and-yield-in-super-strain-B-cultivar-of-tomato-Lycopersicon-esculentum-Mill-by-Mass-selection.pdf](https://www.researchgate.net/publication/312611290_Improvement_of_weight_fruit_and_yield_in_super_strain-B_cultivar_of_tomato_Lycopersicon_esculentum_Mill_by_Mass_selection/links/58866f2a92851c21ff4d5d53/Improvement-of-weight-fruit-and-yield-in-super-strain-B-cultivar-of-tomato-Lycopersicon-esculentum-Mill-by-Mass-selection.pdf). Acesso em: 07 nov. 2025.

REDDY, B.J ; MANDAL, R; CHAKROBORTY, M; HIJAM, L; DUTTA, P. A REVIEW ON POTATO (*Solanum tuberosum* L.) AND ITS GENETIC DIVERSITY. **International Journal of Genetics**, v.10, n.2, 2018. Disponível em: [esearchgate.net /profile/ Lakshmi-Hijam /publication/324778703 A_Review_on_Potato_Solanum_Tuberosum_L_and_its_Genetic_Diversity/links/6217491b9546400c9094f27d/A-Review-on-Potato-Solanum-Tuberosum-L-and-its-Genetic-Diversity.pdf](https://www.researchgate.net/profile/Lakshmi-Hijam/publication/324778703_A_Review_on_Potato_Solanum_Tuberosum_L_and_its_Genetic_Diversity/links/6217491b9546400c9094f27d/A-Review-on-Potato-Solanum-Tuberosum-L-and-its-Genetic-Diversity.pdf). Acesso em: 06 nov. 2025.

REGO, L.; DA SILVA, C.; TOREZAN, J.; GAETA, M.; VANZELA, André. Cytotaxonomical study in Brazilian species of *Solanum*, *Lycianthes* and *Vassobia* (Solanaceae). **Plant Syst Evol**, v.279, 2009. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s00606-009-0149-9>. Acesso em: 14 nov. 2025.

REIS, Aryane; SOUSA, Saulo. Cytogenetic characterization of *Mimosa pudica* L (Fabaceae): heterochromatin distribution, rDNA mapping and genome size. **Nucleus**, v.65, 2022. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s13237-022-00387-2>. Acesso em: 16 nov. 2025.

RIVERA-ARCE, Erika; CHÁVEZ-SOTO, Marcos; ARELLANO, Armando; ARZATE, Sílvia; AGUERO, Juan; FERIA-ROMERO, Iris *et al*. Therapeutic effectiveness of a *Mimosa tenuiflora* cortex extract in venous leg ulceration treatment. **Journal of Ethnopharmacology**, v.109, n.3, 2007. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0378874106004272?via%3Dihub>. Acesso em: 16 Jul. 2025.

RICE *et al*. The Chromosome Counts Database (CCDB) – a community resource of plant chromosome number. **New Phytologist**, v.206, n.1, p.19-26, 2015. Disponível em: <https://ccdb.tau.ac.il/home/>. Acesso em: 02 Fev. 2026.

RIZWAN, Komal; MAJEED, Ismat; BILAL, Muhammad; RASHEED, Tahir; SHAKEEL, Ahamad; IQBAL, Shahid. Phytochemistry and diverse pharmacology of genus *Mimosa*: a review. **Biomolecules**, v.12, n.1, 2022. <https://www.mdpi.com/2218-273X/12/1/83>. Acesso em: 15 jul. 2025.

ROSADO-VALLADO, M; BRITO-LOEZA, W; MENA-RÉJON, G; QUINTERO-MARMOL, E.; FLORES-GUIDO, J. Antimicrobial activity of Fabaceae species used in Yucatan traditional medicine. **Fitoterapy**, v.71, n.5, 2000. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0367326X00002008?via%3Dihub>. Acesso em: 26 Jul. 2025.

SABUNCU, Merve. ALTINER, Dilek; SAHAN, Yasemin. In vitro biological activity and nutritional evaluation of purple potato (*Solanum tuberosum* L. var. Vitelotte). **BMC chemistry**, v.19, n. 116. Disponível em: <https://link.springer.com/content/pdf/10.1186/s13065-025-01484-4.pdf>. Acesso em: 12 nov. 2025.

SÁNCHEZ-VILLEGAS, Rogelio; GÓMEZ-RAMOS, Inés; CRUZ-TEJADA, Diana; FRANZONI, Jacopo; ESCUDERO, Marcial; CARTA, Angelino. Unveiling the numbers: 4 current state of knowledge of chromosome number counts in big plant genera. **Annals of botany**, mcaf11, 2025. Disponível em: <https://academic.oup.com/aob/advance-article-abstract/doi/10.1093/aob/mcaf11/8155196>. Acesso em: 16 nov. 2025.

SANTOS, F. K. G. *et al.* Rheological and some physicochemical characteristics of selected floral honeys from plants of caatinga. **Anais da Acad. Bras. de Ciências**, v. 86, n.2, 2014. Disponível em: <https://www.scielo.br/j/aabc/a/8Byj9PKZfhGwdCS8Lcsd6Zs/?lang=en>. Acesso em: 14 Mai. 2025.

SANTOS, Matusalem; SOUSA, Margarete; MELO, Cláudio; SILVA, Gonçalo. Karyotyping of commercial cultivars of melon (*Cucumis melo* L.). **Molecular Biology Reports**, v.49,2022. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s11033-022-07520-z>. Acesso em: 16 nov. 2025.

SARKINEN, Tiina; HILGENHOF, Rebecca; GOUVÊA, Yuri; GIACOMIN, Leandro; STONE, Judy *et al.* Taming the beasts: challenges of identification in big plant genera. **Annals of Botany**, 2024. Disponível em: <https://academic.oup.com/aob/advance-article-abstract/doi/10.1093/aob/mcaf164/8221569>. Acesso em: 18 nov. 2025.

SCHWEIZER, D.; AMBROS, P.F. Chromosome banding: stain combinations for specific regions. In Gosden JR (ed) Chromosome analysis protocols. Human Press, Totowa, p. 97-112, 1994.

SENIZZA, Biancamaria; ROCCHETTI, Gabriele; SINAH, Kouadio; ZENGİN, Gokhan; MAHOMODALLY, Mohamad; GLAMOCILJA, Jasmina. The phenolic and alkaloid profiles of *Solanum erianthum* and *Solanum torvum* modulated their biological properties. **Food Bioscience**, v. 41, n. 100974, 2021. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2212429221000997>. Acesso em: 12 nov. 2025.

SERENO, Aiane; GIBBERT, Luciana; BERTIN, Renata; KRUGER, Claudia. CULTIVATION OF COCONA (*Solanum sessiliflorum* Dunal) IN THE COAST OF PARANÁ AND ITS CONTEXTUALIZATION WITH FOOD AND NUTRITIONAL SAFETY. **Revista eletrônica interdisciplinar**, v.10, n.2, 2017. Disponível em: <https://revistas.ufpr.br/diver/article/view/58070>. Acesso em: 11 nov. 2025.

SHIMOYAMA, Natalino. Produção de batata no Brasil. **Batata show**, n. 70, 2024. Disponível em: <https://www.abbabatatabrasileira.com.br/revista/>. Acesso em: 11 nov. 2025.

SILVA, Lorena; SIMPLÍCIO, Renata; ARRUDA, Sendi; PEREIRA, Derval; CASTRO, Milene; WALDSCHMIDT, Ana Maria. Genetic Diversity in *Mimosa tenuiflora* (Willd.) Poir.: A Multipurpose Plant Genetic Resource of Semiarid Brazil. **Journal of Agricultural Science**, v.13, n. 5; 2021. Disponível em: <http://research.article2submit.com/id/eprint/782/1/6073afa44dd46.pdf>. Acesso em: 04 nov. 2025.

SIMON, M. F.; PROENÇA, C. Phytogeographic patterns of *Mimosa* (Mimosoideae, Leguminosae) in the Cerrado biome of Brazil: an indicator genus of high-altitude centers of endemism? **Biological Conservation**, v. 96, n.3, 2000. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0006320700000859?via%3Dihub>. Acesso em: 2 ago. 2025

SINGH, Balwinder; SINGH, Jatinder; KAUR, Amritpal; SINGH, Narpinder. Phenolic composition and antioxidant potential of grain legume seeds: A review. **Food Research International**, v.101, n.2017, 2017. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0963996917305938>. Acesso em: 24 Jun. 2025.

SMULDERS, M. J. M.; RUS-KORTEKAAS, W.; GILISSEN, L. J. W. Development of polysomaty during differentiation in diploid and tetraploid tomato (*Lycopersicon esculentum*) plants. **Plant Science**, v.97, 1994. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/0168945294901074>. Acesso em: 12 ago. 2025.

SONG, Linju; LIU, Shiqui; ZHANG, Li; PAN, Leiqinj; XU, Long. Polysaccharides from Nitraria retusa Fruit: Extraction, Purification, Structural Characterization, and Antioxidant Activities. **Molecules**, v.28, n.1266, 2023. Disponível em: <https://www.mdpi.com/1420-3049/28/3/1266>. Acesso em: 24 Jun. 2025.

SONG, Xinying; SONG, Rongrong; ZHOU, Jiawen; YAN, Wenkay; ZHANG, Tao; SUN, Haojie. Development and application of oligonucleotide-based chromosome painting for chromosome 4D of *Triticum aestivum* L. **Chromosome Res**, v.28, 2020. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s10577-020-09627-0>. Acesso em: 16 nov. 2020.

SOUSA, Saulo; REIS, Aryane; VICCINI, Lynderson. Poliploidia, B chromossome and heterochromatin characterization of *Mimosa caesalpinifolia* Benth. (Fabaceae–Mimosoideae). **Tree Genetics & Genomes**, v.9, 2013. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s11295-012-0567-7>. Acesso em: 28 abr. 2025.

SOUSA, Eduardo; SILVA, Daniel; SOUSA, Danielle; TORRES, Salvador; OLIVEIRA, Renata. Physiological changes in *Mimosa caesalpinifolia* Benth. seeds from different sources and submitted to abiotic stresses. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v.22, n.6, 2018. Disponível em: <https://www.scielo.br/j/rbeaa/a/GBhBbyvDMBpS37NG4Xp3gtB/?format=pdf&lang=em>. Acesso em: 04 nov. 2025.

SOUSA, Evaristo; QUEIROZ, Rubens; PEREIRA, Maria. *Mimosa* L. (Fabaceae) em Cachoeira dos Índios, Paraíba, Brasil. **Acta brasiliensis**, v.5, n.1, 2020. Disponível em: <https://actabra.revistas.ufcg.edu.br/index.php/actabra/article/view/334/122>. Acesso em: 13 nov. 2025.

SOUZA, Rafael; ALBUQUERQUE, Ulysses; MONTEIRO, Julio; AMORIM, Elba. Jurema-Preta (*Mimosa tenuiflora* [Willd.] Poir.): a review of its traditional use, phytochemistry and pharmacology. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v.51, n.5, 2008. Disponível em: <https://www.scielo.br/j/babt/a/hJKxG9kcCchhLpZrYSkK6WC/?lang=en>. Acesso em 31 Jul. 2025.

SOUZA, Alessandro; OLIVEIRA, Dario; BRANDÃO, Murilo; ROYO, Vanessa; VELOSO, Pedro; SACRAMENTO, Verônica *et al.* Potencial do domínio morfoclimático da Caatinga na produção de mel monofloral de *Mimosa tenuiflora* (Fabaceae). **Revista Unimontes Científica**, v.27, n. 1, 2025. Disponível em: <https://www.periodicos.unimontes.br/index.php/unicientifica/article/view/8054>. Acesso: 14 nov. 2025.

SUN, Shengyue; DENG, Zhongjian. Analysis of a Potentially Suitable Habitat for *Solanum aculeatissimum* in Southwest China Under Climate Change Scenarios. **Plants**, v.14, n.13, 2025. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2223-7747/14/13/1979>. Acesso em: 10 nov. 2025.

TEGEGNER, Misganaw; ABIYU, Enkuahone; LIBESU, Solomon Libesu; BEDEMO, Belete; LEWOYEHU, Mekuanint. Phytochemical investigation, antioxidant and antibacterial activities of the fruit extracts of *Solanum anguivi*. **Biotechnology e Biotechnological Equipement**, v. 35, n.1, p. 1480- 1491, 2021. Disponível: <https://www.tandfonline.com/doi/epdf/10.1080/13102818.2021.1993087?needAccess=true>. Acesso em: 12 nov, 2025.

THE POTATO GENOME SEQUENCING CONSORTIUM. Genome sequence and analysis of the tuber crop potato. **Nature**, v.475, n.189, 2011. Disponível em: <https://www.nature.com/articles/nature10158>. Acesso em: 02 Jan. 2025.

THE TOMATO GENOME CONSORTIUM. The tomato genome sequence provides insights into fleshy fruit evolution. **Nature**, v.485, n.635, p.635-641, 2012. Disponível em: <https://www.nature.com/articles/nature11119>. Acesso em: 02 jan. 2025.

TOPPINO, Laura; VALE, Giampiero; ROTINO, Giuseppe. Inheritance of Fusarium wilt resistance introgressed from *Solanum aethiopicum* Gilo and Aculeatum groups into cultivated eggplant (*S. melongena*) and development of associated PCR-based markers. **Mol Breeding**, v.22, 2008. Disponível em: <https://link-springer-com.ez17.periodicos.capes.gov.br/article/10.1007/s11032-008-9170-x>. Acesso em: 07 nov. 2025.

TORRES-NAVARRETE; Rumania; BURGOS, Junio; GARCIA-QUINTANA, Yudel; TORRES-NAVARRETE, Emma; ARTEAGA- CRESPO, Yasiel. Influence of socioeconomic variables in the naranjilla (*Solanum quitoense* Lam.) production in the rural community of Wamani in the Ecuadorian Amazon. **Acta agronómica**, v.67, n.1, 2018. Disponível em: http://www.scielo.org.co/scielo.php?pid=S0120-28122018000100065&script=sci_arttext. Acesso em: 12 nov. 2018.

