

FERNANDO ROA OVALLE

**ANÁLISE DA DISTRIBUIÇÃO DOS SÍTIOS DE DNA
RIBOSSOMAL 5S E 45S EM CARIÓTIPOS DE ESPÉCIES
VEGETAIS**

**RECIFE
2011**

FERNANDO ROA OVALLE

**ANÁLISE DA DISTRIBUIÇÃO DOS SÍTIOS DE DNA
RIBOSSOMAL 5S E 45S EM CARIÓTIPOS DE ESPÉCIES
VEGETAIS**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Doutor em Biologia Vegetal.

Orientador: Prof. Marcelo Guerra

**RECIFE
2011**

Ovalle, Fernando Roa

**Análise da distribuição dos sítios de DNA ribossomal 5S e 45S em
cariótipos de espécies vegetais/ Fernando Roa Ovalle. – Recife: O Autor,
2011.**

203 folhas : il., fig., tab.

Orientador: Marcelo dos Santos Guerra Filho

**Tese (doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco,
Centro de Ciências Biológicas. Biologia Vegetal, 2011.**

Inclui bibliografia

1. Citogenética 2. Plantas- genética 3. DNA I. Título.

572.8

CDD (22.ed.)

UFPE/CCB-2011-238

FERNANDO ROA OVALLE

**“ANÁLISE DA DISTRIBUIÇÃO DOS SÍTIOS DE DNA
RIBOSSOMAL 5S E 45S EM CARIÓTIPOS DE ESPÉCIES
VEGETAIS”.**

BANCA EXAMINADORA:

Dr. Marcelo dos Santos Guerra Filho (Orientador) – UFPE

Dra. Andréa Pedrosa Harand - UFPE

Dra. Ana Maria Benko Iseppon - UFPE

Dr. Wagner Franco Molina – UFRN

Dr. Diogo Cavalcanti Cabral de Mello - UNESP

Recife- PE
2011

Dedicado a

Mis padres, hermanos, sobrino, amigos, colegas, por su apoyo
ayuda y amistad

Agradecimientos:

Al profesor Marcelo Guerra por su amistad, por invitarme a participar y por dirigir este trabajo

A mi familia por su amor, el apoyo tecnológico y el apoyo económico

A los institutos de investigación Brasileños y la UFPE que representando el gobierno y el pueblo brasileño me financiaron con la beca CNPq y otras ayudas financieras y disponibilizaron las revistas científicas estudiadas

A la profesora Isabelle Meunier por su colaboración con la estadística de este proyecto

A los miembros del programa de Posgraduación en Biología Vegetal, Hildebrando, Andrea, Ariadna, Marcelo Tabarelli, Mauro Guida por su colaboración con los diferentes trámites durante el doctorado

A los miembros evaluadores, Andrea Pedrosa-Harand, Ana Benko, Diogo Cabral, Wagner Franco y Cícero por sus comentarios y sugerencias

A mis colegas y amigos, Gustavo, André, Aretuza, Magdalena, Fagnar, Gilvanice, Sandra, Liliane, Artur, Tiago Ribeiro, Tiago Esposito, Lidiane, Ana Emilia, Joana, Silvokleio, Juan Carlos Borja por su apoyo, su compañía y las correcciones del texto

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	iii
LISTA DE TABELAS	vii
1. APRESENTAÇÃO	1
2. FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	2
2.1. Os genes de RNA ribossomal	2
2.1.1. Tipos de genes de RNA ribossomal	2
2.1.2. Nomenclatura	2
2.1.3. Organização dos genes de RNA ribossomal	3
2.1.4. Estrutura dos genes de DNAr	3
2.1.5. Evolução em concerto da sequência de DNAr	4
2.2. Síntese dos ribossomos.....	6
2.2.1. Regulação da síntese de RNAr e proteínas ribossomais	6
2.2.2. Montagem dos ribossomos	11
2.2.3. Os componentes do ribossomo de organelas	13
2.3. Organização das sequências ao longo do cromossomo	16
2.4. Organização cromossômica em interfase.....	17
2.5. Distribuição cromossômica dos genes de RNAr 45S	19
2.6. Localização do DNAr 5S e 45S em cariótipos com cromossomos acrocêntricos	21
2.7. Proximidade do DNAr 5S e 45S no genoma nuclear	22
2.8. Variação no número e posição dos sítios de DNA ribossomal	23
2.8.1. Origem da variação em número e posição dos sítios de DNAr.....	23
2.8.2. Variação intra-específica	25
2.8.3. Variação intra-genérica	27
2.8.4. Variação no número e posição dos sítios de DNAr em diferentes níveis de ploidia	28
2.8.5. Significado da variação dos sítios de DNAr na taxonomia	29
2.9. Relação entre espaçadores do DNA ribossomal e outras sequências repetitivas do genoma	29
3. REFERÊNCIAS	31
4. MANUSCRITO A SER SUBMETIDO À REVISTA BMC PLANT BIOLOGY	
Distribuição dos sítios de DNAr 45S em cromossomos de plantas	46

5. MANUSCRITO A SER SUBMETIDO À REVISTA BMC PLANT BIOLOGY

Distribuição cromossômica dos sítios de DNAr 5S e sua associação com sítios de DNAr

45S em plantas.....	124
6. CONCLUSÕES	198
7. RESUMO	200
8. ABSTRACT	202

LISTA DE FIGURAS

2.FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

Figura 1. Unidades de repetição dos DNAr 45S (a) e 5S (b) em eucariotas e tamanho aproximado em pares de bases (baseado em [47, 54, 58])..... 5

Figura 2. Método do arm frame [10]. Os centrômeros de cromossomos representados por linhas horizontais estão alinhados num eixo vertical. O braço com sítio de DNAr (cinza) está localizado à direita segundo seu tamanho nos dois eixos com escala. Dessa maneira, os telômeros do braço com sítio estão alinhados num ângulo de 45° em relação aos eixos 19

4. MANUSCRITO A SER SUBMETIDO À REVISTA BMC PLANT BIOLOGY: Distribuição dos sítios de DNAr 45S em cromossomos de plantas

Figura 1. Variação no número de sítios de DNAr por cariótipo, excluindo-se apenas os citótipos poliploides. a: angiospermas; b: gimnospermas. MO: moda; ME: mediana 70

Figura 2. Frequência de sítios de DNAr ao longo do cromossomo. a, angiospermas; b, gimnospermas; cen, região centromérica; p, proximais; ip, intersticial-proximal; it, intersticial-terminal; ter, terminal; bt, ocupando todo o braço..... 71

Figura 3. Distribuição dos sítios de DNAr 45S nos acrocêntricos, no braço curto, ou ainda ocupando todo o braço curto em cariótipos com diferentes proporções de acrocêntricos, incluindo os que possuem sítio único e sítios múltiplos. (As porcentagens foram calculadas em relação ao número total de sítios indicados abaixo da figura) 72

Figura 4. Distribuição dos sítios de DNAr 45S no *arm frame*. a: Os cromossomos estão representados por uma linha cinza e o sítio por uma pequena linha preta. 44 cromossomos com sítios nos dois braços cromossômicos foram desenhados duas vezes em diferentes sentidos. b: Representação da função de intensidade (densidade) de sítios de DNAr 45S no arm frame na amostra total (419 angiospermas e 32 gimnospermas), onde a maior densidade corresponde a sítios que ocupam todo o braço 73

Figura 5. Distribuição relativa dos sítios de DNAr ao longo do braço cromossômico portador do DNAr nos clados melhor amostrados de angiospermas (a) e nos sete gêneros de gimnospermas investigados (b). O número de cariótipos aparece entre parêntese. A posição do sítio foi relativizada transformando-se a distância absoluta do sítio ao centrômero em um valor percentual da distância centrômero - telômero do braço portador do sítio. Essa análise não inclui os sítios que ocupam todo o braço (bt) 74

Figura 6. Distribuição dos sítios ao longo do braço nos clados melhor amostrados de angiospermas (a) e gimnospermas (b). A posição do sítio foi localizada em uma das quatro regiões do braço cromossômico ou em todo o braço. p, proximal; ip, intersticial-proximal; it, intersticial-terminal; t, terminal; bt, ocupando todo o braço. Entre parêntese aparece o número de cariótipos analisados de cada clado 75

Figura S1. Distribuição dos sítios de DNAr em representantes da família Alliaceae, considerando-se a variação por gênero (a) e a densidade de sítios por região cromossômica (b). A linha diagonal representa a posição do telômero em braços de diferentes tamanhos 119

Figura S2. Distribuição dos sítios de DNAr em representantes da família Asteraceae, considerando-se a variação por gênero (a) e a densidade de sítios por região cromossômica (b). A linha diagonal representa a posição do telômero em braços de diferentes tamanhos 119

Figura S3. Distribuição dos sítios de DNAr em representantes da família Fabaceae, considerando-se: (a) a variação por gênero; (b) densidade de sítios por região cromossômica; A linha diagonal representa a posição do telômero em braços de diferentes tamanhos; (c) p, proximais; ip, intersticial-proximal; it, intersticial-terminal; t, terminal; bt, ocupando todo o braço. Números entre parêntesis em c indicam quantidade de cariótipos compilados nessa amostra 120

Figura S4. Distribuição dos sítios de DNAr em representantes da família Pinaceae, considerando-se a variação por gênero (a) e a densidade de sítios por região cromossômica (b). A linha diagonal representa a posição do telômero em braços de diferentes tamanhos 121

Figura S5. Distribuição dos sítios de DNAr em representantes da família Poaceae, considerando-se a variação por gênero (a) e a densidade de sítios por região cromossômica (b). A linha diagonal representa a posição do telômero em braços de diferentes tamanhos 121

Figura S6. Distribuição dos sítios de DNAr em representantes da família Ranunculaceae, considerando-se a variação por gênero (a) e a densidade de sítios por região cromossômica (b). A linha diagonal representa a posição do telômero em braços de diferentes tamanhos 122

Figura S7. Distribuição dos sítios de DNAr em representantes da família Solanaceae, considerando-se: (a) a variação por gênero; (b) densidade de sítios por região cromossômica A linha diagonal representa a posição do telômero em braços de diferentes tamanhos; (c) p, proximais; ip, intersticial-proximal; it, intersticial-terminal; t, terminal; bt, ocupando todo o braço. Números entre parêntesis em c indicam quantidade de cariótipos compilados nessa amostra 123

5. MANUSCRITO A SER SUBMETIDO À REVISTA BMC PLANT BIOLOGY:

Distribuição cromossômica dos sítios de DNAr 5S e sua associação com sítios de DNAr 45S em plantas

Figura 1. Variação no número de sítios de DNAr 5S por cariótipo, excluindo-se os citótipos poliploides. a, angiospermas, b, gimnospermas 145

Figura 2. Frequência de sítios de DNAr 5S ao longo do cromossomo. a, angiospermas; b, gimnospermas. c, braço curto; l, braço longo; cen, região pericentromérica; p, proximais; ip, intersticial-proximal; it, intersticial-terminal; ter, terminal; bt, ocupando todo o braço 146

Figura 3. Distribuição dos sítios de DNAr 5S ao longo do braço nos clados melhor amostrados de angiospermas (a) e gimnospermas (b). A posição do sítio foi localizada em uma das quatro regiões do braço cromossômico ou em todo o braço. p, proximal; ip, intersticial-proximal; it, intersticial-terminal; t, terminal; bt, ocupando todo o braço. Entre parêntese aparece o número de cariótipos analisados de cada clado 147

Figura 4. Distribuição dos sítios ao longo dos braços cromossômicos em espécies com diferentes tamanhos cromossômicos médios. Amostra: 571 espécies de angiospermas e gimnospermas. Setas indicam as regiões com maiores porcentagens de sítios 148

Figura 5. Porcentagem de cariótipos com ao menos um par de sítios de DNAr 5S e 45S no mesmo cromossomo. O número médio de sítios por cromossomo foi dividido em cinco classes ($< 0,25$ a $> 0,625$). O tamanho amostral de cada classe está indicado entre parêntesis. A posição dos sítios no mesmo braço cromossômico ou em posição adjacente foi indicada separadamente 149

Figura S1. Distribuição dos sítios de DNAr 5S ao longo do braço cromossômico em cinco gêneros com mais de 60% dos sítios na mesma região cromossômica. p, proximais; ip, intersticial-proximal; it, intersticial-terminal; t, terminal. Número de cariótipos amostrados de cada gênero indicado entre parêntesis 196

LISTA DE TABELAS

4. MANUSCRITO A SER SUBMETIDO À REVISTA BMC PLANT BIOLOGY:

Distribuição dos sítios de DNAr 45S em cromossomos de plantas

Tabela 1. Número de sítios de DNAr por complemento cromossômico somático (2n) em espécies de angiospermas com cromossomos monocêntricos ou holocinéticos e em gimnospermas (monocêntricos)	68
Tabela 2. Posição dos sítios de DNAr 45S por braço cromossômico em cariótipos com sítio único ou sítios múltiplos	68
Tabela 3. Análise intra-específica e intra-genérica da variação no número de sítios de DNAr entre diploides e poliploides	69
Tabela S1. Características cariotípicas e distribuição de sítios de DNAr 45S em cariótipos de angiospermas e gimnospermas com as respectivas referências bibliográficas (listadas abaixo)	76
Tabela S2. Distribuição dos sítios de DNAr por região cromossômica em cariótipos com sítio único ou sítios múltiplos	109
Tabela S3. Variação intra-específica na posição e número dos sítios de DNAr entre 85 citótipos diploides de 35 espécies	110
Tabela S4. Instabilidade na posição dos sítios únicos de DNAr entre 158 cariótipos diploides de 35 gêneros	111
Tabela S5. Instabilidade do número de sítios de DNAr em 93 gêneros, compreendendo um total de 644 cariótipos diploides	112
Tabela S6. Variação intra-genérica no número de sítios por região cromossômica, avaliando a presença de sítios múltiplos em 55 gêneros com uma ou mais espécies com sítios únicos	114

Tabela S7. Variação do número de sítios por complemento monoploide entre citótipos com diferentes níveis de ploidia em 26 espécies (59 cariótipos)	115
---	-----

Tabela S8. Variação intra-específica entre citótipos com diferentes níveis de ploidia na posição dos sítios de DNAr 45S em 18 espécies.....	116
--	-----

Tabela S9. Variação do número de sítios de DNAr por complemento monoploide (SCM) entre cariótipos com diferentes níveis de ploidia de 48 gêneros	119
---	-----

5. MANUSCRITO A SER SUBMETIDO À REVISTA BMC PLANT BIOLOGY:

Distribuição cromossômica dos sítios de DNAr 5S e sua associação com sítios de DNAr 45S em plantas

Tabela 1. Número de sítios de DNAr 5S por complemento cromossômico somático (2n) em angiospermas com cromossomos monocêntricos ou holocinéticos e em gimnospermas (monocêntricos)	143
--	-----

Tabela 2. Posição dos sítios de DNAr 5S por braço cromossômico em cariótipos com sítio único ou sítios múltiplos	143
---	-----

Tabela 3. Variação intra-específica e intra-genérica do número de sítios de DNAr 5S entre diploides e poliploides	144
--	-----

Tabela 4. Ocorrência de sítios de DNAr 5S e 45S no mesmo cromossomo em cariótipos com sítio único de DNAr 5S e um ou dois sítios de DNAr 45S	144
---	-----

Tabela S1. Características cariotípicas e distribuição de sítios de DNAr 5S em cariótipos de angiospermas e gimnospermas com as respectivas referências bibliográficas (listadas abaixo)	150
---	-----

Tabela S2. Distribuição dos sítios de DNAr 5S por região cromossômica em cariótipos com sítio único ou sítios múltiplos	184
--	-----

Tabela S3. Posições mais comuns para os sítios de DNAr 5S em 65 gêneros de angiospermas	185
Tabela S4. Variação intra-específica na posição e número dos sítios de DNAr 5S entre 79 citótipos diploides de 32 espécies de angiospermas	187
Tabela S5. Instabilidade na posição dos sítios únicos de DNAr 5S entre 298 cariótipos diploides de 51 gêneros	188
Tabela S6. Variação do número de sítios de DNAr 5S em 83 gêneros	190
Tabela S7. Variação do número de sítios de DNAr 5S por complemento monoploide entre citótipos com diferentes níveis de ploidia em 21 espécies (47 cariótipos)	192
Tabela S8. Variação do número de sítios de DNAr 5S por complemento monoploide (SCM) entre cariótipos com diferentes níveis de ploidia de 46 gêneros ..	193
Tabela S9. Variação intra-específica entre citótipos com diferentes níveis de ploidia na posição dos sítios de DNAr 5S em 16 espécies	195

1. APRESENTAÇÃO

Em eucariotas superiores, os genes de RNA ribossomal (RNAr) se encontram organizados em arranjos em tandem. Esses arranjos formam geralmente dois tipos de sítios cromossômicos de DNAr, um deles com os genes dos RNAr 18S, 5.8S e 25S e outro com cópias do gene do RNAr 5S. Apesar de que todos eles são necessários em proporções estequiométricas para o funcionamento do ribossomo, geralmente não estão integrados na mesma unidade de repetição, como ocorre com os genes ortólogos de procariotas. Além disso, a transcrição desses dois arranjos em tandem ocorre em diferentes compartimentos do núcleo e é realizada por RNA polimerases distintas [1]. Em hepáticas, criptófitas e algumas asteráceas as duas famílias gênicas encontram-se ligadas em uma única unidade de repetição [2-4]. Por outro lado, em espécies de vários gêneros de fanerógamas, como *Trifolium*, *Phaseolus*, *Pinus*, *Aegilops*, *Citrus*, etc., os genes podem aparecer em arranjos adjacentes no mesmo braço cromossômico [5-9].

Análises globais relativas à posição dos genes de RNAr existem apenas para o RNAr 45S. Os sítios cromossômicos de DNAr 45S ativos constituem regiões organizadoras do nucléolo (RONs), observadas geralmente como constrições secundárias em células com coloração convencional. Lima-de-Faria revisou a distribuição das RONs em eucariotas e encontrou uma localização cromossômica preferencialmente subterminal para esses genes [10]. Posteriormente, análises de hibridização *in situ* fluorescente (FISH) com sondas para o DNAr 45S têm localizado os sítios de DNAr nos cromossomos de centenas de espécies de plantas. No geral, o sítio do DNAr 45S é terminal, tanto em cariótipos de cromossomos monocêntricos, como *Aloe* [11], *Paeonia* [12], *Aegilops* [6] e *Phaseolus* [13], como em cromossomos holocinéticos, como em *Rhynchospora* [14, 15], *Cuscuta* [16] e *Eleocharis* [17]. Por outro lado, em alguns gêneros de angiospermas, o sítio de DNAr 5S tem uma distribuição mais proximal que o de DNAr 45S [18, 19].

O presente trabalho teve por objetivo analisar a distribuição dos sítios do DNAr 5S e 45S localizados por FISH nos cromossomos de 1002 cariótipos de 53 famílias de angiospermas e quatro de gimnospermas, verificando a existência de uma distribuição não – casual. Foram avaliadas características cromossômicas ou cariotípicas que poderiam influenciar a distribuição dos sítios, como tamanho e morfologia cromossômica, e também foi analisada a variação intra-específica e intra-genérica de número e posição dos sítios. Também foi analisada e discutida a frequência desses dois arranjos gênicos no mesmo cromossomo em plantas.

2. FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1. Os genes de RNA ribossomal

2.1.1. Tipos de genes de RNA ribossomal

Os ribossomos estão formados por duas subunidades compostas de vários tipos de proteínas e de RNA ribossomal (RNAr), sendo os RNAr encarregados das reações da tradução nos centros ativos do ribossomo e as dezenas de proteínas responsáveis principalmente por sua configuração estrutural [20]. Tanto os RNAr como as subunidades foram nomeados de acordo com o seu coeficiente de sedimentação, em unidades Svedberg (S). Este coeficiente depende do volume e superfície da partícula e é calculado por centrifugação em gradiente de sacarose. Em eucariotas, a subunidade maior, 60S, contém os RNAr 5S, 5.8S e 25–28S enquanto a menor, 40S, contém o RNAr 18S. Os procariotas apresentam apenas os genes de RNAr 5S, 23S e 16S. A existência de um gene a mais nos eucariotas se deve à inserção de uma sequência espaçadora na extremidade 5' do RNAr 23S durante o início da evolução dos eucariotas, o que gerou posteriormente os RNAr 5.8S e 25-28S [21, 22].

2.1.2. Nomenclatura

Em eucariotas existe um precursor de RNAr (pré-RNAr) com os produtos dos genes de RNAr 18S, 5.8S e 25S, que em leveduras tem um coeficiente de sedimentação de 35S. O precursor de *Escherichia coli* é menor (30S) e inclui o transcrito do gene de RNAr 5S [23, 24]. Em publicações sobre espécies animais, existe consenso em relação ao nome dos genes de RNAr e do pré-RNAr 45S (por ex: [25, 26]). Em plantas, por outro lado, embora o coeficiente de sedimentação geralmente seja referido como o mesmo que em animais (DNAr 45S), alguns autores têm adotado a nomenclatura “DNAr 35S” [4, 27]. Este último está baseado em quantificações não publicadas (com. pessoal Vera Hemleben - Eberhard Karls Universität Tübingen). Aparentemente, isto não significa que o valor de sedimentação real dos transcritos para animais seja constante, senão que o nome adotado correspondeu ao valor inicialmente publicado para as células HeLa [28-31]. Além disso, em trabalhos de plantas o maior gene de RNAr tem sido referido como 25S, 26S ou 28S [32-34]. Para padronizar a nomenclatura, neste trabalho o maior gene de RNAr será referido como 25S e o sítio que contém os genes de RNAr 18S, 5.8S e 25S será chamado de DNAr 45S, seguindo a maioria de trabalhos em plantas.

2.1.3. Organização dos genes de RNA ribossomal

Os genes de RNAr não estão localizados nem são transcritos isoladamente. Em procariotas

podem existir de uma a 15 cópias de um operon, com todos os genes de RNAr, distribuídas em tandem ou dispersas, dependendo da espécie. Este operon pode conter também genes de RNA transportador. O operon, quando transcrito, forma inicialmente um grande precursor (30S), que por processamento pós-transcricional gera os RNAr 5S, 23S e 16S [24, 35, 36].

Em eucariotas, dezenas a milhares de cópias dos genes de RNAr estão organizadas em tandem. O DNAr 5S normalmente aparece num loco cromossômico independente dos outros genes. Apenas uma minoria dos eucariotas possui todos os genes de RNAr na mesma unidade de repetição, tendo sido observado em espécies de leveduras, fungos, nematóides, crustáceos, artrópodes, briófitas, criptomonadas e angiospermas. A integração dos genes de RNAr 5S dentro da unidade de repetição que compreende os genes de RNAr 18S-5.8S-25S aconteceu independentemente em cada grupo e em algumas espécies foi desfeita posteriormente [3, 4, 37]. Os sítios de DNAr 45S ativos constituem as regiões organizadoras do nucléolo (RONs), que podem aparecer como constrições secundárias, visíveis como cromatina menos condensada, nos cromossomos metafásicos [38]. As RONs ativas possuem proteínas da maquinaria de transcrição como a RNA polimerase I, UBF (*upstream binding factor*) e o fator SL1. As proteínas associadas às RONs ativas podem reduzir um composto de prata (argentafinidade) e por isto essas regiões cromossômicas podem ser detectadas por coloração de prata [39]. Nos sítios de DNAr 45S detectados por FISH (hibridização fluorescente *in situ*) com frequência é observada uma região condensada e outra descondensada, sendo que apenas a segunda é corada com prata [40, 41]. Ocasionalmente regiões heterocromáticas sem genes de RNAr podem ser detectadas por coloração de prata, como observado em duas espécies de roedores [42], enquanto em gafanhotos foram detectadas RONs por coloração com prata que não são detectadas por FISH [43].

2.1.4. Estrutura dos genes de DNAr

Cada unidade de repetição do DNAr 45S consiste de regiões transcritas e outras que não são transcritas. As regiões transcritas compreendem o denominado espaçador transcrito externo ETS (*external transcribed spacer*), as regiões codificadoras dos três RNAs e dois espaçadores internos ITS (*internal transcribed spacer*): ITS1 (entre os genes 18S e 5.8S) e ITS2 (entre o 5.8S e o 25S) (Figura 1a). A região intergênica IGS (*intergenic spacer*), que não é transcrita, é localizada entre dois conjuntos gênicos, ou seja, entre o terminal 3' do ETS próximo ao DNAr 25S e o terminal 5' do ETS ao lado do DNAr 18S [44-47]. As regiões gênicas 18S, 5.8S e 25S são altamente conservadas em todos os organismos, tanto em seu comprimento quanto em sua sequência nucleotídica, com ca. 1.800, 160 e 3.400 pares de

bases, respectivamente [33]. As regiões ITS e ETS são variáveis entre espécies e a região intergênica IGS é a mais polimórfica inter e intra-especificamente. Existem diferenças importantes de tamanho das unidades de repetição do DNAr 45S entre angiospermas e gimnospermas, oscilando entre 1 e 15 kb, e entre 24 e 40 kb, respectivamente [48-50]. Estas diferenças se devem ao tamanho excepcionalmente grande e ao número de *subrepeats* da região IGS das gimnospermas [49, 51]. Intra-especificamente, a variação das sequências gênicas e intergênicas é baixa, devido à homogeneização gerada após recombinação desigual e conversão gênica, mecanismos que levam à evolução em concerto [46, 47, 52].

Os genes do RNAr 5S encontram-se em arranjos de centenas a milhares de repetições em tandem. Cada unidade de repetição do gene de RNAr 5S consiste de uma região codificante de 120 pb, que ao contrário dos outros DNAr é transcrita fora do nucléolo, sendo flanqueada por um espaçador não transcrito (NTS) de 100 a 700 pb (Figura 1b). Assim como no DNAr 45S, a região codificante é altamente conservada e a espaçadora é variável entre espécies [47, 53, 54]. Dentro de uma espécie podem existir diferenças na sequência do DNAr 5S, especialmente entre diferentes sítios cromossômicos [53-55].

2.1.5. Evolução em concerto da sequência de DNAr

Os mecanismos responsáveis pela evolução em concerto de sequências de DNA repetitivo em tandem são a conversão gênica e a recombinação desigual [52]. Estes mecanismos podem resultar na amplificação ao acaso ou de maneira tendenciosa de sequências repetitivas e por isto, estão numa categoria de fenômenos chamada “*molecular drive*” [56]. A conversão gênica envolve a transferência unidirecional de informação de uma sequência de uma fita de DNA para outra, enquanto a recombinação desigual produz uma troca recíproca de sequências de DNA. Experimentalmente é difícil diferenciar estes dois processos e sua importância relativa na homogeneização não está bem estabelecida [57]. Modelos analíticos de evolução em concerto demonstraram que a conversão gênica além de permitir a evolução em concerto entre cromossomos não-homólogos, possibilita a homogeneização da repetição terminal do arranjo em tandem, o que não é possível apenas pela recombinação desigual [47]. Estudos em levedura indicam que a conversão gênica acontece com frequência de 5% por meiose, independentemente da localização da sequência de DNA em cromossomos homólogos ou não-homólogos, e envolve usualmente regiões curtas de DNA [47].

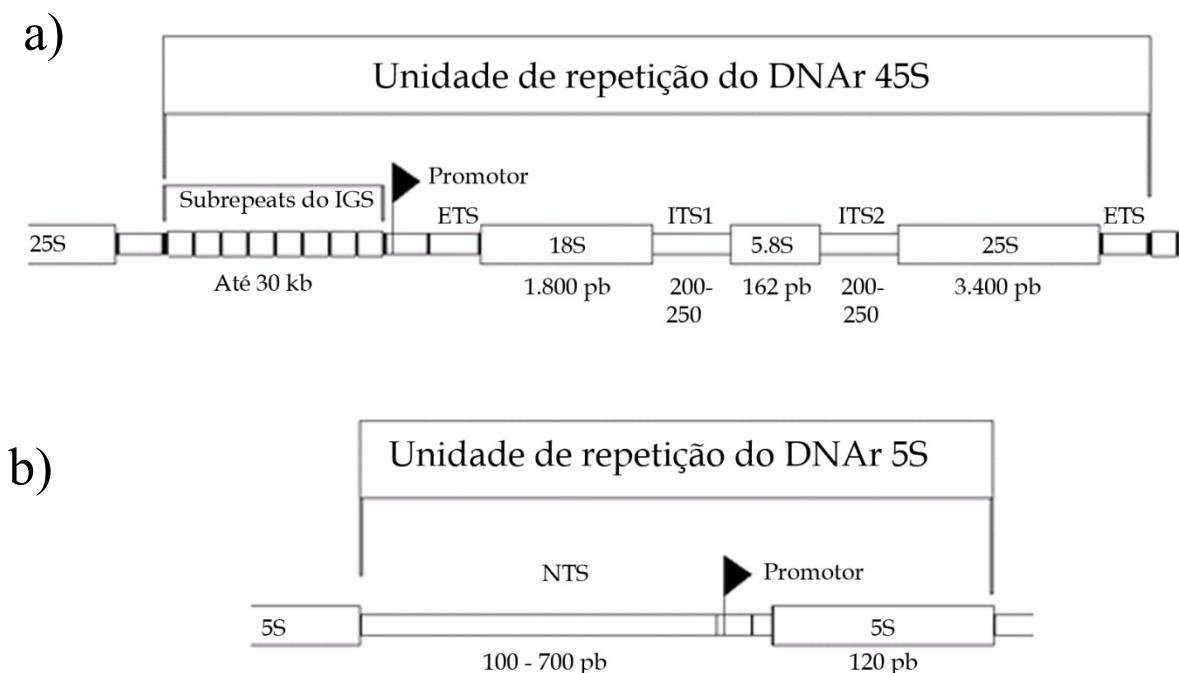


Figura 1. Unidades de repetição dos DNAr 45S (a) e 5S (b) em eucariotas e tamanho aproximado em pares de bases (baseado em [47, 54, 58])

A permuta ou troca desigual explica parte da evolução em concerto das sequências do DNAr. Estudos em *Saccharomyces cerevisiae* e *Drosophila* indicam que as trocas entre cromátides irmãs são mais frequentes que as trocas intercromossômicas [59]. Isso sugere que a evolução em concerto das unidades em cromossomos individuais é mais rápida que entre cromossomos. Contudo, a análise do sítio de DNAr 45S em *Oryza sativa* revelou que não existe uma homogeneização ao longo de todo o sítio, já que a sequência do sítio de DNAr revelou três tipos de unidades de DNAr 45S diferentes com variação do número de subrepeats do IGS, desde a região terminal à proximal [60]. Uma análise detalhada do DNAr em humanos tentou definir a partir da comparação de sequências, se trocas intracromossômicas homólogas eram mais frequentes que as não homólogas e a prevalência de homogeneização intracromossômica ou intercromossômica. Contudo, não foi possível definir a tendência preponderante. Entretanto, inesperadamente, foram encontrados em arranjos com os genes de RNAr 28S conservados alguns tipos de IGS muito divergentes e outros pouco divergentes. Isso indicou que membros do arranjo evoluem em concerto enquanto outros não, o que tinha sido observado previamente em outras famílias gênicas. Além disso, foi observada alta homogeneidade intercromossômica apenas nas unidades de DNAr mais distais do centrômero sendo compartilhadas por cromossomos homólogos e não homólogos, provavelmente como resultado de eventos de recombinação e conversão gênica [61].

2.2. Síntese dos ribossomos

2.2.1. Regulação da síntese de RNAr e proteínas ribossomais

As diferenças na quantidade de genes de RNAr e de proteínas ribossomais estão relacionadas aos mecanismos de regulação de sua síntese. Procariotas e vários grupos de eucariotas possuem RNAs ribossomais semelhantes e um número importante de proteínas ribossomais homólogas. Porém, a regulação da produção dos componentes do ribossomo difere entre procariotas e eucariotas. Enquanto os procariotas sintetizam apenas uma RNA-polimerase, os eucariotas possuem três tipos de RNA-polimerases envolvidas na produção de elementos do ribossomo: a RNA-polimerase I (RNAP I), que transcreve apenas o RNAr 45S (35S em leveduras); a RNA-polimerase II (RNAP II), que é responsável pela transcrição de RNAs mensageiros codificadores de proteínas ribossomais e dos pequenos RNAs nucleolares, ou snoRNA (*small nucleolar RNA*), envolvidos no processamento do RNAr; e a RNA-polimerase III (RNAP III), que transcreve o RNA ribossomal 5S [62, 63]. Em leveduras essas três RNA-polimerases são formadas por 12 subunidades homólogas ou idênticas e duas e cinco subunidades adicionais na RNAP I e III, respectivamente [1].

2.2.1.1. *Escherichia coli* - o modelo dos procariotas

Um primeiro aspecto que influencia na regulação da expressão gênica é a organização dos genes no genoma. Nos procariotas existe um número reduzido de operons dos genes de RNAr (sete em *E. coli*) em distintos locais cromossômicos e possuem geralmente só uma cópia de cada um dos 58 genes que codificam as proteínas ribossomais (58 PRs em *E. coli*) [64]. Os genes das PRs estão distribuídos em 19 operons, sendo cada um deles constituído por até vinte genes [65, 66]. Essa organização em operons implica em uma produção estequiométrica da maioria dos RNAm das PRs. Porém, a taxa de síntese destas proteínas não é determinada apenas pela taxa de síntese de seu RNAm. De fato, a transcrição dos genes das PRs ocorre em excesso em relação à quantidade de PR traduzidas. A tradução do RNAm das PR é regulada por um mecanismo de retroalimentação, no qual uma PR se une a seu correspondente RNAm policistrônico, impedindo sua tradução. Quando uma PR, que estava inibindo a tradução de um RNAm, passa a fazer parte de um ribossomo, o RNAm é liberado e pode ser traduzido. Dessa maneira, a síntese de PRs está acoplada ao processo de montagem do ribossomo [66, 67].

A taxa de formação dos ribossomos depende principalmente da disponibilidade de RNAr. A síntese de RNAr depende da interação de seus promotores gênicos com nucleotídeos

(ATP, GTP), cujas concentrações por sua vez refletem a disponibilidade de nutrientes. A transcrição do RNAr também é regulada pela união da RNA polimerase ao tetrafosfato de guanosina (ppGpp), cuja concentração depende da disponibilidade de aminoácidos [68, 69]. É interessante que várias subunidades da RNA polimerase, que transcrevem tanto os RNAr quanto os RNAm de PRs estão incluídas em operons dos genes das PRs constituindo um mecanismo de co-regulação dos componentes do ribossomo por retroalimentação [66, 70]. Outra forma de co-regular a disponibilidade de PRs e de RNAr seria pela interação entre o complexo *antitermination* e o RNAr, que impede a interrupção da transcrição do RNAr. Algumas PRs têm sido encontradas neste complexo, e podem estimular ou inibir a ação do complexo *antitermination* [70].

2.2.1.2. *Saccharomyces cerevisiae* - levedura

Diferentemente das bactérias, em levedura existe um arranjo em tandem com aproximadamente 150 -200 cópias do operon dos genes de RNAr [71]. Por outro lado, as 79 proteínas ribossomais são codificadas por 137 genes dispersos no genoma, estando alguns deles duplicados [72]. O gene de RNAr 5S está na mesma unidade de repetição dos genes de RNAr 18S, 5.8S e 25S, mas a transcrição desses genes é independente [73]. Embora não exista uma regulação simples para a expressão dos diferentes componentes do ribossomo, sua expressão é similar durante a proliferação celular ou na resposta a estresse [74].

Estudos independentes mostram que quando leveduras são submetidas a estresse existe diminuição conjunta da transcrição de genes de algumas PRs e do RNAr 35S ou das PRs e do RNAr 5S. Também foi observada diminuição conjunta da transcrição do RNAr 5S e do RNAr 35S (revisado em [74]). A atividade das RNAP I, RNAP II e RNAP III, que transcrevem o RNAr 35S, RNAm de PRs e RNAr 5S, respectivamente, é regulada pela via da quinase TOR, que controla a proliferação e o crescimento celular em resposta à disponibilidade de nutrientes e a estresses celulares [75]. A influência da via TOR na produção de elementos do ribossomo é dada pela remodelação da cromatina do RNAr 5S e 35S bem como pela fosforilação dos fatores de transcrição desses genes. Ao mesmo tempo, a via TOR regula a transcrição dos genes que codificam PRs, pela modulação da união da proteína HMO1, assim como de fatores de transcrição, como FHL1, às regiões promotoras dos genes de PRs [76, 77].

A maioria dos genes de PRs de levedura conserva no promotor as assinaturas (*motifs*) RPG *box* e HOMOL1 *box* para a interação com o fator de transcrição Rap1, que deve

coordenar a expressão desses e outros genes [67, 78]. Existem evidências de que as PRs estão co-reguladas com outras proteínas do “*regulon* de síntese de ribossomos e RNAr” (RRB) do qual fazem parte, e que apresenta as assinaturas PAC e RRPE nos promotores. Este *regulon* compreende genes que codificam proteínas com diferentes funções na biossíntese de RNAr, como fatores de transcrição das RNAP I e RNAP III, helicases de RNA e enzimas modificadoras de RNA [79]. Em espécies de leveduras com diferentes distâncias evolutivas de *S. cerevisiae*, as assinaturas dos promotores divergem entre espécies menos próximas. Porém, a região codificante dos genes de PR é amplamente conservada, indicando uma evolução mais rápida para os fatores de transcrição e promotores associados às PRs [78].

Apesar da regulação da produção de PR ocorrer principalmente no nível transcricional, algumas PRs possuem mecanismos especiais de auto-regulação. Foi encontrado que as PRs L30 e S14 modificam sua produção ao inibir por retroalimentação o *splicing* de seu próprio RNAm (revisado em [80]). Outra forma de co-regulação da expressão gênica entre componentes do ribossomo é dada pela interação de uma PR (Rpl6Ap) com os genes de RNAr 5S, exercendo um efeito modulador positivo na sua expressão [81].

2.2.1.3. *Homo sapiens*

Em humanos observam-se no total cinco sítios de DNAr 45S nos cromossomos 13, 14, 15, 21 e 22, com até 600 unidades de DNAr 45S no total. Estes sítios mostram sempre heterozigotidade do número de cópias do DNAr e grande variação entre indivíduos. O número de cópias do DNAr 5S também mostra heterozigotidade, observando-se entre 35 e 175 cópias num único sítio no cromossomo 1 [82]. Apesar de uma análise por FISH ter mostrado que o sítio de DNAr 5S no cromossomo 1 não estava associado regularmente ao nucléolo [83], o sequenciamento de domínios cromossômicos associados ao nucléolo revelou a presença de genes de RNAr 5S e RNAt entre outros [84]. Os autores desse estudo sugerem que a regulação espacial poderia estar envolvida na produção coordenada de componentes de RNA da maquinaria de tradução.

Por outro lado, no homem existe apenas uma cópia funcional dos genes que codificam PRs, sendo que cada um deles tem de zero a 128 pseudogenes originados por retrotransposição, para um total de 1822 pseudogenes [85]. Quando leveduras e humanos são comparados, a principal diferença é que, neste último, a transcrição do RNAr 45S depende da fase do ciclo celular, não ocorrendo em mitose, durante a qual o fator de transcrição SL1 é fosforilado e inativado [86]. De forma similar à via TOR da levedura, a via mTOR dos mamíferos regula a síntese de vários elementos do ribossomo. mTOR regula a atividade de

transcrição da RNAP I, pela fosforilação de fatores de transcrição como Rrn3 [87]. Em mamíferos, os RNAs que codificam PRs e outras proteínas apresentam um elemento rico em pirimidinas chamado TOP (*terminal oligopyrimidine tract*) na região 5'. A sequência TOP é chave para a ativação traducional dependente da via PI3K que inclui as quinases PDK1, AKT e mTOR [88] e também pode estar envolvida no início da transcrição [89]. A via mTOR também regula a tradução pela fosforilação do fator de início da tradução 4E-BP e de S6K1, que regula a quinase do fator de alongação 2 (EEF2K) [75]. Além disso, a quinase mTOR foi encontrada na cromatina do DNAr 5S [77, 90].