TRÁVNÍČEK, Pavel; PORNET, Jan; URFUS, Tomás; JERSÁKOVÁ, Jana; VÁNA, Jan; HRIBOVÁ, Eva *et al.* Challenges of flow-cytometric estimation of nuclear genome size in orchids, a plant group with both whole-genome and progressively partial endoreplication. **Cytometry Part A**, v. 87, n. 10, 2015. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1002/cyto.a.22681>. Acesso em: 11 ago. 2025

VALERINO-DIAZ, Alexander; GAMIOTEA-TURRO, Daylea; ZANATTA, Ana; VILEGAS, Wagner; MARTINS, Carlos; SILVA, Thayná *et al.* New polyhydroxylated stereoidal saponins from *Solanum paniculatum* L. leaf alcohol tincture with antibacterial activity against oral pathogens. **Agricultural and food chemistry**, v. 66, p. 8703-8713, 2018. Disponível: <https://pubs.acs.org/doi/abs/10.1021/acs.jafc.8b01262>. Acesso em: 12 nov. 2025.

VOSMAN, Ben; KASHANINIA, Atiyeh; WESTENDE, Wendy; DENKES, Fien; EEKELEN, Henriette; VISSER, Richard *et al.* QTL mapping of insect resistance components of *Solanum galapagense*. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 132, 2019. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s00122-018-3239-7>. Acesso: 13 nov. 2025.

VRÁNA, Jan; CAPAL, Petr; BEDNAVORÁ, Martina; DOLEZEL, Jaroslav. Flow cytometry in plant research: a success story. **Plant Cell Monogr**, v. 22, p. 395–430, 2014. Disponível em: https://sci-hub.se/https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-642-41787-0_13. Acesso em: 28 mai. 2025.

WOWOR, Inri; SALAKI, Christina; RIMBI, Jiming. Use of plant-based pesticides *Cymbopogon nardus* and *Mimosa pudica* to control rice pests. **Applied Agrotechnology Journal**, v.3, n.1, 2022. Disponível em: <https://ejournal.unsrat.ac.id/v3/index.php/samrat-agrotek/article/view/38816/36686>. Acesso em: 14 nov. 2025.

ZHU, Xiaobiao; CHEN, Airu; BUTLER, Nathaniel; ZENG, Zixian; XIN, Haoyang; WANG, Lixia. Molecular dissection of an intronic enhancer governing cold-induced expression of the vacuolar invertase gene in potato. **The Plant Cell**, v.36, n.5, 2024. Disponível em: <https://academic.oup.com/plcell/article/36/5/1985/7609602>. Acesso em: 27 dez. 2025.

CAPÍTULO 1

Assessing karyotype diversity and genome size in underexploited *Mimosa* L. species (Leguminosae Juss.)

This paper was submitted to journal The Nucleus

Márcia Vieira de Sousa¹, Mariana Ellen Costa de Freitas Barbosa², Loane Costa Sampaio², Grazielly Santos da Silva¹, Jarbson Henrique Silva², Breno Machado de Almeida⁴, Fernanda Aparecida Ferrari Soares⁴, Wellington Ronildo Clarindo⁴, Paulo Sarmanho⁵, Jesus Rodrigues Lemos⁶, Marcones Ferreira Costa^{1,8}, Saulo Marçal de Sousa⁷, Ana Christina Brasileiro-Vidal², Regina Lucia Ferreira Gomes¹, Livia do Vale Martins^{1,8*}

¹Pós-Graduação em Agronomia, Universidade Federal do Piauí, 64049-550, Teresina, Piauí, Brazil

²Pós-Graduação em Genética e Biologia Molecular, Departamento de Genética, Universidade Federal de Pernambuco, 50670-420, Recife, Pernambuco, Brazil

³Departamento de Biologia, Universidade Federal do Piauí, 64049-550, Teresina, Piauí, Brazil

⁴Departamento de Biologia Geral, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal de Viçosa, 36570-900 Viçosa, Minas Gerais, Brazil

⁵Embrapa Meio-Norte, 64006-220, Teresina, Piauí, Brazil

⁶Universidade Federal do Delta do Parnaíba, 64202-020, Parnaíba, Piauí, Brazil

⁷Departamento de Biologia, Laboratório de Genética e Biotecnologia, Universidade Federal de Juiz de Fora, 36036-900, Juiz de Fora, Minas Gerais, Brazil

⁸Universidade Federal do Piauí, Campus Amílcar Ferreira Sobral, 64808-605, Floriano, Piauí, Brazil

*Corresponding author: liviavalem@ufpi.edu.br

Abstract

Mimosa L. comprises approximately 620 species of socioeconomic and environmental importance, with about half occurring in the Brazilian Cerrado. Despite this diversity, cytogenetic studies in the genus remain limited, with most restricted to chromosome counts. We investigated 11 populations of seven *Mimosa* species, focusing on the heterochromatin distribution (CMA⁺ bands), and nuclear DNA content. Polysomaty was observed in root meristem cells of six species, absent only in *M. verrucosa*, in which only diploid cells were detected. Variation in the number, position, and intensity of CMA⁺ bands was detected both within and among populations. The number of CMA⁺ bands ranged from four in *M. caesalpiniiifolia* (diploid cells) to 104 in *M. candollei* (octaploid cells), with no apparent phylogenetic pattern. Polysomatic cells generally showed a proportional increase in CMA⁺ bands with ploidy level. Nuclear DNA content varied from 1C = 0.64 pg (*M. sensitiva*) to 1C = 1.55 pg (*M. arenosa*), with no correlation ($r = 0.1417$) between ploidy and DNA content. Our results, together with previous reports, indicate that polysomaty is a frequent genomic feature in *Mimosa*, likely associated with environmental adaptation, growth and development. This study represents the first intra- and interspecific assessment of heterochromatin variation and nuclear DNA content across multiple *Mimosa* species, providing novel insights into heterochromatin dynamics and genome organization in this diverse cytogenetically understudied legume genus.

Keywords: karyotyping, heterochromatin distribution, DNA content, polysomaty

Introduction

Mimosa L., the fifth largest genus of the Leguminosae Juss., comprises over 620 species recognized for their seismonastic movements, broad distribution, and ecological adaptability [1]. These species occur mainly in Neotropical regions, inhabiting equatorial, tropical and subtropical forests, Savannas (including the Brazilian Cerrado), fire-prone and arid zones, grasslands, and deserts [2]. Brazil harbors the highest diversity, with 73% of species endemic and nearly half restricted to the Cerrado [4]. *Mimosa* has multiple applications, including ornamental, medicinal, living fences, ecological restoration, and soil enrichment through nitrogen fixation [5-7]. Adaptations to fire, such as woody underground organs, thick bark, congested leaves, and persistent stipules, are also common [3].

Despite their ecological and economic relevance, genetic and cytogenetic studies remain scarce. DNA content has been reported only for *M. pudica* and *M. invisa* [8; <https://cvalues.science.kew.org/>]. Recently, *M. bimucronata* became the first species to have its genome sequenced, assembled, and annotated [5]. Chromosome counts are available for ~10% of *Mimosa* species [9], while fluorochrome banding with Chromomycin A3 (CMA) and 4',6-diamidino-2-phenylindole (DAPI), as well as Fluorescent *in situ* Hybridization (FISH) with ribosomal DNA (rDNA) probes, are limited to *M. caesalpinifolia* and *M. pudica* [8, 10].

Cytologically, most *Mimosa* species are diploid ($2n = 2x = 26$), with basic chromosome number of $x = 13$ ([11]; <http://ccdb.tau.ac.il/>). Polyploidy occurs in ~25% of species and is considered a key driver of *Mimosa* evolution and speciation [12, 13]. Additionally, polysomaty- the coexistence of cells with different ploidy levels in the same organ or tissue - has also been reported in *M. bimucronata*, *M. caesalpinifolia*, and *M. pudica* [8, 10, 14, 15].

Despite their ecological and evolutionary significance, data on DNA content and karyotype features remain largely unknown for most species, lacking a comprehensive understanding of the genome organization within the genus. Here, we present new cytogenetic data on constitutive heterochromatin (CH) patterns and genome size estimates for different populations of seven *Mimosa* species. We address the following questions: 1) Does *Mimosa* genus exhibit intra- and interspecific variation in the number, size and position of CH bands in their karyotypes? 2) Is there a direct correlation between ploidy and DNA content in *Mimosa*? 3) Is polysomaty a common feature across the genus? Our findings provide new insights into genome dynamics and cytogenetic diversity in these understudied legumes.

Materials and Methods

Plant material

We analyzed two populations of *M. verrucosa* Benth., three populations of *M. caesalpinifolia*, two of *M. sensitiva*, and one each of *M. tenuiflora*, *M. arenosa*, and *M. candollei*. Field-collected samples (*M. verrucosa* population 2 and *M. sensitiva* population 2) were deposited at Graziela Barroso herbarium (Universidade Federal do Piauí, Teresina, Brazil). Species and their provenance / voucher number are described in Table 1.

Chromosome preparation

Roots tips obtained from germinated seeds were pretreated in 3 mM 8-hydroxyquinoline for 4.5 h at 17 °C, fixed in Carnoy (3:1, methanol: acetic acid, v/v), and stored at -20 °C. Roots were digested with 4% cellulase (Onozuka R-10, Serva), 2% pectolyase (Sigma-Aldrich), and 20% pectinase (Sigma-Aldrich) for 4.5 h at 37 °C. Slides were prepared following [16] protocol, and aged for three days.

CMA/DAPI banding

Slides were stained with CMA (0.5 mg mL⁻¹, 1.5h), counterstained with DAPI (2 mg mL⁻¹, 1h), mounted in glycerol/McIlvaine buffer pH 7.0 (1:1, v/v), and aged for three days before analysis [17].

Microscopy and chromosomal measurements and counting

Metaphases were acquired using Leica DM4B microscope with DF7000GT camera. Image brightness and contrast were adjusted with Adobe Photoshop CS3. Three to five metaphases per population were measured using Drawid v0.26 [18], following [19]. To identify the ploidy levels in polysomatic cells, over 50 cells were counted per population.

Genome size measurement

Genome size was estimated from leaf nuclei suspensions following [20] with minor modifications. The OTTO-I extraction buffer was modified by adding polyethylene glycol 2000 PEG. *Solanum lycopersicum* L. ‘Stupické’ served as the internal reference standard (1C = 1.00 pg). For each species, at least six plants were analyzed, with three replicates per plant, and more than 10,000 nuclei per suspension. Mean 1C values by species and ploidy levels (2x, 3x, and 4x) were visualized in ggplot2, with reference values for *M. invisa* [<https://cvalues.science.kew.org/>] and *M. pudica* [8]. Interspecific differences (excluding *M. invisa* and *M. pudica*) were assessed by one-way ANOVA followed by Tukey’s HSD, and linear regression was conducted to correlate genome size and ploidy. All analyses were performed in R v4.3.0.

Results

Karyotyping and polysomaty

All analyzed species exhibited basic chromosome number of $x = 13$, with symmetrical karyotypes and small meta- and submetacentric chromosomes. Six species displayed polysomaty, with diploidy as the lowest level in their endopolyploidy series, except for *M. arenosa* and *M. candollei*, a triploid and tetraploid species, respectively (Table 1; Fig. 1). Only *M. verrucosa* was exclusively diploid. Intraspecific variation in polysomaty was observed in *M. caesalpinifolia* and *M. sensitiva*.

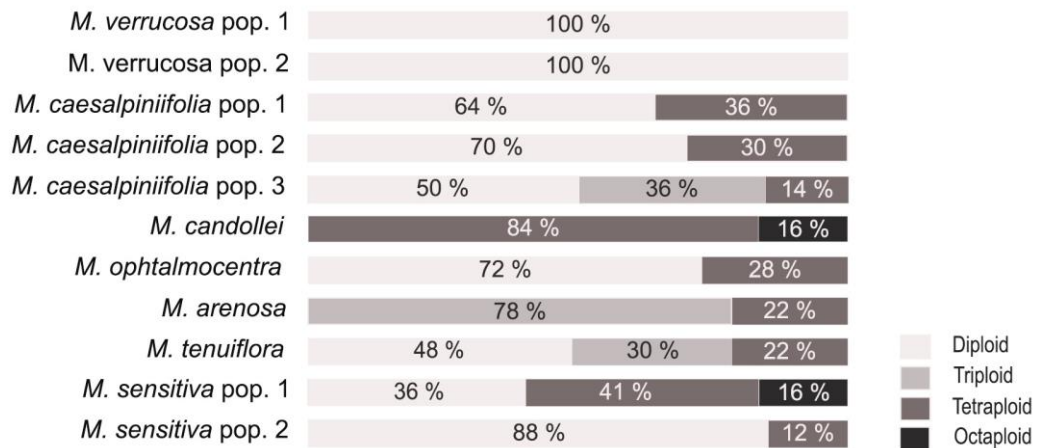


Fig. 1 Percentage of diploid, triploid, tetraploid and octaploid polysomatic cells in root meristems of different *Mimosa* populations.

Chromosome size ranged from 1.26 μm (*M. caesalpinifolia* population 3, 4x) to 4.36 μm (*M. arenosa*, 4x) (Table 1). Similarly, haploid karyotype length ranged from 19.48 μm (*M. caesalpinifolia* population 1) to 41.58 μm (*M. arenosa*). The common karyotype formula was 13M, except for *M. sensitiva* population 1, with 5M+8SM.