Características da sequência dos genes das PRs mostram que estão co-regulados em nível transcricional. Os genes das PRs apresentam certas peculiaridades em comparação com outros genes, que também possuem a sequência TOP como assinaturas para os fatores de transcrição GABP e YY1 e ausência de TATA box no geral [89]. Os genes das PRs fazem parte de um grupo maior de genes encarregados da síntese do ribossomo (RiBi). Os genes RiBi estão envolvidos em todos os passos do processamento do ribossomo incluindo fatores envolvidos na transcrição do DNAr, genes que codificam snoRNA, Ribonucleoproteínas (RNPs), proteínas associadas às partículas 90S, pré-60S e 40S, etc. Em humanos e *Drosophila* estes genes apresentam a sequência 5'-CACGTG, chamada E(CG). A sequência E(CG) é identificada pelos fatores de transcrição Myc/Max e, por isso, o conjunto de genes RiBi é considerado um regulon Myc [91]. Em humanos, a PR L11 pode se unir e sequestrar c-Myc constituindo um mecanismo de retroalimentação na produção de elementos do ribossomo [92]. Outros fatores de transcrição e proteínas reguladoras do crescimento celular estão envolvidas indiretamente na ativação das RNAP I e RNAP III, e portanto, envolvidas na síntese dos RNAr, como por exemplo, Ras, Raf e a Ciclina D [93].

2.2.1.4. Plantas

As plantas geralmente possuem maior número de cópias de DNAr 45S que outros organismos [48]. Em *Arabidopsis thaliana* existem cerca de 700 cópias dos genes de RNAr 18S, 5.8S e 25S em dois sítios cromossômicos [94, 95] e três ou quatro sítios de DNAr 5S [96]. Entre indivíduos de uma mesma cultivar de *A. thaliana*, o número de cópias do DNAr 45S pode variar até 10% e o de DNAr 5S até 24%, enquanto entre diferentes cultivares o número de cópias do DNAr 45S pode aumentar até 100% e no caso do DNAr 5S pode aumentar até 200% em relação ao menor número de repetições observado [97].

Alguns trabalhos têm analisado a associação física entre os sítios de DNAr 5S e o nucléolo. Highett et al. [98] examinaram 20 núcleos de *Pisum sativum*, e encontraram que em

19 deles um ou mais sítios de DNAr 5S estavam associados ao nucléolo. Cabe destacar que a espécie possui quatro sítios de DNAr 5S e dois de DNAr 45S no complemento haploide, ocorrendo em cromossomos diferentes [99]. Por outro lado, Montijn et al. [100] examinaram duas outras espécies nas quais os sítios de DNAr 5S e 45S ocorrem no mesmo braço cromossômico e encontraram que na intérfase os sítios de DNAr 5S não estavam associados ao nucléolo.

Apenas dois dos sítios de DNAr 5S de *A. thaliana* são transcritos, e ambos possuem duas versões do gene de RNAr 5S [101]. Curiosamente, a versão do gene com menor número de cópias é a mais frequentemente transcrita [54]. É importante destacar que os genes de RNAr 5S transcritos ou não diferem entre si por modificações epigenéticas, como a metilação das citosinas e modificações das histonas [102]. Em alças de eucromatina de DNAr 5S, que devem corresponder a unidades transcritas, foram observadas as modificações H3K4me2 e H3K27me3 associadas à eucromatina, enquanto nas unidades de DNAr 5S que colocalizam com os cromocentros ou regiões heterocromáticas se observa maior metilação das citosinas e H3K9me2, modificações associadas à cromatina silenciada [102]. Embora a quantidade de genes metilados possa ser alterada em mutantes para metiltransferases, a expressão do gene de RNAr 5S aparentemente não varia em comparação ao tipo selvagem indicando que a regulação gênica não depende unicamente da metilação [103]. Em relação ao DNAr 45S as modificações epigenéticas são particularmente importantes principalmente no fenômeno de dominância nucleolar nos alopoliploides, no qual apenas as cópias de um dos dois parentais são transcritas [27]. Geralmente, apenas uma fração dos genes de RNAr 18S, 5.8S e 25S é transcrita, sendo que os genes silenciados estão associados à metilação da citosina, trimetilação de H3K9 e de H3K27, enquanto os genes ativos apresentam trimetilação de H3K4 na região 5' dos genes [104, 105].

Como em leveduras e humanos, os genes das PRs de *Arabidopsis* [106] e arroz [107] aparecem em todos os cromossomos e geralmente não estão agrupados. Em 40% dos genes das PRs de *Arabidopsis*, assim como em genes que codificam proteínas envolvidas na tradução, foi encontrada a sequência reguladora 5' GCCCR. A união do fator de transcrição TCP20, com a sequência 5' GCCCR, co-regularia a expressão dos genes das PRs e da ciclina B1, constituindo um mecanismo que relaciona crescimento e controle do ciclo celular em plantas. Ao contrário do que ocorre em humanos, existem várias cópias funcionais da maioria dos genes das PRs e apenas uma delas apresenta a sequência 5' GCCCR, indicando que dentro de cada família gênica de PRs os promotores estão regulados diferencialmente [108]. Para algumas PRs com dois ou três parálogos, a eliminação de uma cópia é suficiente para

causar letalidade, o que indica que as outras cópias não são funcionais. Para outras PRs, a expressão de cada membro da família gênica depende do estágio do desenvolvimento ou do tipo de tecido em que está sendo expresso (revisado em [109, 110]).

A análise da presença de PRs durante o desenvolvimento da folha revelou que existem ao menos três grupos distintos de PRs co-reguladas, que aparecem em diferentes tempos, e foi sugerido que esta regulação diferencial ocorre em nível pós-transcricional [110]. Por outro lado, evidências experimentais sugerem que várias PRs são reguladas no nível traducional, por vias desconhecidas (revisado em [106]). Entretanto, como em leveduras, existe evidência em *Arabidopsis* de uma PR (L5) que regula a expressão do RNAr 5S. L5 além de estar envolvida no transporte do RNAr 5S ao nucléolo [111], interage com o RNAm do TFIIA, inibindo o *splicing* de um éxon desse RNAm. Isto gera um fator de transcrição TFIIA funcional, que é necessário para a síntese do RNAr 5S [112].

2.2.2. Montagem dos ribossomos

2.2.2.1. Procariotas

Nos procariotas os ribossomos estão formados pelas subunidades 30S e 50S. A subunidade menor, 30S está formada pelo RNAr 16S e 21 PRs, enquanto a subunidade maior, 50S, está formada por 33 PRs e os RNAr 23S e 5S. A montagem e maturação do ribossomo envolve a síntese e modificação do RNAr assim como sua união com PRs e íons numa sequência e ordem complexas que demoram *in vivo* aproximadamente 2 minutos. A maturação do transcrito de pré-RNAr começa antes do final da sua transcrição com formação de estruturas secundárias. Em seguida a RNase III corta o pré-RNAr formando os transcritos de 17S, 23S e 9S, que originarão posteriormente os RNAr 16S, 23S e 5S, respectivamente (revisado em [70]).

Com exceção do RNAr 5S, os demais RNAr sofrem até 80 modificações como a transformação de uridina em pseudouridina pelas Ψ (psi) sintases e a adição covalente de diferentes grupos alquil [70, 113, 114]. No RNAr 16S algumas modificações ocorrem no RNA nu, enquanto outras ocorrem quando está integrado na subunidade 30S. No RNAr 23S a maioria das modificações ocorrem precocemente. As funções das modificações não estão bem caracterizadas, mas foi sugerido que as metilações hidrofóbicas modulam a maturação do RNAr e afetam sua estabilidade, estando localizadas na interface das subunidades. As PRs também sofrem modificações, por exemplo, S11, L3, S7, L16 e L33 são metiladas, e S5, S18 e L12 são acetiladas (revisado em [70]).

As PRs que formam a subunidade menor 30S são acopladas sequencialmente. O processo de montagem da subunidade 30S ocorre no RNAr 16S de 5' a 3', o que sugere uma união co-transcricional com as PRs [115]. A série de eventos que formam a subunidade 50S é muito mais complexa, pois possui o dobro de proteínas e aparentemente sua montagem não segue a ordem 5' → 3' ao longo dos RNAr [116]. Para detalhes sobre as duas subunidades podem ser consultados os esquemas em [115] e [116].

2.2.2.2. Eucariotas

Nos eucariotas a formação dos ribossomos é muito mais complexa, já que ocorre em diferentes compartimentos celulares e requer muitos fatores de síntese ou montagem como proteínas e RNAs que não fazem parte da estrutura final do ribossomo [117]. A montagem do ribossomo acoplada à síntese do RNAr 35S (ou 45S) começa no nucléolo, que pode ter dois ou três compartimentos dependendo do organismo. Segundo Thiry e Lafontaine [118] o nucléolo de três compartimentos ocorre apenas em amniotas (mamíferos, aves e lagartos) e tem três regiões diferenciáveis: o centro fibrilar (CF), uma estrutura esférica de pouca opacidade aos elétrons composta por fibras frouxamente entrelaçadas de DNAr; o componente fibrilar denso (CFD), uma região de fibras fortemente agrupadas mais opaca aos elétrons; e o componente granular (CG), uma região rica em grânulos [119]. Enquanto Thiry e Lafontaine [118] afirmam que em plantas apenas é possível diferenciar dois compartimentos no nucléolo, uma região fibrilar e outra granular, outros autores descrevem o nucléolo de plantas com três compartimentos, como em amniotas [120, 121].

A síntese dos pré-RNAr 35S ou 45S começa no limite entre o CF e o CFD. No CFD localizado ao redor do CF ocorre parte da maturação do RNAr e a montagem do pré-ribossomo [120, 122]. Em leveduras várias proteínas se unem co-transcionalmente ao pré-RNAr 35S que é sintetizado, formando o processoma da subunidade menor (Sm) 90S [123]. O processoma da Sm 90S está associado ao pré-RNAr 35S e contém muitos fatores necessários para a síntese da subunidade menor (40S), mas carece de proteínas e fatores de processamento da subunidade maior (60S) [117]. O snoRNP U3, um dos componentes do processoma da Sm, é composto pelas proteínas snoRNP C/D box, fibrilarina e outras. As proteínas snoRNP C/D box possuem os snoRNP com a sequência UGAUGA (Box C) e CUGA (Box D) perto dos terminais 5' e 3', respectivamente. Estes snoRNP facilitam a metilação da 2'-O-ribose no RNAr funcionando como “guias” com sequências complementares ao sítio do RNAr alvo, o que determina a sequência a ser modificada [124, 125]. Cada molécula de pré-RNAr 35S se associa com cerca de 70 snoRNP diferentes, com

uma massa total de ~70 MDa, muito maior que a massa das subunidades 40S ou 60S maduras (~2 MDa) [117].

Em leveduras a quebra do pré-RNAr 35S, no sítio A2 no ITS1, gera os pré-RNAr 20S (que formará o RNAr 18S) e o pré-RNAr 27S [126]. Um conjunto de fatores não-ribossomais se une ao pré-RNAr 27S resultante, iniciando o processamento da subunidade maior pré-60S, que origina os RNAr 5.8S e 25S maduros. Paralelamente, ocorre a transcrição do RNAr 5S, e em seguida sua exportação ao citoplasma em complexo com TFIIA como uma partícula RNP 7S. Posteriormente, o RNAr 5S entra novamente no núcleo conjugado à PR L5 como uma partícula RNP 5S [127]. A maturação da subunidade 60S pode ser caracterizada em cinco estágios de diferente composição protéica, e em todos eles se encontram o RNAr 5S e a PR L5, o que indica que a RNP 5S é importada do citoplasma e se une num estágio precoce à partícula pré-60S [128]. A exportação das subunidades 40S e 60S através do poro nuclear precisa da GTPase Ran, da ação de fatores de exportação e de um subconjunto de nucleoporinas [123, 129].

As enzimas que fornecem energia para direcionar a montagem e maturação do ribossomo são as GTPases e as ATPases de diferentes classes incluindo 19 ATPases DExD/H-box, três quinases, três AAA-ATPases, duas proteínas ABC e seis GTPases. As ATPases DExD/H-box promovem rearranjos estruturais dos RNAr, enquanto a fosforilação de várias proteínas pelas quinases promove mudanças estruturais nas subunidades. As AAA-ATPases removem diferentes fatores não-ribossomais das partículas pré-60S. Além disso, as proteínas ABC são necessárias para a exportação das subunidades ao citoplasma e as GTPases permitem a ação de elementos de processamento do ribossomo, a liberação de fatores não-ribossomais e a incorporação das PRs nas subunidades [63, 130, 131].

2.2.3. Os componentes do ribossomo de organelas

Os componentes dos ribossomos de organelas têm sido menos estudados que os de outros ribossomos. A maioria dos dados disponíveis se refere à distribuição dos genes que codificam tanto os RNAr como as proteínas ribossomais no genoma da mitocôndria ou de plastídios e no genoma nuclear. Para alguns destes genes as regiões promotoras e sua expressão foram caracterizadas. Apesar da origem monofilética da mitocôndria e do cloroplasto (por endossimbiose com uma α -proteobactéria e uma cianobactéria, respectivamente), os genomas de cada uma dessas organelas diferem bastante entre vários grupos de organismos, o que repercute em diferenças na produção dos componentes do ribossomo [132].

2.2.3.1. Mitocôndria

O ribossomo da mitocôndria difere bastante do ribossomo da bactéria ancestral que o originou, sofrendo um aumento considerável de tamanho. Apesar disso, apenas o número de PRs aumentou, sendo que o tamanho dos RNAr diminuiu em relação ao ancestral [133]. Parte dos genes que codificam as proteínas ribossomais mitocondriais (PRM) ancestrais foram transferidos ao genoma nuclear ou foram perdidos, enquanto novas PRM e seus genes têm sido ganhos em relação ao ribossomo ancestral. Estas mudanças evolutivas como ganho e perda de proteínas tem ocorrido independentemente e diferem em cada linhagem de eucariotas [134]. A análise da presença de PRM codificadas no núcleo e na mitocôndria de várias espécies indica que a transferência de genes do DNAm para o genoma nuclear é um processo ainda em andamento [135, 136].

Em plantas e mamíferos existem aproximadamente 80 PRM no total, e os genes que não estão no DNAm encontram-se distribuídos no genoma nuclear, dispersos em todos os cromossomos [136, 137]. Os genes de PRM de origem procariótica, localizados atualmente no genoma nuclear adquiriram elementos *cis* reguladores como promotores, *enhancer*, Poli-A e sequências de direcionamento à mitocôndria, que exercem funções compatíveis com a regulação da expressão gênica em eucariotas [138].

Dentre as espécies analisadas, o eucariota que conserva o maior número de genes de PRM no DNA mitocondrial (DNAm) é o protozoário *Reclinomonas americana*, com 27 genes, enquanto que a hepática *Marchantia polymorpha* possui apenas 16 genes. Em angiospermas esse número difere bastante entre espécies, sendo que uma espécie de *Lachnocaulon* (Eriocaulaceae) não conserva nenhum gene no DNAm, enquanto espécies de vários gêneros possuem um máximo de 14 genes e outras apresentam números intermediários, sendo apenas sete em *Arabidopsis* [135, 139]. Nas algas verdes *Chlamydomonas reinhardtii* e *Prototheca wickerhamii* foram observados no DNAm zero e 13 genes de PRM, respectivamente, enquanto na alga vermelha *Chondrus crispus* foram observados apenas quatro genes de PRM no DNAm. Em protozoários e na hepática *Marchantia polymorpha*, a organização dos genes PRM do DNAm é parecida à dos operons de *E. coli*, que por sua vez deve representar a ordem no procariota endossimbionte ancestral [132, 140]. Por outro lado, os genes de PRM no DNAm de plantas estão geralmente separados, ou podem estar agrupados com apenas um ou dois genes mais de PRM ou com genes da fosforilação oxidativa como *nad3* ou *atp9* [140].

Ao contrário dos genes de RNAr 5S e 18S, que estão proximamente localizados, o gene mitocondrial de RNAr 26S de plantas está situado a 16 kb de distância destes genes e

não forma parte do mesmo transcrito [140, 141]. É sabido que os genes de RNAr mitocondrial de plantas (26S - 5S - 18S) são homólogos aos de procariotas. Contudo, nestes últimos a ordem (DNAr 16S-23S-5S) e espaçamento são diferentes [141]. Como em procariotas, não existe um gene de RNAr 5.8S em mitocôndrias.

Em mamíferos não foram observados genes das PRM no DNAm, sendo que o gene de RNAr 5S foi perdido e nenhum RNAr homólogo faz parte do ribossomo. Todavia, o RNAr 5S do ribossomo citoplasmático é importado para a mitocôndria e dados recentes sugerem que está envolvido na tradução na mitocôndria [133, 142]. Os RNAr mitocondriais 12S e 16S de mamíferos têm um tamanho reduzido em comparação aos homólogos de procariotas e encontram-se separados por um gene de RNAt sendo transcritos e processados em conjunto com outros genes mitocondriais [143].

2.2.3.2. Cloroplasto

Os genes de RNAr no genoma do plastídio (plastoma) estão na mesma ordem que os homólogos de procariotas (16S - 23S - 5S) formando o operon *rrn* e são transcritos como um pré-RNA, que é processado e forma os RNAr maduros. Em milho, ervilha e tabaco este operon é transcrito desde um promotor P2 com duas sequências ou hexâmeros conservados (-10 -35) similares ao promotor $\sigma 70$ de *E. coli*. Por outro lado, o operon *rrn* de espinafre, *Arabidopsis* e mostarda é regulado pelo promotor PC localizado entre as sequências consenso -10 e -35 do promotor P2 [144, 145].

Em tabaco e *Arabidopsis*, o ribossomo plastidial possui 58 proteínas ribossomais plastidiais (PRP), das quais 38 são codificadas no DNA nuclear, sendo 25 da subunidade maior e 13 da subunidade menor. Outras 20 PRP são codificadas no plastoma, das quais oito fazem parte da subunidade maior e 12 da subunidade menor [146]. Os promotores dos genes de PRP do genoma nuclear compartilham várias características com aqueles da fotossíntese como a presença dos elementos reguladores, Inr-like, GT-1 e I-box e a ausência de TATA-box [146]. Além disso, nos genes nucleares das PRP S1 e L21 foram caracterizados dois promotores, sendo um induzível que operaria apenas nas folhas e outro constitutivo [146, 147]. Por outro lado, no plastoma, a maioria de genes de PRPs está organizada em vários operons, que geralmente incluem outros genes que não codificam PRPs, como *matK*, *psaA*, *psaB*, etc. Além disso, nem todos os genes plastidiais ocorrem como cópia única, sendo que, cinco dos genes de PRP do plastoma estão duplicados em milho e arroz [148-150].

Dados sobre a tradução dos RNAm de PRP são aparentemente escassos na literatura. Entretanto, em vários RNAm de PRP de origem nuclear foram identificadas regiões ricas em

pirimidinas (TOP) similares às observadas nas PR de animais, que são necessárias para o controle da tradução [147]. A tradução de genes de PRP codificadas no plastoma apresenta diferenças claras em relação à tradução em procariotas, por exemplo, na localização no RNAm de sequências reguladoras da tradução [151]. Cabe destacar que a expressão dos genes nucleares de PRPs precede a expressão dos genes PRP do plastoma durante a germinação. Isto sugere que a expressão de genes nucleares é independente da presença de um fator regulador derivado do plastídio, o que contrasta com a regulação dos genes nucleares da fotossíntese que precisam de sinais do cloroplasto [152]. Quanto à regulação coordenada da produção de PRPs e os RNAr plastidiais se sabe que a PRP L4 codificada no núcleo aparentemente inibe por um mecanismo de retroalimentação a transcrição do operon *rrn* do plastoma [153].

A regulação da produção dos componentes de organelas é complexa, já que os genes de PRP e de RNAr podem estar em número muito divergente de cópias na célula. Por exemplo, uma célula possui um número altíssimo de cópias de genes de PRP codificadas no plastoma, já que uma célula da folha de espinafre pode ter até 13.000 plastomas, enquanto possui apenas duas ou poucas cópias da maioria de genes das PRP, que são nucleares [107, 154, 155].

2.3. Organização das sequências ao longo do cromossomo

Ao longo dos cromossomos várias regiões como centrômeros e telômeros podem ser caracterizadas pela presença de diferentes sequências de DNA. Os telômeros são constituídos geralmente por um microsatélite com sequência 5'-TTTAGGG-3' ou, mais raramente, 5'-TTAGGG-3' [156]. Junto ao telômero está a região subtelomérica que é composta por DNA satélite [157, 158]. Entre a região subtelomérica e a região pericentromérica ocorrem genes e elementos transponíveis (ET) [159-161], podendo estar organizados em trechos ricos em genes e pobres em ET intercalados com trechos ricos em ET e pobres em genes [162-164]. A região pericentromérica é rica em transposons, retroelementos, pseudogenes e possui poucos genes ativos [165], enquanto que o centrômero, que é uma região mais especializada, é formado por diversos tipos de DNA satélite e famílias de retrotransposons típicos dessa região [166]. A transcrição desses retrotransposons poderia ser necessária para o estabelecimento da cromatina centromérica [167].

A presença das diferentes sequências ao longo do cromossomo se deve a diferentes dinâmicas evolutivas. Modelações matemáticas associaram a existência de DNA satélites com a baixa frequência de recombinação nas regiões centroméricas e subteloméricas [157, 168, 169]. Na eucromatina, a taxa de recombinação poderia influir de uma forma complexa na distribuição

de algumas sequências, já que, diferentes organismos podem apresentar uma correlação negativa ou positiva entre densidade gênica e taxa de recombinação [170-172]. Nas regiões gênicas codificantes, a seleção natural age contra a inserção de elementos transponíveis e estes tendem a se inserir em locais em que há presença dos mesmos (*nested structure*) [171, 173].

A proximidade de certos genes no genoma pode ter um significado funcional, como ocorre com os genes HOX em animais [174] ou genes de auto-incompatibilidade em Brassicaceae [175]. Em outros casos, a posição de genes no cromossomo parece responder a sua função. Por exemplo, genes de resistência em plantas, que precisam evoluir rapidamente se encontram em regiões de maior recombinação [176] e as constricções secundárias, com genes de RNAr 18S, 5.8S e 25S que formam o nucléolo são preferencialmente terminais [10].

2.4. Organização cromossômica em intérfase

Espécies com tamanho genômico 2C médio (*Hordeum vulgare* – 11.000 Mpb, *Triticum durum* 26.000 Mpb, *Allium cepa* 32.600 Mpb, *Triticum aestivum* 34.000 Mpb) apresentam a organização de Rabl. Nessa orientação os centrômeros aparecem num pólo do núcleo enquanto os telômeros tendem a ocupar o pólo oposto. Em espécies com genomas pequenos (*Arabidopsis* 315 Mpb, *Oryza sativa* 850 Mpb, *Zea mays* 5.800 Mpb, *Nicotiana tabacum* 9.300 Mpb, humanos 6.200 Mpb) e grandes (*Lilium longiflorum* 71.800 Mpb, *Fritillaria verticillata* 71.800 Mpb, *Fritillaria camtschaticensis* 99.600 Mpb) não foi observado o padrão de Rabl [177, 178]. Em espécies sem padrão de Rabl os cromossomos mantêm sua individualidade durante a intérfase e ocupam locais distinguíveis no núcleo, como em humanos, camundongos e *Arabidopsis*, o que se conhece como “territórios cromossômicos” [179]. A orientação de Rabl é considerada por vários autores como um tipo especial de organização dos territórios cromossômicos, já que os cromossomos ocupam locais delimitados no núcleo [178, 179]. Por exemplo, em linhagens de adição de trigo e centeio, que possuem a organização de Rabl, se observam territórios cromossômicos por GISH (hibridização genômica *in situ*), quando se usa uma sonda genômica de centeio [180].

Vários autores têm analisado a organização dos territórios cromossômicos de cromossomos homólogos e não-homólogos. Em camundongo, mas não em humanos, foram encontrados padrões de distribuição não-aleatória entre subconjuntos de cromossomos não-homólogos. Essa proximidade entre cromossomos não se repete estritamente em todas as células e deve ser entendida em termos probabilísticos. Em humanos, *A. thaliana* e *A. lyrata* apenas os territórios cromossômicos de cromossomos portadores de RON aparecem

recorrentemente associados [178, 179, 181, 182]. Em *A. thaliana* e *A. lyrata* foi demonstrado que os centrômeros estão distribuídos na periferia do núcleo enquanto os telômeros estão agrupados ao redor do nucléolo [181, 182]. Entretanto, outras espécies em que foram caracterizados os territórios cromossômicos (humano, camundongo) não apresentam o agrupamento dos telômeros em torno do nucléolo [179].

Outros padrões de posicionamento cromossômico têm sido relacionados à atividade gênica em certos tipos celulares. Por exemplo, durante a diferenciação das células T, o cromossomo 6 se desloca para a periferia nuclear em humanos. Além disso, em linfócitos humanos, o cromossomo 18, com baixa densidade gênica e o cromossomo 19 com alta densidade, ocupam posições nucleares periféricas ou internas, respectivamente. Embora não se conheça como ocorre esta organização, em aves, bovinos e roedores têm sido encontrados padrões similares para cromossomos ricos e pobres em genes [179, 183]. A interação entre locos de distintos cromossomos poderia influir na organização espacial de cromossomos não-homólogos. Por exemplo, cada neurônio olfatório expressa apenas um gene de um conjunto de mais de 1.000 genes de receptores de odor. O que define qual gene será expresso é a interação entre um elemento regulador e o gene do receptor de odor em outro cromossomo [183]. Além disso, nas fábricas de transcrição (*transcription factories*), que correspondem a concentrações de RNA-polimerase II e fatores de transcrição, pode existir eucromatina de diferentes cromossomos [184].

Ao longo do cromossomo e portanto do território cromossômico não existe uma densidade gênica homogênea, por isto, seria esperado que ao longo dos territórios cromossômicos de núcleos de espécies com configuração de Rabl a transcrição ocorresse de uma forma não-homogênea. Contudo, a transcrição acontece uniformemente no nucleoplasma de espécies com orientação de Rabl [185]. A forma em que a organização nuclear está envolvida na regulação transcricional depende do gene analisado e da influencia de outros processos na expressão desse gene. Por isto é difícil estabelecer regras gerais de como a organização nuclear está envolvida na regulação da transcrição e devem ser considerados diferentes mecanismos com diferente impacto para locos diferentes. Por exemplo, alguns locos se associam à heterocromatina perinuclear em seu estado inativo, enquanto outros não. Alguns locos saem (*loop out*) de seu território cromossômico quando ativos, enquanto outros não [186].

2.5. Distribuição cromossômica dos genes de RNAr 45S

Lima-de-Faria [10] revisou a posição das constrições secundárias ou RONS em 506

espécies que incluíam 34 famílias de monocotiledôneas e dicotiledôneas e concluiu que a localização da RON (DNAr 45S) era parcialmente predizível uma vez conhecido o comprimento do braço cromossômico e a família à qual pertence a espécie. O autor aplicou o método do *arm frame* para analisar a distribuição da RON em braços de diferente comprimento (Figura 2). No *arm frame*, o autor definiu várias regiões caracterizadas pela probabilidade de ocorrência de RON. Na região próxima ao cinetócoro, ou “região proibida”, a RON tem probabilidade de ocorrer em 0,2% dos casos. Na região “bloqueada”, perto do telômero a probabilidade seria ligeiramente maior que na anterior. Entre estas duas foram definidas as regiões “ótima”, com 80% de probabilidade de ocorrência, e a “permitida”, com frequência mais baixa. Além disso, em 86,6% das espécies analisadas a RON foi observada no braço curto, o que indicaria que uma determinada distância entre o cinetócoro e o telômero favorece a localização dos genes ribossomais [10].

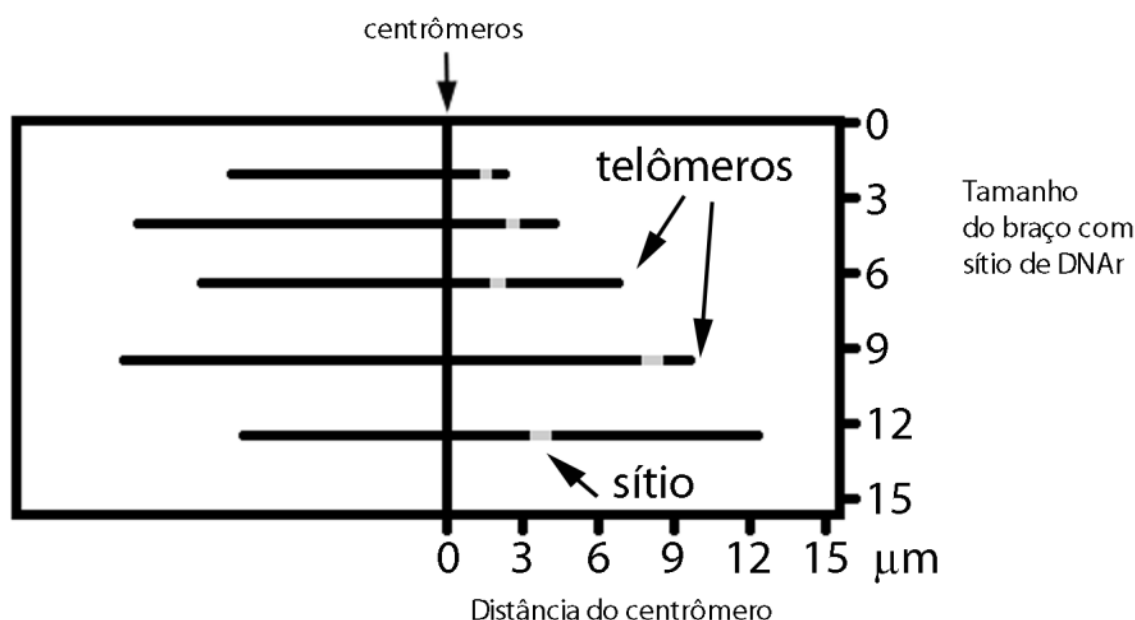


Figura 2. Método do *arm frame* [10]. Os centrômeros de cromossomos representados por linhas horizontais estão alinhados num eixo vertical. O braço com sítio de DNAr (cinza) está localizado à direita segundo seu tamanho nos dois eixos com escala. Dessa maneira, os telômeros do braço com sítio estão alinhados num ângulo de 45° em relação aos eixos

De acordo com Lima-de-Faria [187], dentro do segmento centrômero - telômero, os genes não ocorreriam ao acaso, senão em territórios bem definidos. Análises de ligação gênica e mapeamento de sequências EST (*expressed sequence tag*) em trigo mostraram a existência de um gradiente crescente na taxa de recombinação ao longo do eixo centrômero - telômero, que se ajusta a uma função quadrática. Esta variação poderia determinar diferenças na

composição e densidade gênica. Além disso, as regiões cromossômicas distais apresentaram maior quantidade de genes duplicados, enquanto as proximais apresentaram locos de genes de cópia única [170, 188]. Segundo Akhunov et al. [170], os locos de genes únicos devem representar a porção mais antiga do genoma. Portanto, em trigo as regiões proximais de menor densidade gênica possuiriam os genes mais antigos e as regiões distais possuiriam genes de origem mais recente.

O aumento de densidade gênica e recombinação na região distal parece ser um fenômeno comum em vários cereais [170]. Por outro lado, este gradiente parece não estar presente em todos os vegetais, já que em algumas espécies de gêneros como *Allium* e *Cestrum*, a maior frequência de quiasmas ou recombinação estaria na metade proximal dos braços cromossômicos, o que poderia indicar maior densidade gênica nestas regiões [189, 190]. De uma forma geral, pode-se afirmar que existe repressão da recombinação na região centromérica, porém em diferentes graus dependendo da espécie [190].

Com relação ao DNAr, sua localização cromossômica pode ter implicações nos mecanismos de homogeneização entre locos de cromossomos distintos, já que possivelmente sequências próximas ao telômero possuem maior probabilidade de interagir com cromossomos não-homólogos que sequências centroméricas ou intersticiais [191]. Em *Gossypium*, *Byblis* e *Nicotiana tabacum*, os sítios de DNAr 45S que mostravam homogeneização interlocos eram subteloméricos, enquanto os de DNAr 5S, que não mostravam essa evolução em concerto, eram intersticiais ou proximais [46, 191, 192]. Dessa maneira, a homogeneização estaria influenciada pela região cromossômica. Em espécies de *Byblis* (Byblidaceae) com dois ou quatro arranjos de DNAr 45S terminais, Fukushima et al. [192] encontraram apenas uma sequência ITS. Entretanto, foram encontradas múltiplas sequências 5S-NTS em espécies com quatro ou mais sítios proximais. A análise das sequências das variantes de 5S-NTS dentro de um genoma revelou que foram geradas por eventos de recombinação entre tipos de sequências diferentes.

Hanson et al. [34] sugeriram que a posição telomérica ou subtelomérica de 12 dos 14 locos em *Gossypium hirsutum* permitiria rearranjos entre locos de DNAr sem efeitos deletérios para a célula. Além disso, *crossing over* entre sítios proximais geraria gametas inviáveis mais frequentemente [192]. A posição dos sítios de DNAr dentro do cromossomo também teria outras consequências. Hanson et al. [34] propuseram que espécies com repetições de DNAr 45S nas regiões teloméricas teriam em média maior grau de evolução em concerto interlocos, maior número de sítios de DNAr e maior variabilidade de número e tamanho de locos dentro e entre espécies próximas.

Em mamíferos existem evidências de que a posição cromossômica do DNAr 45S também influencia sua evolução. Em humanos, sítios de DNAr 45S nos braços curtos de diferentes cromossomos acrocêntricos compartilham variantes do IGS [193]. Por outro lado, em *Mus musculus* o DNAr 45S está localizado próximo ao centrômero nos braços longos de cromossomos telocêntricos e cada cromossomo possui um conjunto específico de variantes de IGS, o que sugere que trocas entre cromossomos não-homólogos são menos frequentes em camundongos [194]. Segundo Eickbush e Eickbush [47], uma permuta do DNAr entre cromossomos não-homólogos de *M. musculus*, provavelmente envolveria os centrômeros, o que teria consequências negativas para o organismo.

2.6. Localização do DNAr 5S e 45S em cariótipos com cromossomos acrocêntricos

Da mesma maneira que em humanos, em plantas os genes de DNAr 5S e 45S parecem não se distribuir aleatoriamente em gêneros que apresentam cariótipos com cromossomos acrocêntricos. Embora entre diferentes gêneros possam existir distribuições bem divergentes, dentro de cada gênero as espécies tendem a compartilhar posições similares para os DNA ribossomais [195-197]. Por exemplo, em nove espécies de *Zamia* (Zamiaceae, Cycadales) com diferentes fórmulas cariotípicas, quase todos os cromossomos acrocêntricos, assim como alguns poucos meta ou submetacêntricos, apresentam sítios de DNAr 45S na região proximal ou pericentromérica chegando em duas espécies a ocupar todo o braço curto dos acrocêntricos. Por outro lado, o DNAr 5S, aparece apenas nos metacêntricos e sempre em posição terminal [195].

O DNAr 45S aparece recorrentemente no braço curto dos acrocêntricos em espécies de vários gêneros. Nas espécies da seção *Alatae* ($2n = 18, 20$) do gênero *Nicotiana* (Solanaceae), que possuem grande proporção de acrocêntricos no cariótipo, se observa que os sítios de DNAr 45S ocorrem nos acrocêntricos quase sempre ocupando todo o braço curto, enquanto o DNAr 5S pode ocorrer em acrocêntricos ou metacêntricos em posição terminal ou intersticial [196]. De forma similar, em duas espécies analisadas do gênero *Nothoscordum* (Alliaceae) com $2n = 10$ (6M + 4A) o DNAr 45S sempre ocupa todo o braço curto de acrocêntricos enquanto o DNAr 5S aparece nos metacêntricos em posição intersticial ou subterminal [198, 199]. O mesmo padrão para o DNAr 45S foi observado no gênero *Hepatica* (Ranunculaceae) ($2n = 14$; 12M+2A), que apresenta poucos acrocêntricos no cariótipo [197]. Estes exemplos parecem refletir uma tendência geral de localização do DNAr 45S nos acrocêntricos, um fenômeno que não seria comum para o DNAr 5S [196-199].

Em outros gêneros, a posição dos sítios de DNAr 5S e 45S pode ser mais variável, mesmo dentro de um cariótipo. Por exemplo, diversas espécies de *Hypochaeris* (Asteraceae), com cariótipo bimodal, apresentam um par de sítios de DNAr 45S em posição proximal num par de metacêntricos ou submetacêntricos pequenos e um segundo sítio em posição subterminal no braço longo de um dos acrocêntricos grandes. Nesse gênero, a posição do DNAr 5S é quase sempre proximal no braço curto do acrocêntrico que possui o DNAr 45S [200, 201]. Por outro lado, as posições do DNAr 5S e 45S são muito similares entre si nos cariótipos bimodais de *Aloe* (Asphodelaceae), com os sítios de DNAr 5S e 45S em posições subterminais ou terminais nos braços longos dos grandes acrocêntricos, respectivamente [11].

Em vários gêneros com acrocêntricos, os sítios de DNAr 45S se situam em outros cromossomos. Por exemplo, em três espécies de *Aegilops* (Poaceae) ($2n = 14$) com quatro a oito acrocêntricos no cariótipo, o DNAr 45S foi localizado exclusivamente na região intersticial ou terminal de meta- ou submetacêntricos [202]. O DNAr 5S também pode mostrar uma aparente preferência pelos acrocêntricos, como observado em espécies de *Cestrum* (Solanaceae) [203, 204].

2.7. Proximidade do DNAr 5S e 45S no genoma nuclear

Em eucariotas os genes para RNAr 5S e 45S geralmente se encontram em locos e cromossomos distintos, embora existam numerosas exceções. A integração e a perda de ligação sucessivas dos DNAr 5S e 45S (18S-5.8S-25S) deve ter acontecido repetidamente em vários grupos. Isto foi concluído por análises da distribuição destas sequências, em plantas, fungos, protozoários, nematódeos, e artrópodes, que mostraram os genes de RNAr 5S e 18S-5.8S-25S integrados em apenas algumas espécies do clado (revisado em [4, 37]). Nesses casos, assim como em levedura, que também possui todos os genes de RNAr na mesma unidade de repetição, os genes do RNA ribossomal são transcritos por diferentes polimerases [37, 87].

Entre os mecanismos que poderiam explicar a inserção do DNAr 5S dentro do DNAr 45S está a transposição de uma sequência de DNA complementar (cDNA) após transcrição reversa de um transcrito de RNAr 5S, ou a inserção a partir de um DNA circular contendo a sequência do DNAr 5S por recombinação ilegítima [37]. Garcia et al. [4] propõem que a integração do DNAr 5S pode ser facilitada por um retrotransposon e posteriormente a nova unidade de repetição substituiria outras por um mecanismo de amplificação como a replicação por círculo rolante, talvez mediada por círculos de DNA extracromossômico. Por outro lado, os genes de RNAr 5S nem sempre aparecem na mesma fita codificante que os genes de RNAr

18S-5.8S-25S e em algumas espécies estão ligados a outras famílias gênicas, como as histonas. Por isto, parece improvável que a ligação confira vantagens adaptativas, como permitir a co-regulação da transcrição [37].

Em angiospermas, gimnospermas, algas verdes e euglenófitas, os DNAr 5S e 45S ocorrem tipicamente em arranjos em tandem independentes. Análises moleculares mostraram que apenas em algas criptomônadas (criptófitas), *Marchantia polymorpha* (hepática), *Funaria hygrometrica* (musgo) e algumas asteráceas estes genes estão integrados em uma única unidade [2-4]. Análises de FISH também mostraram a co-localização dos sítios de DNAr 5S e 45S nas hepáticas *M. polymorpha* [205], *Pellia borealis* e *P. epiphylla* [206]. A análise filogenética de criptófitas, briófitas, clorófitas e euglenófitas sugere que essa integração seria uma característica derivada e teria ocorrido independentemente durante a evolução. Desta forma, a integração desses genes não se trata de um estado transitório de procariotas a eucariotas superiores, senão que o DNAr 5S deve ter sido inserido posteriormente na unidade de repetição do DNAr 45S repetidamente em vários grupos [3]. Em Asteraceae teria ocorrido um evento de integração há 10 a 50 milhões de anos, que se conserva atualmente em algumas ou todas as espécies de várias subfamílias [4, 207].

Em plantas superiores, a ocorrência do DNAr 5S e 45S no mesmo cromossomo não é a regra, mas estudos de FISH indicam que com certa frequência esses genes encontram-se adjacentes no mesmo braço cromossômico, como em algumas espécies de *Aristolochia* [208], *Citrus* [9], *Trifolium* [5], *Phaseolus* [8], *Pinus* [7] e *Aegilops* [6], entre outras.