Constitutive heterochromatin distribution

Heterochromatin data are novel for *M. verrucosa*, *M. candollei*, *M. ophtalmocentra*, *M. arenosa*, *M. tenuiflora* and *M. sensitiva*. The number and position of CMA⁺ bands are summarized in Table 1, Figs. 2 and 3. All populations exhibited a strong terminal CMA⁺⁺/DAPI⁻ band on the short arm of a chromosome pair, likely corresponding to the nucleolus organizer region (NOR). Additional CMA⁺ bands occurred mainly at terminal and pericentromeric chromosomal regions, with different signal intensities. Strong pericentromeric bands were seen in *M. verrucosa*, *M. candollei* and *M. sensitiva* population 1, while small and barely visible terminal and pericentromeric bands were found in the other species (see inserts on Figure 2). Only *M. verrucosa* exhibited interstitial bands (Figure 2a). No DAPI⁺ bands were detected.

Table 1 Scientific name, provenance, chromosome number ($2n$) and the ploidy levels observed in the polysomatic cells, range of chromosome size (RCS), karyotype formula (KF), haploid karyotype length (HKL), number and position of CMA⁺ bands, percentage of constitutive heterochromatin (CH %) per haploid karyotype, and genome size in 1C (pg) for 11 populations of the seven *Mimosa* species analyzed in this study

Scientific Name	Provenance/ Voucher number	$2n$	RCS μm (n)	KF (n)	HKL μm (n)	CMA bands	CH %	1 C DNA (pg)
<i>M. verrucosa</i> pop. 1	Aroazes, Piauí (-6.193356, -41.896406) / TEPB0033159	$2x = 26$	2.15 - 4.21	11M + 2SM	40.14	2T + 4I + 20Peri	22.04	0.82 ± 0.17
<i>M. verrucosa</i> pop. 2	Amarante, Piauí (-6.23917, -42.851) / -	$2x = 26$	1.70 - 3.23	13M	31.91dccb	2T + 4I + 20Peri	22.87	-
<i>M. caesalpiniiifolia</i> pop. 1	Tatajuba, Ceará (-2.851798, -40.691787) / -	$2x = 26$	2.36 - 4.29	13M	21.48	2T + 2Peri	5	0.78 ± 0.07
		$4x = 52$	2.20 - 4.10	13M	19.48	4T + 4Peri	5.23	-
<i>M. caesalpiniiifolia</i> pop. 2	NEMA/ UNIVASF seed bank/ -	$2x = 26$	1.79 - 3.76	13M	34.98	2T + 2 Peri	4.28	-
		$4x = 52$	1.52 - 3.06	13M	30.09	4T + 4Peri	2.82	-
<i>M. caesalpiniiifolia</i> pop. 3	UFDPAR seed bank/ -	$2x = 26$	1.85 - 3.12	13M	32.01	2T + 2Peri	4.18	-
		$3x = 39$	1.55 - 2.82	13M	28.54	4T + 2Peri	5.04	-

		4x = 52	1.26 - 2.56	13M	24.83	4T + 8Peri	4.83	-
<i>M. candollei</i>	Campo Maior, Piauí (-4.82828, -42.1695)/ -	4x = 52	1.34 - 2.85	11M + 2SM	25.22	2T + 50Peri	27.26	1.11 ± 0.07
		8x = 104	1.57 - 3.24	9M + 4SM	28.84	4T + 100Peri	27.60	-
<i>M. ophtalmocentra</i>	NEMA/ UNIVASF seed bank/ -	2x = 26	2.48 - 3.37	13M	36.65	4T + 12 Peri	8.70	0.73 ± 0.05
		4x = 52	1.65 - 3.11	13M	30.95	8T + 24Peri	9.83	-
<i>M. arenosa</i>	NEMA/ UNIVASF seed bank/ -	3x = 39	1.78 - 3.04	13M	30.06	ca. 10T + 2Peri	6.4	1.55 ± 0.08
		4x = 52	2.48 - 4.36	13M	41.58	ca.14T + 4Peri	5.47	-
<i>M. tenuiflora</i>	(Embrapa Meio-Norte, Piauí, Brazil) / JP3	2x = 26	1.39 - 2.55	13M	24.85	8T + 2Peri	8.20	1.53 ± 0.11
		3x = 39	1.41 - 2.77	13M	26.36	ca. 16T + 4Peri	7.23	-
		4x = 52	1.53 - 2.77	13M	27.10	ca.14T + 6Peri	7	-
<i>M. sensitiva</i> pop. 1	Campo Maior, Piauí (-4.82828, -42.1695)/ -	2x = 26	1.80 - 2.84	5M + 8SM	29.47	2T + 24Peri	17.16	0.64 ± 0.04

		4x = 52	1.50 - 2.71	13M	26.75	4T + 48Peri	20.75	-
		8x = 104	1.58 - 3.20	5M + 8SM	30.06	8T + 96Peri	15.63	-
<i>M. sensitiva</i>	Altos, Piauí							
pop. 2	(-5.03991, -42.4613)/ TEPB0033158	2x = 26	1.83 - 3.18	13M	31.30	2T + 2Peri	8	-
		4x = 52	1.56 - 3.36	13M	31.08	4T + 4Peri	5.11	-

NEMA/ UNIVASF = Núcleo de Ecologia e Monitoramento Ambiental/ Universidade Federal do Vale do São Francisco.

UFDPAR = Universidade Federal do Delta do Parnaíba.

M = metacentric; SM= submetacentric. I = Interstitial position; Peri = pericentromeric position; T = terminal position.

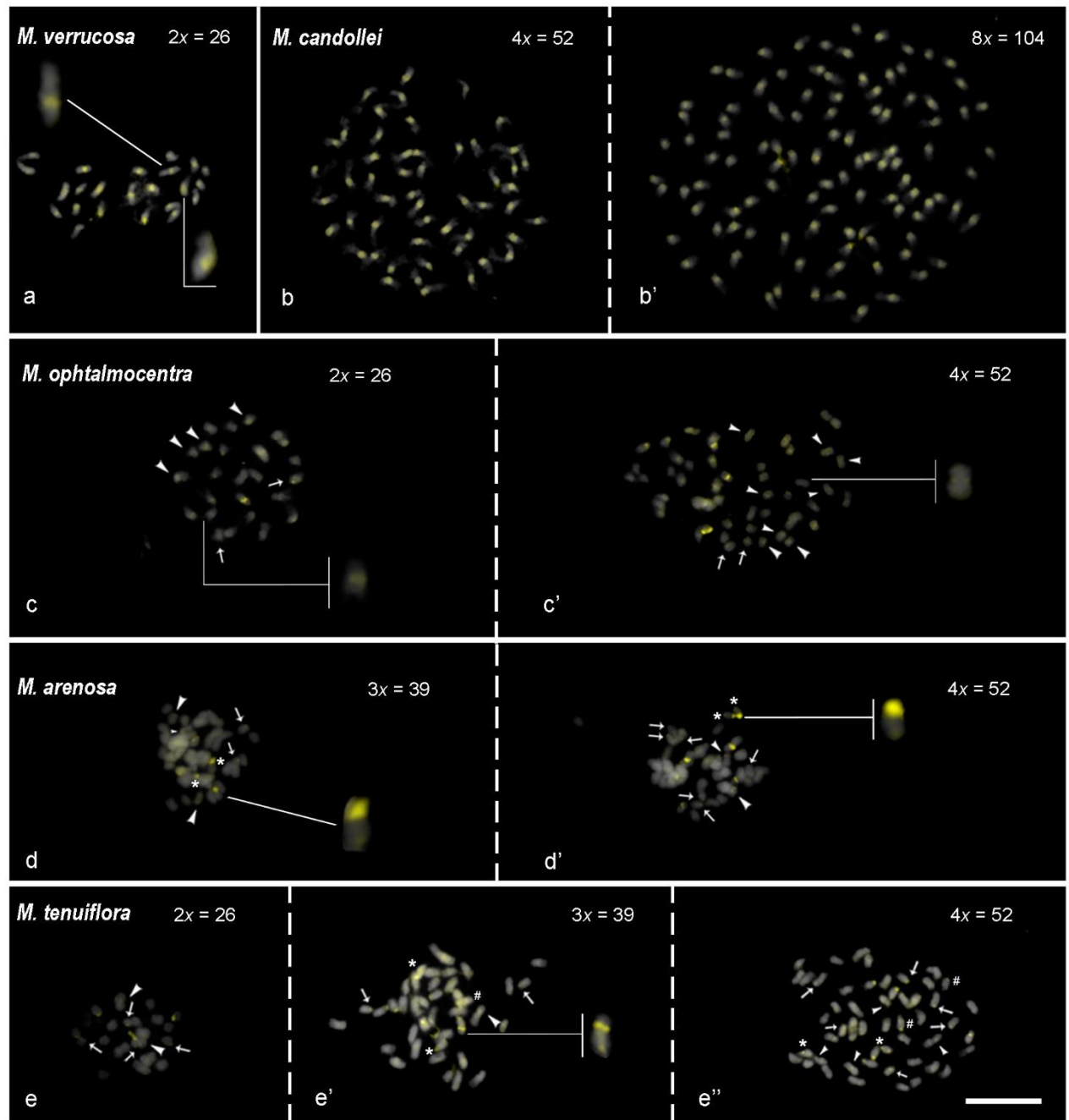


Fig. 2 Distribution of heterochromatin CMA⁺ bands (yellow) across polysomatic metaphase cells from different *Mimosa* populations, with ploidy levels indicated on the right. (a) *Mimosa verrucosa*. Inserts represent one CMA⁺ pair at the interstitial position; (b-b') *M. candollei*; (c-c') *M. ophtalmocentra*. Inserts highlight small dot-like CMA⁺ bands in pericentromeric regions. (d-d') *Mimosa arenosa*. Inserts display a chromosome with two terminal bands on opposite arms: one strong CMA⁺⁺ likely corresponding to NOR and another small terminal band. This CMA pattern is identified as asterisks. (e-e'') *Mimosa tenuiflora*. Insert in e' shows a chromosome with two bands: one CMA⁺ pericentromeric and another terminal on the long arm. This CMA pattern is identified as hashtags. Arrowheads and arrows indicate small pericentromeric and small terminal bands, respectively, difficult to detect. Bar in (e'') = 10 μ m

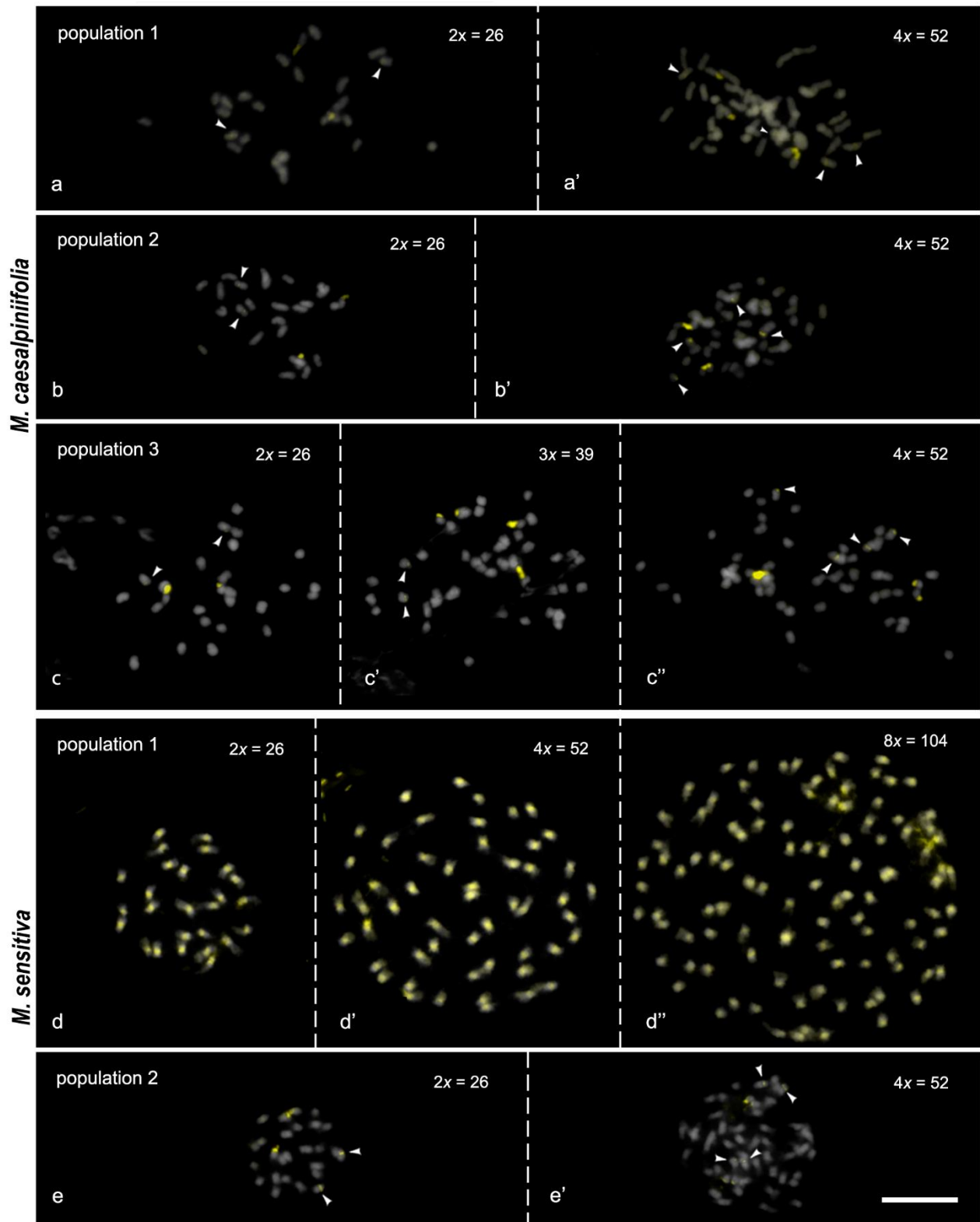


Fig. 3 CMA/DAPI banding revealed variation in CMA⁺ bands (yellow) in polysomatic metaphase cells from different *M. caesalpinifolia* and *M. sensitiva* populations, with ploidy levels identified on the right. (a-a') *Mimosa caesalpinifolia* population 1, (b-b') population 2, (c-c''), and population 3; (d-d'') *M. sensitiva* population 1 and (e-e') population 2. Arrowheads indicate small pericentromeric bands difficult to detect. Bar in e' = 10 μ m

GC-rich bands ranged from four (*M. caesalpinifolia*, 2x) to 104 bands (*M. candollei*, 8x) (Figs. 2b', 3a, b, c), corresponding to 4.18% to 27.6% of CH, respectively. No intraspecific CH variation was observed in *M. verrucosa* (Figs. 1S and 2a). Conversely, *M. sensitiva* and *M. caesalpinifolia* showed intraespecific differences (Figure 3). Overall, polysomatic cells within the same population generally showed a proportional increase in CMA⁺ bands with ploidy, except in *M. arenosa* and *M. tenuiflora* (Table 1, Figs. 2 d-d', e-e'').