2.8. Variação no número e posição dos sítios de DNA ribossomal

2.8.1. Origem da variação em número e posição dos sítios de DNAr

Várias hipóteses têm sido propostas para explicar a variação do número, distribuição e tamanho dos sítios de DNAr dentro de uma espécie ou entre espécies próximas: (1) excisão ou integração de DNA circular extra-cromossômico, que causaria contração ou expansão, respectivamente, de repetições em tandem [209, 210]; (2) amplificação de sítios de DNAr secundários ou latentes, não detectáveis por hibridização *in situ*, e/ou deleção total de outros sítios de DNAr [34, 211, 212]; (3) transposição ou translocação de sequências de DNAr para outros cromossomos [34, 212-214]; (4) translocações com pontos de quebra no meio do sítio de DNAr duplicando o número de sítios; (5) recombinação ectópica nos sítios de DNAr, produzindo translocações recíprocas, e outros rearranjos [215, 216]; (6) recombinação intracromossômica evidenciada pela análise de variantes de IGS, sequências de ITS e variação

no número de unidades de DNAr [47, 59]. Porém, aparentemente apenas existe evidência do papel das translocações [217], dos elementos transponíveis [216, 218] e da recombinação [47, 219] na variação da posição e número do DNAr 5S e 45S.

2.8.1.1. Papel das translocações

Em poucos casos é possível indicar a possível origem da variação intra-específica dos sítios de DNA ribossomal. Um exemplo claro de variação do DNAr 5S devida a translocação é encontrado em uma erva silvestre, *Ranunculus silerifolius*. Nos quatro citótipos estudados, o DNAr 45S foi constante no braço curto de um cromossomo, enquanto o sítio intersticial de DNAr 5S foi encontrado em um par de metacêntricos ou de acrocêntricos. A análise kariotípica permitiu concluir que a mudança na posição dos sítios teria ocorrido devido a translocações resultantes em morfologias cromossômicas diferentes [217]. De forma similar, no gênero *Linum*, um sítio de DNAr 5S parece ter mudado de posição entre o par cromossômico 1 e o 3 por translocação comparando espécies com $2n = 18$ e $2n = 16$ e em *Linum angustifolium* o DNAr 5S mudou de braço por inversão [220].

2.8.1.2. Papel da recombinação e elementos transponíveis

Mudanças no número de sítios podem estar associadas a elementos transponíveis. Em *Aegilops speltoides*, a população Kishon apresentou vários citótipos, tendo o mais comum dois sítios de DNAr 5S e a presença ocasional de sítios adicionais somando até oito sítios de DNAr 5S [216]. Nesse estudo, a análise da progênie evidenciou o surgimento ou deleção desses sítios adicionais em comparação aos parentais. Por exemplo, em um parental com seis sítios de DNAr 5S, quatro sítios adicionais de DNAr 5S desapareceram na progênie. A análise por FISH na meiose mostrou que apenas os sítios adicionais de DNAr 5S colocalizaram com transposons *Em/Spm*. Portanto, estes últimos poderiam ser responsáveis pelas mudanças do número de sítios de DNAr 5S. Pela técnica de PCR foi confirmada a formação de complexos transitórios de DNAr 5S com transposons *Em/Spm* durante a meiose pela análise comparada de anteras de *Aegilops speltoides* e de meristema de raízes [216, 218].

A interação do DNAr 5S com elementos transponíveis, pode também ser permanente. Por exemplo, em mais de 50 espécies de pteridófitas e angiospermas analisadas, os elementos transponíveis não-autônomos *Cassandra*, possuem sequências homólogas aos genes de RNAr 5S, cujos promotores ocorrem na região LTR desse elemento. A modelação da dobragem do RNAs 5S que poderia ser transcrito por essas sequências de DNA revelou estruturas

semelhantes às do RNAr 5S canônico sendo possivelmente funcionais. A análise da sequência de *Cassandra* indica uma origem única desses elementos há 250 MA, e a presença do DNAr 5S poderia evitar a metilação e posterior deleção desses elementos [221]. No peixe *Erithrinus erithrinus* o número de sítios de DNAr 5S pode ter aumentado por uma associação com o retrotransposon *Rex3* evidenciada por FISH [222]. Em relação ao DNAr 45S, a presença de parte de um retrotransposon *Copia-like* na região IGS do DNAr 45S de *Allium cernuum* (Alliaceae) foi associada à amplificação de uma unidade de repetição do DNAr 45S, após um único evento de transposição do retrotransposon [223].

A análise meiótica de *Aegilops speltoides* revelou pontes e sinapses heterólogas entre os sítios de DNAr 45S de cromossomos não-homólogos [216]. A presença de elementos transponíveis e sequências repetitivas junto ao DNA ribossomal em *Aegilops* e *Hordeum* poderia favorecer a recombinação homóloga e heteróloga. A recombinação heteróloga poderia produzir rearranjos deletérios [216, 224, 225]. Entretanto, Eickbush e Eickbush [47] sugerem que a existência de múltiplas linhagens dos retrotransposons R1 e R2 de artrópodes dentro dos sítios de DNAr seria indicativa de que estes seriam apenas parasitos, que não promoveriam a recombinação. Estudos em levedura de re-introdução de genes em cepas *knock-out*, e de cepas com mutações sensíveis a temperatura permitiram identificar várias proteínas e sequências dentro do DNAr necessárias para a recombinação dos sítios de DNAr [219]. Entre as proteínas envolvidas na recombinação do DNAr por meio de mecanismos ainda desconhecidos estão a RNA-polimerase I e o complexo protéico conhecido como condensina [219].

2.8.2. Variação intra-específica

O número de sítios de DNA ribossomal pode variar entre populações de uma mesma espécie. Por exemplo, Pedrosa-Harand et al. [8] analisaram 37 cultivares de feijão (*Phaseolus vulgaris*, Fabaceae) e encontraram doze a dezoito sítios de DNAr 45S em um conjunto de acessos andinos e seis a oito sítios em vários acessos mesoamericanos. Os feijões silvestres dessa espécie, das mesmas regiões dos acessos cultivados e de outras origens geográficas, também apresentaram grande variação do número de sítios, com quatro a dezesseis sítios por cariótipo. Apesar de terem sido analisados poucos acessos silvestres de cada região geográfica, na região mais estudada, correspondente aos acessos colombianos, houve ampla variação, com quatro a dez sítios de DNAr 45S. Paralelamente, os autores observaram em todas as populações investigadas que o número e posição dos sítios de DNAr 5S foram invariáveis nesta espécie, com quatro sítios em posição proximal e intersticial.

Contudo, o grau de variação intra-específica não foi constante para outras espécies de *Phaseolus*. A análise de dois acessos andinos e três mesoamericanos de origem silvestre, e 12 cultivados de origem desconhecida de *P. lunatus* mostrou que seus cariótipos eram praticamente idênticos, ao contrário do observado para *Phaseolus vulgaris* [226]. As análises de *P. lunatus* e *P. vulgaris* mostraram também que tanto plantas cultivadas como silvestres possuem graus similares de variação do DNA ribossomal [8, 226].

No gênero *Brassica* (Brassicaceae), que inclui diversas espécies e acessos cultivados, como brócolis, repolho, couve-flor, couve e nabo, Hasterok et al. [227] verificaram a existência de polimorfismos de DNA ribossomal em sete de 15 espécies e uma relação entre a posição dos sítios inativos e sua variação. As três espécies com maior variação intra-específica (*B. rapa*, *B. juncea*, *B. napus*) foram caracterizadas por apresentar o genoma A. Este genoma se caracterizou pelo número excepcionalmente alto de sítios de DNAr 5S e 45S. Por exemplo, em seis acessos de *B. rapa* (nabo), os sítios mais variáveis em número foram os pericentroméricos, principalmente os de DNAr 5S. Em *B. rapa*, *B. juncea* e *B. napus*, a inatividade dos sítios de DNAr 45S pericentroméricos, revelada por coloração com nitrato de prata, tornaria esses sítios propensos a serem perdidos. Por outro lado, o sítio terminal de DNAr 45S de *B. rapa*, *B. juncea*, *B. napus*, foi sempre ativo e invariável [227].

Em *Lolium rigidum* (Poaceae) foi observada uma variação excepcionalmente alta no número de sítios de DNA ribossomal, inclusive dentro de células do mesmo indivíduo [215, 228]. *Lolium rigidum* var. *rottbollioides* mostrou apenas quatro sítios de DNAr 45S, enquanto vários genótipos de *L. rigidum* var. *rigidum* apresentaram de seis a nove sítios por complemento diploide. Nos genótipos de *L. rigidum* var. *rigidum* foi observado apenas um par de sítios de DNAr 5S, localizado no cromossomo dois ou no três [228]. Entretanto, um dos genótipos de *Lolium rigidum* var. *rigidum* não apresentou duas células com distribuição idêntica de sítios de DNA ribossomal, em um total de 17 células. Nessas células, o DNAr 45S variou de seis a nove sítios, enquanto os dois sítios de DNAr 5S variaram apenas de posição [215].

2.8.2.1. Variação associada à metodologia

Schubert e Wobus [213] encontraram de dois a quatro sítios de DNAr 45S em *Allium cepa* (Alliaceae), por hibridação *in situ* utilizando ¹²⁵I-dCTP em diferentes metáfases de uma mesma raiz. A variação do número de sítios ocorreria pelo deslocamento de genes de DNAr 45S, por meio de elementos transponíveis adjacentes ou de *hot spots* de recombinação nas regiões terminais heterocromáticas próximas às RONS. Porém, análises posteriores por FISH

em *Allium cepa* e outras espécies do gênero, não reportaram variação no número e posição dos sítios de DNAr [229, 230], o que poderia estar relacionado ao diferente método empregado.

Brown et al. [231] e Muravenko et al. [232] observaram que a origem da sonda de DNAr 45S poderia influenciar no número de sítios detectados. Segundo Brown et al. [231], o número de sítios de DNAr 45S de cevada (*Hordeum vulgare*, Poaceae) poderia ser quatro ou 12 dependendo da utilização de uma sonda de mosquito (*A. aegypti*) ou da sonda pTA71 de trigo, respectivamente. As semelhanças da sonda heteróloga de mosquito com o DNAr 45S de *Hordeum* seriam apenas na região conservada evitando a hibridização cruzada com outras regiões do genoma [231]. De forma similar, Muravenko et al. [232] utilizando uma sonda de DNAr 45S de humano e pTa71 de trigo em cromossomos de cevada detectaram quatro e ~12 sítios de DNAr 45S, respectivamente. Análises adicionais de *H. vulgare* ssp. *spontaneum* [233] e da cultivar ‘Golden Promise’ da mesma espécie [234], mostraram dez ou 12 sítios de DNAr com a sonda pTa71.

2.8.3. Variação intra-genérica

Dentro de cada gênero existem diferentes graus de variação em número e posição dos DNA ribossomais. Lima-de-Faria [10] demonstrou uma localização subterminal das constrições secundárias comum a vários gêneros e inclusive famílias de plantas. O número de sítios de DNAr 45S detectados por FISH, pode variar bastante dentro de gêneros. Por exemplo, nos cariótipos diploides de *Passiflora* (Passifloraceae; [235]), *Arachis* (Fabaceae; [236]), *Hypochaeris* (Asteraceae; [201]) e *Aloe* (Asphodelaceae; [11]) foram observados de dois a seis sítios de DNAr 45S. Em outros gêneros, a variação em número de sítios de DNAr 45S é maior, ocorrendo de 8 a 16 em *Lilium* (Liliaceae; [237]), 8 a 20 em *Pinus* (Pinaceae; [7, 238]) e 4 a 20 em *Aegilops* (Poaceae; [202]).

Aparentemente, os sítios de DNAr 5S apresentam diferentes graus de variação em número como em posição para vários gêneros ou famílias de plantas. Por exemplo, nas espécies diploides de *Gossypium* (Malvaceae; [34]), *Arachis* [236] e *Trifolium* (Fabaceae; [5]), o número de sítios é constante e a posição varia apenas de proximal a intersticial. Por outro lado, em outros gêneros, por exemplo, *Cephalanthera* (Orchidaceae; [239]), *Lathyrus* (Fabaceae; [240]) e *Vicia* (Fabaceae; [241]) o número de sítios varia de dois a seis e a posição pode ser proximal, intersticial ou terminal.

Parte da variação na localização do DNAr 5S ou 45S detectada por hibridização *in situ* pode corresponder a sítios inativos, sem importância funcional. Em espécies com

relativamente poucos sítios, como *Arabidopsis thaliana*, apenas dois de quatro sítios de DNAr 5S são transcritos [54]. Em *Tulipa fosteriana* (Liliaceae), com 71 sítios de DNAr 5S, foram amplificados três tipos de unidades de RNAr 5S, dois deles não funcionais com uma deleção de 26 pares de bases e um terceiro funcional, que seria o predominante [242].

2.8.4. Variação no número e posição dos sítios de DNAr em diferentes níveis de ploidia

Em algumas espécies os sítios de DNA ribossomal podem ser estáveis, inclusive em populações com diferentes níveis de ploidia. Por exemplo, duas subespécies diploides ($2n = 16$) de *Medicago sativa* (Fabaceae) apresentaram um par de sítios de DNAr 45S proximal e dois pares proximais ou intersticiais de sítios de DNAr 5S, enquanto em duas subespécies tetraploides foi observado o mesmo número de sítios por complemento monoploide [243]. Em alguns casos, o número de sítios pode diminuir em relação ao esperado, como em *Paspalum quadrifarium* (Poaceae), que apresentou cinco sítios de DNAr 45S no diploide e sete no tetraploide. Nessa espécie, os sítios de DNAr 5S variaram de acordo com o nível de ploidia [19].

Em relação à variação intra-genérica, os sítios de DNAr 5S e 45S podem variar apenas pela duplicação do genoma, como em *Hepatica* [197] e *Agave* (Asparagaceae) [244]. Entretanto, frequentemente observa-se diminuição relativa no número de sítios de DNA ribossomal nos poliploides, como em *Daucus* (Apiaceae; [245]) ou *Iris* (Iridaceae; [246]), e em alguns casos ocorre um aumento relativo, como em *Pimpinella* (Apiaceae; [245]). A redução do número de sítios de DNAr 45S tem sido bem caracterizada em alopoliploides e poderia ser resultado do silenciamento dos genes de DNAr 45S de um dos parentais, ou dominância nucleolar, que levou à deleção dos sítios de DNAr 45S em *Nicotiana* num período de um milhão de anos [27]. Entretanto, num alopoliploide do gênero *Arabidopsis*, os sítios de DNAr 5S localizados na heterocromatina centromérica teriam sido perdidos por mecanismos associados à presença de elementos transponíveis nessa região [247].

Cromossomos homeólogos podem apresentar sítios de DNAr 45S na mesma posição, aparentemente derivados da duplicação cromossômica, mas estes sítios podem não ser ortólogos. Por exemplo, tradicionalmente no hexaploide *Triticum aestivum* os sítios de DNAr 45S equilocais nos braços cromossômicos homeólogos 1AS e 1BS eram considerados ortólogos, porém, uma análise de mapeamento demonstrou que sua localização com respeito a marcadores moleculares era divergente e não foi originada por rearranjos cromossômicos [211].

2.8.5. Significado da variação dos sítios de DNAr na taxonomia

A variação inter-específica da posição e número de sítios de DNAr 45S geralmente é menor entre espécies mais próximas evolutivamente [11, 208, 248]. Entretanto, espécies com o mesmo número cromossômico, nível de ploidia e padrões de distribuição de sítios de DNAr 45S não são necessariamente mais próximas que espécies que não compartilham estas características [249, 250].

A análise da variação intra-específica na distribuição dos genes de DNA ribossomal, junto com outras características pode ter relevância taxonômica em alguns grupos. Por exemplo, em *Trifolium nigrescens* três variedades se mostraram suficientemente distintas em morfologia vegetal, compatibilidade, sequências de DNA e distribuição de genes de RNA ribossomal para constituir três subespécies distintas [251]. De forma similar, no gênero *Vicia*, alguns autores argumentavam que *Vicia serratifolia* não divergia tanto morfológicamente de *V. narbonensis* para serem consideradas espécies diferentes. Contudo, análises de RFLP de cloroplasto e pela distribuição de sítios de DNA ribossomal revelaram claras diferenças entre *V. serratifolia* e três subespécies de *Vicia narbonensis* [241]. Além disso, em *Hordeum murinum* e *H. leporinum*, a semelhança dos mapas físicos com sondas de DNA ribossomal e DNA repetitivo, junto com a afinidade genômica revelada por *Southern blot* permitiu concluir que não deviam ser tratadas como espécies diferentes senão subespécies do complexo *H. murinum* [252].

Em alguns táxons, diferentes citodemes podem ser definidos com base em características cromossômicas, que incluem a distribuição dos sítios de DNAr. Estudos realizados em *Brachyscome dichromosomatica* (Asteraceae), uma espécie com apenas $2n = 4$, revelaram ampla variação de número e posição dos sítios de DNAr 45S. Os autores observaram dois citodemes (A1, A3) com um par de sítios de DNAr 45S intersticiais, outro (A2) com um par na posição terminal e o último (A4) com sítios em ambas as posições nos dois pares cromossômicos. Além disso, os sítios de DNAr 5S dos mesmos citodemes foram proximais e mudaram de par cromossômico no citodeme A1 [253, 254].

2.9. Relação entre espaçadores do DNA ribossomal e outras sequências repetitivas do genoma

A comparação entre sequências da região IGS e DNAs satélites de algumas espécies revelou a transferência da unidade de repetição do DNA satélite para a região IGS [255, 256]. Por exemplo, em duas espécies analisadas de mosquitos do gênero *Chironomus* (Diptera), que apresentam o elemento repetitivo Cla, ocorreu transferência do elemento para o IGS em apenas uma delas [257]. Uma transferência similar de DNA satélite para o IGS foi sugerida

para *Vicia faba* pela comparação do conteúdo de G+C de um DNA satélite e de sequências homólogas da região IGS do DNAr 45S [255]. Por outro lado, a transferência inversa foi sugerida em *Vigna*, onde um subrepeat de 174 pares de bases presente na região IGS de *Vigna radiata* e *V. angularis*, constitui um DNA satélite apenas em *V. radiata* [258]. Esses autores propõem que um mecanismo que poderia dispersar essas sequências seria a transposição. Um intermediário de RNA da sequência de 174 pb poderia ter uma estrutura *self-priming* para transcrição reversa. Posteriormente, o DNA se integraria no genoma e essa sequência poderia ser amplificada em tandem por recombinação desigual [258]. Além das repetições de DNA satélite em tandem, que podem ter sido geradas a partir do DNAr, em *Solanum* foram encontrados grandes segmentos (13 kb) da região IGS em outras regiões genômicas, originadas portanto a partir do DNAr [256].

A distribuição cromossômica do DNAr e DNA satélites com sequências homólogas têm sido documentadas por FISH. Em *Nicotiana tomentosiformis*, *N. tomentosa* e *N. otophora* os DNA satélites com sequência homóloga à região IGS têm uma tendência a aparecer no braço longo, enquanto o DNAr aparece no braço curto. Por outro lado, enquanto em algumas espécies existem vários sinais dispersos do DNA satélite, como em *N. tomentosiformis*, em *N. setchellii* foi observado apenas um sinal no braço curto de um metacêntrico pequeno [259]. As sequências satélite derivadas do IGS também podem estar localizadas em regiões centroméricas. Por exemplo, em *Musa acuminata* após a construção de bibliotecas C₀t, foram identificados dois clones de DNA repetitivo MaSTR1 e MaSTR2 que além de hibridizar nas constrições secundárias, hibridizaram em regiões cromossômicas proximais ou distais [260]. Sequências repetitivas homólogas à região IGS também podem ocorrer adjacentes aos sítios de DNAr como em *Carthamus tinctorius* (Asteraceae) [261]. A amplificação de trechos de sequências gênicas e intergênicas do DNAr 5S também pode formar blocos de DNA satélite fora dos sítios de genes de RNAr 5S [262-264].

2.10. Perspectivas dos desdobramentos de sequências de genomas completos

A localização dos sítios de DNAr 5S e 45S por FISH em *Populus trichocarpa* (Salicaceae) revelou a presença de quatro sítios de DNAr 45S e dois sítios de DNAr 5S, enquanto a busca das sequências dos genes correspondentes por BLASTN no genoma da espécie revelou porções dos genes de RNAr 5S e RNAr 18S-5.8S-25S em 13 e 14 cromossomos e em 32 e 99 *scaffolds*, respectivamente [265]. O sequenciamento genômico tem, portanto, a capacidade de aportar dados sobre fragmentos gênicos ou de espaçadores não detectadas por FISH, ampliando a compreensão da evolução desses sítios. Os dados de FISH

revisados neste trabalho mostram a distribuição dos sítios de DNAr 5S e 45S em centenas de espécies, muitas das quais nunca serão sequenciadas aportando uma visão global da distribuição dessas sequências ao longo dos cromossomos de angiospermas e gimnospermas.

3. REFERÊNCIAS

1. Werner M, Thuriaux P, Soutourina J: **Structure-function analysis of RNA polymerases I and III.** *Curr Opin Struct Biol* 2009, **19**(6):740-745.
2. Gilson PR, Adcock GJ, Howlett BJ, McFadden GI: **Organisation and sequence analysis of nuclear-encoded 5S ribosomal RNA genes in cryptomonad algae.** *Curr Genet* 1995, **27**(3):239-242.
3. Sone T, Fujisawa M, Takenaka M, Nakagawa S, Yamaoka S, Sakaida M, Nishiyama R, Yamato KT, Ohmido N, Fukui K *et al*: **Bryophyte 5S rDNA was inserted into 45S rDNA repeat units after the divergence from higher land plants.** *Plant Mol Biol* 1999, **41**(5):679-685.
4. Garcia S, Panero JL, Siroky J, Kovarik A: **Repeated reunions and splits feature the highly dynamic evolution of 5S and 35S ribosomal RNA genes (rDNA) in the Asteraceae family.** *BMC Plant Biol* 2010, **10**:176.
5. Ansari HA, Ellison NW, Reader SM, Badaeva ED, Friebe B, Miller TE, Williams WM: **Molecular cytogenetic organization of 5S and 18S-26S rDNA loci in white clover (*Trifolium repens* L.) and related species.** *Ann Bot* 1999, **83**(3):199-206.
6. Linc G, Friebe BR, Kynast RG, Molnar-Lang M, Kőszegi B, Sutka J, Gill BS: **Molecular cytogenetic analysis of *Aegilops cylindrica* Host.** *Genome* 1999, **42**(3):497-503.
7. Cai Q, Zhang D, Liu ZL, Wang XR: **Chromosomal localization of 5S and 18S rDNA in five species of subgenus *Strobilus* and their implications for genome evolution of *Pinus*.** *Ann Bot* 2006, **97**(5):715-722.
8. Pedrosa-Harand A, De Almeida CCS, Mosiolek M, Blair MW, Schweizer D, Guerra M: **Extensive ribosomal DNA amplification during Andean common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) evolution.** *Theor Appl Genet* 2006, **112**(5):924-933.
9. Moraes AP, Lemos RR, Brasileiro-Vidal AC, Dos Santos Soares Filho W, Guerra M: **Chromosomal markers distinguish hybrids and non-hybrid accessions of mandarin.** *Cytogenet Genome Res* 2007, **119**(3-4):275-281.
10. Lima-de-Faria A: **The chromosome field. I. Prediction of the location of ribosomal cistrons.** *Hereditas* 1976, **83**(1):1-22.
11. Adams SP, Leitch IJ, Bennett MD, Chase MW, Leitch AR: **Ribosomal DNA evolution and phylogeny in *Aloe* (Asphodelaceae).** *Am J Bot* 2000, **87**(11):1578-1583.
12. Zhang D, Sang T: **Physical mapping of ribosomal RNA genes in peonies (*Paeonia*, *Paeoniaceae*) by fluorescent in situ hybridization: Implications for phylogeny and concerted evolution.** *Am J Bot* 1999, **86**(5):735-740.
13. Moscone EA, Klein F, Lambrou M, Fuchs J, Schweizer D: **Quantitative karyotyping and dual-color FISH mapping of 5S and 18S-25S rDNA probes in the cultivated *Phaseolus* species (Leguminosae).** *Genome* 1999, **42**(6):1224-1233.
14. Vanzela ALL, Cuadrado A, Jouve N, Luceño M, Guerra M: **Multiple locations of the rDNA sites in holocentric chromosomes of *Rhynchospora* (Cyperaceae).** *Chromosome Res* 1998, **6**(5):345-349.

15. Vanzela ALL, Cuadrado A, Guerra M: **Localization of 45S rDNA and telomeric sites on holocentric chromosomes of *Rhynchospora tenuis* Link (Cyperaceae).** *Genet Mol Biol* 2003, **26**(2):199-201.
16. Guerra M, García MA: **Heterochromatin and rDNA sites distribution in the holocentric chromosomes of *Cuscuta approximata* Bab. (Convolvulaceae).** *Genome* 2004, **47**(1):134-140.
17. Da Silva CRM, Quintas CC, Vanzela ALL: **Distribution of 45S and 5S rDNA sites in 23 species of *Eleocharis* (Cyperaceae).** *Genetica* 2010, **138**(9):951-957.
18. Armstrong SJ, Fransz P, Marshall DF, Jones GH: **Physical mapping of DNA repetitive sequences to mitotic and meiotic chromosomes of *Brassica oleracea* var. *alboglabra* by fluorescence in situ hybridization.** *Heredity* 1998, **81**(6):666-673.
19. Vaio M, Speranza P, Valls JF, Guerra M, Mazzella C: **Localization of the 5S and 45S rDNA sites and cpDNA sequence analysis in species of the quadrifaria group of *Paspalum* (Poaceae, Paniceae).** *Ann Bot* 2005, **96**(2):191-200.
20. Dresios J, Panopoulos P, Synetos D: **Eukaryotic ribosomal proteins lacking a eubacterial counterpart: Important players in ribosomal function.** *Mol Microbiol* 2006, **59**(6):1651-1663.
21. Attardi G, Amaldi F: **Structure and synthesis of ribosomal RNA.** *Annu Rev Biochem* 1970, **39**:183-226.
22. Branlant C, Krol A, Ali Machatt M: **Primary and secondary structures of *Escherichia coli* MRE 600 23S ribosomal RNA. Comparison with models of secondary structure for maize chloroplast 23S rRNA and for large portions of mouse and human 16S mitochondrial rRNAs.** *Nucleic Acids Res* 1981, **9**(17):4303-4324.
23. Lafontaine DLJ, Preiss T, Tollervy D: **Yeast 18S rRNA dimethylase Dim1p: A quality control mechanism in ribosome synthesis?** *Mol Cell Biol* 1998, **18**(4):2360-2370.
24. Ginsburg D, Steitz JA: **The 30 S ribosomal precursor RNA from *Escherichia coli*. A primary transcript containing 23 S, 16 S, and 5 S sequences.** *J Biol Chem* 1975, **250**(14):5647-5654.
25. Toniolo D, Meiss HK, Basilico C: **A temperature-sensitive mutation affecting 28S ribosomal RNA production in mammalian cells.** *Proc Natl Acad Sci U S A* 1973, **70**(4):1273-1277.
26. Stefanovsky VY, Pelletier G, Hannan R, Gagnon-Kugler T, Rothblum LI, Moss T: **An immediate response of ribosomal transcription to growth factor stimulation in mammals is mediated by ERK phosphorylation of UBF.** *Mol Cell* 2001, **8**(5):1063-1073.
27. Kovarik A, Dadejova M, Lim YK, Chase MW, Clarkson JJ, Knapp S, Leitch AR: **Evolution of rDNA in *Nicotiana* allopolyploids: A potential link between rDNA homogenization and epigenetics.** *Ann Bot* 2008, **101**(6):815-823.
28. Lee MJ, Vaughan MH, Abrams R: **Nature of the ribonucleic acid formed prior to deoxyribonucleic acid synthesis in kidney cortex cells cultured directly from the rabbit.** *J Biol Chem* 1970, **245**(17):4525-4533.
29. Scherrer K, Darnell JE: **Sedimentation characteristics of rapidly labelled RNA from HeLa cells.** *Biochem Biophys Res Commun* 1962, **7**(6):486-490.
30. Penman S, Smith I, Holtzman E: **Ribosomal RNA synthesis and processing in a particulate site in the HeLa cell nucleus.** *Science* 1966, **154**(3750):786-789.
31. Hadjiolov AA, Milchev GI: **Synthesis and maturation of ribosomal ribonucleic acids in isolated HeLa cell nuclei. A tracer study on the topology of the 45S precursor of ribosomal ribonucleic acids.** *Biochem J* 1974, **142**(2):263-272.

32. Appels R, Gerlach WL, Dennis ES: **Molecular and chromosomal organization of DNA sequences coding for the ribosomal RNAs in cereals.** *Chromosoma* 1980, **78**(3):293-311.
33. Unfried I, Gruendler P: **Nucleotide sequence of the 5.8S and 25S rRNA genes and of the internal transcribed spacers from *Arabidopsis thaliana*.** *Nucleic Acids Res* 1990, **18**(13):4011.
34. Hanson RE, Islam-Faridi MN, Percival EA, Crane CF, Ji Y, McKnight TD, Stelly DM, Price HJ: **Distribution of 5S and 18S-28S rDNA loci in a tetraploid cotton (*Gossypium hirsutum* L.) and its putative diploid ancestors.** *Chromosoma* 1996, **105**(1):55-61.
35. Loughney K, Lund E, Dahlberg JE: **Deletion of an rRNA gene set in *Bacillus subtilis*.** *J Bacteriol* 1983, **154**(1):529-532.
36. Klappenbach JA, Dunbar JM, Schmidt TM: **rRNA operon copy number reflects ecological strategies of bacteria.** *Appl Environ Microbiol* 2000, **66**(4):1328-1333.
37. Drouin G, Moniz de Sá M: **The concerted evolution of 5S ribosomal genes linked to the repeat units of other multigene families.** *Mol Biol Evol* 1995, **12**(3):481-493.
38. Neves N, Delgado M, Silva M, Caperta A, Morais-Cecílio L, Viegas W: **Ribosomal DNA heterochromatin in plants.** *Cytogenet Genome Res* 2005, **109**(1-3):104-111.
39. Santoro R: **The silence of the ribosomal RNA genes.** *Cell Mol Life Sci* 2005, **62**(18):2067-2079.
40. Caperta AD, Neves N, Morais-Cecílio L, Malhó R, Viegas W: **Genome restructuring in rye affects the expression, organization and disposition of homologous rDNA loci.** *J Cell Sci* 2002, **115**(14):2839-2846.
41. Caperta AD, Neves N, Viegas W, Pikaard CS, Preuss S: **Relationships between transcription, silver staining, and chromatin organization of nucleolar organizers in *Secale cereale*.** *Protoplasma* 2007, **232**(1-2):55-59.
42. Dobigny G, Ozouf-Costaz C, Bonillo C, Volobouev V: **"Ag-NORs" are not always true NORs: New evidence in mammals.** *Cytogenet Genome Res* 2002, **98**(1):75-77.
43. Cabrero J, Camacho JPM: **Location and expression of ribosomal RNA genes in grasshoppers: Abundance of silent and cryptic loci.** *Chromosome Res* 2008, **16**(4):595-607.
44. Long EO, Dawid IB: **Repeated genes in eukaryotes.** *Annu Rev Biochem* 1980, **49**:727-764.
45. Pikaard CS: **Transcription and tyranny in the nucleolus: the organization activation dominance and repression of ribosomal RNA genes.** In: *The Arabidopsis Book*. Edited by Somerville CR ME. Rockville, MD, EUA: American Society of Plant Biologists; 2002.
46. Kovarik A, Matyasek R, Lim KY, Skalická K, Koukalová B, Knapp S, Chase M, Leitch AR: **Concerted evolution of 18-5.8-26S rDNA repeats in *Nicotiana allotetraploids*.** *Biol J Linn Soc* 2004, **82**(4):615-625.
47. Eickbush TH, Eickbush DG: **Finely orchestrated movements: Evolution of the ribosomal RNA genes.** *Genetics* 2007, **175**(2):477-485.
48. Rogers SO, Bendich AJ: **Ribosomal RNA genes in plants: variability in copy number and in the intergenic spacer.** *Plant Mol Biol* 1987, **9**(5):509-520.
49. Beech RN, Strobeck C: **Structure of the intergenic spacer region from the ribosomal RNA gene family of white spruce (*Picea glauca*).** *Plant Mol Biol* 1993, **22**(5):887-892.
50. Falquet J, Creusot F, Dron M: **Molecular analysis of *Phaseolus vulgaris* rDNA unit and characterization of a satellite DNA homologous to IGS subrepeats.** *Plant Physiol Biochem* 1997, **35**(8):611-622.

51. Ribeiro T, Barão A, Viegas W, Morais-Cecílio L: **Molecular cytogenetics of forest trees.** *Cytogenet Genome Res* 2008, **120**(3-4):220-227.
52. Nei M, Rooney AP: **Concerted and birth-and-death evolution of multigene families.** *Annu Rev Genet* 2005, **39**:121-152.
53. Sastri DC, Hilu K, Appels R, Lagudah ES, Playford J, Baum BR: **An overview of evolution in plant 5S DNA.** *Plant Syst Evol* 1992, **183**(3-4):169-181.
54. Douet J, Tourmente S: **Transcription of the 5S rRNA heterochromatic genes is epigenetically controlled in *Arabidopsis thaliana* and *Xenopus laevis*.** *Heredity* 2007, **99**(1):5-13.
55. Úbeda-Manzanaro M, Merlo MA, Palazón JL, Sarasquete C, Rebordinos L: **Sequence characterization and phylogenetic analysis of the 5S ribosomal DNA in species of the family Batrachoididae.** *Genome* 2010, **53**(9):723-730.
56. Elder JF, Turner BJ: **Concerted evolution of repetitive DNA sequences in eukaryotes.** *Q Rev Biol* 1995, **70**(3):297-320.
57. Ganley ARD, Scott B: **Extraordinary ribosomal spacer length heterogeneity in a *Neotyphodium* endophyte hybrid: Implications for concerted evolution.** *Genetics* 1998, **150**(4):1625-1637.
58. Ritland CE, Ritland K, Straus NA: **Variation in the ribosomal internal transcribed spacers (ITS1 and ITS2) among eight taxa of the *Mimulus guttatus* species complex.** *Mol Biol Evol* 1993, **10**(6):1273-1288.
59. Schlötterer C, Tautz D: **Chromosomal homogeneity of *Drosophila* ribosomal DNA arrays suggests intrachromosomal exchanges drive concerted evolution.** *Curr Biol* 1994, **4**(9):777-783.
60. Fujisawa M, Yamagata H, Kamiya K, Nakamura M, Saji S, Kanamori H, Wu J, Matsumoto T, Sasaki T: **Sequence comparison of distal and proximal ribosomal DNA arrays in rice (*Oryza sativa* L.) chromosome 9S and analysis of their flanking regions.** *Theor Appl Genet* 2006, **113**(3):419-428.
61. Gonzalez IL, Sylvester JE: **Human rDNA: Evolutionary patterns within the genes and tandem arrays derived from multiple chromosomes.** *Genomics* 2001, **73**(3):255-263.
62. Richard P, Manley JL: **Transcription termination by nuclear RNA polymerases.** *Genes Dev* 2009, **23**(11):1247-1269.
63. Kressler D, Hurt E, Baßler J: **Driving ribosome assembly.** *BBA - Mol Cell Res* 2010, **1803**(6):673-683.
64. Izutsu K, Wada C, Komine Y, Sako T, Ueguchi C, Nakura S, Wada A: ***Escherichia coli* ribosome-associated protein SRA, whose copy number increases during stationary phase.** *J Bacteriol* 2001, **183**(9):2765-2773.
65. Cerretti DP, Dean D, Davis GR, Bedwell DM, Nomura M: **The *spc* ribosomal protein operon of *Escherichia coli*: Sequence and cotranscription of the ribosomal protein genes and a protein export gene.** *Nucleic Acids Res* 1983, **11**(9):2599-2616.
66. Nomura M, Gourse R, Baughman G: **Regulation of the synthesis of ribosomes and ribosomal components.** *Annu Rev Biochem* 1984, **53**:75-117.
67. McIntosh KB, Bonham-Smith PC: **Ribosomal protein gene regulation: What about plants?** *Can J Bot* 2006, **84**(3):342-362.
68. Chatterji D, Kumar Ojha A: **Revisiting the stringent response, ppGpp and starvation signaling.** *Curr Opin Microbiol* 2001, **4**(2):160-165.
69. Levy S, Barkai N: **Coordination of gene expression with growth rate: A feedback or a feed-forward strategy?** *FEBS Lett* 2009, **583**(24):3974-3978.
70. Kaczanowska M, Rydén-Aulin M: **Ribosome biogenesis and the translation process in *Escherichia coli*.** *Microbiol Mol Biol Rev* 2007, **71**(3):477-494.

71. Planta RJ: **Regulation of ribosome synthesis in yeast.** *Yeast* 1997, **13**(16):1505-1518.
72. Planta RJ, Mager WH: **The list of cytoplasmic ribosomal proteins of *Saccharomyces cerevisiae*.** *Yeast* 1998, **14**(5):471-477.
73. French SL, Osheim YN, Schneider DA, Sikes ML, Fernandez CF, Copela LA, Misra VA, Nomura M, Wolin SL, Beyer AL: **Visual analysis of the yeast 5S rRNA gene transcriptome: Regulation and role of La protein.** *Mol Cell Biol* 2008, **28**(14):4576-4587.
74. Laferté A, Favry E, Sentenac A, Riva M, Carles C, Chédin S: **The transcriptional activity of RNA polymerase I is a key determinant for the level of all ribosome components.** *Genes Dev* 2006, **20**(15):2030-2040.
75. Xiao LJ, Grove A: **Coordination of ribosomal protein and ribosomal RNA gene expression in response to TOR signaling.** *Curr Genomics* 2009, **10**(3):198-205.
76. Martin DE, Soulard A, Hall MN: **TOR regulates ribosomal protein gene expression via PKA and the Forkhead Transcription Factor FHL1.** *Cell* 2004, **119**(7):969-979.
77. Tsang CK, Liu H, Zheng XFS: **mTOR binds to the promoters of RNA polymerase I- and III-transcribed genes.** *Cell Cycle* 2010, **9**(5):953-957.
78. Hu H, Li X: **Transcriptional regulation in eukaryotic ribosomal protein genes.** *Genomics* 2007, **90**(4):421-423.
79. Wade CH, Umbarger MA, McAlear MA: **The budding yeast rRNA and ribosome biosynthesis (RRB) regulon contains over 200 genes.** *Yeast* 2006, **23**(4):293-306.
80. Popescu SC, Tumer NE: **Silencing of ribosomal protein L3 genes in *N. tabacum* reveals coordinate expression and significant alterations in plant growth, development and ribosome biogenesis.** *Plant J* 2004, **39**(1):29-44.
81. Dieci G, Ruotolo R, Braglia P, Carles C, Carpentieri A, Amoresano A, Ottonello S: **Positive modulation of RNA polymerase III transcription by ribosomal proteins.** *Biochem Biophys Res Commun* 2009, **379**(2):489-493.
82. Stults DM, Killen MW, Pierce HH, Pierce AJ: **Genomic architecture and inheritance of human ribosomal RNA gene clusters.** *Genome Res* 2008, **18**(1):13-18.
83. Kaplan FS, Murray J, Sylvester JE, Gonzalez IL, O'Connor JP, Doering JL, Muenke M, Emanuel BS, Zasloff MA: **The topographic organization of repetitive DNA in the human nucleolus.** *Genomics* 1993, **15**(1):123-132.
84. Németh A, Conesa A, Santoyo-Lopez J, Medina I, Montaner D, Péterfia B, Solovei I, Cremer T, Dopazo J, Längst G: **Initial genomics of the human nucleolus.** *PLoS Genet* 2010, **6**(3):e1000889.
85. Balasubramanian S, Zheng D, Liu YJ, Fang G, Frankish A, Carrierio N, Robilotto R, Cayting P, Gerstein M: **Comparative analysis of processed ribosomal protein pseudogenes in four mammalian genomes.** *Genome Biol* 2009, **10**(1):R2.
86. Russell J, Zomerdiijk JCBM: **RNA-polymerase-I-directed rDNA transcription, life and works.** *Trends Biochem Sci* 2005, **30**(2):87-96.
87. Moss T, Langlois F, Gagnon-Kugler T, Stefanovsky V: **A housekeeper with power of attorney: The rRNA genes in ribosome biogenesis.** *Cell Mol Life Sci* 2007, **64**(1):29-49.
88. Caldarola S, De Stefano MC, Amaldi F, Loreni F: **Synthesis and function of ribosomal proteins - Fading models and new perspectives.** *FEBS J* 2009, **276**(12):3199-3210.
89. Perry RP: **The architecture of mammalian ribosomal protein promoters.** *BMC Evol Biol* 2005, **5**:15.

90. Kantidakis T, Ramsbottom BA, Birch JL, Dowding SN, White RJ: **mTOR associates with TFIIC, is found at tRNA and 5S rRNA genes, and targets their repressor Maf1.** *Proc Natl Acad Sci U S A* 2010, **107**(26):11823-11828.
91. Brown SJ, Cole MD, Erives AJ: **Evolution of the holozoan ribosome biogenesis regulon.** *BMC Genomics* 2008, **9**:442.
92. Warner JR, McIntosh KB: **How common are extraribosomal functions of ribosomal proteins?** *Mol Cell* 2009, **34**(1):3-11.
93. White RJ: **RNA polymerases I and III, non-coding RNAs and cancer.** *Trends Genet* 2008, **24**(12):622-629.
94. Murata M, Heslop-Harrison JS, Motoyoshi F: **Physical mapping of the 5S ribosomal RNA genes in *Arabidopsis thaliana* by multi-color fluorescence in situ hybridization with cosmid clones.** *Plant J* 1997, **12**(1):31-37.
95. Zoschke R, Liere K, Börner T: **From seedling to mature plant: *Arabidopsis* plastidial genome copy number, RNA accumulation and transcription are differentially regulated during leaf development.** *Plant J* 2007, **50**(4):710-722.
96. Cloix C, Tutois S, Mathieu O, Cuvillier C, Espagnol MC, Picard G, Tourmente S: **Analysis of 5S rDNA arrays in *Arabidopsis thaliana*: Physical mapping and chromosome-specific polymorphisms.** *Genome Res* 2000, **10**(5):679-690.
97. Davison J, Tyagi A, Comai L: **Large-scale polymorphism of heterochromatic repeats in the DNA of *Arabidopsis thaliana*.** *BMC Plant Biol* 2007, **7**:44.
98. Highett MI, Beven AF, Shaw PJ: **Localization of 5 S genes and transcripts in *Pisum sativum* nuclei.** *J Cell Sci* 1993, **105**(4):1151-1158.
99. Fuchs J, Kühne M, Schubert I: **Assignment of linkage groups to pea chromosomes after karyotyping and gene mapping by fluorescent in situ hybridization.** *Chromosoma* 1998, **107**(4):272-276.
100. Montijn MB, Houtsmuller AB, Ten Hoopen R, Oud JL, Nanninga N: **The 5S rRNA gene clusters have a defined orientation toward the nucleolus in *Petunia hybrida* and *Crepis capillaris*.** *Chromosome Res* 1999, **7**(5):387-399.
101. Cloix C, Tutois S, Yukawa Y, Mathieu O, Cuvillier C, Espagnol MC, Picard G, Tourmente S: **Analysis of the 5S RNA pool in *Arabidopsis thaliana*: RNAs are heterogeneous and only two of the genomic 5S loci produce mature 5S RNA.** *Genome Res* 2002, **12**(1):132-144.
102. Mathieu O, Jasencakova Z, Vaillant I, Gendrel AV, Colot V, Schubert I, Tourmente S: **Changes in 5S rDNA chromatin organization and transcription during heterochromatin establishment in *Arabidopsis*.** *Plant Cell* 2003, **15**(12):2929-2939.
103. Vaillant I, Tutois S, Cuvillier C, Schubert I, Tourmente S: **Regulation of *Arabidopsis thaliana* 5S rRNA genes.** *Plant Cell Physiol* 2007, **48**(5):745-752.
104. McStay B, Grummt I: **The epigenetics of rRNA genes: From molecular to chromosome biology.** *Annu Rev Cell Dev Biol* 2008, **24**:131-157.
105. Marques A, Fuchs J, Ma L, Heckmann S, Guerra M, Houben A: **Characterization of eu- and heterochromatin of *Citrus* with a focus on the condensation behavior of 45S rDNA chromatin.** *Cytogenet Genome Res* 2011, **134**(1):72-82.
106. Barakat A, Szick-Miranda K, Chang IF, Guyot R, Blanc G, Cooke R, Delseny M, Bailey-Serres J: **The organization of cytoplasmic ribosomal protein genes in the *Arabidopsis* genome.** *Plant Physiol* 2001, **127**(2):398-415.
107. Agarwal SM, Jain M, Grover A: **Genomic distribution of genes encoding 68 cytoplasmic ribosomal protein families in rice.** *Acta Physiol Plant* 2005, **27**(4 A):439-446.

108. Li C, Potuschak T, Colón-Carmona A, Gutiérrez RA, Doerner P: **Arabidopsis TCP20 links regulation of growth and cell division control pathways.** *Proc Natl Acad Sci U S A* 2005, **102**(36):12978-12983.
109. Byrne ME: **A role for the ribosome in development.** *Trends Plant Sci* 2009, **14**(9):512-519.
110. Schippers JHM, Mueller-Roeber B: **Ribosomal composition and control of leaf development.** *Plant Sci* 2010, **179**(4):307-315.
111. Michael WM, Dreyfuss G: **Distinct domains in ribosomal protein L5 mediate 5 S rRNA binding and nucleolar localization.** *J Biol Chem* 1996, **271**(19):11571-11574.
112. Hammond MC, Wachter A, Breaker RR: **A plant 5S ribosomal RNA mimic regulates alternative splicing of transcription factor IIIA pre-mRNAs.** *Nat Struct Mol Biol* 2009, **16**(5):541-549.
113. Krzyzosiak W, Denman R, Nurse K, Hellmann W, Boublik M, Gehrke CW, Agris PF, Ofengand J: **In vitro synthesis of 16S ribosomal RNA containing single base changes and assembly into a functional 30S ribosome.** *Biochemistry (Mosc)* 1987, **26**(8):2353-2364.
114. Hama T, Ferré-D'Amaré AR: **Pseudouridine Synthases.** *Chem Biol* 2006, **13**(11):1125-1135.
115. Mulder AM, Yoshioka C, Beck AH, Bunner AE, Milligan RA, Potter CS, Carragher B, Williamson JR: **Visualizing ribosome biogenesis: Parallel assembly pathways for the 30S subunit.** *Science* 2010, **330**(6004):673-677.
116. Sykes MT, Shajani Z, Sperling E, Beck AH, Williamson JR: **Quantitative proteomic analysis of ribosome assembly and turnover in vivo.** *J Mol Biol* 2010, **403**(3):331-345.
117. Hage AE, Tollervey D: **A surfeit of factors: why is ribosome assembly so much more complicated in eukaryotes than bacteria?** *RNA Biol* 2004, **1**(1):10-15.
118. Thiry M, Lafontaine DLJ: **Birth of a nucleolus: The evolution of nucleolar compartments.** *Trends Cell Biol* 2005, **15**(4):194-199.
119. Derenzini M, Pasquinelli G, O'Donohue MF, Ploton D, Thiry M: **Structural and functional organization of ribosomal genes within the mammalian cell nucleolus.** *J Histochem Cytochem* 2006, **54**(2):131-145.
120. Sato S, Yano H, Makimoto Y, Kaneta T, Sato Y: **Nucleolonema as a fundamental substructure of the nucleolus.** *J Plant Res* 2005, **118**(2):71-81.
121. Shang G, Wang F, Hao S, Jiao M: **Dynamic changes of nucleolar DNA configuration and distribution during the cell cycle in *Allium sativum* cells.** *Micron* 2009, **40**(4):449-454.
122. Sirri V, Urcuqui-Inchima S, Roussel P, Hernandez-Verdun D: **Nucleolus: The fascinating nuclear body.** *Histochem Cell Biol* 2008, **129**(1):13-31.
123. Kühn H, Hierlmeier T, Merl J, Jakob S, Aguisa-Touré AH, Milkereit P, Tschochner H: **The Noc-domain containing C-terminus of Noc4p mediates both formation of the Noc4p-Nop14p submodule and its incorporation into the SSU processome.** *PLoS ONE* 2009, **4**(12):e8370.
124. Boisvert FM, Van Koningsbruggen S, Navascués J, Lamond AI: **The multifunctional nucleolus.** *Nat Rev Mol Cell Biol* 2007, **8**(7):574-585.
125. Turner AJ, Knox AA, Prieto JL, McStay B, Watkins NJ: **A novel small-subunit processome assembly intermediate that contains the U3 snoRNP, nucleolin, RRP5, and DBP4.** *Mol Cell Biol* 2009, **29**(11):3007-3017.
126. Lafontaine DLJ: **A 'garbage can' for ribosomes: how eukaryotes degrade their ribosomes.** *Trends Biochem Sci* 2010, **35**(5):267-277.

127. Szymański M, Barciszewska MZ, Erdmann VA, Barciszewski J: **5 S rRNA: Structure and interactions.** *Biochem J* 2003, **371**(3):641-651.
128. Nissan TA, Baßler J, Petfalski E, Tollervey D, Hurt E: **60S pre-ribosome formation viewed from assembly in the nucleolus until export to the cytoplasm.** *EMBO J* 2002, **21**(20):5539-5547.
129. Henras AK, Soudet J, Gêrus M, Lebaron S, Caizergues-Ferrer M, Mouglin A, Henry Y: **The post-transcriptional steps of eukaryotic ribosome biogenesis.** *Cell Mol Life Sci* 2008, **65**(15):2334-2359.
130. Karbstein K: **Role of GTPases in ribosome assembly.** *Biopolymers* 2007, **87**(1):1-11.
131. Strunk BS, Karbstein K: **Powering through ribosome assembly.** *RNA* 2009, **15**(12):2083-2104.
132. Lang BF, Seif E, Gray MW, O'Kelly CJ, Burger G: **A comparative genomics approach to the evolution of eukaryotes and their mitochondria.** *J Eukaryot Microbiol* 1999, **46**(4):320-326.
133. Koc EC, Burkhart W, Blackburn K, Moyer MB, Schlatter DM, Moseley A, Spremulli LL: **The large subunit of the mammalian mitochondrial ribosome: Analysis of the complement of ribosomal proteins present.** *J Biol Chem* 2001, **276**(47):43958-43969.
134. Smits P, Smeitink JAM, van den Heuvel LP, Huynen MA, Ettema TJG: **Reconstructing the evolution of the mitochondrial ribosomal proteome.** *Nucleic Acids Res* 2007, **35**(14):4686-4703.
135. Unseld M, Marienfeld JR, Brandt P, Brennicke A: **The mitochondrial genome of *Arabidopsis thaliana* contains 57 genes in 366,924 nucleotides.** *Nat Genet* 1997, **15**(1):57-61.
136. Bonen L, Calixte S: **Comparative analysis of bacterial-origin genes for plant mitochondrial ribosomal proteins.** *Mol Biol Evol* 2006, **23**(3):701-712.
137. Kenmochi N, Suzuki T, Uechi T, Magoori M, Kuniba M, Higa S, Watanabe K, Tanaka T: **The human mitochondrial ribosomal protein genes: Mapping of 54 genes to the chromosomes and implications for human disorders.** *Genomics* 2001, **77**(1-2):65-70.
138. Kubo N, Fujimoto M, Arimura SI, Hirai M, Tsutsumi N: **Transfer of rice mitochondrial ribosomal protein L6 gene to the nucleus: Acquisition of the 5'-untranslated region via a transposable element.** *BMC Evol Biol* 2008, **8**(1):314.
139. Adams KL, Qiu YL, Stoutemyer M, Palmer JD: **Punctuated evolution of mitochondrial gene content: High and variable rates of mitochondrial gene loss and transfer to the nucleus during angiosperm evolution.** *Proc Natl Acad Sci U S A* 2002, **99**(15):9905-9912.
140. Gagliardi D, Gualberto JM: **Gene expression in higher plant mitochondria.** In: *Plant Mitochondria From Genome to Function*. Edited by Day D, Millar AH, Whelan J; 2004: 55-82.
141. Stern DB, Dyer TA, Lonsdale DM: **Organization of the mitochondrial ribosomal RNA genes of maize.** *Nucleic Acids Res* 1982, **10**(11):3333-3340.
142. Smirnov A, Comte C, Mager-Heckel AM, Addis V, Krasheninnikov IA, Martin RP, Entelis N, Tarassov I: **Mitochondrial enzyme rhodanese is essential for 5 S ribosomal RNA import into human mitochondria.** *J Biol Chem* 2010, **285**(40):30792-30803.
143. Sologub MY, Kochetkov SN, Temiakov DE: **Transcription and its regulation in mammalian and human mitochondria.** *Mol Biol* 2009, **43**(2):198-210.

144. Sriraman P, Silhavy D, Maliga P: **Transcription from heterologous rRNA operon promoters in chloroplasts reveals requirement for specific activating factors.** *Plant Physiol* 1998, **117**(4):1495-1499.
145. Courtois F, Merendino L, Demarsy E, Mache R, Lerbs-Mache S: **Phage-type RNA polymerase RPOTmp transcribes the rrn operon from the PC promoter at early developmental stages in Arabidopsis.** *Plant Physiol* 2007, **145**(3):712-721.
146. MacLean D, Jerome CA, Brown APC, Gray JC: **Co-regulation of nuclear genes encoding plastid ribosomal proteins by light and plastid signals during seedling development in tobacco and Arabidopsis.** *Plant Mol Biol* 2008, **66**(5):475-490.
147. Lagrange T, Franzetti B, Axelos M, Mache R, Lerbs-Mache S: **Structure and expression of the nuclear gene coding for the chloroplast ribosomal protein L21: Developmental regulation of a housekeeping gene by alternative promoters.** *Mol Cell Biol* 1993, **13**(4):2614-2622.
148. Subramanian AR: **Molecular genetics of chloroplast ribosomal proteins.** *Trends Biochem Sci* 1993, **18**(5):177-181.
149. Kato T, Kaneko T, Sato S, Nakamura Y, Tabata S: **Complete structure of the chloroplast genome of a legume, *Lotus japonicus*.** *DNA Res* 2000, **7**(6):323-330.
150. Cahoon AB, Takacs EM, Sharpe RM, Stern DB: **Nuclear, chloroplast, and mitochondrial transcript abundance along a maize leaf developmental gradient.** *Plant Mol Biol* 2008, **66**(1-2):33-46.
151. Peled-Zehavi H, Danon A: **Translation and translational regulation in chloroplasts.** In: *Cell and Molecular Biology of Plastids*. Edited by Bock R, vol. 19; 2007: 249-281.
152. Harrak H, Lagrange T, Bisanz-Seyer C, Lerbs-Mache S, Mache R: **The expression of nuclear genes encoding plastid ribosomal proteins precedes the expression of chloroplast genes during early phases of chloroplast development.** *Plant Physiol* 1995, **108**(2):685-692.
153. Trifa Y, Lerbs-Mache S: **Extra-ribosomal function(s) of the plastid ribosomal protein L4 in the expression of ribosomal components in spinach.** *Mol Gen Genet* 2000, **263**(4):642-647.
154. Lee HC, Lin TY: **Isolation of plant nuclei suitable for flow cytometry from recalcitrant tissue by use of a filtration column.** *Plant Mol Biol Rep* 2005, **23**(1):53-58.
155. Bock R, Timmis JN: **Reconstructing evolution: Gene transfer from plastids to the nucleus.** *Bioessays* 2008, **30**(6):556-566.
156. Fajkus J, Sýkorová E, Leitch AR: **Telomeres in evolution and evolution of telomeres.** *Chromosome Res* 2005, **13**(5):469-479.
157. Stephan W, Cho S: **Possible role of natural selection in the formation of tandem-repetitive noncoding DNA.** *Genetics* 1994, **136**(1):333-341.
158. Salina EA, Sergeeva EM, Adonina IG, Shcherban AB, Afonnikov DA, Belcram H, Huneau C, Chalhoub B: **Isolation and sequence analysis of the wheat B genome subtelomeric DNA.** *BMC Genomics* 2009, **10**:414.
159. Kaul S, Koo HL, Jenkins J, Rizzo M, Rooney T, Tallon LJ, Feldblyum T, Nierman W, Benito MI, Lin X et al: **Analysis of the genome sequence of the flowering plant *Arabidopsis thaliana*.** *Nature* 2000, **408**(6814):796-815.
160. Vogel JP, Garvin DF, Mockler TC, Schmutz J, Rokhsar D, Bevan MW, Barry K, Lucas S, Harmon-Smith M, Lail K et al: **Genome sequencing and analysis of the model grass *Brachypodium distachyon*.** *Nature* 2010, **463**(7282):763-768.
161. Bennetzen JL: **Transposable element contributions to plant gene and genome evolution.** *Plant Mol Biol* 2000, **42**(1):251-269.

162. Barakat A, Han DT, Benslimane AA, Rode A, Bernardi G: **The gene distribution in the genomes of pea, tomato and date palm.** *FEBS Lett* 1999, **463**(1-2):139-142.
163. Sandhu D, Gill KS: **Gene-containing regions of wheat and the other grass genomes.** *Plant Physiol* 2002, **128**(3):803-811.
164. Devos KM: **Grass genome organization and evolution.** *Curr Opin Plant Biol* 2010, **13**(2):139-145.
165. Hall AE, Kettler GC, Preuss D: **Dynamic evolution at pericentromeres.** *Genome Res* 2006, **16**(3):355-364.
166. Lamb J, Yu W, Han F, Birchler J: **Plant centromeres.** In: *Genome Dynamics*. Edited by Volff JN, vol. 4; 2008: 95-107.
167. Neumann P, Navratilova A, Koblikova A, Kejnovsky E, Hribova E, Hobza R, Widmer A, Dolezel J, Macas J: **Plant centromeric retrotransposons: a structural and cytogenetic perspective.** *Mobile DNA* 2011, **2**(1):4.
168. Stephan W: **Quantitative variation and chromosomal location of satellite DNAs.** *Genet Res* 1987, **50**(1):41-52.
169. Charlesworth B, Sniegowski P, Stephan W: **The evolutionary dynamics of repetitive DNA in eukaryotes.** *Nature* 1994, **371**(6494):215-220.
170. Akhunov ED, Goodyear AW, Geng S, Qi LL, Echalié B, Gill BS, Miftahudin A, Gustafson JP, Lazo G, Chao S *et al*: **The organization and rate of evolution of wheat genomes are correlated with recombination rates along chromosomes arms.** *Genome Res* 2003, **13**(5):753-763.
171. Tian Z, Rizzon C, Du J, Zhu L, Bennetzen JL, Jackson SA, Gaut BS, Ma J: **Do genetic recombination and gene density shape the pattern of DNA elimination in rice long terminal repeat retrotransposons?** *Genome Res* 2009, **19**(12):2221-2230.
172. Rockman MV, Skrovanek SS, Kruglyak L: **Selection at linked sites shapes heritable phenotypic variation in *C. elegans*.** *Science* 2010, **330**(6002):372-376.
173. Choulet F, Wicker T, Rustenholz C, Paux E, Salse J, Leroy P, Schlub S, le Paslier MC, Magdelenat G, Gonthier C *et al*: **Megabase level sequencing reveals contrasted organization and evolution patterns of the wheat gene and transposable element spaces.** *Plant Cell* 2010, **22**(6):1686-1701.
174. Zakharov IA: **Location of genes in chromosomes: Random or not?** *Russ J Genet* 2010, **46**(10):1165-1172.
175. Vision TJ: **Gene order in plants: A slow but sure shuffle.** *New Phytol* 2005, **168**(1):51-60.
176. Bennetzen JL: **Patterns in grass genome evolution.** *Curr Opin Plant Biol* 2007, **10**(2):176-181.
177. Dong F, Jiang J: **Non-Rabl patterns of centromere and telomere distribution in the interphase nuclei of plant cells.** *Chromosome Res* 1998, **6**(7):551-558.
178. Wako T, Fukui K: **Higher organization and histone modification of the plant nucleus and chromosome.** *Cytogenet Genome Res* 2010, **129**(1-3):55-63.
179. Cremer T, Cremer M: **Chromosome territories.** *Cold Spring Harb Perspect Biol* 2010, **2**(3).
180. Abranches R, Beven AF, Aragón-Alcaide L, Shaw PJ: **Transcription sites are not correlated with chromosome territories in wheat nuclei.** *J Cell Biol* 1998, **143**(1):5-12.
181. Pecinka A, Schubert V, Meister A, Kreth G, Klatte M, Lysak MA, Fuchs J, Schubert I: **Chromosome territory arrangement and homologous pairing in nuclei of *Arabidopsis thaliana* are predominantly random except for NOR-bearing chromosomes.** *Chromosoma* 2004, **113**(5):258-269.

182. Berr A, Pecinka A, Meister A, Kreth G, Fuchs J, Blattner FR, Lysak MA, Schubert I: **Chromosome arrangement and nuclear architecture but not centromeric sequences are conserved between *Arabidopsis thaliana* and *Arabidopsis lyrata*.** *Plant J* 2006, **48**(5):771-783.
183. Meaburn KJ, Misteli T: **Cell biology: Chromosome territories.** *Nature* 2007, **445**(7126):379-781.
184. Bártoová E, Krejčí J, Harničarová A, Galiová G, Kozubek S: **Histone modifications and nuclear architecture: A review.** *J Histochem Cytochem* 2008, **56**(8):711-721.
185. Schubert I, Shaw P: **Organization and dynamics of plant interphase chromosomes.** *Trends Plant Sci* 2011, **16**(5):273-281.
186. Fedorova E, Zink D: **Nuclear architecture and gene regulation.** *BBA - Mol Cell Res* 2008, **1783**(11):2174-2184.
187. Lima-de-Faria A: **Classification of genes, rearrangements and chromosomes according to the chromosome field.** *Hereditas* 1980, **93**(1):1-46.
188. Gill KS, Gill BS, Endo TR, Boyko EV: **Identification and high-density mapping of gene-rich regions in chromosome group 5 of wheat.** *Genetics* 1996, **143**(2):1001-1012.
189. Dyer AF: **Allocyclic segments of chromosomes and the structural heterozygosity that they reveal.** *Chromosoma* 1963, **13**(5):545-576.
190. Khrustaleva LI, De Melo PE, Van Heusden AW, Kik C: **The integration of recombination and physical maps in a large-genome monocot using haploid genome analysis in a trihybrid *Allium* population.** *Genetics* 2005, **169**(3):1673-1685.
191. Wendel JF: **Genome evolution in polyploids.** *Plant Mol Biol* 2000, **42**(1):225-249.
192. Fukushima K, Imamura K, Nagano K, Hoshi Y: **Contrasting patterns of the 5S and 45S rDNA evolutions in the *Byblis liniflora* complex (Byblidaceae).** *J Plant Res* 2011, **124**(2):231-244.
193. Arnheim N, Krystal M, Schmickel R: **Molecular evidence for genetic exchanges among ribosomal genes on nonhomologous chromosomes in man and apes.** *Proc Natl Acad Sci U S A* 1980, **77**(12 II):7323-7327.
194. Arnheim N, Treco D, Taylor B, Eicher EM: **Distribution of ribosomal gene length variants among mouse chromosomes.** *Proc Natl Acad Sci U S A* 1982, **79**(15):4677-4680.
195. Tagashira N, Kondo K: **Chromosome phylogeny of *Zamia* and *Ceratozamia* by means of Robertsonian changes detected by fluorescence in situ hybridization (FISH) technique of rDNA.** *Plant Syst Evol* 2001, **227**(3-4):145-155.
196. Lim KY, Kovarik A, Matyasek R, Chase MW, Knapp S, McCarthy E, Clarkson JJ, Leitch AR: **Comparative genomics and repetitive sequence divergence in the species of diploid *Nicotiana* section *Alatae*.** *Plant J* 2006, **48**(6):907-919.
197. Weiss-Schneeweiss H, Schneeweiss GM, Stuessy TF, Mabuchi T, Park JM, Jang CG, Sun BY: **Chromosomal stasis in diploids contrasts with genome restructuring in auto- and allopolyploid taxa of *Hepatica* (Ranunculaceae).** *New Phytol* 2007, **174**(3):669-682.
198. Guerra M, Felix LP: **O cariótipo de *Nothoscordum pulchellum* (Alliaceae) com ênfase na heterocromatina e sítios de DNAr.** *Bol Soc Arg Bot* 2000, **35**(3-4):283-289.
199. Souza LGR, Crosa O, Winge H, Guerra M: **The karyotype of *Nothoscordum arenarium* Herter (Gilliesioideae, Alliaceae): A populational and cytomolecular analysis.** *Genet Mol Biol* 2009, **32**(1):111-116.

200. Weiss-Schneeweiss H, Stuessy TF, Siljak-Yakovlev S, Baeza CM, Parker J: **Karyotype evolution in South American species of *Hypochaeris* (Asteraceae, Lactuceae).** *Plant Syst Evol* 2003, **241**(3-4):171-184.
201. Weiss-Schneeweiss H, Tremetsberger K, Schneeweiss GM, Parker JS, Stuessy TF: **Karyotype diversification and evolution in diploid and polyploid South American *Hypochaeris* (Asteraceae) inferred from rDNA localization and genetic fingerprint data.** *Ann Bot* 2008, **101**(7):909-918.
202. Badaeva ED, Friebe B, Gill BS: **Genome differentiation in *Aegilops*. 2. Physical mapping of 5S and 18S-26S ribosomal RNA gene families in diploid species.** *Genome* 1996, **39**(6):1150-1158.
203. Fernandes T, Rego LNAA, Nardy M, Yuyama PM, Vanzela ALL: **Karyotype differentiation of four *Cestrum* species (Solanaceae) revealed by fluorescent chromosome banding and FISH.** *Genet Mol Biol* 2009, **32**(2):320-327.
204. Fregonezi JN, Fernandes T, Torezan JMD, Vieira AOS, Vanzela ALL: **Karyotype differentiation of four *Cestrum* species (Solanaceae) based on the physical mapping of repetitive DNA.** *Genet Mol Biol* 2006, **29**(1):97-104.
205. Fujisawa M, Nakayama S, Nishio T, Fujishita M, Hayashi K, Ishizaki K, Kajikawa M, Yamato KT, Fukuzawa H, Ohyama K: **Evolution of ribosomal DNA unit on the X chromosome independent of autosomal units in the liverwort *Marchantia polymorpha*.** *Chromosome Res* 2003, **11**(7):695-703.
206. Orzechowska M, Siwinska D, Maluszynska J: **Molecular cytogenetic analyses of haploid and allopolyploid *Pellia* species.** *J Bryol* 2010, **32**(2):113-121.
207. Garcia S, Lim KY, Chester M, Garnatje T, Pellicer J, Vallès J, Leitch AR, Kovařík A: **Linkage of 35S and 5S rRNA genes in *Artemisia* (family Asteraceae): First evidence from angiosperms.** *Chromosoma* 2009, **118**(1):85-97.
208. Berjano R, Roa F, Talavera S, Guerra M: **Cytotaxonomy of diploid and polyploid *Aristolochia* (Aristolochiaceae) species based on the distribution of CMA/DAPI bands and 5S and 45S rDNA sites.** *Plant Syst Evol* 2009, **280**(3-4):219-227.
209. Cohen S, Houben A, Segal D: **Extrachromosomal circular DNA derived from tandemly repeated genomic sequences in plants.** *Plant J* 2008, **53**(6):1027-1034.
210. Cohen S, Agmon N, Sobol O, Segal D: **Extrachromosomal circles of satellite repeats and 5S ribosomal DNA in human cells.** *Mobile DNA* 2010, **1**(1):11.
211. Dubcovsky J, Dvořák J: **Ribosomal RNA multigene loci: Nomads of the triticeae genomes.** *Genetics* 1995, **140**(4):1367-1377.
212. Hall KJ, Parker JS: **Stable chromosome fission associated with rDNA mobility.** *Chromosome Res* 1995, **3**(7):417-422.
213. Schubert I, Wobus U: **In situ hybridization confirms jumping nucleolus organizing regions in *Allium*.** *Chromosoma* 1985, **92**(2):143-148.
214. Wiley JE, Little ML, Romano MA, Blount DA, Cline GR: **Polymorphism in the location of the 18S and 28S rRNA genes on the chromosomes of the diploid-tetraploid treefrogs *Hyla chrysoscelis* and *H. versicolor*.** *Chromosoma* 1989, **97**(6):481-487.
215. Thomas HM, Harper JA, Morgan WG: **Gross chromosome rearrangements are occurring in an accession of the grass *Lolium rigidum*.** *Chromosome Res* 2001, **9**(7):585-590.
216. Raskina O, Belyayev A, Nevo E: **Quantum speciation in *Aegilops*: Molecular cytogenetic evidence from rDNA cluster variability in natural populations.** *Proc Natl Acad Sci U S A* 2004, **101**(41):14818-14823.
217. Takahashi C: **Physical mapping of rDNA sequences in four karyotypes of *Ranunculus silerifolius* (Ranunculaceae).** *J Plant Res* 2003, **116**(4):331-336.

218. Raskina O, Belyayev A, Nevo E: **Activity of the En/Spm-like transposons in meiosis as a base for chromosome repatterning in a small, isolated, peripheral population of *Aegilops speltoides* Tausch.** *Chromosome Res* 2004, **12**(2):153-161.
219. Kobayashi T: **Strategies to maintain the stability of the ribosomal RNA gene repeats: Collaboration of recombination, cohesion, and condensation.** *Genes Genet Syst* 2006, **81**(3):155-161.
220. Muravenko OV, Yurkevich OY, Bolsheva NL, Samatadze TE, Nosova IV, Zelenina DA, Volkov AA, Popov KV, Zelenin AV: **Comparison of genomes of eight species of sections *Linum* and *Adenolinum* from the genus *Linum* based on chromosome banding, molecular markers and RAPD analysis.** *Genetica* 2009, **135**(2):245-255.
221. Kalendar R, Tanskanen J, Chang W, Antonius K, Sela H, Peleg O, Schulman AH: **Cassandra retrotransposons carry independently transcribed 5S RNA.** *Proc Natl Acad Sci U S A* 2008, **105**(15):5833-5838.
222. Cioffi MB, Martins C, Bertollo LA: **Chromosome spreading of associated transposable elements and ribosomal DNA in the fish *Erythrinus erythrinus*. Implications for genome change and karyoevolution in fish.** *BMC Evol Biol* 2010, **10**(1):271.
223. Chester M, Sykorova E, Fajkus J, Leitch AR: **Single integration and spread of a copia-like sequence nested in rDNA intergenic spacers of *Allium cernuum* (Alliaceae).** *Cytogenet Genome Res* 2010, **129**(1-3):35-46.
224. Belyayev A, Raskina O, Nevo E: **Variability of the chromosomal distribution of Ty3-gypsy retrotransposons in the populations of two wild Triticeae species.** *Cytogenet Genome Res* 2005, **109**(1-3):43-49.
225. Raskina O, Barber JC, Nevo E, Belyayev A: **Repetitive DNA and chromosomal rearrangements: Speciation-related events in plant genomes.** *Cytogenet Genome Res* 2008, **120**(3-4):351-357.
226. Almeida C, Pedrosa-Harand A: **Contrasting rDNA evolution in lima bean (*Phaseolus lunatus* L.) and common bean (*P. vulgaris* L., Fabaceae).** *Cytogenet Genome Res* 2011, **132**(3):212-217.
227. Hasterok R, Wolny E, Hosiawa M, Kowalczyk M, Kulak-Ksiazczyk S, Ksiazczyk T, Heneen WK, Maluszynska J: **Comparative analysis of rDNA distribution in chromosomes of various species of Brassicaceae.** *Ann Bot* 2006, **97**(2):205-216.
228. Thomas HM, Harper JA, Meredith MR, Morgan WG, Thomas ID, Timms E, King IP: **Comparison of ribosomal DNA sites in *Lolium* species by fluorescence in situ hybridization.** *Chromosome Res* 1996, **4**(7):486-490.
229. Ricroch A, Peffley EB, Baker RJ: **Chromosomal location of rDNA in *Allium*: in situ hybridization using biotin- and fluorescein-labelled probe.** *Theor Appl Genet* 1992, **83**(4):413-418.
230. Do GS, Seo BB, Yamamoto M, Suzuki G, Mukai Y: **Identification and chromosomal location of tandemly repeated DNA sequences in *Allium cepa*.** *Genes Genet Syst* 2001, **76**(1):53-60.
231. Brown SE, Stephens JL, Lapitan NLV, Knudson DL: **Fish landmarks for barley chromosomes (*Hordeum vulgare* L.).** *Genome* 1999, **42**(2):274-281.
232. Muravenko OV, Badaeva ED, Amosova AV, Shostak NG, Popov KV, Zelenin AV: **Localization of human ribosomal gene DNA probes on barley chromosomes.** *Russ J Genet* 2001, **37**(12):1452-1454.
233. Taketa S, Harrison GE, Heslop-Harrison JS: **Comparative physical mapping of the 5S and 18S-25S rDNA in nine wild *Hordeum* species and cytotypes.** *Theor Appl Genet* 1999, **98**(1):1-9.

234. Salvo-Garrido H, Travella S, Billiam LJ, Harwood WA, Snape JW: **The distribution of transgene insertion sites in barley determined by physical and genetic mapping.** *Genetics* 2004, **167**(3):1371-1379.
235. De Melo NF, Guerra M: **Variability of the 5S and 45S rDNA sites in *Passiflora* L. species with distinct base chromosome numbers.** *Ann Bot* 2003, **92**(2):309-316.
236. Seijo JG, Lavia GI, Fernández A, Krapovickas A, Ducasse D, Moscone EA: **Physical mapping of the 5S and 18S-25S rRNA genes by FISH as evidence that *Arachis duranensis* and *A. ipaensis* are the wild diploid progenitors of *A. hypogaea* (Leguminosae).** *Am J Bot* 2004, **91**(9):1294-1303.
237. Lim KB, Wennekes J, De Jong JH, Jacobsen E, Van Tuyl JM: **Karyotype analysis of *Lilium longiflorum* and *Lilium rubellum* by chromosome banding and fluorescence in situ hybridisation.** *Genome* 2001, **44**(5):911-918.
238. Liu ZL, Zhang D, Hong DY, Wang XR: **Chromosomal localization of 5S and 18S-5.8S-25S ribosomal DNA sites in five Asian pines using fluorescence in situ hybridization.** *Theor Appl Genet* 2003, **106**(2):198-204.
239. Moscone EA, Samuel R, Schwarzacher T, Schweizer D, Pedrosa-Harand A: **Complex rearrangements are involved in *Cephalanthera* (Orchidaceae) chromosome evolution.** *Chromosome Res* 2007, **15**(7):931-943.
240. Ali HBM, Meister A, Schubert I: **DNA content, rDNA loci, and DAPI bands reflect the phylogenetic distance between *Lathyrus* species.** *Genome* 2000, **43**(6):1027-1032.
241. Raina SN, Mukai Y, Kawaguchi K, Goel S, Jain A: **Physical mapping of 18S-5.8S-26S and 5S ribosomal RNA gene families in three important vetches (*Vicia* species) and their allied taxa constituting three species complexes.** *Theor Appl Genet* 2001, **103**(6-7):839-845.
242. Mizuochi H, Marasek A, Okazaki K: **Molecular cloning of *Tulipa fosteriana* rDNA and subsequent FISH analysis yields cytogenetic organization of 5S rDNA and 45S rDNA in *T. gesneriana* and *T. fosteriana*.** *Euphytica* 2007, **155**(1-2):235-248.
243. Falistocco E: **Physical mapping of rRNA genes in *Medicago sativa* and *M. glomerata* by fluorescent in situ hybridization.** *J Hered* 2000, **91**(3):256-260.
244. Robert ML, Lim KY, Hanson L, Sanchez-Teyer F, Bennett MD, Leitch AR, Leitch IJ: **Wild and agronomically important *Agave* species (Asparagaceae) show proportional increases in chromosome number, genome size, and genetic markers with increasing ploidy.** *Bot J Linn Soc* 2008, **158**(2):215-222.
245. Iovene M, Grzebelus E, Carputo D, Jiang J, Simon PW: **Major cytogenetic landmarks and karyotype analysis in *Daucus carota* and other Apiaceae.** *Am J Bot* 2008, **95**(7):793-804.
246. Lim KY, Matyasek R, Kovarik A, Leitch A: **Parental origin and genome evolution in the allopolyploid *Iris versicolor*.** *Ann Bot* 2007, **100**(2):219-224.
247. Pontes O, Neves N, Silva M, Lewis MS, Madlung A, Comai L, Viegas W, Pikaard CS: **Chromosomal locus rearrangements are a rapid response to formation of the allotetraploid *Arabidopsis suecica* genome.** *Proc Natl Acad Sci U S A* 2004, **101**(52):18240-18245.
248. Ran Y, Hammett KRW, Murray BG: **Phylogenetic analysis and karyotype evolution in the genus *Clivia* (Amaryllidaceae).** *Ann Bot* 2001, **87**(6):823-830.
249. Guerra M: **Chromosome numbers in plant cytotaxonomy: Concepts and implications.** *Cytogenet Genome Res* 2008, **120**(3-4):339-350.
250. Lysak MA, Berr A, Pecinka A, Schmidt R, McBreen K, Schubert I: **Mechanisms of chromosome number reduction in *Arabidopsis thaliana* and related Brassicaceae species.** *Proc Natl Acad Sci U S A* 2006, **103**(13):5224-5229.

251. Williams WM, Ansari HA, Ellison NW, Hussain SW: **Evidence of three subspecies in *Trifolium nigrescens* Viv.** *Ann Bot* 2001, **87**(5):683-691.
252. De Bustos A, Cuadrado A, Soler C, Jouve N: **Physical mapping of repetitive DNA sequences and 5S and 18S-26S rDNA in five wild species of the genus *Hordeum*.** *Chromosome Res* 1996, **4**(7):491-499.
253. Adachi J, Watanabe K, Fukui K, Ohmido N, Kosuge K: **Chromosomal location and reorganization of the 45S and 5S rDNA in the *Brachyscome lineariloba* complex (Asteraceae).** *J Plant Res* 1997, **110**(1099):371-377.
254. Houben A, Thompson N, Ahne R, Leach CR, Verlin D, Timmis JN: **A monophyletic origin of the B chromosomes of *Brachycome dichromosomatica* (Asteraceae).** *Plant Syst Evol* 1999, **219**(1-2):127-135.
255. Maggini F, Cremonini R, Zolfino C, Tucci GF, D'Ovidio R, Delre V, DePace C, Scarascia Mugnozza GT, Cionini PG: **Structure and chromosomal localization of DNA sequences related to ribosomal subrepeats in *Vicia faba*.** *Chromosoma* 1991, **100**(4):229-234.
256. Macas J, Navrátilová A, Mészáros T: **Sequence subfamilies of satellite repeats related to rDNA intergenic spacer are differentially amplified on *Vicia sativa* chromosomes.** *Chromosoma* 2003, **112**(3):152-158.
257. Schmidt ER, Godwin EA, Keyl HG, Israelewski N: **Cloning and analysis of ribosomal DNA of *Chironomus thummi piger* and *Chironomus thummi thummi*. The nontranscribed spacer of *Ch. th. thummi* contains a highly repetitive DNA sequence.** *Chromosoma* 1982, **87**(4):389-407.
258. Unfried K, Schiebel K, Hemleben V: **Subrepeats of rDNA intergenic spacer present as prominent independent satellite DNA in *Vigna radiata* but not in *Vigna angularis*.** *Gene* 1991, **99**(1):63-68.
259. Lim KY, Skalicka K, Koukalova B, Volkov RA, Matyasek R, Hemleben V, Leitch AR, Kovarik A: **Dynamic changes in the distribution of a satellite homologous to intergenic 26-18S rDNA spacer in the evolution of *Nicotiana*.** *Genetics* 2004, **166**(4):1935-1946.
260. Hřibová E, Doleželová M, Town CD, Macas J, Doležel J: **Isolation and characterization of the highly repeated fraction of the banana genome.** *Cytogenet Genome Res* 2007, **119**(3-4):268-274.
261. Raina SN, Sharma S, Sasakuma T, Kishii M, Vaishnavi S: **Novel repeated DNA sequences in safflower (*Carthamus tinctorius* L.) (Asteraceae): Cloning, sequencing, and physical mapping by fluorescence in situ hybridization.** *J Hered* 2005, **96**(4):424-429.
262. Volkov RA, Zanke C, Panchuk II, Hemleben V: **Molecular evolution of 5S rDNA of *Solanum* species (sect. *Petota*): Application for molecular phylogeny and breeding.** *Theor Appl Genet* 2001, **103**(8):1273-1282.
263. Martins C, Ferreira IA, Oliveira C, Foresti F, Galetti Jr PM: **A tandemly repetitive centromeric DNA sequence of the fish *Hoplias malabaricus* (Characiformes: Erythrinidae) is derived from 5S rDNA.** *Genetica* 2006, **127**(1-3):133-141.
264. Vittorazzi SE, Lourenço LB, Del-Grande ML, Recco-Pimentel SM: **Satellite DNA Derived from 5S rDNA in *Physalaemus cuvieri* (Anura, Leiuperidae).** *Cytogenet Genome Res* 2011, **134**(2):101-107.
265. Tuskan GA, DiFazio S, Jansson S, Bohlmann J, Grigoriev I, Hellsten U, Putnam M, Ralph S, Rombauts S, Salamov A *et al*: **The genome of black cottonwood, *Populus trichocarpa* (Torr. & Gray).** *Science* 2006, **313**(5793):1596-1604.