Genome size

We generated unpublished nuclear DNA content for seven *Mimosa* species. 1C-values ranged from 0.64 pg in *M. sensitiva* (2x) to 1.55 pg in *M. arenosa* (3x), representing a 2.42-fold range (Table 1, Fig. SI2). Linear regression indicated weak association between genome size and ploidy ($r = 0.1417$). Species clustered into four groups: (a) *M. sensitiva*, *M. ophtalmocentra*, *M. caesalpinifolia*; (b) *M. verrucosa*; (c) *M. candollei*; (d) *M. tenuiflora*, and *M. arenosa* (Fig. 4).

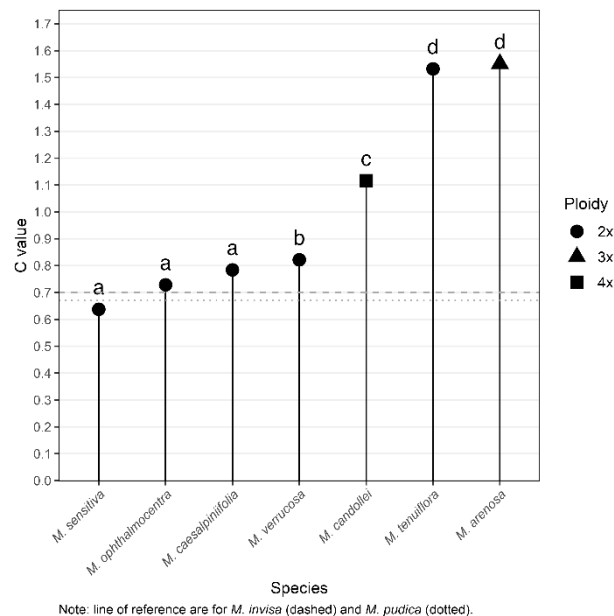


Fig. 4 Mean nuclear 1C value (pg) in *Mimosa* species, with ploidy on the right. Different letters indicate statistically significant differences (ANOVA followed by Tukey's test, $p < 0.05$).

Discussion

Karyotyping is a fundamental approach for understanding systematics and evolution of plant species, helping to explore the genetic diversity trends of taxa. Cytogenetic characterization in *Mimosa* is, however, challenging due to their small chromosomes and limited available information. Here, we provide new information for seven poorly studied species, including the first report of a triploid karyotype in *M. arenosa*, previously described as diploid [11].

Comparative cytogenetics by fluorochrome banding is a powerful tool for distinguishing karyotypes with similar chromosome number and morphology, being successfully applied in different plant groups, such as *Citrus* [22] and *Ipomea* [23]. We found great intra- and interspecific CH variation, indicating that CMA⁺ heterochromatin

evolved as a rapid and dynamic process within *Mimosa*, which may reflect different evolutionary trajectories. The presence of few heterochromatic blocks has been associated with a plesiomorphic condition, whereas large or numerous blocks are considered apomorphic [24]. In this context, the consistently low number of heterochromatic blocks in *M. caesalpinifolia* likely represents an ancestral condition [10], suggesting heterochromatic stability and structural conservation in this species.

Heterochromatin distribution did not reflect *Mimosa* phylogeny. *Mimosa* is divided into five sections: *Mimadenia*, *Batocaulon*, *Calothamnus*, *Habbasia*, and *Mimosa* [3, 25]. Within *Batocaulon* (including *M. verrucosa*, *M. caesalpinifolia*, *M. candollei*, *M. opthalmocentra*, and *M. arenosa*), we observed contrasting patterns: *M. verrucosa* and *M. candollei* exhibited widespread pericentromeric CMA⁺ bands, while *M. caesalpinifolia* presented only four distinct bands.

CMA/DAPI banding can characterize heterochromatin in more detail by producing GC-rich bands and may reveal classes of repetitive DNA. Studies combining *in silico* and *in situ* repetitive DNA location across plant karyotypes have been performed. In *Cenostigma* (Leguminosae), for example, pericentromeric CMA bands colocalize with Ty3/gypsy-Athila and Ty3/gypsy-Tekay transposable elements [26]. Moreover, in the Brazilian sucupira legumes *Pterodon emarginatus* and *P. pubescens*, CMA⁺ bands generally colocalize with 5S and 35S rDNA sites, besides Tekay, Athila and/or satellite DNAs [27]. In *M. verrucosa*, *M. candollei* and *M. sensitiva* population 1, the centromeres are flanked by pericentromeric CMA blocks. As centromeres are composed of centromere-specific satellite arrays and retrotransposons, these regions may be enriched with different classes of repetitive elements. Further genome skimming sequencing combined with FISH using repetitive DNA probes will help to understand the exact role behind the diversity and composition of these sequences across *Mimosa* karyotypes.

Intra- and interspecific polysomaty was observed in six of the seven species, except in *M. verrucosa*. Polysomaty is reported in several angiosperms, such as sorghum [28], *Strobilanthes anamallai* [29], and in ~26% of the 125 *Mimosa* taxa [15], including *M. caesalpinifolia*. The formation of polysomatic cells in somatic tissues is mainly driven by endoreduplication. This genomic DNA duplication is caused by a specific loss of mitosis phases, generating cells with duplicated chromosome numbers, considered a putative basis for whole genome duplication and for polysomaty in plant-specific tissues [30]. Moreover, polysomaty is regulated by genetic and environmental factors [31], although the exact causes of this phenomenon remain unknown.

In species with polysomaty, endopolyploid series are typically expected to follow a regular progression (2x, 4x, 8x, 16x), reflecting successive rounds of endoreduplication [32, 33]. However, deviations from this pattern were observed in some species analyzed in this study. In *M. caesalpinifolia* (population 3) and *M. tenuiflora*, triploid cells occurred as intermediate levels, while *M. arenosa* showed only triploid and tetraploid cells, with no diploids detected, which does not confirm to the canonical endoreduplication model. These irregularities suggest that alternative mechanisms, such as incomplete/partial endoreduplication, nuclear fusion, or mitotic abnormalities, may contribute to the formation of non-multiplicative ploidy levels [32-34]. Similar observations were reported in *M. bahamensis* and *M. dysocarpa* [15], with diploid, triploid, and tetraploid cells, indicating that irregular endopolyploidy is a common feature in the genus.

Mimosa species exhibit a broad capacity for adaptation and establishment in diverse environments, reflected in different growth patterns and genetic plasticity, which likely supports their wide distribution [3-5, 15]. *Mimosa pudica*, *M. bimucronata*, *M. caesalpinifolia* and *M. tenuiflora* are invasive worldwide species, colonizing

disturbed habitats due to rapid growth, expansion and high environmental adaptability [5, 35]. Our results, together with previous studies, indicate that polysomaty is a frequent, dynamic, and possibly transient cytological feature in *Mimosa*, likely associated with seedling development and stress adaptation [8, 13-15]. This process may enhance developmental flexibility under adverse conditions, such as prolonged dry seasons and nutrient-poor soil of the Cerrado and Caatinga biomes.

Genome size variation can result from multiple biological mechanisms, including polyploidy and repetitive DNA accumulation [24]. However, no direct correlation between nuclear DNA content and ploidy in *Mimosa* species analyzed was observed. This pattern is consistent with previous reports in *Artemisia* L. [36] and *Passiflora* L. [37]. Genome downsizing following polyploidization is a recurrent and biologically significant evolutionary process in angiosperms, often associated with the elimination of repetitive sequences, such as transposable elements, rDNA, and satellite DNA [38]. This process may account for the relatively small and homogeneous genome sizes observed in *Mimosa* species with different ploidy levels.

Our findings suggest genomic plasticity, dynamic evolution and recent diversification in *Mimosa*, evidenced by variation in constitutive heterochromatin, chromosome number, and frequent occurrence of polysomaty. This work advances our understanding of plant cytotaxonomy, diversification and cytogenetics diversity of the genus. Broader taxon sampling and integrative cytogenomic approaches will be essential to further elucidate the evolutionary dynamics of these legumes.

References

1. Powo. Plants of the World Online. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew, 2025. <https://powo.science.kew.org/> Retrieved 10 April 2025.
2. Bruneau A, De Queiroz LP, Ringelberg JJ, Borges LM, Bortoluzzi RLDC, Brown GK, et al. Advances in Legume Systematics 14. Classification of Caesalpinioideae. Part 2: Higher-level classification. PhytoKeys. 2024; <https://doi.org/10.3897/phytokeys.240.101716>
3. Borges LM, Pastore JFB, Souza AFC, Pirani JR, Simon MF. Let there be clades: phylogenetics of *Mimosa* series *Pachycarpae* and *Setosae* (Fabaceae) improves the infrageneric classification of the genus. Bot J Linn Soc. 2023; <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boac029>
4. Morim MP, Filardi FLR, Sartori ÂLB, Simon MF, Iganci JRV, Lewis GP, et al. Assembling the Brazilian flora: overview of Leguminosae diversity: The Brazil Flora Group – Leguminosae. Braz J Bot. 2024; <https://doi.org/10.1007/s40415-024-01034-7>
5. Jia H, Lin J, Lin Z, Wang Y, Xu L, Ding W, et al. Haplotype-resolved genome of *Mimosa bimucronata* revealed insights into leaf movement and nitrogen fixation. BMC Genomics. 2024; <https://doi.org/10.1186/s12864-024-10264-8>
6. Rocha ABD, Patricio TCDC, Grillo DCN, Oliveira MG, Souza HDFD, Pereira NDF, et al. Antimicrobial activity of essential oil from *Mimosa verrucosa* Benth. and *Illicium verum* Hook. f. against planktonic and biomass bacterial cells. Rev Bras Plantas Med. 2024; <https://doi.org/10.70151/1vw7fj54>
7. Welmillage SU, James EK, Tak N, Shedge S, Huang L, Muszyński A, et al. A rhamnose-rich O-antigen of *Paraburkholderia phymatum* MP20 is required for symbiosis with *Mimosa pudica*. J Bacteriol. 2025; <https://doi.org/10.1128/jb.00422-24>
8. Reis AC, De Sousa SM. Cytogenetic characterization of *Mimosa pudica* L (Fabaceae): heterochromatin

- distribution, rDNA mapping and genome size. *Nucleus*. 2022; <https://doi.org/10.1007/s13237-022-00387-2>
9. Sánchez-Villegas R, Gómez-Ramos I, Cruz-Tejada D, Franzoni J, Escudero M, Carta A. Unveiling the numbers: current state of knowledge of chromosome number counts in big plant genera. *Ann Bot*. 2025; <https://doi.org/10.1093/aob/mcaf111>
 10. De Sousa SM, Reis AC, Viccini LF. Polyploidy, B chromosomes, and heterochromatin characterization of *Mimosa caesalpinifolia* Benth. (Fabaceae-Mimosoideae). *Tree Genet Genomes*. 2013; <https://doi.org/10.1007/s11295-012-0567-7>
 11. Dahmer N, Simon MF, Schifino-Wittmann MT, Hughes CE, Miotto STS, Giuliani JC. Chromosome numbers in the genus *Mimosa* L.: cytotaxonomic and evolutionary implications. *Plant Syst Evol*. 2011; <https://doi.org/10.1007/s00606-010-0382-2>
 12. Morales M, Wulff AF, Fortunato RH, Poggio L. Chromosome studies in southern species of *Mimosa* (Fabaceae, Mimosoideae) and their taxonomic and evolutionary inferences. *Plant Syst Evol*. 2014; <https://doi.org/10.1007/s00606-013-0920-9>
 13. Morales M, Fradkin M, Bessega C, Poggio L, Fortunato RH. Cytogeography and morphological characterisation of a taxonomic, polyploid complex of *Mimosa* (Leguminosae) from subtropical South America. *Aust Systematic Bot*. 2018; <https://doi.org/10.1071/SB16033>
 14. Olkoski D, Wittmann MTS. Cytogenetics of *Mimosa bimucronata* (DC.) O. Kuntze (Mimosoideae, Leguminosae): chromosome number, polysomaty and meiosis. *Crop Breed Appl Biotechnol*. 2011; <https://doi.org/10.1590/S1984-70332011000100004>
 15. Dahmer N, Schifino-Wittmann MT, Giuliani JC. Occurrence and significance of polysomaty in species of *Mimosa* L. *Caryologia*. 2012; <https://doi.org/10.1080/00087114.2012.735895>
 16. De Carvalho CR, Saraiva LS. An Air Drying Technique for Maize Chromosomes without Enzymatic Maceration. *Biotech Histochem*. 1993; <https://doi.org/10.3109/10520299309104684>
 17. Schweizer, D, Ambros, PF. Chromosome Banding. In: Gosden, J.R. (eds) *Chromosome Analysis Protocols. Methods Mol Biol*, vol 29. 1994; Humana Press. <https://doi.org/10.1385/0-89603-289-2:97>
 18. Kirov I, Khrustaleva L, Van Laere K, Soloviev A, Meeus S, Romanov D, et al. DRAWID: user-friendly java software for chromosome measurements and idiogram drawing. *Comp. Cytogenet*. 2017; <https://doi.org/10.3897/CompCytogen.v11i4.20830>
 19. Guerra M. 1988. Introdução à Citogenética Geral. p. 8.
 20. Praça-Fontes MM, Carvalho CR, Clarindo WR. C-value reassessment of plant standards: an image cytometry approach. *Plant Cell Rep*. 2011; <http://doi.org/10.1007/s00299-011-1135-6>
 21. Bennett M. DNA Amounts in Two Samples of Angiosperm Weeds. *Ann Bot*. 1998; <https://doi.org/10.1006/anbo.1998.0785>
 22. Montenegro C, Roa F, Soares Filho WDS, Barros E Silva AE. Heterochromatic patterns of *Citrus* revisited: a new look at species origins and karyotype evolution. *Tree Genet Genomes*. 2023; <https://doi.org/10.1007/s11295-023-01610-0>
 23. Dornelas CSM, Nollet F, Silva RDS, Buril MT, Felix LP. Chromosome number, genome size and heterochromatin evolution in diploid species of *Ipomoea* and related genera (Convolvulaceae: Convolvuloideae). *Acta Bot Bras*. 2023; <https://doi.org/10.1590/1677-941X-ABB-2023-0152>

24. Redi C, Garagna S, Zacharias H, Zuccotti M, Capanna E. The other chromatin. *Chromosoma*. 2001; <http://doi.org/10.1007/s004120000114>
25. Simon MF, Grether R, De Queiroz LP, Särkinen TE, Dutra VF, Hughes CE. The evolutionary history of *Mimosa* (Leguminosae): Toward a phylogeny of the sensitive plants. *Am J Bot*. 2011; <https://doi.org/10.3732/ajb.1000520>
26. Castro N, Mata-Sucre Y, Carvalho-Sobrinho J, Marques A, De Queiroz RT, Souza G. Genomic stability in *Cenostigma* Tul., (Caesalpinioideae, Fabaceae): causes and consequences. *Bot J Linn Soc*. 2024; <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boad043>
27. Albernaz VB, Mata-Sucre Y, Sader MA, Rodriguez PE, Targueta CP, Antunes AM, et al. Integrative systematics of the Brazilian tree “sucupira”: morphological, cytogenetic and genomic boundaries of *Pterodon emarginatus* Vogel and *P. pubescens* (Benth.) Benth. (Leguminosae, Papilionoideae). *Syst Biodivers*. 2025; <https://doi.org/10.1080/14772000.2025.2474979>
28. Kladnik A, Chourey PS, Pring DR, Dermastia M. Development of the endosperm of *Sorghum bicolor* during the endoreduplication-associated growth phase. *J Cereal Sci*. 2006; <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2005.09.004>
29. Chembrammal R, Thoppil JE. Mixoploidy in *Strobilanthes anamallai* J.R.I.Wood (Acanthaceae Juss.) an important taxon of south-western Ghat, India. *Nucleus*. 2022; <https://doi.org/10.1007/s13237-021-00363-2>
30. De Storme N, Mason A. Plant speciation through chromosome instability and ploidy change: Cellular mechanisms, molecular factors and evolutionary relevance. *Curr Plant Biol*. 2014; <https://doi.org/10.1016/j.cpb.2014.09.002>
31. Smulders MJM, Rus-Kortekaas W, Gilissen LJW. Development of polysomaty during differentiation in diploid and tetraploid tomato (*Lycopersicon esculentum*) plants. *Plant Sci*. 1994; [https://doi.org/10.1016/0168-9452\(94\)90107-4](https://doi.org/10.1016/0168-9452(94)90107-4)
32. Kołodziejczyk, I; Tomczyk, P; Kazmierczak, A. Endoreplication—Why Are We Not Using Its Full Application Potential? *Int J Mol Sci*. 2023; <https://doi.org/10.3390/ijms241411859>
33. Lang, L; Schnittger, A. Endoreplication - a means to an end in cell growth and stress response. *Curr Opin Plant Biol*. 2020; <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2020.02.006>
34. Hříbová E, Holušová K, Trávníček P, Petrovská B, Ponert J, Šimková H, Kubátová B, Jersáková J, Čurn V, Suda J, Doležel J, Vrána J. The Enigma of Progressively Partial Endoreplication: New Insights Provided by Flow Cytometry and Next-Generation Sequencing. *Genome Biol Evol*. 2016; <https://doi.org/10.1093/gbe/evw141>
35. Pontes DMF, Engel VL, Parrotta JA. Forest Structure, Wood Standing Stock, and Tree Biomass in Different Restoration Systems in the Brazilian Atlantic Forest. *Forests*. 2019; <https://doi.org/10.3390/f10070588>
36. Pellicer J, Garcia S, Canela MÁ, Garnatje T, Korobkov AA, Twibell JD, et al. Genome size dynamics in *Artemisia* L. (Asteraceae): following the track of polyploidy. *Plant Biol*. 2010; <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2009.00268.x>
37. Sader M, Vaio M, Cauz-Santos LA, Dornelas MC, Vieira MLC, Melo N, et al. Large vs small genomes in *Passiflora*: the influence of the mobilome and the satellitome. *Planta*. 2021; <https://doi.org/10.1007/s00425-021-03598-0>
38. Patel N, Budke JM, Bainard JD. Distinct patterns of genome size evolution in each bryophyte lineage are not correlated with whole genome duplication. *Ann Bot*. 2025; <https://doi.org/10.1093/aob/mcaf012/7983930>

CAPÍTULO 2

Cytogenetics of *Solanum* L. genus (Solanaceae Juss.) in a phylogenetic framework

This article has been submitted and accepted to the journal Crop Breeding and Applied

Biotechnology

Márcia Vieira de Sousa¹, Grazielly Santos da Silva¹, Loane Costa Sampaio², Mariana Ellen Costa de Freitas Barbosa², Mariana Gomes Adriano³, Breno Machado de Almeida⁴; Fernanda Aparecida Ferrari Soares⁴; Wellington Ronildo Clarindo⁴, Antônio Félix da Costa⁵, Jardel Oliveira Santos¹, Ângela Celis de Almeida Lopes¹, Marcones Ferreira Costa^{1,6}, Regina Lucia Ferreira Gomes¹, Artemisa Nazaré Costa Borges Martins⁷, Lívia do Vale Martins^{1,6*}

¹Pós-Graduação em Agronomia, Universidade Federal do Piauí, 64049-550, Teresina, Piauí, Brazil

²Pós-Graduação em Genética e Biologia Molecular, Departamento de Genética, Universidade Federal de Pernambuco, 50670-420, Recife, Pernambuco, Brazil

³Departamento de Biologia, Universidade Federal do Piauí, 64049-550, Teresina, Piauí, Brazil

⁴Departamento de Biologia Geral, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal de Viçosa, 36570-900 Viçosa, Minas Gerais, Brazil

⁵Instituto Agrônomo de Pernambuco, Recife, PE, Brazil

⁶Universidade Federal do Piauí, Campus Amílcar Ferreira Sobral, 64808-605, Floriano, Piauí, Brazil

⁷Instituto Federal do Maranhão, Campus Buriticupu, 65390-000, Buriticupu, Maranhão, Brazil

*Corresponding author: liviavalem@ufpi.edu.br

Márcia Vieira de Sousa - ORCID:0009-0007-1177-6022

Grazielly Santos Silva - ORCID: 0009-0009-5871-1554

Loane Costa Sampaio - ORCID: 0009-0004-2030-7971

Mariana Ellen Costa de Freitas Barbosa - ORCID: 0009-0005-5087-5803

Breno Almeida Machado - ORCID: 0000-0003-0982-8886

Fernanda Aparecida Ferrari Soares- ORCID: 0000-0002-7198-1577

Wellington Ronildo Clarindo - ORCID: 0000-0002-8826-8620

Antônio Félix da Costa - ORCID: 0000-0001-9866-3504

Jardel Oliveira Santos - ORCID: 0000-0003-1284-8378

Ângela Celis de Almeida Lopes - ORCID:0000-0002-9546-5403

Marcones Ferreira Costa - ORCID: 0000-0001-8210-2673

Ana Christina Brasileiro-Vidal - ORCID: 0000-0002-9704-5509

Regina Lúcia Ferreira Gomes - ORCID: 0000-0002-7700-6959

Artemisa Nazaré Costa Borges Martins - ORCID: 0000-0003-4521-1488

Lívia do Vale Martins - ORCID: 0000-0003-4645-9055

Abstract

We characterized 12 *Solanum* species using CMA/DAPI banding and/or genome size estimation (1C value) within a phylogenetic perspective. Here, we reported new Constitutive Heterochromatic (CH) data for *S. andreanum*, *S. peruvianum* and *S. paludosum* and new 1C value for *S. corneliomullerii* and *S. andreanum*. CH ranged from two (*S. viarum*) to 42 bands (*S. paludosum*). Potato species exhibited a higher number of CH blocks, whereas Leptosomeum species generally had fewer blocks, except for *S. paludosum*. However, no relationship between heterochromatin and evolutive diversification within the genus could be inferred. Mean 1C value varied from 1.0 pg in *S. melongena* (diploid) to 1.80 pg in *S. laciniatum* (octaploid species), with moderate correlation ($r = 0.69$) to the ploidy level of the species. Our findings provide a framework for phylogenetic studies that can help to understand the diversification in *Solanum*, being relevant in genetics breeding programs of the genus.

Keywords: CMA/DAPI banding, Flow cytometry, Cytogenetic diversity, Tomato, Karyotype Evolution

INTRODUCTION

Solanum L. (Solanaceae Juss.), one of the largest and most diverse genera of flowering plant, comprises over 1,500 species distributed worldwide, with its center of origin and greatest genetic diversity located in South America (<https://solanaceaesource.myspecies.info/>). The genus includes 24 economically important crops, such as potato (*S. tuberosum* L.) and tomato (*S. lycopersicum* L.), which are among the most worldwide cultivated vegetables (Kawicha et al. 2023, Hilgenhof et al. 2023). Furthermore, the remarkable diversity in morphophysiological and reproductive traits, as well as ecological adaptations, makes *Solanum* an important genetic resource and an attractive model for scientific research.

These species, rich in vitamins, minerals, proteins and carbohydrates, are well known for their nutritional, medicinal and ecological importance, making them valuable resources for global food security and social stability (Balkrishna et al. 2022). Additionally, these species represent potential sources of alleles conferring tolerance to abiotic and biotic stresses. For instance, *S. pimpinellifolium* L. carries favorable alleles associated with adaptation to water and salt stress (Martínez-Cuenca et al. 2020). In *S. tuberosum* breeding programs, wild relatives such as *S. demissum* Lindl. have been employed to improve pest resistance (Díaz-García et al. 2024), *S. acaule* Bitter to enhance tolerance to cold stress (Achakkagari et al. 2025), and *S. bulbocastanum* Dunal to drought stress and late blight disease (Dénes et al. 2024).

From a phylogenetic and evolutive perspective, *Solanum* is classified into three strongly supported main groups, which are denominated Thelopodium, Grade I and Clade II, with most species belonging to the Clade II (Hilgenhof et al. 2023). These groups are further divided into 12 major and 49 minor clades. The most economically important species, *S. lycopersicum* and *S. tuberosum*, are placed within Grade I, in the major Potato clade, but in two different minor clades: Tomato and Petota, respectively. Despite their high agricultural and socioeconomic

relevance, several species from different groups and clades remain poorly investigated across various fields, including cytogenetics.

Solanum belongs to the $x = 12$ clade, with most species being diploid ($2n = 2x = 24$). Tetraploid ($2n = 4x = 48$), hexaploid ($2n = 6x = 72$) and octaploid ($2n = 8x = 96$) species have also been reported (Chiarini et al. 2018, Olmstead et al. 2008). Cytogenetic analyses provide karyotypic characterization that contributes to understanding the diversity, structure and organization of plant genomes, with significant implications for taxonomy, phylogeny, evolution and germplasm conservation programs (Mesquita et al. 2025, Almeida et al. 2022, Martins et al. 2018). Classical techniques, such as fluorochrome banding with Chromomycin A3 (CMA) and 4'-6-diamidino-2-phenylindole (DAPI), are powerful approaches for karyotyping, enabling chromosome number identification, morphology characterization, asymmetry assessment, and the evaluation of constitutive heterochromatin (CH) at inter- and intraspecific levels (Mesquita et al. 2025, Deana et al. 2022).

In addition to cytogenetic analyses, the nuclear genome size (1C value), which is estimated by flow cytometry, represents another genomic parameter relevant to understanding plant diversity and evolution. It is also used to assess inter- and intraspecific variation among populations and species (Macková et al. 2017; Braz et al. 2024). The 1C value enables the inference of ploidy levels and facilitates the detection of natural or induced polyploids (Walter et al. 2025) and hybrids (Macková et al. 2017). Furthermore, genome size data provide essential qualitative and quantitative insights into the genetic diversity, genomic organization, and cytogenetic stability of endangered species (Urfus et al. 2025, Zhang et al. 2025). Consequently, this information serves as a basis for developing more efficient strategies for plant breeding as well as for the preservation, management, and restoration of native flora (Urfus et al. 2025, Zhang et al. 2025).