4. MANUSCRITO A SER SUBMETIDO À REVISTA BMC PLANT BIOLOGY: Distribuição dos sítios de DNAr 45S em cromossomos de plantas

Fernando Roa Ovalle¹, Isabelle Meunier², Marcelo Guerra¹

¹ Universidade Federal de Pernambuco, Departamento de Botânica, Recife, PE, Brasil

² Universidade Federal Rural de Pernambuco. Departamento de Ciência Florestal, Área de Manejo. Av. Dom Manoel de Medeiros, s/n. Aflitos. 52171-030. Recife, PE, Brasil

TÍTULO ABREVIADO: Distribuição dos sítios de DNAr 45S em plantas

PALAVRAS-CHAVE: acrocêntricos, DNAr 45S, sítios múltiplos, variabilidade intra-específica, mapeamento, citogenética, meta-análise

Autor para correspondência:

Marcelo Guerra

Universidade Federal de Pernambuco

Centro de Ciências Biológicas

Departamento de Botânica

Laboratório de Citogenética Vegetal

Rua Nelson Chaves, s/n

Cidade Universitária

50.670-420, Recife-PE, Brasil

Tel.: + 55 81 2126 8846. Fax: + 55 81 2126 8348.

E-mail: msfguerra@hotmail.com

RESUMO

Foi construída e analisada uma base de dados com a posição e número de sítios de DNAr 45S em 833 espécies de plantas a partir de dados de FISH na literatura visando verificar se esses locos possuem uma distribuição não aleatória, como a reportada para as constrições secundárias, e caracterizar quais dinâmicas evolutivas e características cromossômicas ou cariotípicas que influenciam nessa distribuição. Nos cariótipos de angiospermas, o número mais frequente de sítios por cariótipo foi dois (31%) e a mediana foi quatro. Isso sugere que apesar da ampla capacidade de dispersão dessas sequências, o número de sítios tende a ser bem restrito. A análise da posição dos sítios nos cromossomos revelou uma distribuição preferencial de sítios no braço curto, principalmente na região terminal. Quando esses sítios ocorrem nos braços curtos de acrocêntricos eles geralmente ocupam todo o braço. A análise da variação intra-específica e intra-genérica revelou que os sítios variam mais em número que em posição nos cromossomos e que nos poliploides há uma tendência à redução progressiva do número de sítios esperados por complemento monoploide. Portanto, a localização e o número de sítios de DNAr de cada espécie não variam aleatoriamente. O significado dessa localização preferencial não é conhecido, mas são discutidas algumas hipóteses que poderiam justificar essa distribuição.

Introdução

Quando observados ao microscópio óptico ou eletrônico, os cromossomos de espécies vegetais e de outros eucariotas parecem uniformemente estruturados [1]. Entretanto, com base em algumas características funcionais e moleculares é possível reconhecer ao menos cinco regiões distintas ao longo de cada braço cromossômico: telômero, região subtelomérica, região intersticial, região proximal e centrômero [2-5].

Os telômeros, nos terminais cromossômicos, são estruturas nucleoprotéicas que protegem o cromossomo da degradação. Em plantas, o DNA telomérico é formado por repetições em tandem da sequência 5'-TTTAGGG-3' ou, mais raramente, 5'-TTAGGG-3' [2, 6]. A região subtelomérica está frequentemente composta por cópias em tandem de DNAs satélites exclusivos dessa região, formando a heterocromatina terminal detectada por técnicas de bandeamento cromossômico ou por FISH [7-9]. O significado funcional dessa heterocromatina terminal não é muito claro contribuindo provavelmente para isolar os genes distais dos efeitos silenciadores da cromatina telomérica [10] ou para proteger a estrutura telomérica durante a meiose [3]. Além disso, a metilação dessa heterocromatina influi indiretamente no comprimento do telômero pela modificação da taxa de recombinação nessa região [11].

A região intersticial está constituída caracteristicamente por genes e elementos transponíveis (ET) [12-14], e às vezes está sub-estruturada em trechos pobres em genes e ricos em ET, intercalados com trechos ricos em genes e pobres em ET [15-17]. Diferentemente, a região proximal, também referida como pericentrômero, é particularmente rica em transposons, retroelementos, pseudogenes e poucos genes ativos [4]. O centrômero é a região mais especializada, formada por diversos tipos de DNA satélite e famílias de retrotransposons típicos dessa região [5, 18]. Essas sequências centroméricas podem variar drasticamente entre espécies próximas, mas são quase sempre centrômero-específicas. Além disso, o centrômero possui um tipo particular de histona (CENH3) e um conjunto de proteínas associadas formando o cinetócoro, que confere a essa região um papel central na divisão cromossômica [19, 20].

Adicionalmente, a distribuição dos genes, retrotransposons e DNA satélite parece estar relacionada à frequência de recombinação e à distribuição das regiões heterocromáticas ao longo do cromossomo [16, 21-23]. Os genes, em especial os que estão presentes como arranjos de múltiplas cópias, também podem apresentar uma distribuição cromossômica particular, destacando-se em posição intersticial os genes de histonas em gafanhotos [24] e os

genes de RNAr 5S em peixes[25], assim como os genes de RNAr 18S-5.8S-25S, que estão são subterminais em plantas [26] e proximais em gafanhotos [27]. Portanto, a regularidade estrutural é apenas aparente e as sequências de DNA de diferentes regiões do braço cromossômico podem sofrer diferentes pressões de seleção, criando sub-regiões mais permissivas ou mais proibitivas para o estabelecimento de determinada sequência [23, 28, 29].

Lima-de-Faria [26] conseguiu demonstrar que as constrições secundárias dos cromossomos mitóticos, que representam os genes de RNA ribossomal 18S-5.8S-25S transcritos na intérfase anterior, também chamadas de regiões organizadoras do nucléolo (RONs), mostram uma distribuição preferencial nos braços curtos e na região subterminal em centenas de espécies de plantas e outros eucariotas. Este autor aplicou um método de comparação da posição de determinados eventos cromossômicos como os cromômeros, quiasmas e RONs, levando em consideração o tamanho dos braços cromossômicos (método do *arm frame*), e concluiu que as constrições secundárias de cromossomos de diversos tamanhos distribuíam-se de forma não-casual. Contudo, as constrições secundárias podem revelar apenas uma fração dos sítios de genes RNAr funcionalmente ativos e é possível que constrições muito pequenas não sejam citologicamente detectadas, principalmente se situadas muito próximo à extremidade terminal dos cromossomos, como por exemplo, em algumas espécies de *Rhynchospora* [30].

Atualmente, utilizando a técnica de hibridização *in situ* fluorescente (FISH), é possível visualizar a localização de diversos tipos de sequências de DNA, inclusive algumas muito pequenas, de apenas 2 kb [31], permitindo localizar sítios não evidenciados por outras técnicas. Em *Vigna unguiculata*, por exemplo, a análise por FISH revelou três pares de sítios de DNAr previamente não detectados como constrições secundárias [32]. O fato de que os genes de RNAr 45S estão arranjados em centenas ou milhares de repetições em tandem e são altamente conservados entre espécies tornou essa região do cromossomo a mais extensamente detectada por FISH, sendo conhecida a posição desses sítios em centenas de espécies de plantas, especialmente de angiospermas (ver por exemplo [33-35]).

No presente trabalho, foi avaliado o padrão geral de distribuição dos sítios de DNAr em cromossomos de plantas visando verificar se esses genes têm distribuição aleatória ou se ocupam regiões preferenciais no cromossomo e se determinadas características cromossômicas ou cariotípicas influenciam nessa distribuição. Para isso, foram compilados da literatura e analisados os dados cariotípicos relativos a 833 espécies de 193 gêneros, distribuídos por 56 famílias de espermatófitas, todos utilizando a técnica de FISH. Nas poucas pteridófitas analisadas com FISH, os sítios de DNAr têm sido observados na região terminal

nos dois braços cromossômicos, como em espécies de *Acrostichum* [36] e *Selaginella* [37]. Das briófitas, foram encontrados dados apenas para *Marchantia polymorpha* [38] e espécies do gênero *Pellia* [39] com os sítios em posição terminal. Por essa razão esses grupos não foram incluídos nesta análise.

Em alguns casos, a análise foi feita separadamente em cariótipos contendo apenas um par de sítios ou com mais de um par de sítios, considerando que nos cariótipos com apenas um par de sítios esses devem ser sempre funcionalmente ativos. Nos cariótipos com sítios múltiplos foi avaliada a hipótese de que esses tenham distribuição equilocal [7, 40, 41]. Como as plantas poliploides duplicam o genoma, mas tendem rapidamente a “diploidizar”, reduzindo o genoma poliploide original [42, 43], foi avaliado o efeito da poliploidia no número ou posição dos sítios de DNAr. Além disso, foram feitas análise da variação intra-específica e intra-genérica. Esses dados permitiram uma abordagem mais completa dos diferentes padrões de distribuição desses sítios e os fatores que possivelmente interferem nessa distribuição.

Material e Métodos

Informações sobre o cariótipo e o número e posição dos sinais de DNAr 45S em metáfases mitóticas de 246 trabalhos originais foram utilizadas para a construção de uma base de dados. Uma relação completa desses trabalhos e dos gêneros/ famílias aos quais se referem pode ser encontrada na *Tabela S1 (Material suplementar)*. Para a análise de diferentes aspectos da distribuição, foi necessário considerar apenas uma parte dessa amostra total uma vez que nem todos os cariótipos disponíveis apresentavam as informações necessárias para essas análises.

Determinação do tamanho cromossômico e posição do sítio de DNAr

O tamanho dos cromossomos portadores dos sítios de DNAr foi indicado em micrômetros em apenas 27 dos 246 artigos consultados. Em outros 190 artigos havia uma barra de escala em micrômetros, que permitiu estimar o tamanho cromossômico, embora de forma menos precisa. Em alguns casos onde os dados de FISH foram apresentados sem nenhuma informação sobre tamanho cromossômico, este foi estimado com base em outras publicações para as mesmas espécies. Por exemplo, em *Allium fistulosum* o número e a posição relativa dos sítios de DNAr foram obtidos do trabalho de Ricroch et al. [44] e o tamanho do cromossomo portador da RON foi baseado nas medições de Gernand et al. [45].

A posição do sítio de DNAr foi determinada por duas abordagens distintas. Numa delas foi considerada a posição do sítio dentro de uma determinada região do braço cromossômico, independentemente do tamanho do braço. Nesse caso, a análise foi feita dividindo-se o braço cromossômico em quatro regiões de igual tamanho [proximal (p), intersticial-proximal (ip), intersticial-terminal (it) e terminal (t)]. Além disso, alguns sítios pareceram coincidir com o local do centrômero, sendo referidos como “centroméricos” (cen), não implicando que estivessem localizados na região funcional do centrômero. Outros sítios pareceram ocupar todo o braço, da região proximal à terminal, sendo denominados “bt”. Para os cariótipos com cromossomos holocinéticos os sítios foram considerados apenas como estritamente terminais (teloméricos) ou intersticiais. Numa outra abordagem foi avaliada a distância absoluta, em micrômetros, do sítio ao centrômero. Para isso foi estimada a distância em micrômetros do centrômero para o começo do sítio e do final do sítio para o telômero, além do tamanho do outro braço cromossômico. Nesse caso, foram utilizados dados provenientes de idiogramas, com auxílio da escala em micrômetros ou diretamente tomadas de uma tabela de medidas. Todas as medições foram realizadas com Adobe Professional 9.0 (Adobe Inc.) na versão digital dos trabalhos consultados.

Distribuição dos sítios de DNAr 45S por braço e tipo cromossômico

Para verificar se os sítios de DNAr apresentavam preferência por um dos braços cromossômicos, foram comparados o número de sítios observados nos braços curtos e nos braços longos com o número esperado numa distribuição ao acaso dependente da morfologia cromossômica, utilizando o teste exato de Fisher. A definição da morfologia cromossômica foi baseada nos valores de razão entre braços (*arm ratio* = ar), considerando apenas três tipos cromossômicos: metacêntricos ($ar < 1,5$), submetacêntricos ($ar \geq 1,5 < 3,0$) e acrocêntricos ($ar \geq 3,0$ – nesta categoria foram incluídos os telocêntricos) [46]. Esta análise incluiu 211 dos 275 cariótipos com sítio único (um único par de sítios de DNAr por complemento cromossômico diploide), tendo sido excluídos 64 cariótipos nos quais não se distinguia a qual braço pertencia o sítio. O número de cariótipos analisados foi sempre superior ao número de espécies analisadas porque várias espécies apresentaram diferentes citótipos (por exemplo, diploides e tetraploides, ou diploides com diferente número ou posição dos sítios).

Análise da distribuição dos sítios de DNAr pelo método do arm frame

Esta análise foi baseada no método proposto por Lima-de-Faria [26], visando principalmente comparar os nossos dados com os desse autor. Graficamente, os cromossomos foram

representados por linhas paralelas alinhadas pelos centrômeros, posicionadas de acordo com o tamanho do braço com o sítio de DNAr tanto no eixo vertical como horizontal. Além disso, foram identificadas as regiões de maior e menor ocorrência desses sítios ao longo do cromossomo, por meio de um gráfico da densidade (função de intensidade) de sítios no *arm frame*, configurada no programa R [47]. Outra análise considerou o tamanho do braço cromossômico em micrômetros e a posição do sítio no braço cromossômico, dada em porcentagem. As análises estatísticas foram feitas utilizando o programa R [48] e Epicalc 2000 (Brixton Health).

Resultados

Número de sítios por cariótipo

Foram analisadas 791 espécies pertencentes a 186 gêneros de 54 famílias, sendo 741 espécies e 177 gêneros de 50 famílias de angiospermas e os demais (50 espécies, 9 gêneros, 4 famílias) de gimnospermas. Além dessas, foram analisadas 42 espécies com cromossomos holocinéticos, as quais serão tratadas em um tópico à parte. Algumas espécies apresentaram variabilidade intra-específica com citótipos diferentes, resultando numa amostra total de 908 cariótipos com cromossomos monocêntricos e 63 holocinéticos.

Nas angiospermas, o número médio de sítios por cariótipo foi $5,1 \pm 3,6$ (média $\pm$ desvio padrão) variando de dois a 32, com moda igual a dois e mediana igual a quatro (Tabela 1). A Figura 1a mostra como os cariótipos de angiospermas com maior número de sítios são progressivamente mais raros, com uma alta frequência de cariótipos com dois ou quatro sítios. Nas gimnospermas, o número médio de sítios observados foi maior, sem concentração destacada em torno do número modal, além de apresentar poucos cariótipos com sítio único (Tabela 1, Figura 1b). Entre eudicotiledôneas e monocotiledôneas foi observado um número significativamente maior de sítios para o segundo grupo, sendo as modas dois e quatro, respectivamente.

Distribuição dos sítios ao longo do cromossomo

Em uma sub-amostra de 716 cariótipos, foi possível determinar em qual braço cromossômico e em qual região desse braço se encontravam os sítios de DNAr (Tabela 2, Figura 2). Tanto em cariótipos com sítio único quanto nos cariótipos com sítios múltiplos, a maioria dos sítios foi localizada no braço curto (77,9% e 69,4%, respectivamente). O percentual observado de

sítios únicos no braço curto diferiu significativamente ($p < 0,001$) do esperado numa distribuição ao acaso, mostrando uma localização preferencial nos braços curtos (Tabela 2).

Considerando apenas a distribuição dos sítios nos braços cromossômicos observou-se que a posição terminal, foi a mais frequente, tanto para cariótipos com sítio único (36,6%) quanto para cariótipos com sítios múltiplos (44,9%) (Figura 2 e Tabela S2, *Material suplementar*). Além disso, 22,5% dos sítios únicos e 12,9% dos sítios múltiplos ocuparam todo o braço cromossômico (bt). Esses sítios foram localizados quase sempre no braço curto (Figura 2), exceto em *Solanum pennellii* [34].

Durante a compilação destes dados, foi observado que cromossomos acrocêntricos pareciam ter frequentemente sítios bt no braço curto. Para avaliar se o braço curto dos acrocêntricos constitui uma região particularmente preferencial para o DNAr, foram analisadas 257 espécies com sítio único ou sítios múltiplos e ao menos um cromossomo acrocêntrico. No geral, 54% dos sítios ocorreram nos acrocêntricos. Dividindo-se a amostra em quatro frações com frequência crescente no percentual de acrocêntricos observa-se uma relação linear entre o percentual de acrocêntricos no cariótipo e a frequência de sítios nos acrocêntricos (Figura 3). Contudo, o percentual de sítios no braço curto e o percentual de sítios bt sofreram uma redução na fração com 26 a 75% de acrocêntricos. Isso se deveu a um grande número de espécies amostradas de apenas dois gêneros com esses percentuais de acrocêntricos (13 espécies de *Aloe* e 16 de *Hypochoeris*), que não apresentaram nenhum sítio no braço curto. Considerando apenas os acrocêntricos da amostra, a maioria desses sítios (66%) ocorreu no braço curto e 71% desses ocupavam todo o braço curto.

Uma análise da distribuição dos sítios de DNAr pelo método *arm frame* foi feita tanto na amostra total quanto separadamente por família, visando verificar tendências específicas dentro de determinados táxons. Foram incluídos nesta análise 1.185 cromossomos portadores de sítios de DNAr medidos de idiogramas de 451 cariótipos (412 espécies) com sítio único ou sítios múltiplos. O gráfico do *arm frame* revelou três regiões com maior concentração de sítios, notadamente a região terminal, seguida da região muito próxima ao centrômero e por último uma parte da região intersticial. A região da metade proximal dos braços, foi particularmente pobre em sítios (Figura 4a). Uma representação da densidade de sítios no *arm frame* evidencia mais claramente a alta frequência de sítios que ocupam todo o braço curto e terminais, enquanto na região cromossômica proximal em braços maiores a 3 μ m os sítios são mais escassos (Figura 4b). Uma análise de *arm frame* para as sete famílias mais representadas nas Figuras S1 – S7 (*Material suplementar*) revelou com maior detalhe a distribuição de sítios de DNAr. Convertendo os dados de distância absoluta centrômero-sítio do *arm frame* para

distâncias relativas (considerando a distância centrômero - telômero como 100% do tamanho do braço), observa-se uma acentuada concentração de sítios terminais independente do tamanho do braço para as angiospermas em geral (Figura 5a). Por outro lado, nas gimnospermas a distância é preferencialmente intersticial e apenas 2% dos sítios foram terminais.

Outra análise independente, considerando a frequência de sítios em cada uma das quatro regiões do braço cromossômico, revelou que a posição terminal foi a mais comum em oito das 15 famílias melhor representadas e em outras quatro foram observados mais frequentemente sítios bt. A Figura 6a ilustra a distribuição dos sítios em oito famílias de angiospermas, cinco delas com sítios geralmente terminais (Aristolochiaceae, Poaceae, Berberidaceae, Asteraceae e Solanaceae). Em Alliaceae e Ranunculaceae os sítios geralmente ocuparam todo o braço curto, enquanto em Fabaceae a posição mais comum foi a proximal. Dentro de algumas famílias, a distribuição dos sítios foi similar entre todos os gêneros como, por exemplo, em Solanaceae (Figura S7, Material suplementar), enquanto em outras foram observados padrões de distribuição distintos. Por exemplo, na família Fabaceae as espécies de *Arachis* apresentaram a maioria dos sítios na região proximal enquanto as de *Phaseolus* tiveram distribuição dos sítios em posição mais terminal (Figura S3, Material suplementar). Entre as gimnospermas, foram observados gêneros com sítios frequentemente intersticiais-terminais, terminais e proximais (Figura 6b).

Equilocalização do DNAr em cariótipos com sítios múltiplos

Para avaliar a frequência de equilocalização dos sítios de DNAr foram analisados 244 cariótipos diploides com sítios múltiplos e realizadas medições em micrômetros da distância dos sítios ao centrômero e telômero. Dois sítios foram considerados equilocalizados quando estavam a uma mesma distância do centrômero (ou telômero) ou divergiam por uma distância inferior a 1/10 da extensão do maior braço cromossômico com sítio de DNAr. Analisando a distância desde o centrômero, em 67% dos cariótipos foram observados ao menos dois sítios equilocalizados (parcial) e a equilocalização total foi observada em 38% dos cariótipos. Analisando a distância desde o telômero, 91% dos cariótipos apresentaram equilocalização parcial e 73% total.

Distribuição dos sítios de DNAr em cromossomos holocinéticos

Um caso especial de distribuição do DNAr nos braços cromossômicos é o grupo de espécies com cromossomos holocinéticos. Esse grupo é particularmente importante porque os

cromossomos não apresentam uma constrição primária (centrômero), mas apresentam cinetócoro ao longo de quase toda a sua extensão. Para os 63 cariótipos de angiospermas analisados (42 espécies; 7 gêneros) a média de sítios por cariótipo foi $6,6 \pm 6,6$ e a mediana foi quatro, portanto, similar à das angiospermas com cromossomos monocêntricos. Entretanto, a moda (4,0) foi maior que nesse grupo, o que reflete o baixo número de cariótipos com sítio único (Tabela 2). Para destacar, 100% dos sítios na amostra com cromossomos holocinéticos foram terminais.

Variabilidade intra-específica e intra-genérica no nível diploide

Para verificar se o número e posição dos sítios de DNAr se conservavam em citótipos estritamente relacionados, foram selecionadas 35 espécies para as quais se dispõe de dados de DNAr de dois ou mais citótipos diploides. Foi considerado que citótipos com sítios na mesma região (proximal, intersticial-proximal, etc.) apesar de estar em braços cromossômicos diferentes (curto ou longo) não apresentam variação na posição; sítios *bt* foram desconsiderados. A frequência de espécies conservando o número e posição dos sítios está subestimada porque só foram indexados vários citótipos por espécie quando apresentavam variação no número ou posição dos sítios de DNAr ou diferenças de número ou morfologia cromossômica. Das 35 espécies, apenas 11 mantiveram o número e posição de sítios constante em diferentes citótipos. Nas demais 24 espécies foram observados polimorfismos unicamente de número de sítios (em 12 delas), ou de número e posição dos sítios (em outras 11) e apenas em uma espécie, *Lotus japonicus* [49], houve uma mudança de posição de origem desconhecida (Tabela S3, *Material suplementar*).

Para avaliar a conservação intra-genérica da posição dos sítios foram selecionados 35 gêneros para os quais se dispunha de dados para dois ou mais cariótipos com apenas um sítio de DNAr. Em 23 (65,7%) desses gêneros as posições foram bem conservadas entre todos os cariótipos (Tabela S4, *Material suplementar*). Entre os 12 gêneros com pelo menos uma variação, apenas em um deles (*Brachypodium*) a variação foi associada à mudança de número cromossômico. Considerando-se dentro dessa amostra apenas os 22 gêneros com número cromossômico constante, oito apresentaram variação na posição dos sítios (*Arachis*, *Citrus*, *Hordeum*, *Hypochaeris*, *Lathyrus*, *Lens*, *Medicago* e *Musa*). Apenas em um desses gêneros (*Lens*), houve mudança de posição do sítio associada à mudança da morfologia cromossômica. Por outro lado, analisando-se apenas a variação no número de sítios de DNAr por cariótipo, o tamanho amostral pode ser aumentado para 93 gêneros com dois ou mais cariótipos diploides. Nesse caso, em 22 (23,7%) gêneros o número de sítios foi conservado

entre todos os cariótipos do gênero (*Tabela S5, Material suplementar*). Portanto, a variação foi maior em número que em posição e raramente foi associada a mudança estrutural citologicamente perceptível.

Para avaliar se o número de sítios variava dependentemente da posição no cromossomo, de um conjunto de 55 gêneros que apresentavam espécies com sítios únicos em posição constante foi avaliada a fração de gêneros que também apresentavam espécies com sítios múltiplos. 19 dos 33 gêneros (58%) com sítios únicos terminais possuíam espécies com sítios múltiplos, sendo que 14 dessas apresentaram sempre sítios múltiplos terminais. Por outro lado, apenas 2 dos 11 gêneros (18%) com sítios únicos proximais apresentaram cariótipos com sítios múltiplos, sendo as duas porcentagens significativamente diferentes ($p=0,036$). Nenhum desses dois gêneros apresentou sempre sítios múltiplos proximais (*Tabela S6, Material suplementar*).

Variabilidade intra-específica e intra-genérica entre diploides e poliploides

Em 26 espécies com um ou mais citótipos poliploides (paleopoliploides com genoma diploidizado, como *Arabidopsis*, foram considerados diploides) o número de sítios por complemento monoploide (SCM) foi constante em 19 (73%) delas, diminuindo apenas em quatro espécies e aumentando em outras três (*Tabela S7, Material suplementar*). Por outro lado, de 18 espécies com poliploidia intra-específica e posição dos sítios bem estabelecida, a posição dos sítios foi constante em 13 (72%) destas (*Tabela S8, Material suplementar*). Na análise intra-genérica, em 48 gêneros com dois ou mais cariótipos analisados, o número de SCM permaneceu constante em 10 (21%). Entre os 38 gêneros com variação 29 (60,4%) apresentaram redução nos poliploides e dez (20,8%) deles aumentaram o número de SCM, sendo que em dois desses o número de SCM foi o mesmo nos tetraploides e hexaploides sugerindo que mais provavelmente houve redução do número de SCM em alguns diploides (*Tabela 3, Tabela S9, Material suplementar*).

Discussão

Número de sítios de DNAr em angiospermas e gimnospermas

Neste trabalho foram compilados dados cariológicos de 833 espécies de angiospermas e gimnospermas, após uma busca exaustiva, que incluiu toda a informação disponível, totalizando 0,3% e 5% das espécies desses grupos, respectivamente [50, 51]. Os resultados aqui obtidos parecem representativos, devido à ampla diversidade de táxons e variações

cariótípicas amostradas. O número de sítios de DNAr observado foi muito variável, indo de apenas um par de sítios por complemento cromossômico em diversas espécies até 45 sítios em *Kyllinga brevifolia* [52]. O número de sítios mais comumente encontrado nas angiospermas foi um par por complemento cromossômico somático e metade das espécies teve um número de sítios igual ou inferior a quatro (mediana). Por outro lado, nas gimnospermas, a ocorrência de sítios numerosos em alguns gêneros como *Picea* [53], *Pinus* [54, 55] e *Zamia* [56], elevou a mediana de sítios nesse grupo para dez. O maior número de sítios de gimnospermas poderia estar relacionada a que apresentam em média um tamanho genômico maior que as angiospermas, o que reflete diferenças no tamanho genômico dos ancestrais [57]. Além disso, foram observados mais sítios de DNAr 45S nas monocotiledôneas que nas eudicotiledôneas. Vinogradov [58] observou que as monocotiledôneas apresentam, em geral, uma média de tamanho genômico maior que as eudicotiledôneas, uma diferença devida apenas à sub-amostra de plantas perenes de ambos grupo. A diferenciação entre anuais ou perenes não foi feita neste estudo.

Sítios de DNAr frequentemente apresentam polimorfismos de número e tamanho, sendo comum a observação de heteromorfismos (ver por ex. [59, 60]). Alguns sítios podem estar abaixo do limite de detecção por FISH e sua eventual amplificação pode ser responsável pelo polimorfismo numérico frequentemente reportado. Em *Phaseolus vulgaris* o número de sítios de DNAr 45S variou de seis a dezoito entre diferentes acessos mas, nos acessos com maior número de sítios, vários deles eram bem pequenos [61]. É possível que os sítios inativos de DNAr sejam mais propensos a apresentar polimorfismos intra-específicos e eventualmente serem eliminados [62]. Essa dinâmica de inativação e posterior deleção de sítios de DNAr poderia explicar parcialmente, por que espécies com um número reduzido de sítios são mais frequentes. Além disso, vários gêneros mostram uma tendência marcada a possuir sítios únicos, e neles a dispersão e posterior deleção não ocorreria.

Distribuição dos sítios de DNAr ao longo dos cromossomos

Nas espécies com múltiplos sítios de DNAr a variação dos sítios é mais difícil de interpretar, porque os homólogos nem sempre são identificados e alguns sítios podem não ser ativos. Dos 213 cariótipos com apenas um par de sítios por complemento cromossômico, 78% apresentaram o sítio no braço curto dos cromossomos. Lima-de-Faria [26] havia observado que 86% das espécies, incluindo animais e um número muito maior de plantas, possuíam as constrições secundárias nos braços curtos, um valor bem próximo ao obtido aqui, apesar das diferentes técnicas citológicas.

Analisando-se a posição dos sítios de DNAr ao longo dos cromossomos parece haver uma seleção fortemente favorável à permanência do DNAr na região terminal, principalmente no braço curto do cromossomo. Dubcovsky e Dvořák [63] chegaram a essa mesma conclusão baseando-se na distribuição recorrente dos sítios de DNAr em espécies de *Triticum*. Admite-se que, devido à organização repetitiva em tandem e desses sítios e sua posição terminal, eles devem estar sujeitos a recombinações homólogas alélicas e não-alélicas, sofrendo homogeneização interlocos [64-68]. Os genes em tandem de RNAr 5S, que geralmente são proximais ou intersticiais [25] não sofrem homogeneização interlocos sendo que possivelmente não sofrem recombinação ectópica [67, 69]. Vários gêneros de plantas apresentaram um elevado número de sítios de DNAr 45S intersticiais ou proximais, além de sítios bt, como se observa também em gafanhotos [27], mas as implicações sobre a homogeneização ou recombinação ectópica são desconhecidas.

A localização preferencial dos sítios de DNAr na região terminal pode ter causas diversas. Cópias em tandem do DNAr 45S terminais podem eventualmente exercer uma função secundária, semelhante ao DNA telomérico ou ainda proteger o telômero como o DNA subtelomérico [3, 10, 70]. Além disso, em alguns casos a localização terminal pode também estar associada a fissão cêntrica. Hall e Parker [71] observaram em um indivíduo de *Hypochaeris radicata* a ocorrência de uma fissão cêntrica num submetacêntrico associada ao aparecimento de sítios de DNAr no braço curto dos cromossomos telocêntricos recém-formados. Uma inserção do DNAr 45S na região centromérica do submetacêntrico poderia ter precedido esse evento e induzido a quebra ou alternativamente, teria ocorrido inicialmente uma fissão e os dois novos terminais teriam ganhado posteriormente sequências de DNAr [71]. Eventos similares a esses poderiam estar igualmente envolvidos na origem dos cromossomos acrocêntricos com sítios de DNAr em cariótipos associados à fissão cêntrica, como em espécies de *Nothoscordum* e *Ipheion* [72, 73]. De uma forma geral, isso poderia explicar a tendência observada aqui de cromossomos acrocêntricos com braços curtos bem pequenos terem uma alta frequência de sítios de DNAr.

Os cromossomos metacêntricos e submetacêntricos também apresentaram frequentemente sítios no braço curto. Eventualmente braços cromossômicos que sofrem perda de DNA na região distal a sítios de quebra por rearranjos cromossômicos, tenderiam a se constituir como braços curtos, que poderiam ganhar sítios de DNAr no sítio da quebra, como pode ter ocorrido em *Hypochaeris radicata* após a fissão cêntrica [71]. Em *Lolium multiflorum* foi observada uma alta frequência de *gaps* e quebras nos sítios de DNAr 45S, sendo considerados similares aos sítios frágeis caracterizados em humanos [74].

Distribuição dos sítios de DNAr em diferentes táxons

Para as diferentes famílias, a análise com o método do *arm frame* revelou duas principais regiões: uma região “ótima”, geralmente terminal, onde ocorre a maioria dos sítios de DNAr, e uma região “proibida”, geralmente proximal a intersticial, contendo poucos sítios de DNAr, como reportado por Lima-de-Faria [26]. A distribuição dos sítios pode ser bem distinta entre famílias, por exemplo, Pinaceae apresentou sítios intersticiais e Solanaceae sítios terminais. Entre gêneros de uma mesma família também pode haver distribuições diferentes, por exemplo, em Fabaceae, *Arachis* [75] e *Lens* [76] apresentaram sítios restritos à posição proximal, enquanto *Phaseolus* [77] e *Pisum* [78] apresentaram sítios terminais. Em geral, a distribuição intra-genérica dos sítios de DNAr foi estável sugerindo que as posições específicas dos genes de DNAr 45S são mais frequentemente conservadas numa escala de tempo evolucionário relativamente curta.

A distribuição dos sítios de DNAr não pareceu correlacionada com outras características cariotípicas, como o tamanho cromossômico. Sítios quase sempre terminais são encontrados tanto na família Asteraceae, que apresenta ampla diversidade de tamanhos cromossômicos ([79-82], quanto em Brassicaceae que apresenta cromossomos geralmente muito pequenos [62, 83]. Alliaceae [72, 73, 84] e Pinaceae [54, 85, 86], ambas com cromossomos grandes e pouco numerosos podem ter sítios predominantemente terminais ou intersticiais, respectivamente.

Equilocalização dos sítios de DNAr

A equilocalização dos sítios de DNAr, reportada por alguns autores [40, 41] e observada aqui em diversos gêneros, poderia ser consequência de recombinação ectópica entre regiões equilocais de diferentes cromossomos. Isso poderia explicar por que recorrentemente gêneros ou famílias apresentam sítios nas mesmas regiões cromossômicas. A equilocalização poderia ser facilitada pela orientação de Rabl [40] ou pela configuração em bouquet na meiose [87]. Contudo, em espécies nas quais não ocorre a configuração de Rabl como em *Arabidopsis* e humanos [88, 89], e naquelas com cromossomos holocinéticos [35, 52], todos os sítios são terminais e equilocais, sugerindo que esta orientação na intérfase não é sempre necessária para manter a regularidade da posição do DNAr.

Hanson et al. [65] sugeriram que a maior taxa de recombinação ectópica na região terminal poderia ocasionar uma maior variação no número de sítios em espécies com sítios de DNAr terminais. De fato, uma análise de 55 gêneros revelou que a dispersão dos sítios,

avaliada pela existência de cariótipos com sítios múltiplos, era mais comum em gêneros com sítios terminais, que proximais. Almeida e Pedrosa-Harand [90] observaram em duas espécies de *Phaseolus* com sítios de DNAr 45S exclusivamente terminais, que ocorre uma ampla variação de número de sítios entre acessos de *P. vulgaris* e alta estabilidade entre acessos de *P. lunatus*. Esse contraste extremo em duas espécies com distribuição geográfica e história de cultivo muito semelhante, sugere que outros fatores além da posição cromossômica influenciam a capacidade de dispersão dos sítios de DNAr.

Variabilidade intra-específica e intra-genérica dos sítios de DNAr

A maioria das espécies diploides analisadas (69%) apresentou variação no número de sítios de DNAr entre citótipos. Esse percentual deve estar superestimado, uma vez que foram considerados como citótipos diferentes apenas as amostras com variação em número e morfologia dos cromossomos e aquelas com variação apenas nos sítios de DNAr. Ainda assim, esses dados revelam que os citótipos diploides variam mais no número que na posição de sítios de DNAr. Similarmente, na maioria dos gêneros analisados (76,3%) houve variação do número de sítios de DNAr e em menor grau de posição (34,3%). Essa variação intra-específica e intra-genérica pode estar associada a uma das seguintes alterações no genoma: (1) amplificação de sítios de DNAr menores não detectáveis por hibridização *in situ*, e/ou deleção total ou parcial de outros sítios [63, 71]; (2) transposição de sequências de DNAr para outros cromossomos promovida por elementos móveis [91-93]; (3) translocações com pontos de quebra no meio do sítio de DNAr, duplicando o número de sítios [65]; (4) recombinação ectópica [93-95].

Por outro lado, a maioria dos gêneros e espécies analisados apresentou conservação da posição dos sítios, mesmo quando havia diferenças de número cromossômico. Similarmente, entre espécies de *Arabidopsis*, a análise de regiões sintênicas conservadas revelou que mudanças de número cromossômico e rearranjos estruturais não levaram a mudanças na posição dos sítios de DNAr 45S [96]. Em apenas dois dos 12 gêneros com variação da posição, esta ocorreu junto com diferenças de número cromossômico ou com variação da morfologia cromossômica. Isso sugere que não são necessários rearranjos estruturais grandes para gerar polimorfismo de número e posição de sítios de DNAr.

A análise da variabilidade entre poliploides (de origem relativamente recente) e diploides revelou uma tendência à redução do número de sítios de DNAr apenas no nível intra-genérico mostrando uma relação entre a diploidização e o tempo de divergência evolutiva, que é maior entre cariótipos de mesmo gênero que entre citótipos da mesma

espécie. Essa variação deve ocorrer inicialmente no número de unidades de DNAr de cada sítio, sendo mais rápida naqueles que foram previamente inativados [62, 97]. Tate et al. [98] detectaram mudanças no número de unidades do DNAr num aloploidio de *Tragopogon* originado há menos de 80 anos.

Os exemplos de famílias gênicas com posição cromossômica preferencial são ainda poucos, como os genes de resistência a doenças em plantas, localizados na região subterminal [99, 100], e os genes de DNAr 5S, que ocorrem preferencialmente na região proximal (dados não publicados). Ao menos no primeiro caso, a conservação desta posição poderia estar relacionada à vantagem de manter esses genes em regiões de maior recombinação para responder mais rapidamente a novos organismos patogênicos [99]. Em gafanhotos e besouros, a conservação da posição intersticial dos genes de H3 e H4 parece se dever a uma posição ancestral conservada, mas poderia também sofrer ação da seleção [24, 101]. Os genes de RNAr ocorrem numa região cromossômica preferencial, que se mantém apesar de eventos que modificam sua proximidade com outros genes [17, 63, 96, 102]. Essas análises sugerem que embora as sequências de DNAr possam mudar de posição, o estabelecimento de novos sítios de DNAr sofre restrições na sua distribuição ao longo do braço cromossômico mediada possivelmente pela ação da seleção. A posição preferencialmente terminal poderia estar relacionada à organização cromossômica na interfase, já que a organização dos territórios cromossômicos de *Arabidopsis* indica que os telômeros se localizam ao redor do nucléolo [103, 104].

Agradecimentos

Os autores agradecem a colaboração de Silvokleio da Silva, Gustavo Souza e Lidiane Feitoza pelas correções e sugestões ao manuscrito. A Wolfgang Harand (Centro de Tecnologias Estratégicas do Nordeste) pelo macro para desenhar o *arm frame* (Fig. 5). Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e à Pró-Reitoria para Assuntos de Pesquisa e Pós-Graduação (Propesq) da Universidade Federal de Pernambuco (UFPE) pelo suporte financeiro.

Referências

1. Wanner G, Schroeder-Reiter E, Formanek H: **3D Analysis of chromosome architecture: Advantages and limitations with SEM**. *Cytogenet Genome Res* 2005, **109**(1-3):70-78.
2. Fajkus J, Sýkorová E, Leitch AR: **Telomeres in evolution and evolution of telomeres**. *Chromosome Res* 2005, **13**(5):469-479.