In *Solanum*, data on the diversity of CMA banding patterns and 1C value are currently available for less than 10% of the species (Mesquita et al. 2025, Moyetta et al. 2016, Acosta et al. 2012, Melo et al. 2011, Brasileiro-Vidal et al. 2009, <https://cvalues.science.kew.org/>). Consequently, the full extent of the karyotype variability of *Solanum* remains largely unknown. To expand this knowledge, we performed a detailed karyotype characterization of 12 wild and domesticated species with different ploidy levels, representing different phylogenetic groups, along with 1C values for three of them, complementing our findings with literature data. Here, we discuss the heterochromatin banding pattern and 1C value among *Solanum* species in a phylogenetic framework. Our results contribute to species characterization and delimitation, providing valuable insights for breeding programs aimed at unlocking unexplored genetic diversity in *Solanum*.

MATERIAL AND METHODS

Plant materials

Twelve *Solanum* species belonging to different phylogenetic groups (Grade I and Clade II), major clades (Potato, VANAns, Leptostemonum and Geminata) and minor clades (Tomato, Petota, Acanthophora, Erythrotrichum, Eastern Hemisphere Spiny and Geminata) were analyzed. Seeds were obtained from the Germplasm Resource Information Network (GRIN Global), from the National Germplasm Resources Laboratory (United States) and from Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa) Hortaliças (Brasília, Distrito Federal, Brazil). Seeds of *S. andreanum* and *S. macrocarpon* were multiplied at the Instituto Agrônômico de Pernambuco (IPA, Pernambuco, Recife, Brazil), and *S. lycopersicum* seeds were obtained from commercial sources. A list of the species studied, including their phylogenetic groups, voucher numbers and provenance, is provided in Table 1.

Chromosome preparation

Roots from germinated seeds of different *Solanum* species were pretreated with 0.002 M 8-hydroxyquinoline for 4.5 h at 18 °C, fixed in Carnoy's solution (methanol:acetic acid, 3:1 v/v), and stored at -20°C until use. Root tips were macerated in an enzymatic mixture containing 2% Cellulase 'Ozonuka R-10' (Serva) and 20% Pectinase (v/v) (Sigma Aldrich) for 4.5 h at 37 °C. Slides were prepared following de Carvalho and Saraiva (1993) protocol, with minor modifications: slides were immersed in 45% acetic acid for 15 s and then air-dried at room temperature. The best slides were selected in 2 µg mL⁻¹ DAPI: glycerol (1:3, v/v), de-stained in ethanol:acetic acid (3:1, v/v) for 30 min followed by ethanol immersion for 30 min, air dried at room temperature and aged for three days.

CMA/DAPI fluorochrome staining and microscopy.

Fluorochrome staining was performed following Shweizer and Ambros (1994), with minor modifications. Slides were stained with 10 µL of 0.5 mg mL⁻¹CMA for 1.5 h, counterstained with 10 µl of 2 mg mL⁻¹ DAPI for 1 h, mounted in glycerol/McIlvaine buffer (pH 7.0, 1:1, v/v), and stored at -20 °C for three days. The best metaphases were photographed using a DF7000GT digital camera coupled to a Leica DM4B microscope (Universidade Federal do Piauí). Images were optimized for brightness and contrast using Adobe Photoshop CS3 and Adobe Photoshop 2022.

Chromosome measurements and idiogram construction

Three to five best metaphases from each species were used for chromosome measurements, performed using Drawid v0.26 (Kirov et al. 2017). The following morphometric parameters were determined: range of chromosome size (RCS), karyotypic formula (KF), chromosome medium length (CML), and haploid karyotype length (HKL), according to Levan et al. 1964 (Table 1). Idiograms were constructed using Adobe Photoshop CS3 and were plotted onto the phylogenetic tree proposed by Hilgenhof et al. (2023).

Nuclear 1C value measurement by flow cytometry

The nuclear 1C values of *S. andreanum*, *S. peruvianum* and *S. corneliomulleri* were determined by flow cytometry using leaf nuclei suspensions prepared according to Praça-Fontes et al. (2011) for *S. lycopersicum*. *Solanum lycopersicum* ‘Stupické’ (2C = 2.00 pg) was used as an internal reference. Each species was represented by at least four plants, with three replicates per plant, and suspensions containing more than 10,000 nuclei.

The correlation between ploidy level and mean 1C values was assessed using Pearson’s correlation coefficient for nine *Solanum* species (Table 1). Genome size data (1C values) obtained by flow cytometry for *S. laciniatum*, *S. pennellii*, *S. pimpinellifolium*, *S. viarum*, *S. paludosum*, *S. melongena*, *S. macrocarpon* and *S. pseudocapsicum* were retrieved from the Plant C-Values Database (<https://cvalues.science.kew.org/>). Prior to analysis, the assumption of linearity was verified using scatterplots, and normality of the data distributions was tested using the Shapiro-Wilk test. All statistical analyses were performed in R version 4.2 (R Core Team, 2022).

RESULTS AND DISCUSSION

Solanum species presented a basic chromosome number of $x = 12$, except for *S. laciniatum*, ($2n = 8x = 92$), which showed a reduced dysploidy derived from an octaploid karyotype (Table 1). Most species predominantly have metacentric and submetacentric chromosomes, with the most common karyotype formula being 12M (metacentric) and 11M + 1SM (submetacentric). Only *S. pseudocapsicum*, *S. paludosum* and *S. pimpinellifolium* possessed at least one pair of subtelocentric chromosomes (11SM + 1ST). *Solanum* species generally exhibited small to medium-sized chromosomes (Chiarini et al. 2018), ranging from 1.14 μm in *S. laciniatum* (octaploid) to 6.81 μm in *S. paludosum* (diploid), with haploid karyotype lengths varying from 25.04 μm in *S. macrocarpon* to 49.58 μm in *S. paludosum*. Detailed chromosome morphometric data for the analyzed species are presented in Table 1.

Due to recent advances in genomics over the last decades, karyotyping and genome size have become increasingly fundamental steps in biological research, particularly within the field of cytogenomics. However, few studies have addressed the distribution patterns of CH within *Solanum* (Mesquita et al. 2025, Moyetta et al. 2016, Acosta et al. 2012, Melo et al. 2011, Rego et al. 2009, Brasileiro-Vidal et al. 2009). Here, we describe the CH distribution patterns of 12 *Solanum* species, providing new data for *S. andreanum*, *S. peruvianum* and *S. paludosum* (Table 1, Figures 1 and 2). Each species exhibited a unique heterochromatic banding profile, enabling specific cytogenetic characterization of these wild and cultivated genetic resources. To facilitate the comparative interpretation of heterochromatin distribution across *Solanum*, idiograms were constructed for each species and plotted onto a recent phylogenetic tree of the genus (Figure 3).

In our fluorochrome-based banding analysis, we observed notable variation in the number, location, size and intensity of heterochromatic bands among analyzed species (Table 1, Figures 1 and 2). Two patterns of CH distribution were identified: (i) strongly labeled $\text{CMA}^{++}/\text{DAPI}^-$ terminal bands, related to the nucleolar organizer region (NOR); and (ii) small terminal and proximal $\text{CMA}^+/\text{DAPI}^-$ or $\text{CMA}^+/\text{DAPI}^0$ bands not associated with the NOR. All species exhibited at least one pair of $\text{CMA}^{++}/\text{DAPI}^-$ bands located in the terminal region of a chromosome pair, as previously reported by Chiarini et al. (2018). In *S. viarum* (Clade II, Leptostemonum, Acanthophora), only one $\text{CMA}^{++}/\text{DAPI}^-$ pair was detected, which was heteromorphic in size, with one chromosome having distended NOR and their corresponding block not distended (Figure 2a-a’'). Additional CMA^+ bands were mainly located in terminal and proximal regions of *Solanum* chromosomes. For example, the wild potato *S. andreanum* (Grade I, Potato, Petota) presented 24 large CH blocks preferentially distributed in proximal chromosomal regions, in addition to six bands located in terminal/subterminal regions. One chromosome pair exhibited two CH bands, being one terminal (NOR-related) and one proximal band on the same chromosome (Figure 1f-f’’, Figure 3).

Solanum laciniatum (Grade I, Archaesolanum), despite having the highest chromosome number among the analyzed species, exhibited one of lowest chromosome numbers of CMA⁺ bands (two band pairs, Figure 1 a-a''), corroborating the findings of Melo et al. (2011). In contrast, *S. peruvianum* (Grade I, Potato, Tomato) displayed the highest number of bands (38 blocks), distributed across all chromosomes, mainly in the terminal regions (Figure 1c-c'').

In general, we observed a similar number of CMA⁺ bands among species within the same clade. For example, in the Potato (minor clade Tomato) the mean number of CH blocks was 26-28 CMA⁺ bands (Figures 1 and 3). Similar data were previously reported for eight of the 17 Tomato clade species, which also exhibited a high number of CMA⁺ bands (Brasileiro-Vidal et al. 2009). Conversely, species belonging to the Leptostemomum clade displayed fewer CH blocks, averaging between two and eight CMA⁺ blocks (present work, Mesquita et al. 2025, Melo et al. 2011, Rego et al. 2009). An exception was observed in the minor clade Erythotrichum, where *S. paludosum* displayed a discrepant CH pattern, with 42 terminal CMA⁺ bands (Figure 2 b-b''). Cytogenetically, this species shares a more similar pattern with *S. pseudocapsicum* (Geminata, 38 bands, Figure 2 e-e'') than its closely related species (Melo et al. 2011).

In *Solanum*, heterochromatin (a repeatome fraction) is highly dynamic, independent, and not homogeneous across the genus, reflecting evolutive convergence events, parallel chromosome rearrangements, or ancestral retention of heterochromatic blocks (Chiarini et al. 2018). Despite this heterochromatin heterogeneity, no clear evolutive trends associated with clade diversification could be inferred. Broader cytogenetic sampling, including other species from additional major and minor clades, will be essential to confirm or refine these patterns.

The amplification or deletion of different classes of repetitive DNA that constitute heterochromatin likely represents one of the main mechanisms underlying speciation and genomic differentiation within *Solanum*. For example, Gaiero et al. (2019) reported that the

most abundant repeats in the genomes of 12 wild and cultivated species belonging to the Tomato and Petota minor clades are long terminal repeat (LRT) retrotransposons, particularly the Ty3/ Gypsy elements, which are preferentially located in the heterochromatin, being more abundant in tomatoes. Conversely, the satellite DNA *CL14* was found to be exclusive to the Tomato species and absent in wild potatoes. Further investigation into the specific repetitive DNA families that make up heterochromatin in *Solanum* species, such as transposable elements and satellite DNAs, will be essential for elucidating the structural genomic divergence and evolutive dynamics of the genus. Such analyses will clarify how these repetitive sequences contribute to the organization and evolution of *Solanum*.

A moderate and statistically significant positive correlation was observed ($r = 0.69$; $p \leq 0.05$) between ploidy level and mean 1C value, indicating that an increase in ploidy level tends to be associated with an increase in genome size among *Solanum* species. This pattern is consistent with reports for other plant taxa, such as *Psidium guajava* L. ($1C = 0.47 \pm 0.01$ pg; $2n = 2x = 22$) and *P. cattleyanum* Sabine ($1C = 1.78 \pm 0.08$ pg; $2n = 6x = 66$) (Tuler et al., 2019), as well as *Allium dentiferum* Webb & Berthel. ($1C = 47.80 \pm 0.60$ pg; $2n = 4x = 32$) and *A. dentiferum* ($1C = 57.30 \pm 1.10$ pg; $2n = 5x = 40$) (Kobřlová et al., 2024). Polyploidization has played a crucial role in plant evolution, contributing significantly to adaptability, diversification, and speciation (Heslop-Harrison et al., 2023; Feng et al., 2024; Wang et al., 2025). Polyploid species often exhibit increased genetic, epigenetic and phenotypic variation, larger cell size, and novel traits that confer selective advantages under diverse environmental stresses (Wang et al., 2025).

Despite its importance and broad applications, most cytogenetic and genetic studies remain restricted to economically important *Solanum* species and their close relatives, even when employing classical approaches, such as CMA/DAPI banding and 1C value estimation. Recent advances in next generation cytomolecular techniques, such as Fluorescent *in situ*

Hybridization (FISH) using single-copy oligonucleotide probes, have been applied, but still in a limited number of species (Braz et al. 2018). Similarly, genome sequencing and synteny comparisons are restricted to a few representatives, mainly within the Potato clade (Benoit et al. 2025, Tang et al. 2022; https://www.plabipd.de/timeline_view.ep). This limitation coverage constrains our understanding of the cytogenetic and genomic diversity of the genus, hindering the identification of evolutionary patterns and the exploration of under investigated genetic resources.

Here, we provide unpublished and reviewed genomic *Solanum* data, expanding the current cytogenetic and genome size knowledge of the genus, as well as a detailed characterization of CH distribution across species' karyotypes. These findings open new perspectives for future cytomolecular studies and offer new insights into the cytogenetic diversity of wild and cultivated *Solanum* within a phylogenetic context. Additional cytomolecular and genomic investigations are needed to further elucidate karyotype organization and evolutionary trends within the genus.

DATA AVAILABILITY

The data generated and/or analyzed during the current research are available from the corresponding author upon reasonable request.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Embrapa Hortaliças and Grin Global for supplying seeds. We are also grateful to the Brazilian agencies CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior), CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico), and FAPEPI (Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Piauí) for providing scholarships.

REFERENCES

- Achakkagari S, Camargo-Tavares JC, Praslickova D, Martini C, Bizimungu B, Anglin NL, Manrique-Carpintero N, Lindqvist-Kreuze H, Tai HH and Strömviik MV (2025) Better together: Subgenomes for allotetraploid potato wild relative *Solanum acaule* Bitt. reveal origins in Petota Clade 3 and 4. **The Plant Genome** **18**: e70095.
- Acosta MC, Guerra M and Moscone EA (2012) Karyological relationships among some South American species of *Solanum* (Solanaceae) based on fluorochrome banding and nuclear DNA amount. **Plant Systematics and Evolution** **298**: 1547–1556.
- Almeida BM, Do Vale Martins LV, Lopes ACA, Gomes RLF, Valente SES, Peron AP, VBS and Feitoza LL (2022) Karyotype polymorphism of GC-rich constitutive heterochromatin in *Capsicum* L. pepper accessions. **Crop Breeding and Applied Biotechnology** **22**: e38642113.
- Arumuganathan K and Earle ED (1991) Nuclear DNA content of some important plant species. **Plant Molecular Biology Reporter** **9**: 208–218.
- Balkrishna A, Shankar R, Rashmi AJ, Prajapati UB, Srivastava A, Vidyarthi P, Lathwar R and Arya V (2022) A Comparative Nutraceutical Analysis of Edible *Solanum* L. Species Reported in India. **Food Science & Nutrition Research** **5**: 1-6.
- Barow M and Meister A (2002) Lack of correlation between AT frequency and genome size in higher plants and the effect of nonrandomness of base sequences on dye binding. **Cytometry** **47**: 1–7.
- Braz GT, He L, Zhao H, Zhang T, Semrau K, Rouillard JM, Torres GA and Jiang J (2018) Comparative Oligo-FISH mapping: an efficient and powerful methodology to reveal karyotypic and chromosomal evolution. **Genetics** **208**: 513–523.
- Braz GT, Van-Lume B, Resende KFM, Cardoso FP, Oliveira L, Andrade MJG, Souza G and Torres GA (2024) Cytomolecular trends in *Chamaecrista* Moench (Caesalpinioideae, Leguminosae) diversification. **Genetica** **152**: 51–61.

- Benoit M, Jenike KM, Satterlee JW, Ramakrishnan S, Gentile I, Hendelman A, et al. (2025) *Solanum* pan-genetics reveals paralogues as contingencies in crop engineering. **Nature** **640**: 135–145.
- Brasileiro-Vidal A C (2009). Different chromatin fractions of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) and related species. **Micron** **40**: 851-859.
- Carvalho M and Saraiva L (1993) A technique for air-drying chromosomes from plants. **Revista Brasileira de Genética** **16**: 395–399.
- Chiarini F, Sazatornil F and Bernardello G (2018) Data reassessment in a phylogenetic context gives insight into chromosome evolution in the giant genus *Solanum* (Solanaceae). **Systematics and Biodiversity** **16**: 397-416.
- Deana R, Acosta MC, Scaldaferrero M and Chiarini F (2022) Chromosome Evolution in the Family Solanaceae. **Frontiers in Plant Science** **22**: 787590.
- Dénes TE, Molnár I, Vass IZ, Vass I and Rákossy-Tican E (2024) Selection and Phenotyping for Drought Tolerance in Somatic Hybrids between *Solanum tuberosum* and *Solanum bulbocastanum* That Show Resistance to Late Blight, by Using a Semi-Automated Plant Phenotyping Platform. **Agriculture** **14**: 48.
- Díaz-García G, Enciso-Maldonado GA, Díaz-García LA, Legaria-Solano JP, Bamberg J, and Lozoya-Saldaña H (2024) Field screening of *Solanum demissum* confirms its late blight resistance in the Toluca Valley, Mexico. **American Journal of Potato Research** **101**: 122–131.
- Feng X, Chen Q, Wu W, Wang J, Li G and Xu S et al. (2024) Genomic evidence for rediploidization and adaptive evolution following the whole-genome triplication. **Nature Communications** **15**: 1635

- Gaiero P, Vaio M, Peters SA, Schranz ME, de Jong H and Speranza PR (2019) Comparative analysis of repetitive sequences among species of the potato and tomato clades. **Annals of Botany** **123**:521–532.
- Heslop-Harrison JS, Schwarzacher T and Liu Q (2023) Polyploidy: its consequences and enabling role in plant diversification and evolution. **Annals of Botany** **131**:1–10.
- Hilgenhof R, Gagnon E, Knapp S, Aubriot X, Tepe J, Bohs L, Giacomini LL, Gouvêa YF, Christopher TM, Orejuela A, Clara IO, Peralta IE and Särkinen T (2023) Morphological trait evolution in *Solanum* (Solanaceae): Evolutionary lability of key taxonomic characters. **Taxon** **72**: 811-847.
- Kawicha P, Tongyoo P, Wongpakdee S, Rattanapolsan L, Duangjit J, Chunwongse J, Suwor P, Sangdee A and Thanyasiriwat T (2023) Genome-wide association study revealed genetic loci for resistance to fusarium wilt in tomato germplasm. **Crop Breeding and Applied Biotechnology** **23**: e43532311.
- Kirov, I (2017) Drawid: user-friendly Java software for chromosome measurements and idiogram drawing. **Comparative Cytogenetics** **11**: 747-757.
- Kobřlová L, Jandová M, Vojtěchová K, Šafářová L and Duchoslav M (2024) New estimates and synthesis of chromosome numbers, ploidy levels and genome size variation in *Allium* sect. *Codonoprasum*: advancing our understanding of the unresolved diversification and evolution of this section. **Botanical Studies** **65**:40.
- Levan A, Fredga L, Sandberg, A (1964) Nomenclature for centromeric position on chromosomes. **Hereditas** **52**: 201–220.
- Macková L, Vít P, Ďurišová L, Eliáš P Jr and Urfus T (2017) Hybridization success is largely limited to homoploid *Prunus* hybrids: a multidisciplinary approach. **Plant Systematics and Evolution** **303**: 481–495.

- Martínez-Cuenca MR, Pereira-Dias L, Soler S, López-Serrano L, Alonso D, Calatayud A and Díez MJ (2020) Adaptation to water and salt stresses of *Solanum pimpinellifolium* and *Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme*. **Agronomy** **10**: 1169.
- Martins LV, Peron AP, Lopes ACA, Gomes RFL, Carvalho R and Feitoza LL (2018) Heterochromatin distribution and histone modification patterns of H4K5 acetylation and phosphorylation in *Capsicum* L. **Crop Breeding and Applied Biotechnology** **18**: 161-168.
- Melo, CAF, Martins MIG, Oliveira MBM, Benko-Iseppon AM, Carvalho R (2011) Karyotype analysis for diploid and polyploid species of the *Solanum* L. **Plant Systematics and Evolution** **293**: 227-235.
- Mesquita AT, Braz GT, Shimizu GH, Machado RM, Romero-da Cruz MV, Forni-Martins ER (2025) Karyotype diversity and genome size in the Cyphomandra clade of *Solanum* L. (Solanaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society** **207**: 240–252.
- Moyetta NR, Urdampilleta JD, Chiarini FE and Bernardello G (2016) Heterochromatin and rDNA patterns in *Solanum* species of the Morelloid and Dulcamaroid clades (Solanaceae). **Plant Biosystems – An International Journal Dealing with All Aspects of Plant Biology** **151**: 539–547.
- Olmstead RG, Bohs L, Migid HA, Santiago-Valentín E, García VF and Collier SM (2008) A molecular phylogeny of the Solanaceae. **Taxon** **57**: 1159–1181.
- Royal Botanic Gardens Kew (2025) Plant C-Values Database. Available at: <https://cvalues.science.kew.org/>. Accessed on: November 6, 2025.
- PLA BiPD (2025) Plant Genome and Gene Database. Available at: https://www.plabipd.de/timeline_view.ep. Accessed on: November 6, 2025.
- Praça-Fontes MM, Carvalho CR, Clarindo WR and Cruz CD (2011) Revising the DNA C-values of maize (*Zea mays* L.). **Genetics and Molecular Research** **10**: 3738–3745.

R Core Team (2022) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available at <<https://www.R-project.org/>>.

Accessed on: November 6, 2025.

Rego LNAA, da Silva CRM, Torezan JMD, Gaeta ML and Vanzela ALL (2009).

Cytotaxonomical study in Brazilian species of *Solanum*, *Lycianthes* and *Vassobia* (Solanaceae). **Plant Systematics and Evolution** **279**: 93–102.

Schweizer D and Ambros PF (1994) Chromosome banding: stain combinations for specific regions. In Gosden JR (ed) **Chromosome Analysis Protocols**. Humana Press, Totowa, NJ, p. 97-112.

Solanaceae Source (2025) *Solanum* L. Available at <<https://solanaceaesource.myspecies.info/solanaceae/solanum>>. Accessed on September 18, 2025.

Tang D, Jia Y, Zhang J, Li H, Cheng L, Wang P, Bao Z, Liu Z, Feng S, Zhu X, Li D, Zhu G, Wang HR, Zhou Y, Zhou Y, Bryan GJ, Buell CR, Zhang C and Huan S (2022) Genome evolution and diversity of wild and cultivated potatoes. **Nature** **606**: 535–541.

Tuler AC, Carrijo TT, Peixoto AL, Garbin ML, Ferreira MFS, Carvalho CR, Spadeto MS and Clarindo WR (2019) Diversification and geographical distribution of *Psidium* (Myrtaceae) species with distinct ploidy levels. **Trees** **33**: 1101–1110

Urfus T, Chrtěk J, Kaplan Z, Prančl J, Ponert J and Trávníček P, Slovák M (2025) Flow cytometry in conservation: detecting hybridization risks in threatened plant species.

Biodiversity and Conservation **34**: 2337–2358.

Walter E, Lyrene PM and Chu Y (2025). Polyploidy Induction of Wild Diploid Blueberry *V. fuscatum*. **Horticulturae** **11**: 921.

Wang D, Li M, Yang W, Chen K, Zhao J, Shan L et al. (2025) Ancient allopolyploidy and specific subgenomic evolution drove the radiation of poplars and willows. **Nature Communications** **16**: 1–18.

Zhang W, Mei Y, Wang J (2025) Verification of the chromosome number using cytogenetics and estimation of genome size via flow cytometry and k-mer analyses for representative *Anoectochilus roxburghii* accessions. **PLOS ONE** 20: e0322457.

Table 1. Chromosome number, morphometric parameters, CMA⁺ bands, and mean 1C value (pg) in twelve *Solanum* species, distributed across two main groups, four major clades and seven minor clades, following the phylogeny of Hilgenhof *et al.* 2023.

Main group	Major clade	Minor clade	Scientific name	Germplasm bank/ Voucher Number	2n	RCS μm (n)	KF (n)	CML μm (n)	HKL (μm)	CMA ⁺ bands	1C (pg)
GADE I	VANAns	Archaeosolanum	<i>S. laciniatum</i> (Ruiz & Pav.)	Grin Global/ PI 337284	8x = 92	1.14 - 2.44	23M	1.67	38.46	4	1.80 [#]
		Potato	<i>S. pennellii</i> (Correll)	EMBRAPA/ CNPH 1759	2x = 24	2.44 - 4.73	12M	3.38	40.63	14	1.30 [%]
	Potato	Tomato	<i>S. peruvianum</i> (L.)	EMBRAPA/ CNPH 1461	2x = 24	1.66 - 3.71	12M	2.61	31.35	38*	1.21*
			<i>S. lycopersicum</i> (L.)	Commercial	2x = 24	1.67 - 3.42	11M + 1SM	2.27	27.34	26	1.00
			<i>S. pimpinellifolium</i> (L.)	Grin Global/ PI 407545	2x = 24	1.41 - 2.81	11M + 1ST	2.09	25.10	8	1.15 [§]
			<i>S. corneliomulleri</i> (J.F.Macbr.)	EMBAPA/ CNPH 938	2x = 24	-	-	-	-	-	1.14*
		Petota	<i>S. andreaeanum</i> (Baker)	Grin Global/ PI 567813	4x = 48	1.77 - 4.04	12M	2.71	32.56	24*	1.29*
CLADE II	Leptostemonum	Acanthophora	<i>S. viarum</i> (Dunal)	EMBRAPA/ CNPH 185	2x = 24	1.97 - 3.73	11M + 1SM	2.80	33.71	2	1.32 [#]
		Erythrotrichum	<i>S. paludosum</i> (Moric.)	EMBRAPA/ CNPH 205	2x = 24	3.82 - 6.81	11SM + 1ST	4.29	49.58	42*	-
		Eeastern Hemisphere Spiny	<i>S. melongena</i> (L.)	Grin Global/ PI 665010	2x = 24	1.99 - 3.89	12M	2.77	33.27	6	1.0 [#]
			<i>S. macrocarpon</i> (Molina)	Grin Global/ PI 441914	2x = 24	1.56 - 2.78	12M	2.08	25.04	4	1.55 [#]
	Geminata	Geminata	<i>S. pseudocapsicum</i> (L.)	Grin Global/ Grif 16422	2x = 24	1.79 - 2.81	11SM + 1ST	2.29	27.58	36	1.47 [#]

Grin Global (Germplasm Resource Information Network); EMBRAPA (Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária); M = metacentric; SM = submetacentric; ST= subtelocentric, according to Levan et al. (1964).

[#]C-values from the Plant C-DNA values database, available at <https://cvalues.science.kew.org/>. [%]According to Arumuganathan and Earle (1991); [§]According to Barow and Meister (2002).

*First report on CMA bands in *Solanum*.