3. González-García M, González-Sánchez M, Puertas MJ: **The high variability of subtelomeric heterochromatin and connections between nonhomologous chromosomes, suggest frequent ectopic recombination in rye meiocytes.** *Cytogenet Genome Res* 2006, **115**(2):179-185.
4. Hall AE, Kettler GC, Preuss D: **Dynamic evolution at pericentromeres.** *Genome Res* 2006, **16**(3):355-364.
5. Neumann P, Navratilova A, Koblizkova A, Kejnovsky E, Hribova E, Hobza R, Widmer A, Dolezel J, Macas J: **Plant centromeric retrotransposons: a structural and cytogenetic perspective.** *Mobile DNA* 2011, **2**(1):4.
6. Richards EJ, Ausubel FM: **Isolation of a higher eukaryotic telomere from *Arabidopsis thaliana*.** *Cell* 1988, **53**(1):127-136.
7. Guerra M: **Patterns of heterochromatin distribution in plant chromosomes.** *Genet Mol Biol* 2000, **23**(4):1029-1041.
8. Salina EA, Sergeeva EM, Adonina IG, Shcherban AB, Afonnikov DA, Belcram H, Huneau C, Chalhoub B: **Isolation and sequence analysis of the wheat B genome subtelomeric DNA.** *BMC Genomics* 2009, **10**:414.
9. Barros-e-Silva AE, Marques A, Dos Santos KGB, Guerra M: **The evolution of CMA bands in *Citrus* and related genera.** *Chromosome Res* 2010, **18**(4):503-514.
10. Kuo HF, Olsen KM, Richards EJ: **Natural variation in a subtelomeric region of *Arabidopsis*: Implications for the genomic dynamics of a chromosome end.** *Genetics* 2006, **173**(1):401-417.
11. Blasco MA: **The epigenetic regulation of mammalian telomeres.** *Nat Rev Genet* 2007, **8**(4):299-309.
12. Kaul S, Koo HL, Jenkins J, Rizzo M, Rooney T, Tallon LJ, Feldblyum T, Nierman W, Benito MI, Lin X *et al*: **Analysis of the genome sequence of the flowering plant *Arabidopsis thaliana*.** *Nature* 2000, **408**(6814):796-815.
13. Bennetzen JL: **Transposable element contributions to plant gene and genome evolution.** *Plant Mol Biol* 2000, **42**(1):251-269.
14. Vogel JP, Garvin DF, Mockler TC, Schmutz J, Rokhsar D, Bevan MW, Barry K, Lucas S, Harmon-Smith M, Lail K *et al*: **Genome sequencing and analysis of the model grass *Brachypodium distachyon*.** *Nature* 2010, **463**(7282):763-768.
15. Barakat A, Han DT, Benslimane AA, Rode A, Bernardi G: **The gene distribution in the genomes of pea, tomato and date palm.** *FEBS Lett* 1999, **463**(1-2):139-142.
16. Sandhu D, Gill KS: **Gene-containing regions of wheat and the other grass genomes.** *Plant Physiol* 2002, **128**(3):803-811.
17. Devos KM: **Grass genome organization and evolution.** *Curr Opin Plant Biol* 2010, **13**(2):139-145.
18. Lamb J, Yu W, Han F, Birchler J: **Plant centromeres.** In: *Genome Dynamics*. Edited by Volff JN, vol. 4; 2008: 95-107.
19. Nagaki K, Walling J, Hirsch C, Jiang J, Murata M: **Structure and evolution of plant centromeres.** *Prog Mol Subcell Biol* 2009, **48**:153-179.
20. Kanizay L, Dawe KR: **Centromeres: Long intergenic spaces with adaptive features.** *Funct Integr Genomics* 2009, **9**(3):287-292.
21. Lippman Z, Gendrel AV, Black M, Vaughn MW, Dedhia N, McCombie WR, Lavine K, Mittal V, May B, Kasschau KB *et al*: **Role of transposable elements in heterochromatin and epigenetic control.** *Nature* 2004, **430**(6998):471-476.
22. Fengler K, Allen SM, Li B, Rafalski A: **Distribution of genes, recombination, and repetitive elements in the maize genome.** *Crop Sci* 2007, **47**(SUPPL. 2):S-83-S-95.

23. Tian Z, Rizzon C, Du J, Zhu L, Bennetzen JL, Jackson SA, Gaut BS, Ma J: **Do genetic recombination and gene density shape the pattern of DNA elimination in rice long terminal repeat retrotransposons?** *Genome Res* 2009, **19**(12):2221-2230.
24. Cabrero J, López-León MD, Teruel M, Camacho JPM: **Chromosome mapping of H3 and H4 histone gene clusters in 35 species of acridid grasshoppers.** *Chromosome Res* 2009, **17**(3):397-404.
25. Martins C, Wasko AP: **Organization and evolution of 5S ribosomal DNA in the fish genome.** In: *Focus on Genome Research*. Edited by Williams CR: Nova Science Publishers, Inc.; 2004: 335-363.
26. Lima-de-Faria A: **The chromosome field. I. Prediction of the location of ribosomal cistrons.** *Hereditas* 1976, **83**(1):1-22.
27. Cabrero J, Camacho JPM: **Location and expression of ribosomal RNA genes in grasshoppers: Abundance of silent and cryptic loci.** *Chromosome Res* 2008, **16**(4):595-607.
28. Ugarković DI: **Centromere-competent DNA: structure and evolution.** *Prog Mol Subcell Biol* 2009, **48**:53-76.
29. Choulet F, Wicker T, Rustenholz C, Paux E, Salse J, Leroy P, Schlub S, le Paslier MC, Magdelenat G, Gonthier C *et al*: **Megabase level sequencing reveals contrasted organization and evolution patterns of the wheat gene and transposable element spaces.** *Plant Cell* 2010, **22**(6):1686-1701.
30. Vanzela ALL, Cuadrado A, Guerra M: **Localization of 45S rDNA and telomeric sites on holocentric chromosomes of *Rhynchospora tenuis* Link (Cyperaceae).** *Genet Mol Biol* 2003, **26**(2):199-201.
31. Figueroa DM, Bass HW: **A historical and modern perspective on plant cytogenetics.** *Brief Funct Genom* 2010, **9**(2):95 -102.
32. Guerra M, Kenton A, Bennett MD: **rDNA sites in mitotic and polytene chromosomes of *Vigna unguiculata* (L.) Walp. and *Phaseolus coccineus* L. revealed by in situ hybridization.** *Ann Bot* 1996, **78**(2):157-161.
33. Berjano R, Roa F, Talavera S, Guerra M: **Cytotaxonomy of diploid and polyploid *Aristolochia* (Aristolochiaceae) species based on the distribution of CMA/DAPI bands and 5S and 45S rDNA sites.** *Plant Syst Evol* 2009, **280**(3-4):219-227.
34. Brasileiro-Vidal AC, Melo-Oliveira MB, Carnevalheira GMG, Guerra M: **Different chromatin fractions of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) and related species.** *Micron* 2009, **40**(8):851-859.
35. Da Silva CRM, Quintas CC, Vanzela ALL: **Distribution of 45S and 5S rDNA sites in 23 species of *Eleocharis* (Cyperaceae).** *Genetica* 2010, **138**(9):951-957.
36. Marcon AB, Barros ICL, Guerra M: **A karyotype comparison between two closely related species of *Acrostichum*.** *Am Fern J* 2003, **93**(3):116-125.
37. Marcon AB, Barros ICL, Guerra M: **Variation in chromosome numbers, CMA bands and 45S rDNA sites in species of *Selaginella* (Pteridophyta).** *Ann Bot* 2005, **95**(2):271-276.
38. Nakayama S, Fujishita M, Sone T, Ohya K: **Additional locus of rDNA sequence specific to the X chromosome of the liverwort, *Marchantia polymorpha*.** *Chromosome Res* 2001, **9**(6):469-473.
39. Orzechowska M, Siwinska D, Maluszynska J: **Molecular cytogenetic analyses of haploid and allopolyploid *Pellia* species.** *J Bryol* 2010, **32**(2):113-121.
40. Pedersen C, Linde-Laursen I: **Chromosomal locations of four minor rDNA loci and a marker microsatellite sequence in barley.** *Chromosome Res* 1994, **2**(1):65-71.

41. Fernandes T, Rego LNAA, Nardy M, Yuyama PM, Vanzela ALL: **Karyotype differentiation of four *Cestrum* species (Solanaceae) revealed by fluorescent chromosome banding and FISH.** *Genet Mol Biol* 2009, **32**(2):320-327.
42. Leitch IJ, Bennett MD: **Genome downsizing in polyploid plants.** *Biol J Linn Soc* 2004, **82**(4):651-663.
43. Leitch IJ, Hanson L, Lim KY, Kovarik A, Chase MW, Clarkson JJ, Leitch AR: **The ups and downs of genome size evolution in polyploid species of *Nicotiana* (Solanaceae).** *Ann Bot* 2008, **101**(6):805-814.
44. Ricroch A, Peffley EB, Baker RJ: **Chromosomal location of rDNA in *Allium*: in situ hybridization using biotin- and fluorescein-labelled probe.** *Theor Appl Genet* 1992, **83**(4):413-418.
45. Gernand D, Golczyk H, Rutten T, Ilnicki T, Houben A, Joachimiak AJ: **Tissue culture triggers chromosome alterations, amplification, and transposition of repeat sequences in *Allium fistulosum*.** *Genome* 2007, **50**(5):435-442.
46. Guerra M: **Reviewing the chromosome nomenclature of Levan et al.** *Braz J Genet* 1986, **9**: (4):741-743.
47. Baddeley A, Turner R: **Spatstat: An R package for analyzing spatial point patterns.** *J Statistical Software* 2005, **12**:1-42.
48. R-Development-Core-Team: **R: A language and environment for statistical computing.** Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing; 2005.
49. Hayashi M, Miyahara A, Sato S, Kato T, Yoshikawa M, Taketa M, Pedrosa A, Onda R, Imaizumi-Anraku H, Bachmair A *et al*: **Construction of a genetic linkage map of the model legume *Lotus japonicus* using an intraspecific F2 population.** *DNA Res* 2001, **8**(6):301-310.
50. Crane PR, Friis EM, Pedersen KR: **The origin and early diversification of angiosperms.** *Nature* 1995, **374**(6517):27-33.
51. Chaw SM, Shih ACC, Wang D, Wu YW, Liu SM, Chou TY: **The mitochondrial genome of the gymnosperm *Cycas taitungensis* contains a novel family of short interspersed elements, Bpu sequences, and abundant RNA editing sites.** *Mol Biol Evol* 2008, **25**(3):603-615.
52. Sousa A, Barros e Silva AE, Cuadrado A, Loarce Y, Alves MV, Guerra M: **Distribution of 5S and 45S rDNA sites in plants with holokinetic chromosomes and the "chromosome field" hypothesis.** *Micron* 2011, **42**(6):625-631.
53. Brown GR, Carlson JE: **Molecular cytogenetics of the genes encoding 18S-5.8S-26S rRNA and 5S rRNA in two species of spruce (*Picea*).** *Theor Appl Genet* 1997, **95**(1-2):1-9.
54. Liu ZL, Zhang D, Hong DY, Wang XR: **Chromosomal localization of 5S and 18S-5.8S-25S ribosomal DNA sites in five Asian pines using fluorescence in situ hybridization.** *Theor Appl Genet* 2003, **106**(2):198-204.
55. Islam-Faridi MN, Nelson CD, Kubisiak TL: **Reference karyotype and cytomolecular map for loblolly pine (*Pinus taeda* L.).** *Genome* 2007, **50**(2):241-251.
56. Tagashira N, Kondo K: **Chromosome phylogeny of *Zamia* and *Ceratozamia* by means of Robertsonian changes detected by fluorescence in situ hybridization (FISH) technique of rDNA.** *Plant Syst Evol* 2001, **227**(3-4):145-155.
57. Leitch IJ, Soltis DE, Soltis PS, Bennett MD: **Evolution of DNA amounts across land plants (Embryophyta).** *Ann Bot* 2005, **95**(1):207-217.
58. Vinogradov AE: **Mirrored genome size distributions in monocot and dicot plants.** *Acta Biotheor* 2001, **49**(1):43-51.

59. Brasileiro-Vidal AC, Dos Santos-Serejo JA, Soares Filho WDS, Guerra M: **A simple chromosomal marker can reliably distinguishes *Poncirus* from *Citrus* species.** *Genetica* 2007, **129**(3):273-279.
60. Dantas LG, Guerra M: **Chromatin differentiation between *Theobroma cacao* L. and *T. grandiflorum* Schum.** *Genet Mol Biol* 2010, **33**(1):94-98.
61. Pedrosa-Harand A, De Almeida CCS, Mosiolek M, Blair MW, Schweizer D, Guerra M: **Extensive ribosomal DNA amplification during Andean common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) evolution.** *Theor Appl Genet* 2006, **112**(5):924-933.
62. Hasterok R, Wolny E, Hosiawa M, Kowalczyk M, Kulak-Ksiazczyk S, Ksiazczyk T, Heneen WK, Maluszynska J: **Comparative analysis of rDNA distribution in chromosomes of various species of Brassicaceae.** *Ann Bot* 2006, **97**(2):205-216.
63. Dubcovsky J, Dvořák J: **Ribosomal RNA multigene loci: Nomads of the triticeae genomes.** *Genetics* 1995, **140**(4):1367-1377.
64. Wendel JF, Schnabel A, Seelanan T: **Bidirectional interlocus concerted evolution following allopolyploid speciation in cotton (*Gossypium*).** *Proc Natl Acad Sci U S A* 1995, **92**(1):280-284.
65. Hanson RE, Islam-Faridi MN, Percival EA, Crane CF, Ji Y, McKnight TD, Stelly DM, Price HJ: **Distribution of 5S and 18S-28S rDNA loci in a tetraploid cotton (*Gossypium hirsutum* L.) and its putative diploid ancestors.** *Chromosoma* 1996, **105**(1):55-61.
66. Linardopoulou EV, Williams EM, Fan Y, Friedman C, Young JM, Trask BJ: **Human subtelomeres are hot spots of interchromosomal recombination and segmental duplication.** *Nature* 2005, **437**(7055):94-100.
67. Fukushima K, Imamura K, Nagano K, Hoshi Y: **Contrasting patterns of the 5S and 45S rDNA evolutions in the *Byblis liniflora* complex (Byblidaceae).** *J Plant Res* 2011, **124**(2):231-244.
68. Gonzalez IL, Sylvester JE: **Human rDNA: Evolutionary patterns within the genes and tandem arrays derived from multiple chromosomes.** *Genomics* 2001, **73**(3):255-263.
69. Sastri DC, Hilu K, Appels R, Lagudah ES, Playford J, Baum BR: **An overview of evolution in plant 5S DNA.** *Plant Syst Evol* 1992, **183**(3-4):169-181.
70. Pich U, Fuchs J, Schubert I: **How do Alliaceae stabilize their chromosome ends in the absence of TTTAGGG sequences?** *Chromosome Res* 1996, **4**(3):207-213.
71. Hall KJ, Parker JS: **Stable chromosome fission associated with rDNA mobility.** *Chromosome Res* 1995, **3**(7):417-422.
72. Souza LGR, Crosa O, Winge H, Guerra M: **The karyotype of *Nothoscordum arenarium* Herter (Gilliesioideae, Alliaceae): A populational and cytomolecular analysis.** *Genet Mol Biol* 2009, **32**(1):111-116.
73. Souza LGR, Crosa O, Guerra M: **Karyological circumscription of *Ipheion Rafinesque* (Gilliesioideae, Alliaceae).** *Plant Syst Evol* 2010, **287**(3):119-127.
74. Huang J, Ma L, Yang F, Fei SZ, Li L: **45S rDNA regions are chromosome fragile sites expressed as gaps in vitro on metaphase chromosomes of root-tip meristematic cells in *Lolium* spp.** *PLoS ONE* 2008, **3**(5):e2167.
75. Robledo G, Lavia GI, Seijo G: **Species relations among wild *Arachis* species with the A genome as revealed by FISH mapping of rDNA loci and heterochromatin detection.** *Theor Appl Genet* 2009, **118**(7):1295-1307.
76. Galasso I: **Distribution of highly repeated DNA sequences in species of the genus *Lens* Miller.** *Genome* 2003, **46**(6):1118-1124.

77. Moscone EA, Klein F, Lambrou M, Fuchs J, Schweizer D: **Quantitative karyotyping and dual-color FISH mapping of 5S and 18S-25S rDNA probes in the cultivated *Phaseolus* species (Leguminosae).** *Genome* 1999, **42**(6):1224-1233.
78. Fuchs J, Kühne M, Schubert I: **Assignment of linkage groups to pea chromosomes after karyotyping and gene mapping by fluorescent in situ hybridization.** *Chromosoma* 1998, **107**(4):272-276.
79. Adachi J, Watanabe K, Fukui K, Ohmido N, Kosuge K: **Chromosomal location and reorganization of the 45S and 5S rDNA in the *Brachyscome lineariloba* complex (Asteraceae).** *J Plant Res* 1997, **110**(1099):371-377.
80. Garcia S, Garnatje T, Pellicer J, McArthur ED, Siljak-Yakovlev S, Vallès J: **Ribosomal DNA, heterochromatin, and correlation with genome size in diploid and polyploid North American endemic sagebrushes (*Artemisia*, Asteraceae).** *Genome* 2009, **52**(12):1012-1024.
81. Garcia S, Lim KY, Chester M, Garnatje T, Pellicer J, Vallès J, Leitch AR, Kovařík A: **Linkage of 35S and 5S rRNA genes in *Artemisia* (family Asteraceae): First evidence from angiosperms.** *Chromosoma* 2009, **118**(1):85-97.
82. Mazzella C, Rodríguez M, Vaio M, Gaiero P, López-Carro B, Santiñaque FF, Folle GA, Guerra M: **Karyological features of *Achyrocline* (Asteraceae, Gnaphalieae): Stable karyotypes, low DNA content variation and linkage of rRNA genes.** *Cytogenet Genome Res* 2010, **128**(1-3):169-176.
83. Ali HBM, Lysak MA, Schubert I: **Chromosomal localization of rDNA in the Brassicaceae.** *Genome* 2005, **48**(2):341-346.
84. Do GS, Seo BB, Yamamoto M, Suzuki G, Mukai Y: **Identification and chromosomal location of tandemly repeated DNA sequences in *Allium cepa*.** *Genes Genet Syst* 2001, **76**(1):53-60.
85. Cai Q, Zhang D, Liu ZL, Wang XR: **Chromosomal localization of 5S and 18S rDNA in five species of subgenus *Strobilus* and their implications for genome evolution of *Pinus*.** *Ann Bot* 2006, **97**(5):715-722.
86. Zhang SG, Yang WH, Han SY, Han BT, Li MX, Qi LW: **Cytogenetic analysis of reciprocal hybrids and their parents between *Larix leptolepis* and *Larix gmelinii*: Implications for identifying hybrids.** *Tree Genet Genomes* 2010, **6**(3):405-412.
87. Schweizer D, Loidl J: **A model for heterochromatin dispersion and the evolution of C-band patterns.** *Chromosomes Today* 1987, **9**:61-74.
88. Stults DM, Killen MW, Pierce HH, Pierce AJ: **Genomic architecture and inheritance of human ribosomal RNA gene clusters.** *Genome Res* 2008, **18**(1):13-18.
89. Wako T, Fukui K: **Higher organization and histone modification of the plant nucleus and chromosome.** *Cytogenet Genome Res* 2010, **129**(1-3):55-63.
90. Almeida C, Pedrosa-Harand A: **Contrasting rDNA evolution in lima bean (*Phaseolus lunatus* L.) and common bean (*P. vulgaris* L., Fabaceae).** *Cytogenet Genome Res* 2011, **132**(3):212-217.
91. Schubert I, Wobus U: **In situ hybridization confirms jumping nucleolus organizing regions in *Allium*.** *Chromosoma* 1985, **92**(2):143-148.
92. Wiley JE, Little ML, Romano MA, Blount DA, Cline GR: **Polymorphism in the location of the 18S and 28S rRNA genes on the chromosomes of the diploid-tetraploid treefrogs *Hyla chrysoscelis* and *H. versicolor*.** *Chromosoma* 1989, **97**(6):481-487.
93. Raskina O, Barber JC, Nevo E, Belyayev A: **Repetitive DNA and chromosomal rearrangements: Speciation-related events in plant genomes.** *Cytogenet Genome Res* 2008, **120**(3-4):351-357.

94. Thomas HM, Harper JA, Morgan WG: **Gross chromosome rearrangements are occurring in an accession of the grass *Lolium rigidum*.** *Chromosome Res* 2001, **9**(7):585-590.
95. Raskina O, Belyayev A, Nevo E: **Quantum speciation in *Aegilops*: Molecular cytogenetic evidence from rDNA cluster variability in natural populations.** *Proc Natl Acad Sci U S A* 2004, **101**(41):14818-14823.
96. Lysak MA, Berr A, Pecinka A, Schmidt R, McBreen K, Schubert I: **Mechanisms of chromosome number reduction in *Arabidopsis thaliana* and related Brassicaceae species.** *Proc Natl Acad Sci U S A* 2006, **103**(13):5224-5229.
97. Kovarik A, Dadejova M, Lim YK, Chase MW, Clarkson JJ, Knapp S, Leitch AR: **Evolution of rDNA in *Nicotiana* allopolyploids: A potential link between rDNA homogenization and epigenetics.** *Ann Bot* 2008, **101**(6):815-823.
98. Tate JA, Joshi P, Soltis KA, Soltis PS, Soltis DE: **On the road to diploidization? Homoeolog loss in independently formed populations of the allopolyploid *Tragopogon miscellus* (Asteraceae).** *BMC Plant Biol* 2009, **9**:80.
99. Bennetzen JL: **Patterns in grass genome evolution.** *Curr Opin Plant Biol* 2007, **10**(2):176-181.
100. David P, Chen NWG, Pedrosa-Harand A, Thareau V, Seignac M, Cannon SB, Debouck D, Langin T, Geffroy V: **A Nomadic subtelomeric disease resistance gene cluster in common bean.** *Plant Physiol* 2009, **151**(3):1048-1065.
101. Cabral-de-Mello DC: **Organização cromossômica de elementos repetitivos de DNA em representantes da subfamília Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae).** *Tese de Doutorado*. Universidade Estadual Paulista; 2011.
102. Shishido R, Sano Y, Fukui K: **Ribosomal DNAs: An exception to the conservation of gene order in rice genomes.** *Mol Gen Genet* 2000, **263**(4):586-591.
103. Pecinka A, Schubert V, Meister A, Kreth G, Klatte M, Lysak MA, Fuchs J, Schubert I: **Chromosome territory arrangement and homologous pairing in nuclei of *Arabidopsis thaliana* are predominantly random except for NOR-bearing chromosomes.** *Chromosoma* 2004, **113**(5):258-269.
104. Berr A, Pecinka A, Meister A, Kreth G, Fuchs J, Blattner FR, Lysak MA, Schubert I: **Chromosome arrangement and nuclear architecture but not centromeric sequences are conserved between *Arabidopsis thaliana* and *Arabidopsis lyrata*.** *Plant J* 2006, **48**(5):771-783.

Tabela 1. Número de sítios de DNAr por complemento cromossômico somático (2n) em espécies de angiospermas com cromossomos monocêntricos ou holocinéticos e em gimnospermas (monocêntricos)

	Angiospermas		Gimnospermas	Total
	Monocêntricos	Holocinéticos		
No. de cariótipos	856	63	52	971
Média de sítios	5,1 ± 3,6	6,6 ± 6,6	11,9 ± 6,8	5,5 ± 4,4
Mediana	4	4	10	4
Moda(s)	2	4	10; 14	4
Variação	2 - 32	2 - 45	2 - 34	2 - 45
Cariótipos com sítio único	265 (31,0%)	6 (9,5%)	4 (7,7%)	275 (28,3%)

Tabela 2. Posição dos sítios de DNAr 45S por braço cromossômico em cariótipos com sítio único ou sítios múltiplos

Sítios por cariótipo	No. de cariótipos	braço curto	Sítios centro-méricos ^a	braço longo	
Únicos ^b	213	332 (77,9%)	4 (0,9%)	90 (21,1%)	p < 0,001 ^c
Múltiplos	503	2.413 (69,4%)	132 (3,8%)	934 (26,8%)	
Total	716	2.745 (70,3%)	136 (3,5%)	1.024 (26,2%)	

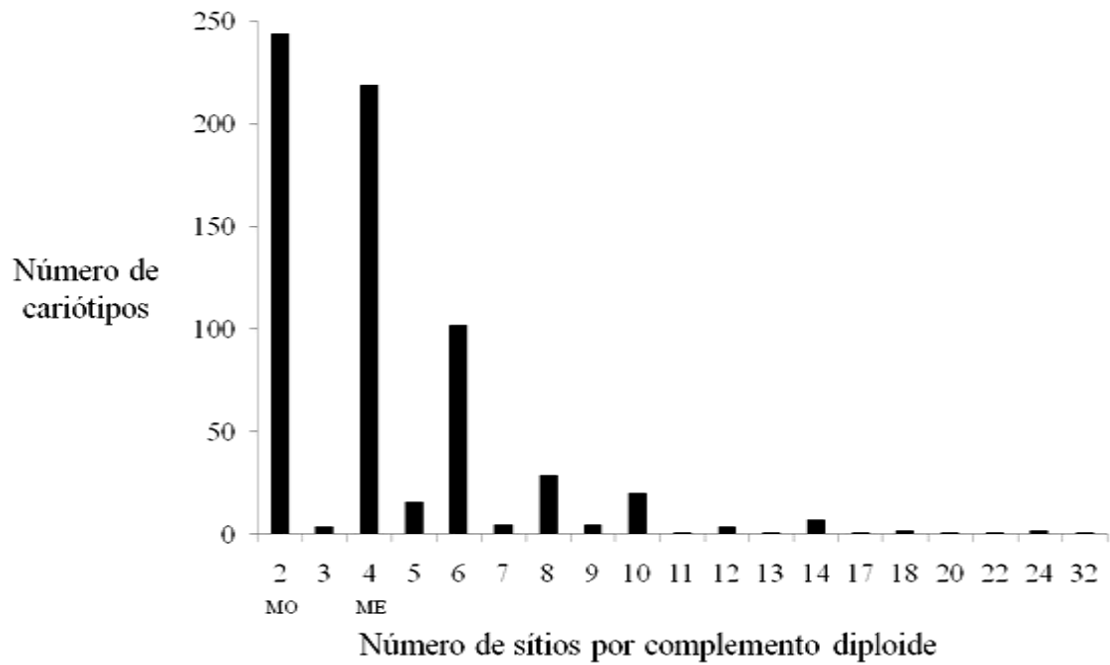
a, não se estabeleceu a qual dos braços pertenciam estes sítios; b, um par de sítios por complemento diploide; c, teste exato de Fisher indicando valores diferentes dos esperados ao acaso

Tabela 3. Análise intra-específica e intra-genérica da variação no número de sítios de DNAr entre diploides e poliploides

Análise	Número de espécies ou gêneros	Quantidade de sítios nos poliploides ^a		
		Igual aos diploides	Menor que nos diploides	Maior que nos diploides
Variação intra-específica	26	19 (73%)	4 (15%)	3 (12%)
Variação intra-genérica	48	10 (21%)	29 (60%)	10 (21%)

a: Na análise intra-específica foram comparados o número de sítios por complemento monoploide, enquanto na análise intra-genérica foram comparadas as médias do número de sítios por complemento monoploide

a



b

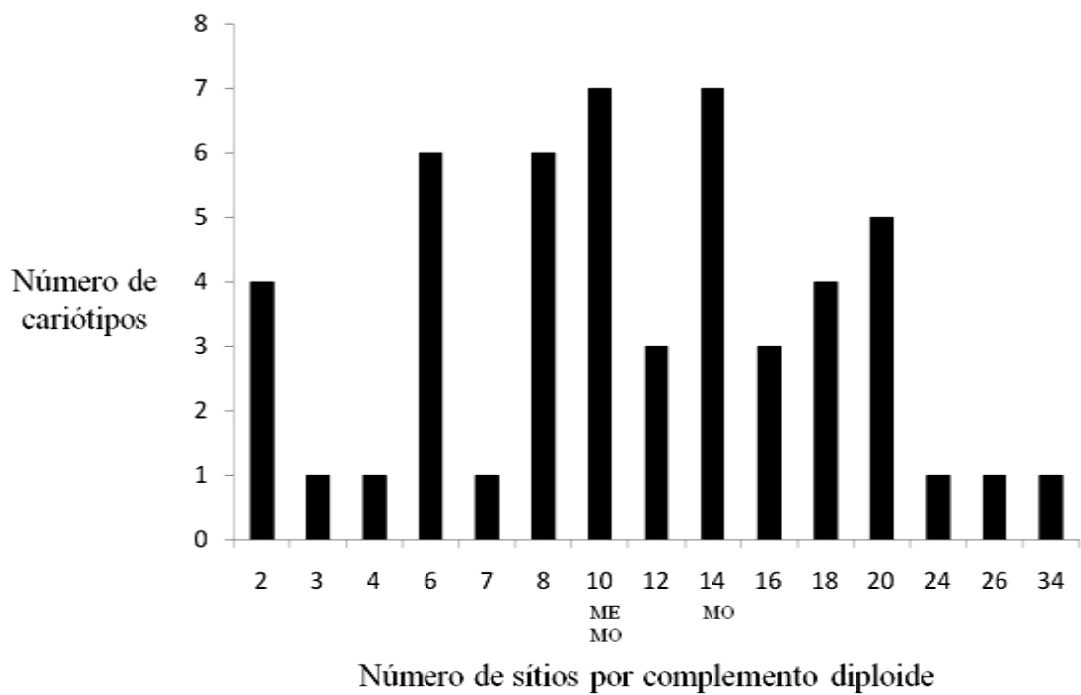


Figura 1. Variação no número de sítios de DNAr por cariótipo, excluindo-se apenas os citótipos poliploides. a: angiospermas; b: gimnospermas. MO: moda; ME: mediana

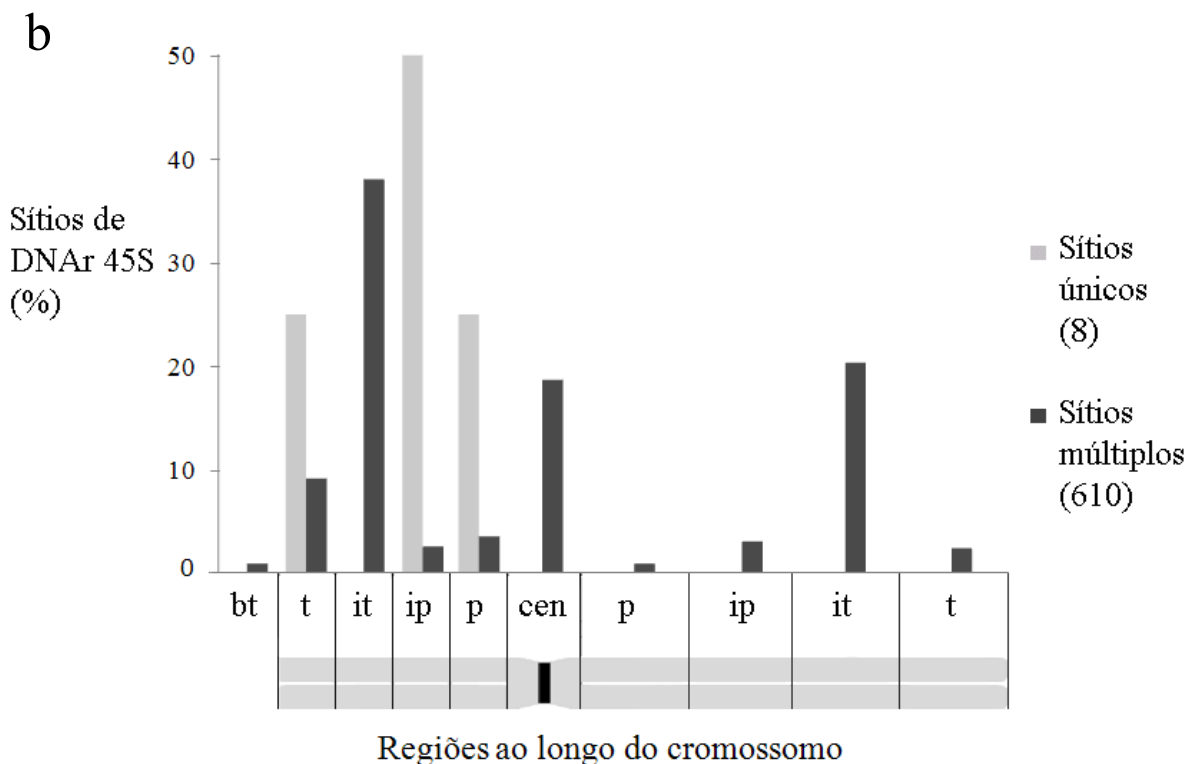
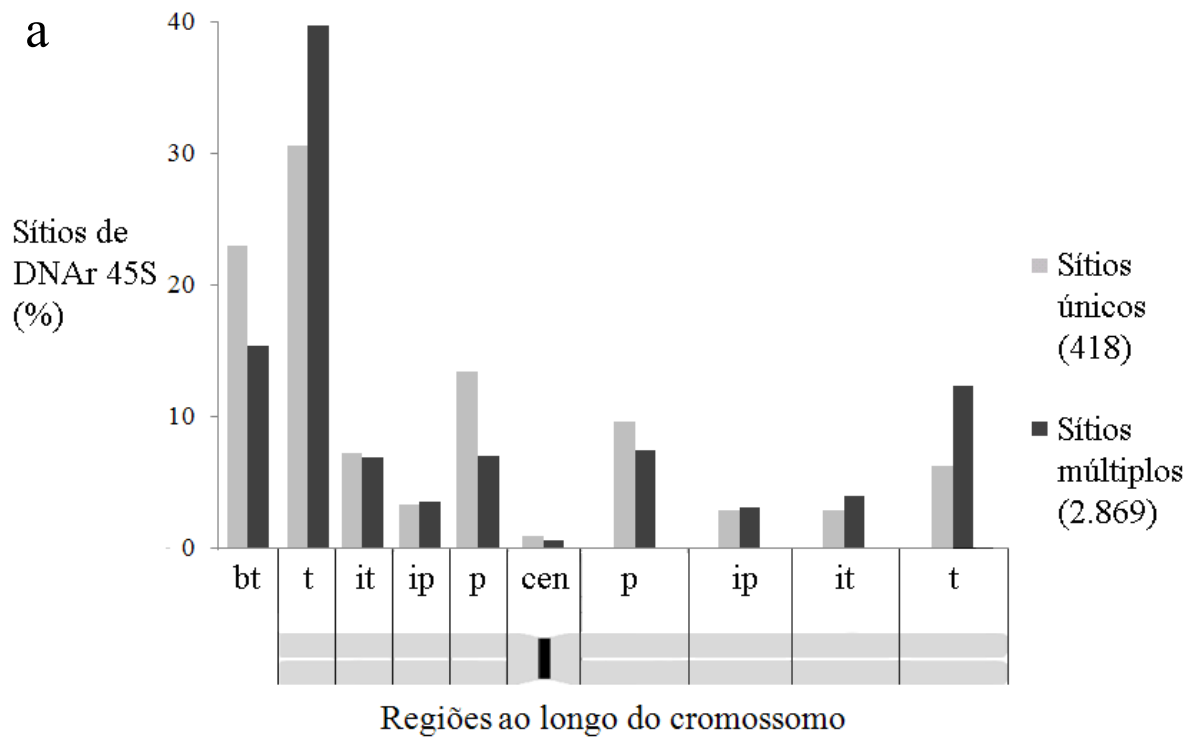


Figura 2. Frequência de sítios de DNAr ao longo do cromossomo. a, angiospermas; b, gimnospermas; cen, região centromérica; p, proximais; ip, intersticial-proximal; it, intersticial-terminal; t, terminal; bt, ocupando todo o braço

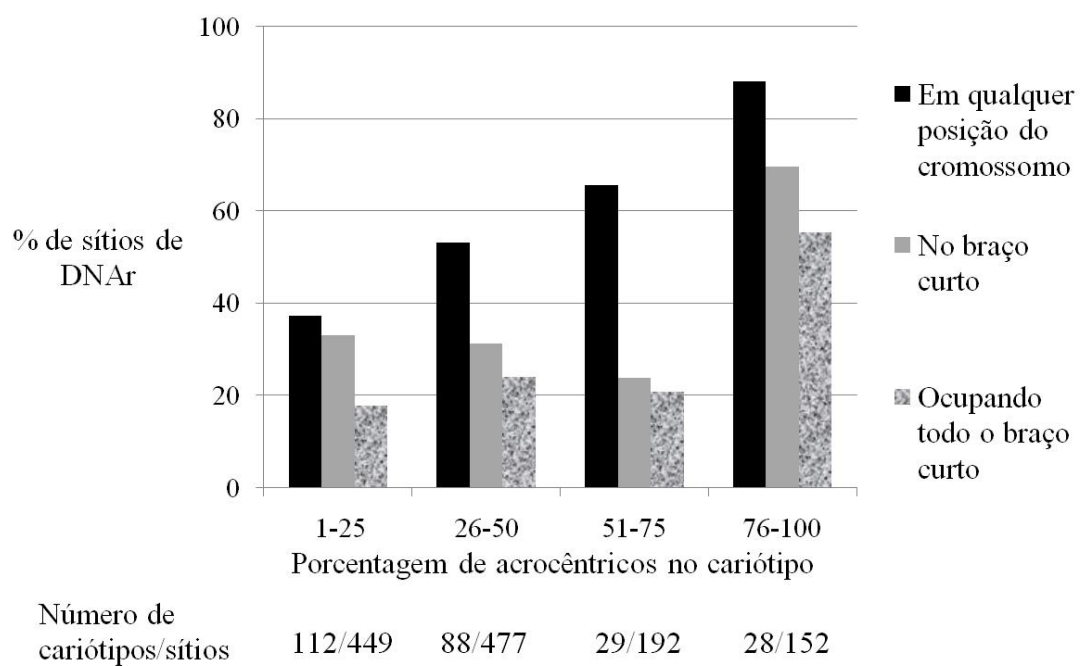


Figura 3. Distribuição dos sítios de DNAr 45S nos acrocêntricos, no braço curto, ou ainda ocupando todo o braço curto em cariótipos com diferentes proporções de acrocêntricos, incluindo os que possuem sítio único e sítios múltiplos. (As porcentagens foram calculadas em relação ao número total de sítios indicados abaixo da figura)

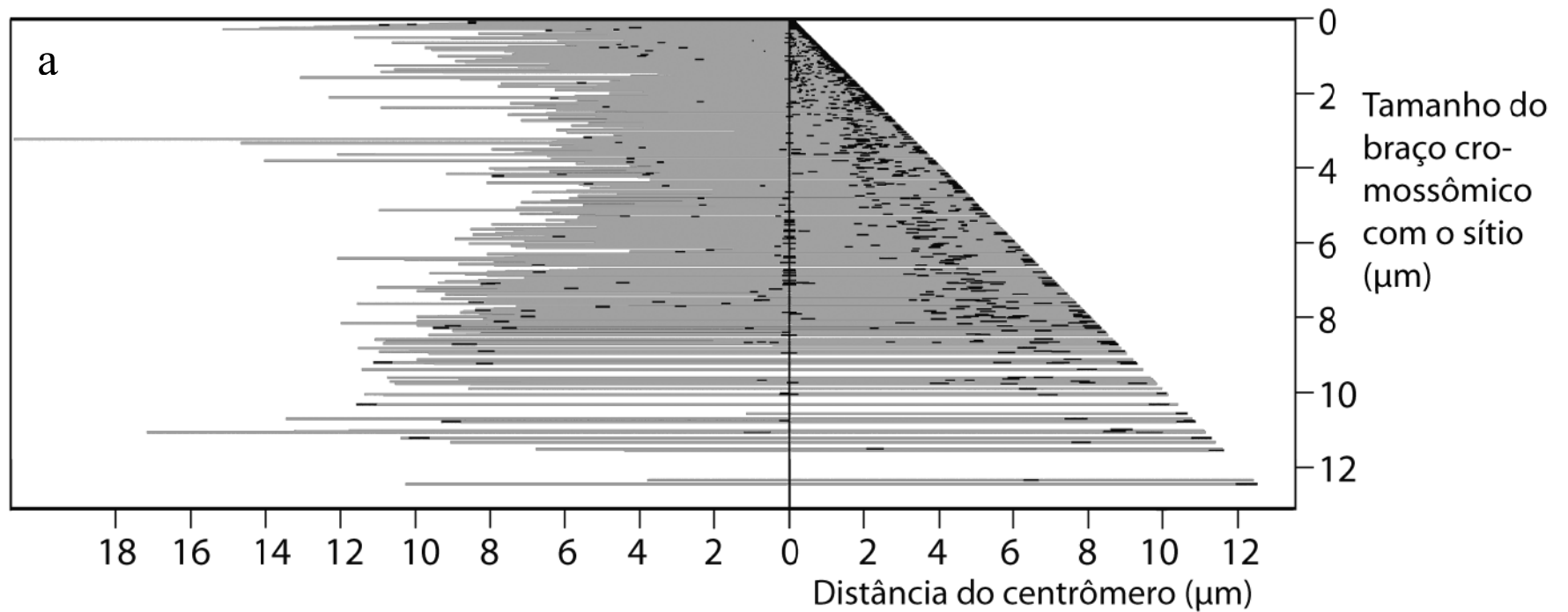
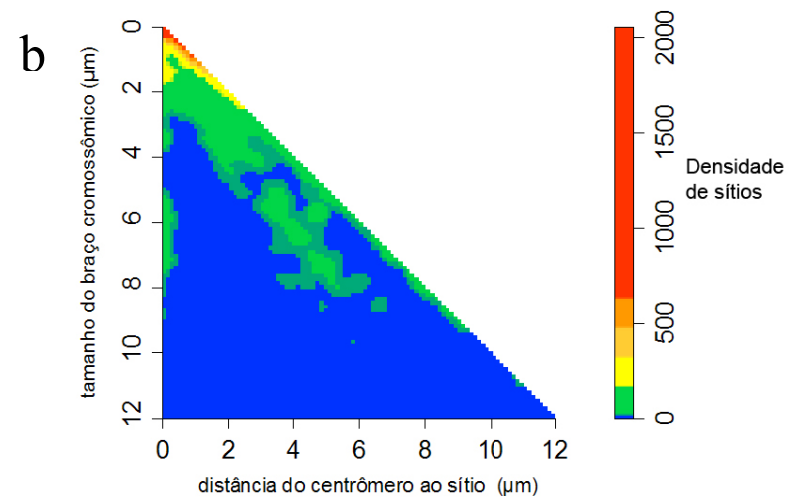


Figura 4. Distribuição dos sítios de DNAr 45S no *arm frame*. a: Os cromossomos estão representados por uma linha cinza e o sítio por uma pequena linha preta. 44 cromossomos com sítios nos dois braços cromossômicos foram desenhados duas vezes em diferentes sentidos. b: Representação da função de intensidade (densidade) de sítios de DNAr 45S no *arm frame* na amostra total (419 angiospermas e 32 gimnospermas), onde a maior densidade corresponde a sítios que ocupam todo o braço e terminais



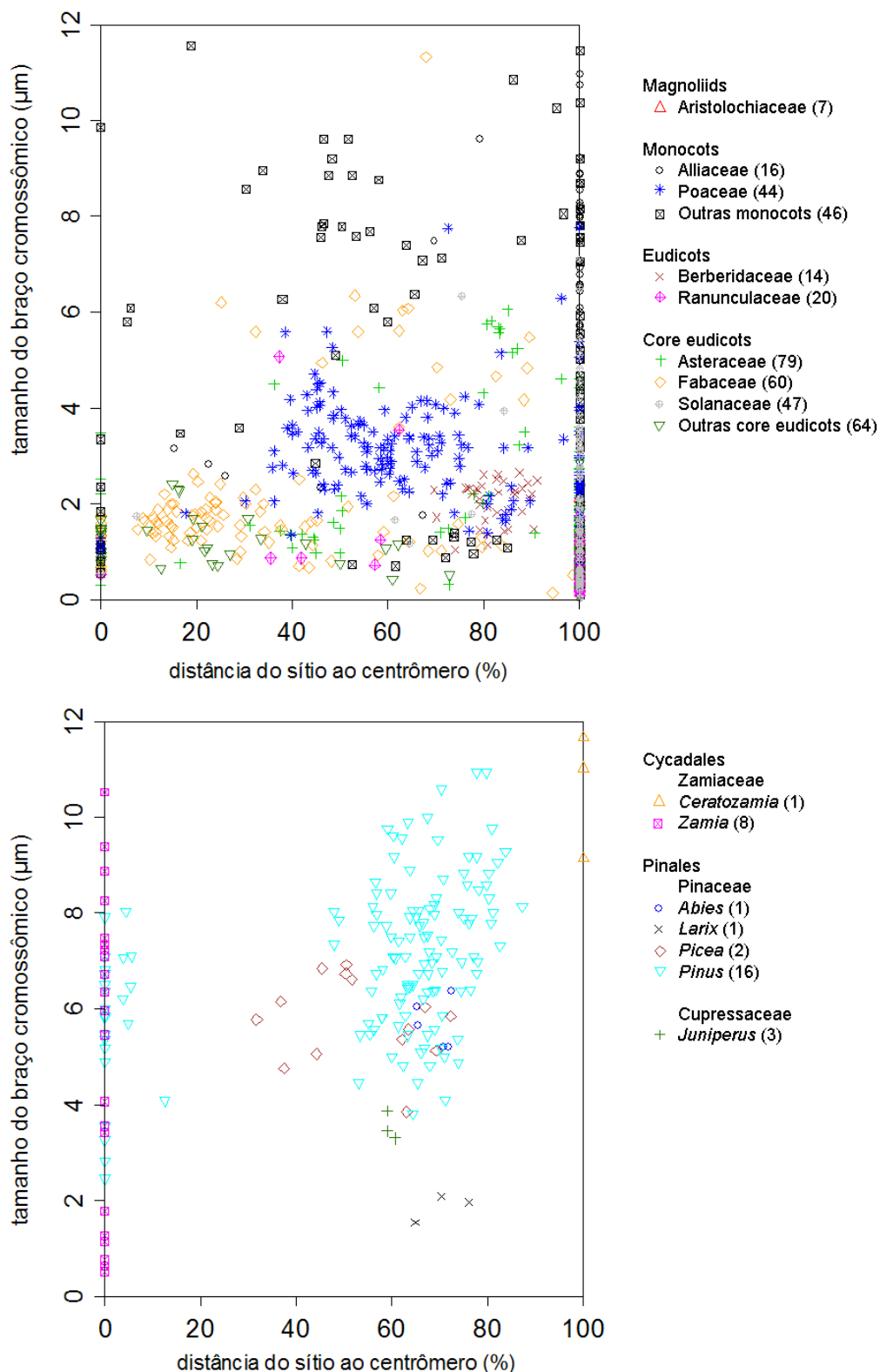


Figura 5. Distribuição relativa dos sítios de DNAr ao longo do braço cromossômico portador do DNAr nos clados melhor amostradas de angiospermas (a) e nos sete gêneros de gimnospermas investigados (b). O número de cariótipos aparece entre parêntese. A posição do sítio foi relativizada transformando-se a distância absoluta do sítio ao centrômero em um valor percentual da distância centrômero - telômero do braço portador do sítio. Essa análise não inclui os sítios que ocupam todo o braço (bt)

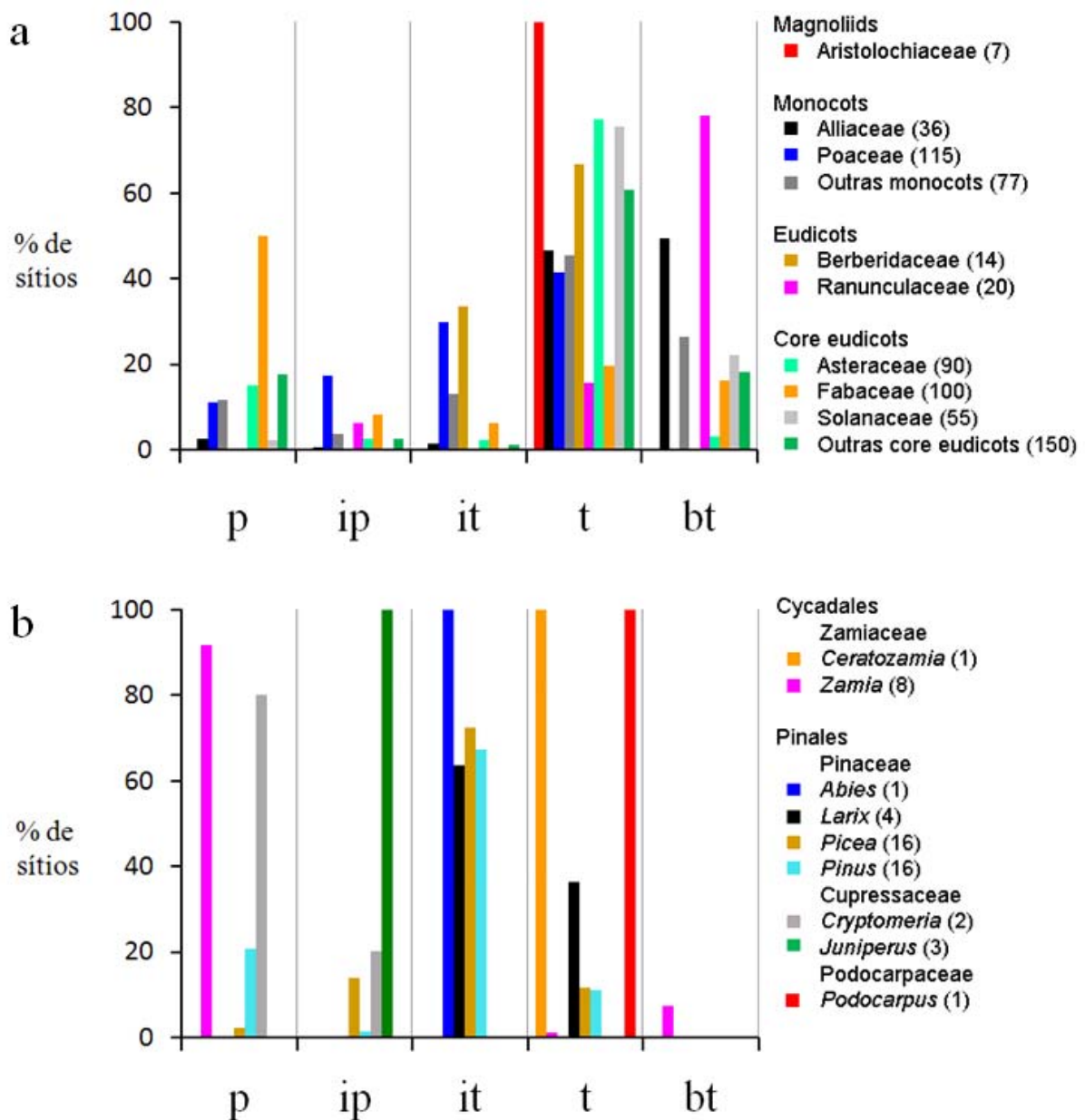


Figura 6. Distribuição dos sítios ao longo do braço nos clados melhor amostrados de angiospermas (a) e gimnospermas (b). A posição do sítio foi localizada em uma das quatro regiões do braço cromossômico ou em todo o braço. p, proximal; ip, intersticial-proximal; it, intersticial-terminal; t, terminal; bt, ocupando todo o braço. Entre parêntese aparece o número de cariótipos analisados de cada clado

Tabela S1. Características cariotípicas e distribuição de sítios de DNAr 45S em cariótipos de angiospermas e gimnospermas com as respectivas referências bibliográficas (listadas abaixo)

Familia	Espécie	2n	Morfologia cromossômica ^a										Crom. com DNAr 45S ^{a, b} por reg. do crom.													Distrib. dos sítios em crom. acro. ^b										Referências ^c																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																		
			Nível de ploídia (x) ^f	Morfologia cromossômica ^a				Tamanho crom. médio	do cariótipo (µm) ^a	Sítios de DNAr 45S	Cromossomos com DNAr 45S	Metacêntrico	Submetacêntrico	Acrocêntrico	c-bt	c-t	c-it	c-ip	c-p	cen	l-p	l-lp	l-it	l-t	l-bt	t (holocêntricos)	c-bt	c-t	c-it	c-ip	c-p	cen	l-p	l-lp	l-it		l-t																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																	
				Holocêntricos	Metacêntrico	Submetacêntrico	Acrocêntrico																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																															
Alismataceae	<i>Echinodorus andrieuxii</i>	22	2	2	20	8,3	4	4				4	4																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																									</

Família	Espécie	2n	Morfologia cromossômica ^a					Tamanho crom. médio	do cariótipo (µm) ^a	Sítios de DNAr 45S	Cromossomos com DNAr 45s	Crom. com DNAr 45S ^{a, b}										Distrib. dos sítios em crom. acro. ^b										Referências ^c		
			Nível de plóidia (x) ^f	Holocêntricos	Metacêntricos	Submetacêntricos	Acrocêntricos					Metacêntrico	Submetacêntrico	Acrocêntrico	c-bt	c-t	c-it	c-ip	c-p	cen	p-p	p-ip	p-it	p-t	p-bt	t (holocêntricos)	c-bt	c-t	c-it	c-ip	c-p		cen	p-p
Amaryllidaceae	<i>Clivia gardenii</i>	22	2	2	14	6	6,4	2	2	2	2	2																					[18]	
Amaryllidaceae	<i>Clivia miniata</i>	22	2	2	14	6	6,4	4	4	2	2	2																					[18]	
Amaryllidaceae	<i>Clivia nobilis</i>	22	2	2	14	6	9,9	6	6		6	6																					[18]	
Anacardiaceae	<i>Spondias cytherea</i>	32	4	nd	nd	nd	0,7	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[19]
Anacardiaceae	<i>Spondias mombin</i>	32	4	12	12	8	1,0	2	2	2	2	2																					[19]	
Anacardiaceae	<i>Spondias purpurea</i>	32	4	12	12	8	1,0	2	2	2	2	2																					[19]	
Anacardiaceae	<i>Spondias sp. (umbu cajá)</i>	32	4	nd	nd	nd	0,7	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[19]
Anacardiaceae	<i>Spondias tuberosa</i>	32	4	12	12	8	1,0	2	2	2	2	2																					[19]	
Anacardiaceae	<i>Spondias venulosa</i>	32	4	nd	nd	nd	0,8	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[19]
Apiaceae	<i>Anethum graveolens</i>	22	2	16	4	2	4,7	2	2		2	2																					[20]	
Apiaceae	<i>Apium graveolens</i>	22	2	2	20		5,7	2	2		2	2																					[20]	
Apiaceae	<i>Carum carvi</i>	20	2	10	6	4	5,1	4	4		4	4																					[20]	
Apiaceae	<i>Coriandrum sativum</i>	22	2		2	20	4,0	2	2		2	2																					[20]	
Apiaceae	<i>Cuminum cyminum</i>	14	2		6	8	7,7	4	4		2	2																					[20]	
Apiaceae	<i>Daucus broteri</i>	20	2	14	4	2	3,8	2	2		2	2																					[20]	
Apiaceae	<i>Daucus capillifolius</i>	18	2	10	6	2	3,3	2	2		2	2																					[20]	
Apiaceae	<i>Daucus carota</i>	18	2	8	6	4	3,1	2	2		2	2																					[20]	
Apiaceae	<i>Daucus crinitus</i>	22	2	4	14	4	4,4	2	2		2	2																					[20]	
Apiaceae	<i>Daucus glochidiatus</i>	44	4	nd	nd	nd	2,5	2	2		2	2																					[20]	
Apiaceae	<i>Daucus guttatus</i>	20	2	16	4		4,6	2	2		2	2																					[20]	
Apiaceae	<i>Daucus hispidifolius</i>	22	2	nd	nd	nd	1,7	2	2		2	2																					[20]	
Apiaceae	<i>Daucus littoralis</i>	20	2	10	10		5,5	2	2		2	2																					[20]	
Apiaceae	<i>Daucus muricatus</i>	20	2	12	6	2	5,6	2	2		2	2																					[20]	
Apiaceae	<i>Daucus pusillus</i>	22	2	6	14	2	3,6	4	2		2	2																					[20]	
Apiaceae	<i>Foeniculum vulgare</i>	22	2	18	2	2	3,8	2	2		2	2																					[20]	
Apiaceae	<i>Orlaya grandiflora</i>	20	2	16	2	2	3,9	3	3	1	2	2																					[20]	
Apiaceae	<i>Pastinaca sativa</i>	22	2	16	6		5,5	4	4		4	4																					[20]	
Apiaceae	<i>Petroselinum crispum</i>	22	2	16	4	2	8,5	2	2		2	2																					[20]	
Apiaceae	<i>Pimpinella anisum</i>	20	2	nd	nd	nd	4,2	2	2		2	2																					[20]	
Apiaceae	<i>Pimpinella saxifraga</i>	40	4	nd	nd	nd	3,3	4	4		4	4																					[20]	
Apiaceae	<i>Thapsia garganica</i>	22	2	12	2	8	5,4	2	2		2	2																					[21]	
Arecaceae	<i>Elaeis guineensis</i>	32	2	16	14	2	4,0	2	2	2	2	2																					[22]	
Aristolochiaceae	<i>Aristolochia baetica</i>	14	2	2	10	2	3,7	2	2		2	2																					[23]	
Aristolochiaceae	<i>Aristolochia birostris</i>	14	2	14			1,5	2	2	2	2	2																					[23]	
Aristolochiaceae	<i>Aristolochia brasiliensis</i>	14	2	12	2		2,0	2	2	2	2	2																					[23]	
Aristolochiaceae	<i>Aristolochia clematitis</i>	14	2	nd	nd	nd	2,1	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[23]	
Aristolochiaceae	<i>Aristolochia cymbifera</i>	14	2	12	2		2,5	2	2	2	2	2																					[23]	
Aristolochiaceae	<i>Aristolochia gigantea</i>	14	2	6	4	4	2,2	2	2	2	2	2																					[23]	
Aristolochiaceae	<i>Aristolochia loefgrenii</i>	14	2	12	2		2,1	2	2	2	2	2																					[23]	
Aristolochiaceae	<i>Aristolochia paucinervis</i>	34	6	10	24		1,7	6	6	4	2	2																					[23]	
Aristolochiaceae	<i>Aristolochia serpentaria</i>	32	6	nd	nd	nd	3,0	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[23]	
Asparagaceae	<i>Agave angustifolia (hexaploide)</i>	180	6	nd	nd	nd	nd	6	6		6	6																					[24]	
Asparagaceae	<i>Agave angustifolia</i> var. <i>letona</i>	120	4	nd	nd	nd	nd	4	4		4	4																					[24]	
Asparagaceae	<i>Agave fourcroydes</i> var. <i>kitam ki</i>	90	3	nd	nd	nd	nd	3	3		3	3																					[24]	
Asparagaceae	<i>Agave fourcroydes</i> var. <i>yaax ki</i>	150	5	nd	nd	nd	nd	5	5		5	5																					[24]	
Asparagaceae	<i>Agave tequilana</i>	60	2	nd	nd	nd	3,3	2	2		2	2																					[24]	
Asparagaceae	<i>Asparagus officinalis</i> Deco	20	2	14	6		2,0	6	6	2	4	2																					[25]	
Asparagaceae	<i>Hyacinthella dalmatica</i>	20	2	8	6	6	3,2	2	2		2	2																					[26]	
Asparagaceae	<i>Lachenalia aloides</i> var. <i>aloides/ var aurea</i>	14	2	2	10	2	1,5	2	2		2	2																					[27]	
Asparagaceae	<i>Lachenalia carnososa</i>	16	2	8	4	4	2,2	2	2		2	2																					[27]	
Asparagaceae	<i>Lachenalia liliflora</i>	16	2	8	4	4	2,2	2	2		2	2																					[27]	
Asparagaceae	<i>Lachenalia longibracteata</i>	14	2	2	10	2	1,5	2	2		2	2																					[27]	
Asparagaceae	<i>Lachenalia muirii</i>	14	2	12	2		1,5	2	2		2	2																					[27]	
Asparagaceae	<i>Lachenalia namaquensis</i>	16	2	8	4	4	2,2	2	2		2	2																					[27]	
Asparagaceae	<i>Lachenalia pusilla</i>	14	2	4	4	6	2,1	2	2		2	2																					[27]	
Asparagaceae	<i>Lachenalia rubida</i>	14	2	2	12		2,9	2	2		2	2																					[27]	
Asparagaceae	<i>Lachenalia splendida</i>	16	2	8	4	4	2,2	2	2		2	2																					[27]	
Asparagaceae	<i>Lachenalia unicolor</i>	16	2	8	4	4	3,2	2	2		2	2																					[27]	

Família	Espécie	2n	Morfologia cromossômica ^a					Crom. com DNAr 45S ^{a, b}													Distrib. dos sítios em crom. acro. ^b										Referências ^c					
			Nível de plaída (x) ^a	Holocêntricos	Metacêntrico	Submetacêntrico	Acrocêntrico	Tamanho crom. médio	Sítios de DNAr 45S do cariótipo (µm) ^a	Sítios de DNAr 45S	Cromossomos com DNAr 45S	Metacêntrico	Submetacêntrico	Acrocêntrico	c-bt	c-t	c-it	c-ip	c-p	cen	l-p	l-ip	l-it	l-t	l-bt	t (holocêntricos)	c-bt	c-t	c-it	c-ip		cen	l-p	l-ip	l-it	l-t
Asparagaceae	<i>Lachenalia variegata</i>	14	2	2	10	2	1,5	2	2	2	2	2				2																			[27]	
Asparagaceae	<i>Lachenalia viridiflora</i>	14	2	2	10	2	1,8	4	4	2	2	2			4												2								[27]	
Asparagaceae	<i>Muscari atlanticum</i>	18	2	14	4		nd	2	2	2	2	2				2																			[28]	
Asparagaceae	<i>Muscari matritensis</i>	18	2	nd	nd	nd	nd	6	4	nd	nd	nd			nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd										[28]	
Asparagaceae	<i>Ornithogalum longibracteatum</i>	54	6		18	36	4,0	6	6		6	6		6	6											6									[29]	
Asparagaceae	<i>Scilla scilloides genome A</i>	16	2		4	6	6	4,1	2	2	2		2				2																		[30]	
Asparagaceae	<i>Scilla scilloides genome B</i>	18	2		6	6	6	4,5	2	2	2		2				2																		[30]	
Asphodelaceae	<i>Aloe acutissima</i>	14	2			6	8	7,1	4	4			4										4												4 [31]	
Asphodelaceae	<i>Aloe ammophila</i>	14	2			6	8	5,5	4	4			4										4												4 [31]	
Asphodelaceae	<i>Aloe arborescens</i>	14	2			6	8	7,1	5	5			5										5												5 [31]	
Asphodelaceae	<i>Aloe bakeri</i>	14	2			6	8	7,1	4	4			4										4												4 [31]	
Asphodelaceae	<i>Aloe ciliaris</i>	42	6	2	20	20	5,5	12	12		6	6		6									6												6 [31]	
Asphodelaceae	<i>Aloe glauca</i>	14	2			6	8	6,5	6	6			6										6												6 [31]	
Asphodelaceae	<i>Aloe morjensis</i>	14	2			6	8	6,0	4	4			4										4												4 [31]	
Asphodelaceae	<i>Aloe ngobitensis</i>	28	4		4	10	14	7,1	11	11			2	9									11													9 [31]
Asphodelaceae	<i>Aloe nyriensis</i>	28	4		6	6	16	7,1	11	11			11										11													11 [31]
Asphodelaceae	<i>Aloe peckii</i>	14	2			6	8	8,2	4	4			4										4												4 [31]	
Asphodelaceae	<i>Aloe scobinifolia</i>	14	2		4	2	8	7,1	6	6	2				2								4												4 [31]	
Asphodelaceae	<i>Aloe tenuior</i>	14	2		2	6	6	4,4	4	4		2	2		2								2												2 [31]	
Asphodelaceae	<i>Aloe vera</i>	14	2			6	8	7,1	6	6		6	6		2								4												4 [31]	
Asteraceae	<i>Achyrocline flaccida</i>	28	2		2	24	2	1,9	2	2	2	2								2															[32]	
Asteraceae	<i>Achyrocline satureioides</i>	28	2		2	24	2	2,0	2	2	2	2																							[32]	
Asteraceae	<i>Argyranthemum broussonetii</i> ssp. <i>broussonetii</i>	18	2	12	6		5,8	4	4		4	4			4																				[33]	
Asteraceae	<i>Argyranthemum lemsii</i>	18	2	14	4		5,8	4	4		4	4			4																				[33]	
Asteraceae	<i>Argyranthemum sundingii</i>	18	2	14	4		5,8	4	4		4	4			4																				[33]	
Asteraceae	<i>Artemisia absinthium</i>	18	2	14	4		4,3	4	4		4	4			4																				[34]	
Asteraceae	<i>Artemisia annua</i>	18	2	16	2		2,2	4	4		2	2			4																				[35]	
Asteraceae	<i>Artemisia argillosa</i>	36	4	30	6		6,3	10	10		6	4		4	6																				[36]	
Asteraceae	<i>Artemisia barrelieri</i>	36	4	nd	nd	nd	3,6	8	8	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[35]
Asteraceae	<i>Artemisia bigelovii</i> 2x	18	2	14	4		4,0	4	4		2	2			4																				[37]	
Asteraceae	<i>Artemisia bigelovii</i> 4x	36	4	28	8		4,0	8	8		4	4			8																				[37]	
Asteraceae	<i>Artemisia caerulescens</i> subsp. <i>gallica</i>	18	2	nd	nd	nd	3,4	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[35]
Asteraceae	<i>Artemisia cana</i> ssp. <i>Bolanderi</i>	18	2	14	4		6,2	6	6		4	2			6																				[36]	
Asteraceae	<i>Artemisia capillaris</i>	18	2	nd	nd	nd	1,7	9	9	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd							

Família	Espécie	2n	Morfologia cromossômica ^a					do cariótipo (µm) ^a	Sítios de DNAr 45S	Crom. com DNAr 45S ^a					ios por reg. do crom. ^{a, b}										Distrib. dos sítios em crom.acro. ^b										Referências ^c					
			Nível de plóidia (x) ³	Holocêntricos						DNAr 45s	Metacêntrico	Submetacêntrico	Acrocêntrico	Tamanho crom. médio		c-bt	c-t	c-it	c-ip	c-p	cen	l-p	l-lp	l-it	l-t	l-bt	t (holocêntricos)	c-bt	c-t	c-it	c-ip	c-p	cen	l-p	l-lp	l-it	l-t			
Asteraceae	<i>Brachyscome lineariloba</i> C	16	2	4	10	2	5,2	2	2	2			2																									[40]		
Asteraceae	<i>Brachyscome lineariloba</i> E	10	2	2	8		7,9	2	2			2																										[40]		
Asteraceae	<i>Brachyscome muelleri</i>	6	2	4	2		10,1	2	2	2								2																				[40]		
Asteraceae	<i>Centaurea oxylepis</i>	44	4	nd	nd	nd	2,6	12	12	8	4						12																						[42]	
Asteraceae	<i>Centaurea phrygia</i>	22	2	16	6		2,6	6	6	4	2						6																					[42]		
Asteraceae	<i>Crepidiastrum keiskeanum</i>	10	2		4	6	11,0	2	2		2									2																		[43]		
Asteraceae	<i>Crepidiastrum lanceolatum</i>	10	2		4	6	8,9	2	2		2									2																		[43]		
Asteraceae	<i>Crepidiastrum platyphyllum</i>	10	2		4	6	7,8	2	2		2									2																		[43]		
Asteraceae	<i>Dendranthema chanetii</i>	36	4	nd	nd	nd	2,5	8	8	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd												[44]	
Asteraceae	<i>Dendranthema indica</i>	36	4	nd	nd	nd	4,1	8	8	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd												[44]	
Asteraceae	<i>Dendranthema yoshinagantha</i>	36	4	nd	nd	nd	4,2	10	10	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd												[44]	
Asteraceae	<i>Emilia fosbergii</i>	20	4	2	18		1,2	8	8		8					2	6																						[45]	
Asteraceae	<i>Emilia sonchifolia</i>	10	2		10		4,7	2	2		2						2																						[45]	
Asteraceae	<i>Grindelia anethifolia</i>	12	2	8	4		9,4	2	2	2									2																				[46]	
Asteraceae	<i>Grindelia prunelloides</i>	12	2	8	4		8,2	2	2	2									2																				[46]	
Asteraceae	<i>Haplopappus glutinosus</i>	10	2		10		10,1	2	2		2								2																				[46]	
Asteraceae	<i>Haplopappus grindelioides</i>	10	2		10		8,5	2	2		2								2																				[46]	
Asteraceae	<i>Haplopappus stolpii</i>	10	2		10		10,1	2	2		2								2																				[46]	
Asteraceae	<i>Helianthus annuus</i> HA89	34	2	18	8	8	4,9	8	8	2	6					8																							[47]	
Asteraceae	<i>Helianthus annuus</i> ssp. <i>lenticularis</i>	34	2	nd	nd	nd	nd	6	6	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd												[48]	
Asteraceae	<i>Helianthus debilis</i> ssp. <i>debilis</i>	34	2	24	10		4,2	6	6		6					6																							[49]	
Asteraceae	<i>Helianthus nuttallii</i> ssp. <i>nuttallii</i>	34	2	nd	nd	nd	2,5	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd												[48]	
Asteraceae	<i>Helianthus praecox</i> ssp. <i>praecox</i>	34	2	nd	nd	nd	2,5	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd												[48]	
Asteraceae	<i>Helianthus pumilus</i>	34	2	28	6		5,0	4	4		4					4																							[49]	
Asteraceae	<i>Helianthus simulans</i>	68	4	nd	nd	nd	3,3	8	8	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd												[48]	
Asteraceae	<i>Helianthus tuberosus</i>	102	6	nd	nd	nd	nd	12	12	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd												[48]	
Asteraceae	<i>Hieracium transylvanicum</i>	18	2	4	14		3,7	4	4		4					4																							[50]	
Asteraceae	<i>Hypochaeris acaulis</i>	8	2	2	2	4	3,3	2	2	2									2																				[51]	
Asteraceae	<i>Hypochaeris alba</i> 156	8	2		4	4	4,0	4	4		2	2							2																				[52]	
Asteraceae	<i>Hypochaeris angustifolia</i>	8	2		6	2	3,3	4	4		2	2				4																							[53]	
Asteraceae	<i>Hypochaeris apargioides</i>	8	2	2	2	4	5,9	4	4	2		2						2																					[51]	
Asteraceae	<i>Hypochaeris brasiliensis</i>	8	2		4	4	3,5	4	4		2	2							2																				[54]	
Asteraceae	<i>Hypochaeris caespitosa</i> 148	16	4		8	8	4,0	4	4		4																												[52]	
Asteraceae	<i>Hypochaeris elata</i> 18506	8	2	2	2	4	3,0	4	4		2	2							2																				[52]	
Asteraceae	<i>Hypochaeris glabra</i>	10	2	nd	nd	nd	nd	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd												[55]	
Asteraceae	<i>Hypochaeris grisebachii</i>	8	2		4	4	4,0	2	2		2								2																				[54]	
Asteraceae	<i>Hypochaeris hookeri</i> 18044	8	2	2	2	4	3,0	4	4		2	2							2																				[52]	
Asteraceae	<i>Hypochaeris incana</i> 18022	16	4		8	8	2,7	6	6		2	4							4																				[52]	
Asteraceae	<i>Hypochaeris incana</i> 5640	8	2		4	4	3,3	4	4		2	2							2																				[52]	
Asteraceae	<i>Hypochaeris laevigata</i>	12	2	4	8		1,4	4	4		4						4																						[55]	
Asteraceae	<i>Hypochaeris maculata</i>	10	2		10		3,3	4	4		4						4																						[55]	
Asteraceae	<i>Hypochaeris megapota mica</i>	8	2	2	2	4	1,2	2	2	2									2																				[55]	
Asteraceae	<i>Hypochaeris microcephala</i>	8	2		4	4	3,5	4	4		2	2							2																				[54]	
Asteraceae	<i>Hypochaeris palustris</i>	8	2		4	4	2,8	2	2	2									2																				[51]	
Asteraceae	<i>Hypochaeris pampasica</i>	8	2		4	4	4,7	2	2		2								2																				[54]	
Asteraceae	<i>Hypochaeris parodii</i> 18057	8	2	2	2	4	3,3	4	4		2	2							2																				[52]	
Asteraceae	<i>Hypochaeris patagonica</i> 6202	8	2		4	4	3,3	2	2	2							2																						[52]	
Asteraceae	<i>Hypochaeris petiolaris</i> 122	8	2		4	4	1,0	2	2		2								2																				[52]	
Asteraceae	<i>Hypochaeris pinnatifida</i> 1003	8	2	2	2	4	3,5	4	4	2		2							2																				[52]	
Asteraceae	<i>Hypochaeris radicata</i>	8	2	2	6		3,3	2	2		2							2																					[55]	
Asteraceae	<i>Hypochaeris robertia</i>	8	2	6		2	4,0	6	6	4		2					6																						[55]	
Asteraceae	<i>Hypochaeris rosgurtii</i>	8	2																																					

Família	Espécie	2n	Morfologia cromossômica ^a					Crom. com DNAr 45S ^{a, b}											Distrib. dos sítios em crom.acro. ^b										Referências ^c											
			Nível de plóidia (x) ³	Holocêntricos	Metacêntrico	Submetacêntrico	Acrocêntrico	Tamanho crom. médio	do cariótipo (µm) ^a	Sítios de DNAr 45S	Cromossomos com DNAr 45S	Metacêntrico	Submetacêntrico	Acrocêntrico	c-bt	c-t	c-it	c-ip	c-p	cen	l-p	l-lp	l-it	l-t	l-bt	t (holocêntricos)	c-bt	c-t	c-it	c-ip	c-p	cen	l-p	l-lp	l-it	l-t				
Cupressaceae	<i>Cryptomeria japonica</i> 2	22	2		22			5,8	2	2	2								2																				[89]	
Cupressaceae	<i>Cryptomeria japonica</i> 3	22	2		22			8,3	3	3	3								2			1																	[89]	
Cupressaceae	<i>Juniperus chinensis</i> var. <i>procumbens</i>	44	4		44			5,0	4	4	4							4																					[90]	
Cupressaceae	<i>Juniperus chinensis</i> var. <i>sargentii</i>	22	2		22			5,8	2	2	2							2																					[90]	
Cupressaceae	<i>Juniperus lutchuensis</i>	22	2		22			5,0	2	2	2							2																					[90]	
Cyperaceae	<i>Diplacrum capitatum</i>	36	nd	+				nc	2	2																2														[91]
Cyperaceae	<i>Eleocharis acutangula</i>	54	10	+				nc	8	8																8														[92]
Cyperaceae	<i>Eleocharis bonariensis</i>	20	4	+				nc	4	4																4														[92]
Cyperaceae	<i>Eleocharis capillacea</i>	10	2	+				nc	4	4																4														[92]
Cyperaceae	<i>Eleocharis confervoides</i>	40	8	+				nc	14	14															14															[91]
Cyperaceae	<i>Eleocharis contracta</i>	20	4	+				nc	4	4																4														[92]
Cyperaceae	<i>Eleocharis debilis</i>	30	6	+				nc	4	4																4														[92]
Cyperaceae	<i>Eleocharis filiculmis</i>	30	6	+				nc	4	4																4														[92]
Cyperaceae	<i>Eleocharis flavesces</i>	10	2	+				nc	10	10															10															[92]
Cyperaceae	<i>Eleocharis geniculata</i>	20	4	+				nc	4	4																4														[93]
Cyperaceae	<i>Eleocharis geniculata</i> 2	10	2	+				nc	4	4																4														[92]
Cyperaceae	<i>Eleocharis geniculata</i> 4	20	4	+				nc	4	4																4														[92]
Cyperaceae	<i>Eleocharis interstincta</i>	40	8	+				nc	8	8																8														[92]
Cyperaceae	<i>Eleocharis laeviglumis</i>	60	12	+				nc	10	10															10															[92]
Cyperaceae	<i>Eleocharis liesneri</i>	50	10	+				nc	10	10															10															[92]
Cyperaceae	<i>Eleocharis loefgreniana</i>	20	4	+				nc	4	4																4														[92]
Cyperaceae	<i>Eleocharis maculosa</i> 10-4	10	2	+				nc	4	4																4														[94]
Cyperaceae	<i>Eleocharis maculosa</i> 10-6	10	2	+				nc	6	6																6														[93]
Cyperaceae	<i>Eleocharis maculosa</i> 6	6	2	+				nc	4	4																4														[94]
Cyperaceae	<i>Eleocharis maculosa</i> 7	7	2	+				nc	4	4																4														[94]
Cyperaceae	<i>Eleocharis maculosa</i> 8	8	2	+				nc	4	4																4														[94]
Cyperaceae	<i>Eleocharis minima</i>	20	4	+				nc	4	4																4														[92]
Cyperaceae	<i>Eleocharis montana</i>	40	8	+				nc	4	4																4														[93]
Cyperaceae	<i>Eleocharis montana</i>	40	8	+				nc	4	4																4														[92]
Cyperaceae	<i>Eleocharis nana</i>	20	4	+				nc	2	2																2														[92]
Cyperaceae	<i>Eleocharis niederleinii</i>	20	4	+				nc	4	4																4														[92]
Cyperaceae	<i>Eleocharis niederleinii</i> 29	29	6	+				nc	4	4																4														[95]
Cyperaceae	<i>Eleocharis niederleinii</i> 30	30	6	+				nc	6	6																6														[95]
Cyperaceae	<i>Eleocharis niederleinii</i> 31	31	6	+				nc	6	6																6														[95]
Cyperaceae	<i>Eleocharis niederleinii</i> 40	40	8	+				nc	4	4																4														[95]
Cyperaceae	<i>Eleocharis obtusetrigona</i>	52	10	+				nc	8	8																8														[92]
Cyperaceae	<i>Eleocharis plicarhachis</i>	54	10	+				nc	10	10															10															[92]
Cyperaceae	<i>Eleocharis sellowiana</i>	20	4	+				nc	8	8																8														[93]
Cyperaceae	<i>Eleocharis sellowiana</i> 2	10	2	+				nc	4	4																4														[92]
Cyperaceae	<i>Eleocharis sellowiana</i> 4	20	4	+				nc	8	8																8														[92]
Cyperaceae	<i>Eleocharis sp.</i>	10	2	+				nc	6	6																6														[92]
Cyperaceae	<i>Eleocharis subarticulata</i>	6	2	+				nc	4	4																4														[92]
Cyperaceae	<i>Eleocharis viridans</i>	20	4	+				nc	4	4																4														[92]
Cyperaceae	<i>Eleocharis viridans</i> 29	29	6	+				nc	6	6																6														[95]
Cyperaceae	<i>Eleocharis viridans</i> 31	31	6	+				nc	6	6																6														[95]
Cyperaceae	<i>Eleocharis viridans</i> 404	40	8	+				nc	4	4																4														[95]
Cyperaceae	<i>Eleocharis viridans</i> 406	40	8	+				nc	6	6																6														[95]
Cyperaceae	<i>Eleocharis viridans</i> 414	41	8	+				nc	4	4																4														[95]
Cyperaceae	<i>Eleocharis viridans</i> 416	41	8	+				nc	6	6																6														[95]
Cyperaceae	<i>Eleocharis viridans</i> 42	42	8	+				nc	6	6																6														[95]
Cyperaceae	<i>Fimbristylis cymosa</i>	50	nd	+				nc	4	4																4														[91]
Cyperaceae	<i>Fimbristylis dichotoma</i>	30	nd	+				nc	4	4																4														[91]
Cyperaceae	<i>Kyllinga brevifolia</i>	120	nd	+				nc	45	45																45														[91]
Cyperaceae	<i>Rhynchospora breviuscula</i>	10	2	+				nc	4	4																														

Família	Espécie	2n	Morfologia cromossômica ^a				Tamanho crom. médio	Nível de pláida (x) ^a	Holocêntricos	Metacêntrico	Submetacêntrico	Acrocêntrico	do cariótipo (µm) ^a	Sítios de DNAr-45S	Cromossomos com DNAr-45s	Crom. com DNAr-45S por reg. do crom. ^{a, b}											Distrib. dos sítios em crom. acro. ^b											Referências ^c																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																												
			c-bt	c-t	c-it	c-ip										c-p	cen	p-p	p-lp	t-lt	t-t	t-bt	f (holocêntricos)	c-bt	c-t	c-it	c-ip	c-p	cen	p-p	p-lp	t-lt	t-t																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																	
Cyperaceae	<i>Rhynchospora diamantina</i>	24	4	+								nc	16	16																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																				