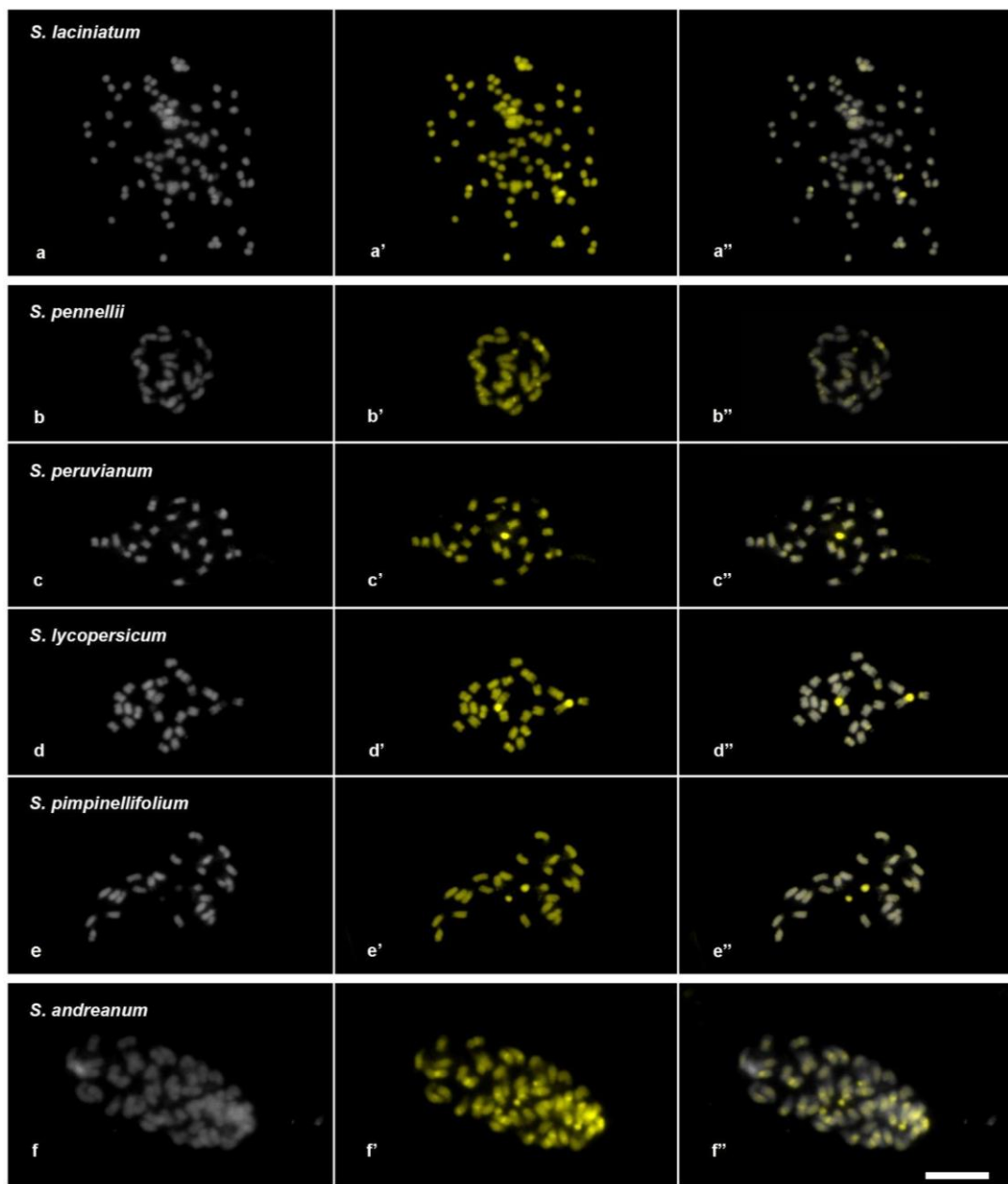


Figure 1. CMA/DAPI banding in metaphase chromosomes of different *Solanum* species belonging to Grade I. The chromosomes are pseudocoloured in grey (DAPI), while blocks of constitutive heterochromatin are stained yellow (CMA). (a-a'') *S. laciniatum*, (b-b'') *S. pennellii*, (c-c'') *S. peruvianum*, (d-d'') *S. lycopersicum*, (e-e'') *S. pimpinellifolium*, (f-f'') *S. andreaeanum*. Bar = 10 μ m.

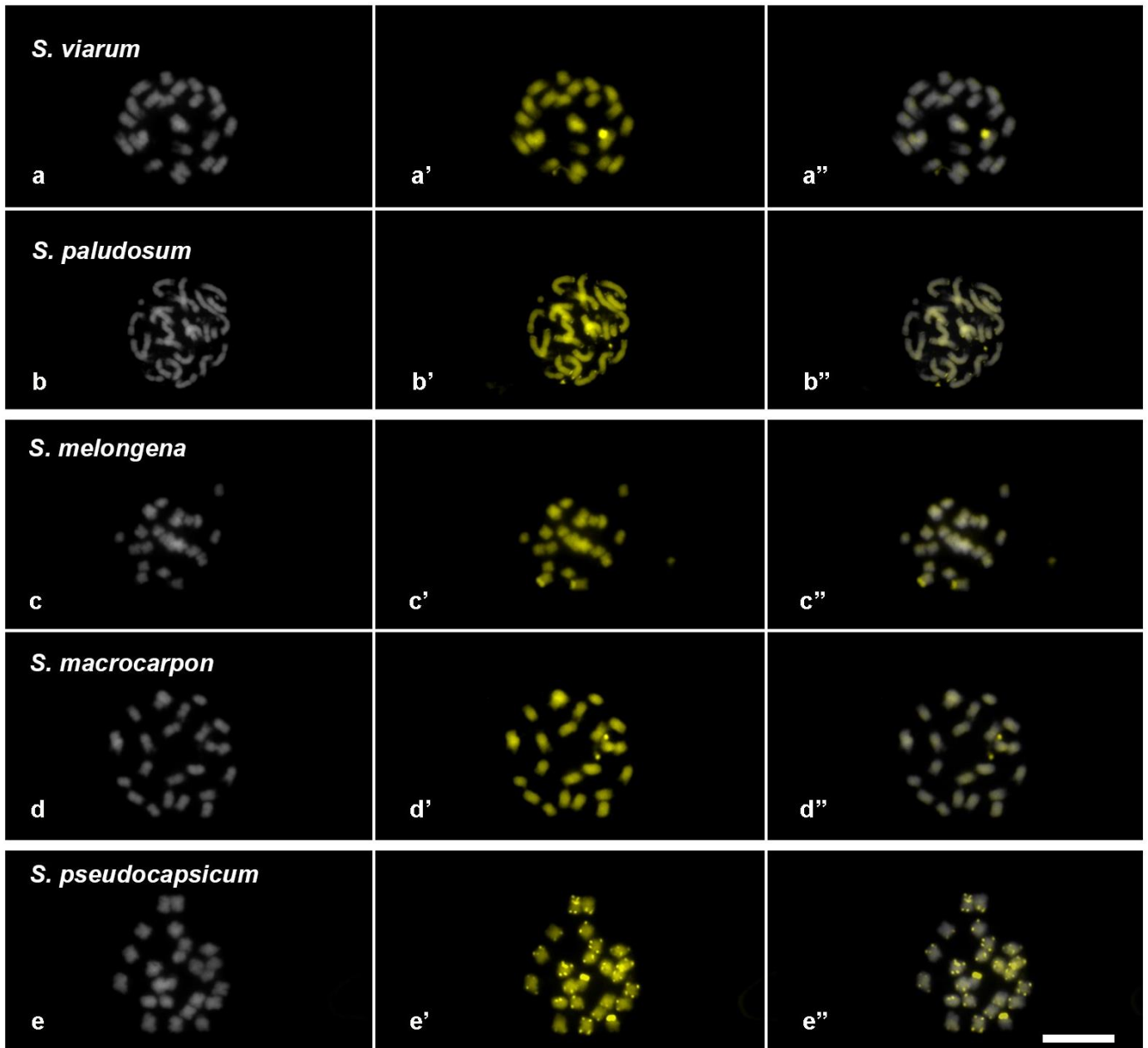


Figure 2. CMA/DAPI banding in metaphase chromosomes of *Solanum* species belonging to Clade II. The chromosomes are pseudocoloured in grey (DAPI), while blocks of constitutive heterochromatin are stained in yellow (CMA). (a-a'') *Solanum viarum*, (b-b'') *S. paludosum*, (c-c'') *S. melongena*, (d-d'') *S. macrocarpon*, and (e-e'') *S. pseudocapsicum*. Bar = 10 μ m.

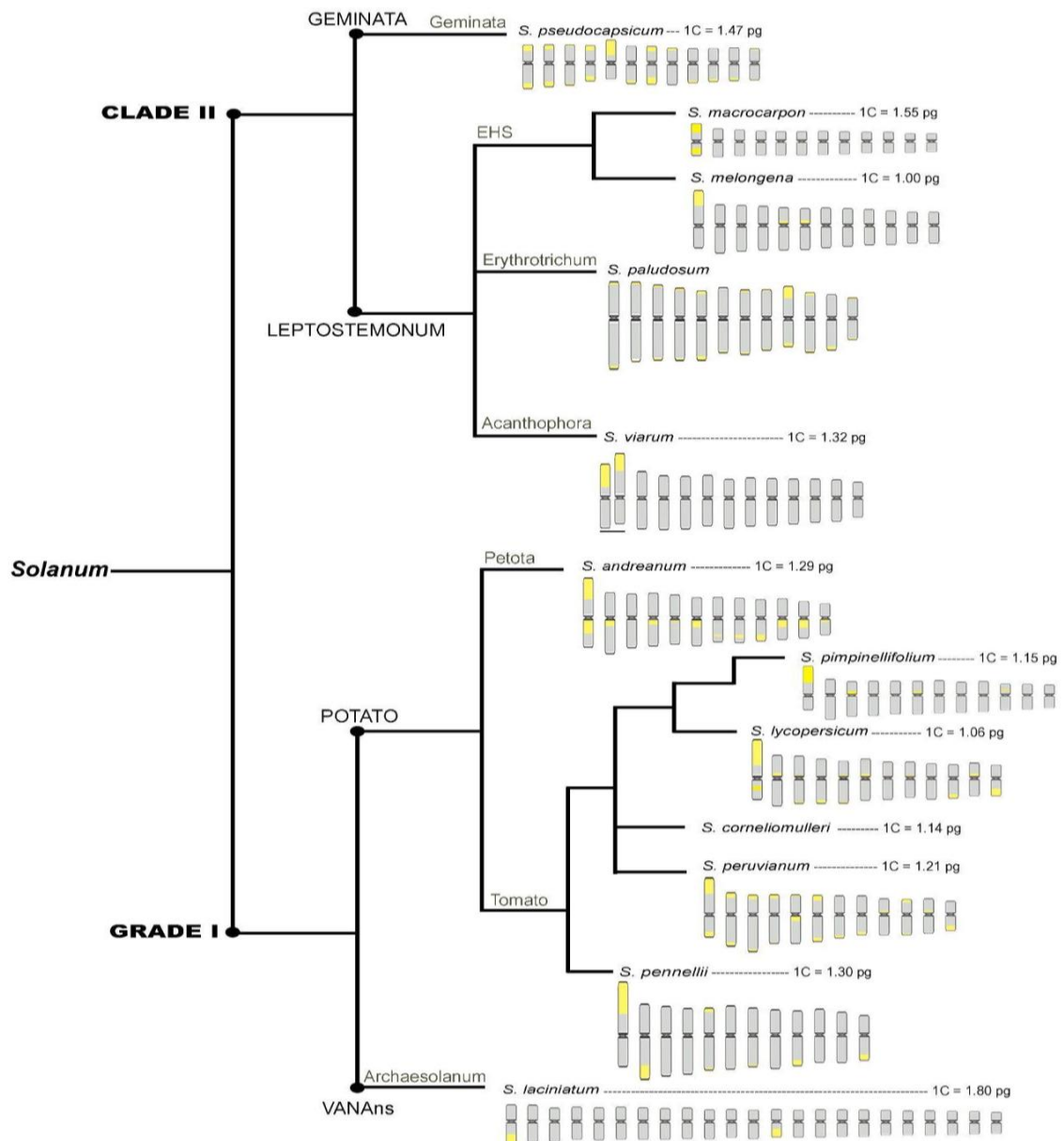


Figure 3. Idiograms showing the number, size and position of heterochromatic CMA⁺ bands (yellow blocks) and/or mean 1C value (pg) of twelve *Solanum* species plotted in a phylogenetic tree based on Hilgenhof (2023). Chromosomes are traditionally ordered from the longest to the shortest. In *S. viarum*, the heteromorphic chromosome pair is underlined. EHS = Eastern Hemisphere Spiny.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os gêneros *Mimosa* e *Solanum* constituem fontes valiosas de recursos genéticos estratégicos à sustentabilidade ambiental. A caracterização citogenética e genética dos grupos vegetais ainda pouco explorados, sob a perspectiva citogenética, é fundamental para o fornecimento de informações cariotípicas relevantes aos programas de conservação e melhoramento genético.

Essas informações permitem quantificar a variabilidade genética intra e interespecífica e reconhecer populações com características citogenômicas únicas, dados importantes para subsidiar a elaboração de estratégias de conservação *in situ* e *ex situ*. Ademais, a compreensão de eventos como poliploidia e polissomatia possibilita avaliar a estabilidade genômica e o potencial adaptativo das espécies frente a mudanças ambientais.

No contexto do melhoramento genético, as informações obtidas constituem uma etapa fundamental, pois fornecem subsídios para a previsão do sucesso de cruzamentos. Os dados apresentados neste estudo, como a identificação de diferenças estruturais cromossômicas, dos níveis de ploidia e das variações no conteúdo de DNA, permitem antecipar possíveis barreiras reprodutivas e, conseqüentemente, otimizar as estratégias de hibridação.

Adicionalmente, a realização de estudos futuros voltados à caracterização genômica das espécies analisadas possibilitará a identificação de alelos favoráveis, ampliando seu potencial de aplicação em programas de melhoramento. Aplicação de abordagens citogenômicas complementares também serão necessárias para aprofundar a compreensão da dinâmica evolutiva de *Mimosa* e *Solanum*. Portanto, esta tese contribui significativamente para ampliação do conhecimento sobre a organização genômica, estrutura cariotípica e diversidade citogenética dos gêneros estudados.