Família	Espécie	2n	Morfologia cromossômica ^a						Crom. com DNAr 45S ^{a, b}													Distrib. dos sítios em crom.acro. ^b										Referências ^c							
			Nível de plóidia (x) [†]	Morfologia cromossômica ^a				Tamanho crom. médio	do cariótipo (µm) ^a	Sítios de DNAr 45S	Cromossomos com DNAr 45S	Metacêntrico	Submetacêntrico	Acrocêntrico	C-bt	C-t	C-it	C-ip	C-p	cen	L-p	L-lp	L-it	L-t	L-bt	t (holocêntricos)	C-bt	C-t	C-it	C-ip	C-p	cen	L-p	L-lp	L-it	L-t			
				Holocêntricos	Metacêntrico	Submetacêntrico	Acrocêntrico																																
Fabaceae	<i>Lens tomentosus</i> 133	14	2	2	12			4,7	2	2		2			2																							[109]	
Fabaceae	<i>Lens tomentosus</i> 149	14	2	4	10			5,8	2	2	2	2									2																	[109]	
Fabaceae	<i>Lotus burtii</i>	12	2	10	2			2,2	4	4	4					2			2																			[110]	
Fabaceae	<i>Lotus filicaulis</i>	12	2	8	2	2		1,4	4	4	4					2			2																			[111]	
Fabaceae	<i>Lotus japonicus</i> Gifu	12	2	10	2			1,9	6	6	6					4			2																			[111]	
Fabaceae	<i>Lotus japonicus</i> Miyakojima MG-20	12	2	8	4			1,6	6	6	4	2				6																						[112]	
Fabaceae	<i>Lupinus angustifolius</i>	40	2	36	4			0,8	2	2	2							2																				[113]	
Fabaceae	<i>Lupinus cosentinii</i>	32	2	22	10			1,7	6	6	6				2				4																			[113]	
Fabaceae	<i>Medicago glomerata</i>	16	2	nd	nd	nd		3,3	2	2		2					2																					[114]	
Fabaceae	<i>Medicago sativa</i> ssp. <i>coerulea</i> / ssp. <i>falcata</i>	16	2	nd	nd	nd		3,3	2	2	2									2																		[114]	
Fabaceae	<i>Medicago sativa</i> ssp. <i>falcata</i> 4x / ssp. <i>sativa</i>	32	4	nd	nd	nd		3,3	4	4	4									4																		[114]	
Fabaceae	<i>Phaseolus acutifolius</i> var. <i>latifolius</i>	22	2	20	2			2,6	2	2	2																											[115]	
Fabaceae	<i>Phaseolus coccineus</i>	22	2	12	6	4		2,6	6	6		2	4		4																							[115]	
Fabaceae	<i>Phaseolus lunatus</i> fa02	22	2	14	8			3,3	2	2	2																											[116]	
Fabaceae	<i>Phaseolus lunatus</i> G26460, G2585, fa18, "vermelinha"	22	2	14	8			3,3	2	2	2																											[116]	
Fabaceae	<i>Phaseolus vulgaris</i> cv <i>Calima</i>	22	2	6	14	2		1,6	18	16	4	12		2	6																							[117]	
Fabaceae	<i>Phaseolus vulgaris</i> cv <i>Saxa5</i>	22	2	6	14	2		1,6	10	10	2	8		2	2																							[117]	
Fabaceae	<i>Phaseolus vulgaris</i> cv <i>Saxa6</i>	22	2	6	14	2		1,6	12	12	2	10		2	4																							[117]	
Fabaceae	<i>Phaseolus vulgaris</i> 'Jalo EEP558'	22	2	nd	nd	nd		2,5	14	14	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd										[118]
Fabaceae	<i>Phaseolus vulgaris</i> 'Jamapa'	22	2	nd	nd	nd		2,5	8	8	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd										[118]
Fabaceae	<i>Phaseolus vulgaris</i> 'Pajarito' G24404	22	2	nd	nd	nd		1,7	5	5	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd										[118]
Fabaceae	<i>Phaseolus vulgaris</i> 'Pajarito' G24423	22	2	nd	nd	nd		2,5	10	10	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd										[118]
Fabaceae	<i>Phaseolus vulgaris</i> 'Pinto UI114'	22	2	nd	nd	nd		1,7	6	6	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd										[118]
Fabaceae	<i>Phaseolus vulgaris</i> 'Wax'	22	2	12	8	2		2,2	14	14	4	8	2	2	2	8																							[115]
Fabaceae	<i>Pisum sativum</i> L. cv <i>Grüne Victoria</i>	14	2	8	4	2		6,6	4	4	4																											[119]	
Fabaceae	<i>Robinia pseudoacacia</i>	22	2	10	8	4		3,6	4	4				4	4																							[100]	
Fabaceae	<i>Sophora japonica</i> f. <i>oligophylla</i>	28	4	20	8			3,1	4	4	4									4																		[100]	
Fabaceae	<i>Trifolium ambiguum</i>	48	6	nd	nd	nd		2,5	6	6		6							6																			[120]	
Fabaceae	<i>Trifolium campestre</i>	14	2	14				2,5	2	2	2								2																			[121]	
Fabaceae	<i>Trifolium dubium</i>	30	2	30				2,3	6	4	4								4		2																	[121]	
Fabaceae	<i>Trifolium hybridum</i>	16	2	nd	nd	nd		2,5	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd										[120]
Fabaceae	<i>Trifolium micranthum</i>	16	2	16				2,5	4	2	2								2		2																	[121]	
Fabaceae	<i>Trifolium nigrescens</i> ssp. <i>meneghinianum</i>	16	2	12	4			0,8	2	2	2								2																			[122]	
Fabaceae	<i>Trifolium nigrescens</i> ssp. <i>nigrescens</i>	16	2	12	4			0,8	2	2	2								2																			[122]	
Fabaceae	<i>Trifolium nigrescens</i> ssp. <i>petrisavii</i>	16	2	12	4			0,8	4	4	4								4																			[122]	
Fabaceae	<i>Trifolium occidentale</i>	16	2	nd	nd	nd		2,5	2	2		2			2																							[120]	
Fabaceae	<i>Trifolium pratense</i> R130	14	2	4	10			2,1	4	4	2	2				2			2																			[123]	
Fabaceae	<i>Trifolium repens</i>	32	4	nd	nd	nd		2,5	2	2		2			2																							[120]	
Fabaceae	<i>Trifolium uniflorum</i>	32	4	nd	nd	nd		2,5	4	4		4			4																							[120]	
Fabaceae	<i>Vicia amoena</i> var. <i>amoena</i>	24	4	6	10	8		6,5	9	9	3	4	2					5		3	1																	[124]	
Fabaceae	<i>Vicia amoena</i> var. <i>sericea</i>	12	2	2	8	2		5,0	2	2		2						2																				[124]	
Fabaceae	<i>Vicia amphicarpa</i>	12	2	nd	nd	nd		3,9	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd										[125]
Fabaceae	<i>Vicia angustifolia</i>	12	2	nd	nd	nd		4,3	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd										[125]
Fabaceae	<i>Vicia benghalensis</i> A	14	2	nd	nd	nd		4,2	2	2	2							2																				[126]	
Fabaceae	<i>Vicia benghalensis</i> B	14	2	nd	nd	nd		4,2	2	2	2							2																				[126]	
Fabaceae	<i>Vicia bithynica</i>	12	2	nd	nd	nd		3,1	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd										[125]
Fabaceae	<i>Vicia cordata</i>	10	2	nd	nd	nd		3,3	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd										[125]
Fabaceae	<i>Vicia cracca</i>	12	2	nd	nd	nd		6,7	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd										[124]
Fabaceae	<i>Vicia dasycarpa</i>	14	2		14			5,8	2	2		2																											[125]
Fabaceae	<i>Vicia dumetorum</i>	12	2	4	6	2		6,6	3	3	2	1						3																				[124]	
Fabaceae	<i>Vicia eriocarpa</i>	14	2		14			6,6	2	2		2																											

		Morfologia cromossômica ^a							Crom. com DNAr 45S ^{a, b}										Distrib. dos sítios em crom. acro. ^b																		
Família	Espécie	2n	Nível de plóida (x) ^f	Holocêntricos	Metacêntricos	Submetacêntricos	Acrocêntricos	Tamanho crom. médio	do cariótipo (µm) ^a	Sítios de DNAr 45S	Cromossomos com DNAr 45s	Metacêntricos	Submetacêntricos	Acrocêntricos	c-bt	c-t	c-it	c-ip	c-p	cen	p-p	p-ip	p-it	p-t	p-br	t (holocêntricos)	c-bt	c-t	c-it	c-ip	c-p	cen	p-p	p-ip	p-it	p-t	Referências ^c
Fabaceae	<i>Vicia johannis ssp procumbens</i>	14	2		2	12		8,3	2	2	2									2																	[125]
Fabaceae	<i>Vicia macrocarpa</i>	12	2		4	8		7,0	4	4			4																								[125]
Fabaceae	<i>Vicia narbonensis</i> 'IFYN574'	14	2		2	12		10,0	2	2			2										2														[128]
Fabaceae	<i>Vicia nigra</i>	10	2		nd	nd	nd	5,8	2	2		nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd												[125]
Fabaceae	<i>Vicia pannonica</i>	12	2		8	4		6,6	4	4			4										2	2													[128]
Fabaceae	<i>Vicia pseudorobus</i>	12	2		6	2	4	7,5	4	4		2		2				1				3															[124]
Fabaceae	<i>Vicia sativa</i>	12	2		nd	nd	nd	7,3	4	4		nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd												[125]
Fabaceae	<i>Vicia sativa</i> 'Ebena'	12	2		nd	nd	nd	3,9	4	4		nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd												[128]
Fabaceae	<i>Vicia serratifolia</i>	14	2			14		9,1	2	2			2							2																	[125]
Fabaceae	<i>Vicia varia</i>	14	2			8	6	4,2	2	2			2										2														[125]
Fabaceae	<i>Vicia villosa</i>	14	2		2	12		6,6	2	2			2										2														[125]
Fabaceae	<i>Vigna radiata</i>	22	2		nd	nd	nd	2,5	4	4		nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd												[105]
Fabaceae	<i>Vigna unguiculata</i>	22	2		nd	nd	nd	1,7	10	10		nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd												[129]
Fagaceae	<i>Quercus cerris</i>	24	2		22		2	2,9	4	4		2		2			2					2															[130]
Fagaceae	<i>Quercus michauxii</i>	24	2		22		2	2,8	4	4		2		2								2															[130]
Fagaceae	<i>Quercus petraea</i>	24	2		22		2	3,1	4	4		2		2							2																[130]
Fagaceae	<i>Quercus pubescens</i>	24	2		22		2	2,4	4	4		2		2							2																[130]
Fagaceae	<i>Quercus robur</i>	24	2		22		2	3,1	4	4		2		2							2																[130]
Grossulariaceae	<i>Ribes petraeum</i>	16	2		12		4	2,4	4	4		2		2								4															[131]
Grossulariaceae	<i>Ribes rubrum</i>	16	2		12		4	nd	4	4		2		2								4															[131]
Grossulariaceae	<i>Ribes uva-crispa</i>	16	2		nd	nd	nd	nd	2	2			2					2																			[131]
Iridaceae	<i>Iris filifolia</i> Málaga	34	4		nd	nd	nd	nd	4	4		nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd												[132]
Iridaceae	<i>Iris filifolia</i> Nador	30	4		nd	nd	nd	nd	6	6		nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd												[132]
Iridaceae	<i>Iris latifolia</i>	42	6		nd	nd	nd	nd	20	20		nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd												[132]
Iridaceae	<i>Iris serotina</i>	34	4		nd	nd	nd	nd	10	10		nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd												[132]
Iridaceae	<i>Iris setosa</i>	38	2		nd	nd	nd	6,6	6	6		nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd												[133]
Iridaceae	<i>Iris tingitana</i>	28	4		nd	nd	nd	nd	6	6		nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd												[132]
Iridaceae	<i>Iris versicolor</i>	108	6		nd	nd	nd	nd	6	6		nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd												[133]
Iridaceae	<i>Iris virginica</i>	70	4		nd	nd	nd	nd	6	6		nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd												[133]
Iridaceae	<i>Iris xiphium</i>	34	4		nd	nd	nd	nd	10	10		nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd												[132]
Lamiaceae	<i>Perilla frutescens</i> var. <i>frutescens</i>	40	4		nd	nd	nd	3,2	2	2			2				2																				[134]
Liliaceae	<i>Lilium bosniacum</i>	24	2		2	2	20	14,5	8	6			2	4			2		2		2		2													[135]	
Liliaceae	<i>Lilium brownii</i>	24	2		2	2	20	11,8	6	6			6					4			4															[136]	
Liliaceae	<i>Lilium carnolicum</i>	24	2		4		20	12,8	10	8		2		6	2		2		2		2		2													[137]	
Liliaceae	<i>Lilium longiflorum</i>	24	2		2	2	20	23,8	6	6			6					4					2													[138]	
Liliaceae	<i>Lilium pomponium</i>	24	2		2	2	20	13,3	6	6			2	4			2		2				2													[137]	
Liliaceae	<i>Lilium pyrenaicum</i>	24	2		2	2	20	12,8	8	8		2	2	4			2		4				2													[137]	
Liliaceae	<i>Lilium rubellum</i>	24	2		2	4	18	22,5	14	12		2	2	8			2		2		8		2													[138]	
Linaceae	<i>Linum angustifolium</i>	30	4		nd	nd	nd	1,8	2	2		nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd												[139]
Linaceae	<i>Linum austriacum</i>	18	2			18		2,1	2	2			2									2															[139]
Linaceae	<i>Linum decumbens</i>	16	2			16		2,4	2	2			2									2															[139]
Linaceae	<i>Linum grandiflorum</i>	16	2			16		2,0	2	2			2									2															[139]
Linaceae	<i>Linum perenne</i>	18	2			18		2,4	2	2			2									2															[139]
Linaceae	<i>Linum usitatissimum</i>	30	4		26		4	1,6	2	2			2									2															[139]
Linderniaceae	<i>Torenia baillonii</i>	16	2		4		10	2	1,7	2			2						2																		[140]
Linderniaceae	<i>Torenia fournieri</i>	18	2		6		12		1,7	2			2									2															[140]
Malvaceae	<i>Gossypium arboreum</i>	26	2		26			1,7	6	6		2	4				2					4															[141]
Malvaceae	<i>Gossypium herbaceum</i>	26	2		26			1,7	6	6		4	2				2					2															[141]
Malvaceae	<i>Gossypium raimondii</i>	26	2		26			1,7	8	8		6	2									8															[141]
Malvaceae	<i>Gossypium thurberi</i>	26	2		26			1,7	8	8		8						4	2																		[141]
Malvaceae	<i>Theobroma cacao</i>	20	2		20			1,6	2	2			2									2															[142]
Malvaceae	<i>Theobroma grandiflorum</i>	20	2		20			1,7	2	2			2									2															[142]
Musaceae	<i>Musa balbisiana</i>	22	2		14		2	6	5,2	2			2										2														[143]
Musaceae	<i>Musa beccarii</i>	18	2		nd	nd	nd	1,4	6	6		nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd												[144]
Musaceae	<i>Musa</i> 'Calcutta 4'	22	2		nd	nd	nd	1,5	2	2		nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd												[144]
Musaceae	<i>Musa laterita</i>	22	2		nd	nd	nd	1,7	2	2		nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd												[144]
Musaceae	<i>Musa schizocarpa</i>	22	2		16		6	1,1	2	2			2									2															[144]
Musaceae	<i>Musa textilis</i>	20	2		nd	nd	nd	1,7	2	2		nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd												[144]

Família	Espécie	2n	Nível de plóida (x) ^f	Morfologia cromossômica ^a				Tamanho crom. médio	do cariótipo (µm) ^a	Sítios de DNAr-45S	Cromossomos com DNAr-45s	Crom. com DNAr-45S por reg. do crom. ^{a, b}							Distrib. dos sítios em crom.acro. ^b										Referências ^c		
				Holocêntricos	Submetacêntrico	Acrocêntrico	Cen					c-bt	c-t	c-it	c-ip	c-p	cen	p-p	p-lp	p-it	p-t	p-br	t (holocêntricos)	c-bt	c-t	c-it	c-ip	c-p		cen	p-p
Orchidaceae	<i>Cephalanthera damasonium</i>	36	4	10	16	10		5,8	2	2		2		2		2														[145]	
Orchidaceae	<i>Cephalanthera longifolia</i>	32	4	6	16	10		5,9	2	2		2																		[145]	
Orchidaceae	<i>Cephalanthera rubra</i>	44	4	8	26	10		5,1	4	4		4																		[145]	
Orchidaceae	<i>Dendrobium aggregatum</i>	38	2	nd	nd	nd		nd	4	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[146]
Orchidaceae	<i>Dendrobium aphyllum</i>	38	2	nd	nd	nd		nd	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[146]
Orchidaceae	<i>Dendrobium moschatum</i>	40	2	nd	nd	nd		nd	6	6	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[146]
Orchidaceae	<i>Maxillaria acicularis</i>	38	2	nd	nd	nd		1,7	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[147]
Orchidaceae	<i>Maxillaria desvauxiana</i>	40	2	nd	nd	nd		2,4	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[147]
Orchidaceae	<i>Maxillaria discolor</i>	42	2	nd	nd	nd		2,1	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[147]
Orchidaceae	<i>Maxillaria notylioglossa</i>	38	2	nd	nd	nd		1,4	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[147]
Paeoniaceae	<i>Paeonia delavayi</i>	10	2	4	6			8,3	8	8	4	4				8															[148]
Paeoniaceae	<i>Paeonia emodi</i>	10	2	4	4	2		7,6	10	10	4	4	2			10															[148]
Paeoniaceae	<i>Paeonia rockii</i>	10	2	8	2			8,3	6	6	4		2			4															[148]
Paeoniaceae	<i>Paeonia tenuifolia</i>	10	2	6	2	2		8,3	6	6	2	2	2			6															[148]
Paeoniaceae	<i>Paeonia veitchii</i>	10	2	4	4	2		8,3	10	10	4	4	2			10															[148]
Passifloraceae	<i>Passiflora actinia</i>	18	2	nd	nd	nd		1,7	6	6	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[149]
Passifloraceae	<i>Passiflora alata</i>	18	2	nd	nd	nd		2,5	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[149]
Passifloraceae	<i>Passiflora amethystina</i>	18	2	12	6			2,9	6	6	4	2				2															[150]
Passifloraceae	<i>Passiflora capsularis</i>	12	2	nd	nd	nd		0,8	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[149]
Passifloraceae	<i>Passiflora cincinnata</i>	18	2	14	4			2,2	4	4	4					2															[150]
Passifloraceae	<i>Passiflora edmundoi</i>	18	2	nd	nd	nd		2,5	6	6	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[149]
Passifloraceae	<i>Passiflora edulis f. flavicarpa</i>	18	2	14	4			2,5	4	4	2	2				2															[150]
Passifloraceae	<i>Passiflora elegans</i>	18	2	nd	nd	nd		1,7	6	6	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[149]
Passifloraceae	<i>Passiflora foetida</i>	20	4	nd	nd	nd		1,5	6	6	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[149]
Passifloraceae	<i>Passiflora galbana</i>	18	2	nd	nd	nd		1,7	6	6	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[149]
Passifloraceae	<i>Passiflora glandulosa</i>	18	2	nd	nd	nd		1,7	6	6	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[149]
Passifloraceae	<i>Passiflora haematosigma</i>	24	4	nd	nd	nd		1,7	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[149]
Passifloraceae	<i>Passiflora laurifolia</i>	18	2	nd	nd	nd		1,7	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[149]
Passifloraceae	<i>Passiflora misera</i> 2x	12	2	nd	nd	nd		0,7	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[149]
Passifloraceae	<i>Passiflora misera</i> 6x	36	6	nd	nd	nd		nd	12	12	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[149]
Passifloraceae	<i>Passiflora morifolia</i>	12	2	nd	nd	nd		0,8	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[149]
Passifloraceae	<i>Passiflora mucronata</i>	18	2	nd	nd	nd		2,5	6	6	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[149]
Passifloraceae	<i>Passiflora pentagona</i>	24	4	nd	nd	nd		nd	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[149]
Passifloraceae	<i>Passiflora rubra</i>	12	2	nd	nd	nd		0,8	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[149]
Passifloraceae	<i>Passiflora suberosa</i>	24	4	nd	nd	nd		0,8	10	10	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[149]
Passifloraceae	<i>Passiflora tricuspis</i>	12	2	nd	nd	nd		nd	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[149]
Pinaceae	<i>Abies alba</i>	24	2	14	10			11,9	10	10	10					6															[151]
Pinaceae	<i>Larix decidua</i>	24	2	12	12			nd	6	6	4	2				2															[152]
Pinaceae	<i>Larix gmelinii</i>	24	2	18	6			12,5	6	6	6					2															[153]
Pinaceae	<i>Larix leptolepis</i>	24	2	18	6			8,3	4	4	4																				[153]
Pinaceae	<i>Larix principis-rupprechtii</i>	24	2	12	12			3,5	6	6	4	2				2															[154]
Pinaceae	<i>Picea abies</i>	24	2	20	4			6,7	12	12	12					6															[152]
Pinaceae	<i>Picea asperata</i>	24	2	18	6			4,5	8	8	8					2															[155]
Pinaceae	<i>Picea breweriana</i>	24	2	20	4			4,2	14	10	8	2				6															[155]
Pinaceae	<i>Picea crassifolia</i>	24	2	18	6			11,6	8	8	8					2															[156]
Pinaceae	<i>Picea engelmannii</i>	24	2	20	4			4,7	12	12	12					2															[155]
Pinaceae	<i>Picea glauca</i>	24	2	20	4			9,6	14	14	14					2															[157]
Pinaceae	<i>Picea jezoensis</i> var. <i>hondoensis</i>	24	2	22	2			4,8	10	10	10					4															[155]
Pinaceae	<i>Picea koraiensis</i>	24	2	18	6			11,2	10	10	10					2															[156]
Pinaceae	<i>Picea koyamai</i>	24	2	18	6			3,7	8	8	8					2															[155]
Pinaceae	<i>Picea mariana</i>	24	2	20	4			3,9	10	10	10					2															[155]
Pinaceae	<i>Picea obovata</i>	24	2	20	4			3,9	12	12	12					2															[155]
Pinaceae	<i>Picea omorika</i>	24	2	20	4			11,6	16	16	14	2				4															[158]
Pinaceae	<i>Picea pungens</i> var. <i>glauca</i>	24	2	18	6			3,9	26	20	14	6				2															[155]
Pinaceae	<i>Picea rubens</i>	24	2	20	4			4,0	8	8	8					2															[155]
Pinaceae	<i>Picea schrenkiana</i>	24	2	20	4			4,2	10	10	10					6															[155]
Pinaceae	<i>Picea sitchensis</i>	24	2	18	6			9,3	10	10	10					2															[157]
Pinaceae	<i>Pinus armandii</i>	24	2	22	2			17,7	20	18	16	2				10															[159]

[illegible]

Familia	Espécie	2n	Morfologia cromossômica ^a					Tamanho crom. médio	do cariótipo (µm) ^a	Sítios de DNAr 45S	Cromossomos com DNAr 45S	Crom. com DNAr 45S ^{a, b}										Distrib. dos sítios em crom. acro. ^b										Referências ^c				
			Nível de ploídia (x) ^f	Holocêntricos	Metacêntrico	Submetacêntrico	Acrocêntrico					ios por reg. do crom. ^{a, b}										t (holocêntricos)														
												c-bt	c-t	c-it	c-ip	c-p	cen	l-p	l-lp	l-it	l-t	l-bt	c-bt	c-t	c-it	c-ip	c-p	cen	l-p	l-lp	l-it		l-t			
Poaceae	<i>Avena strigosa</i> 2080	14	2	nd	nd	nd	6,6	4	4	4					2	2																			[176]	
Poaceae	<i>Avena strigosa</i> PI 258729	14	2	8	6		6,6	4	4	2	2				2	2																			[175]	
Poaceae	<i>Brachypodium</i> ABR113	30	4	nd	nd	nd	2,8	4	4	2	2				2																				[177]	
Poaceae	<i>Brachypodium</i> ABR114	20	2	nd	nd	nd	3,3	2	2		2					2																			[177]	
Poaceae	<i>Brachypodium distachyon</i> ABR1	10	2	6	4		5,6	2	2	2					2																				[178]	
Poaceae	<i>Brachypodium phoenicoides</i> PI253503	28	4	nd	nd	nd	2,5	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[178]
Poaceae	<i>Brachypodium pinnatum</i> PI 251445	28	4	nd	nd	nd	2,6	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[178]
Poaceae	<i>Brachypodium pinnatum</i> PI230114	18	2	nd	nd	nd	4,3	3	3	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[178]
Poaceae	<i>Brachypodium pinnatum</i> PI345982	18	2	nd	nd	nd	2,9	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[178]
Poaceae	<i>Brachypodium retusum</i>	38	4	nd	nd	nd	3,3	6	6	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[178]
Poaceae	<i>Brachypodium rupestre</i> PI4196	18	2	nd	nd	nd	2,7	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[178]
Poaceae	<i>Brachypodium rupestre</i> ssp. <i>rupestre</i>	18	2	nd	nd	nd	4,1	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[178]
Poaceae	<i>Brachypodium sylvaticum</i> PI237792	18	2	nd	nd	nd	2,9	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[178]
Poaceae	<i>Brachypodium sylvaticum</i> PI269842	18	2	nd	nd	nd	3,4	6	6	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[178]
Poaceae	<i>Brachypodium sylvaticum</i> PI318962	18	2	nd	nd	nd	2,9	5	5	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[178]
Poaceae	<i>Brachypodium sylvaticum</i> ssp. <i>glauco-virens</i>	16	2	nd	nd	nd	4,2	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[178]
Poaceae	<i>Dasyphyrum brevistaratum</i>	28	4	nd	nd	nd	6,6	8	8	8						8																			[179]	
Poaceae	<i>Dasyphyrum villosum</i>	14	2	12	2		6,6	2	2	2						2																			[179]	
Poaceae	<i>Deschampsia cespitosa</i>	26	4	8	12	6	3,2	6	6	4			2	2			4																		[180]	
Poaceae	<i>Festuca scariosa</i>	14	2	10	4		5,8	4	2		2				2			2																	[181]	
Poaceae	<i>Helictotrichon pubescens</i>	14	2	14			5,8	4	4	4						2											2								[180]	
Poaceae	<i>Hordelymus europaeus</i>	28	4	22	6		7,8	4	4	4					4																				[182]	
Poaceae	<i>Hordeum arizonicum</i>	42	6	20	22		9,1	16	14	6	8			6	2	6						2													[183]	
Poaceae	<i>Hordeum bogdanii</i> H240	14	2	10	4		6,6	6	6	4	2					2						2	2												[184]	
Poaceae	<i>Hordeum brachyantherum</i> Nevski	28	4	20	8		7,5	14	12	6	6			2	2	2					4		4												[185]	
Poaceae	<i>Hordeum brachyantherum</i> ssp. <i>Californicum</i> H3317	14	2	8	6		5,8	2	2	2						2																			[184]	
Poaceae	<i>Hordeum brevisubulatum</i> (Trinius) Link	28	4	22	6		5,0	18	14	10	4			4	6	6							2													[185]
Poaceae	<i>Hordeum brevisubulatum</i> ssp. <i>violaceum</i> H315	14	2	10	4		9,1	10	8	6	2				2	4							4													[184]
Poaceae	<i>Hordeum bulbosum</i> 6R52xJ1R132	14	2	10	4		5,0	2	2	2						2																			[185]	
Poaceae	<i>Hordeum chilense</i> John Innes line 1	14	2	10	4		5,8	4	4	2	2					2	2																		[185]	
Poaceae	<i>Hordeum chilense</i> TACBOW0115	14	2	8	6		5,8	4	4	2	2					2	2																		[186]	
Poaceae	<i>Hordeum cordobense</i> H6429	14	2	10	4		5,8	6	6	4	2			2		2						2													[184]	
Poaceae	<i>Hordeum depressum</i>	28	4	16	12		5,5	8	8	4	4				2		2		2				4												[183]	
Poaceae	<i>Hordeum euclaston</i> H6036	14	2	10	4		6,6	4	4	2	2					2	2																		[184]	
Poaceae	<i>Hordeum flexuosum</i> H1116	14	2	8	6		6,6	4	4	2	2					2																			[184]	
Poaceae	<i>Hordeum glaucum</i> Steud.	14	2	12	2		5,8	4	4	4				2									2												[185]	
Poaceae	<i>Hordeum guatemalense</i> H2299	28	4	nd	nd	nd	7,5	13	9	3	6			4	4							3		2												[183]
Poaceae	<i>Hordeum jubatum</i> H1922	28	4	nd	nd	nd	6,6	10	10	4	6			2	4	4																				[183]
Poaceae	<i>Hordeum lechleri</i>	42	6	nd	nd	nd	8,3	14	14	6	8					8	6																			[183]
Poaceae	<i>Hordeum marinum</i> Hudson ssp. <i>Marinum</i>	14	2	6	8		6,6	2	2	2						2																			[185]	
Poaceae	<i>Hordeum murinum</i> L. 2x	14	2	10	4		5,8	4	4	2	2					2																			[185]	
Poaceae	<i>Hordeum murinum</i> ssp. <i>leporinum</i>	28	4	18	10		6,4	8	8	2	6				6								2													[187]
Poaceae	<i>Hordeum muticum</i> H6479	14	2	10	4		5,8	4	4	2	2					4																			[184]	
Poaceae	<i>Hordeum parodii</i> h6294	42	6	20	22		10,0	18	14	6	8			4	8																					[183]
Poaceae	<i>Hordeum pubiflorum</i> ssp. <i>Pubiflorum</i> H1296	14	2	10	4		8,3	4	4	2	2					2						2														[184]
Poaceae	<i>Hordeum pusillum</i> H2083	14	2	10	4		5,8	4	4	2	2					2																				[184]
Poaceae	<i>Hordeum roshevitzii</i> H7046	14	2	10	4		7,5	8	6	2	4			4		2							2													[184]
Poaceae	<i>Hordeum secalinum</i>	28	4	18	4	6	7,0	6	6	4		2			4			</																		

Familia	Espécie	2n	Morfologia cromossômica ^a					Tamanho crom. médio	do cariótipo (µm) ^a	Sítios de DNAr 45S	Cromossomos com DNAr 45S	Crom. com DNAr 45S por reg. do crom. ^{a, b}										Distrib. dos sítios em crom. acro. ^b										Referências ^c		
			Nível de ploídia (x) ^f	Holocêntricos	Metacêntrico	Submetacêntrico	Acrocêntrico					c-bt	c-t	c-it	c-ip	c-p	cen	l-p	l-lp	l-it	l-t	l-bt	t (holocêntricos)	c-bt	c-t	c-it	c-ip	c-p	cen	l-p	l-lp		l-it	l-t
Poaceae	<i>Lolium remotum</i>	14	2	10	4		7,5	4	4	4				2	2																	[190]		
Poaceae	<i>Lolium rigidum</i> var. <i>rigidum</i> ABY-Ba11921 <i>genótipo b</i>	14	2	8	6		11,0	7	7	5	2			4		2	1															[191]		
Poaceae	<i>Lolium rigidum</i> var. <i>rigidum</i> ABY-Ba11921 <i>genótipo c</i>	14	2	12	2		7,5	8	7	7				3		2	3															[191]		
Poaceae	<i>Lolium rigidum</i> var. <i>Rigidum</i> Ba11921-2	14	2	11	3		6,6	9	9	7	2			2	5	2																[190]		
Poaceae	<i>Lolium rigidum</i> var. <i>rigidum</i> ABY-Ba11921 <i>genótipo 5 (e)</i>	14	2	8	6		9,6	6	6	4	2			6																		[191]		
Poaceae	<i>Lolium rigidum</i> var. <i>rigidum</i> ABY-Ba11921 <i>genótipo a</i>	14	2	10	4		9,1	6	6	6				4			2															[191]		
Poaceae	<i>Lolium rigidum</i> var. <i>Rigidum</i> Ba11921-1	14	2	nd	nd	nd		7,5	9	9	7	2		1	2	6																[190]		
Poaceae	<i>Lolium rigidum</i> var. <i>rottbollioides</i>	14	2	10	4		6,6	4	4	4				2	2																	[190]		
Poaceae	<i>Lolium temulentum</i>	14	2	10	4		7,5	4	4	4				4																		[190]		
Poaceae	<i>Miscanthus sacchariflorus</i>	76	4	nd	nd	nd		3,3	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd											[192]		
Poaceae	<i>Miscanthus sinensis</i>	38	2	nd	nd	nd		3,9	2	2	2			2																		[192]		
Poaceae	<i>Oryza australiensis</i>	24	2	nd	nd	nd		nd	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd											[193]		
Poaceae	<i>Oryza brachyantha</i>	24	2	nd	nd	nd		nd	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd											[193]		
Poaceae	<i>Oryza glaberrima</i>	24	2	nd	nd	nd		nd	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd											[194]		
Poaceae	<i>Oryza grandiglumis</i>	48	4	nd	nd	nd		nd	16	16	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd											[194]		
Poaceae	<i>Oryza latifolia</i> W0019/ W0542	48	4	nd	nd	nd		nd	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd											[194]		
Poaceae	<i>Oryza minuta</i>	48	4	nd	nd	nd		nd	10	10	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd											[194]		
Poaceae	<i>Oryza officinalis</i>	24	2	nd	nd	nd		nd	6	6	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd											[193]		
Poaceae	<i>Oryza punctata</i> BBCC	48	4	nd	nd	nd		nd	12	12	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd											[194]		
Poaceae	<i>Oryza punctata</i> W1577 / W1593	24	2	nd	nd	nd		nd	6	6	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd											[194]		
Poaceae	<i>Oryza punctata</i> W1582	24	2	nd	nd	nd		nd	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd											[193]		
Poaceae	<i>Oryza rufipogon</i> W0107/w1623	24	2	nd	nd	nd		nd	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd											[194]		
Poaceae	<i>Oryza sativa</i> ssp. <i>Indica</i>	24	2	nd	nd	nd		nd	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd											[193]		
Poaceae	<i>Oryza sativa</i> ssp. <i>japonica</i> cv. <i>Nipponbare</i>	24	2	nd	nd	nd		nd	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd											[194]		
Poaceae	<i>Paspalum exaltatum</i> 4x	40	4	nd	nd	nd		nd	6	6	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd											[195]		
Poaceae	<i>Paspalum haumanii</i> 2x	20	2	8	12		nd	4	4	2	2			2																		[195]		
Poaceae	<i>Paspalum intermedium</i> 2x	20	2	8	12		nd	4	4	2	2			2																		[195]		
Poaceae	<i>Paspalum quadrifarium</i> 2x	20	2	12	8		nd	5	5	3	2			4						1												[195]		
Poaceae	<i>Paspalum quadrifarium</i> 4x	40	4	nd	nd	nd		nd	7	7	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd											[195]		
Poaceae	<i>Paspalum quarinii</i> 4x	40	4	nd	nd	nd		2,5	7	6	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd											[195]		
Poaceae	<i>Phalaris coerulescens</i>	14	2	10	4		3,9	2	2	2							2															[196]		
Poaceae	<i>Psathyrostachys fragilis</i>	14	2	8	6		nd	10	8	4	4			6						4												[182]		
Poaceae	<i>Psathyrostachys huashanica</i>	14	2	8	6		nd	6	6	6				2	2					2												[182]		
Poaceae	<i>Psathyrostachys stoloniformis</i>	14	2	10	4		11,6	14	10	6	4			9						5												[197]		
Poaceae	<i>Pseudoroegneria stipifolia</i>	14	2	6	8		7,5	4	4	4				2	2																	[198]		
Poaceae	<i>Saccharum officinarum</i> 'Black Cheribon'	80	8	70	10		2,3	8	8	6	2			8																		[199]		
Poaceae	<i>Saccharum officinarum</i> ♀ x <i>spontaneum</i> C236-51	113	12	nd	nd	nd		2,4	12	12	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd											[200]		
Poaceae	<i>Saccharum officinarum</i> ♀ x <i>spontaneum</i> My5514	102	11	nd	nd	nd		4,5	10	10	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd											[200]		
Poaceae	<i>Saccharum robustum</i> Mol4503	60	6	50	10		4,2	6	6	6				6																		[199]		
Poaceae	<i>Saccharum robustum</i> NG77230	80	8	72	8		2,2	8	8	6	2			8																		[199]		
Poaceae	<i>Saccharum spontaneum</i> AP85-361	32	4	nd	nd	nd		3,1	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd											[201]		
Poaceae	<i>Saccharum spontaneum</i> NG51-2	80	10	72	8		2,4	10	10	8	2																					[199]		
Poaceae	<i>Secale cereale</i>	14	2	6	8		5,8	2	2	2																						[202]		
Poaceae	<i>Sorghum bicolor</i>	20	2	nd	nd	nd		4,8	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd											[203]		
Poaceae	<i>Sorghum halepense</i>	40	4	nd	nd	nd		nd	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd											[203]		
Poaceae	<i>Sorghum versicolor</i> 2x	10	2	nd	nd	nd		6,6	2	2	2																					[203]		
Poaceae	<i>Sorghum versicolor</i> 4x	20	4	nd	nd	nd		5,8	4	4	4			4						2												[203]		
Poaceae	<i>Taeniatherum caput-medusae</i>	14	2	10	4		nd	2	2	2																						[182]		
Poaceae	<i>Thinopyrum bessarabicum</i>	14	2	8	6		7,5	4	4	2	2			2	2																	[198]		
Poaceae	<i>Thinopyrum distichum</i>	28	4	16	12		5,5	4	4	2	2			2	2																	[204]		
Poaceae	<i>Thinopyrum elongatum</i>	14	2	8	6		7,5	4	4	2	2			2	2																	[198]		
Poaceae	<i>Thinopyrum ponticum</i>	70	10	nd	nd	nd		10,0	17	17			17																			[205]		
Poaceae	<i>Triticum turgidum</i>	28	4	nd	nd	nd		nd	4	4	4				2																	[204]		
Poaceae	<i>Zea mays</i> L. cv. <i>Seneca</i> 60	20	2	10	10		4,2	2	2																									

		Morfologia cromossômica ^a										Crom. com DNAr 45S ^{a, b}										Distrib. dos sítios em crom.acro. ^b															
Família	Espécie	2n	Nível de plóida (x) ^f	Holocêntrico	Submetacêntrico	Acrocêntrico	Tamanho crom. médio	do cariótipo (µm) ^a	Sítios de DNAr 45S	Cromossomos com DNAr 45s	Metacêntrico	Submetacêntrico	Acrocêntrico	c-bt	c-t	c-it	c-ip	c-p	cen	p-p	p-ip	p-it	p-t	p-br	t (holocêntricos)	c-bt	c-t	c-it	c-ip	c-p	cen	p-p	p-ip	p-it	p-t	Referências ^c	
Ranunculaceae	<i>Anemone hortensis</i>	16	2	8	2	6	8,2	4	4				4	2	2											2	2									[210]	
Ranunculaceae	<i>Hepatica acutiloba</i>	14	2	10	2	2	11,0	2	2				2	2												2										[211]	
Ranunculaceae	<i>Hepatica asiatica</i> 17626	14	2	12		2	5,8	2	2				2	2												2										[211]	
Ranunculaceae	<i>Hepatica asiatica</i> 3220	14	2	12		2	8,3	4	4		2		2	2				2								2										[211]	
Ranunculaceae	<i>Hepatica henryi</i>	28	4	24		4	9,4	4	4				4	4												4										[211]	
Ranunculaceae	<i>Hepatica insularis</i>	14	2	12		2	12,5	2	2				2	2												2										[211]	
Ranunculaceae	<i>Hepatica maxima</i>	14	2	10		2	7,8	2	2				2	2												2										[211]	
Ranunculaceae	<i>Hepatica nobilis</i> var. <i>nobilis</i> / <i>japonica</i>	14	2	12		2	7,8	2	2				2	2												2										[211]	
Ranunculaceae	<i>Hepatica nobilis</i> var. <i>pubescens</i>	28	4	24		4	4,7	6	6		2		4	4							2					4											[211]
Ranunculaceae	<i>Hepatica transsilvanica</i>	28	4	22		2	4	7,6	4	4			4	4												4											[211]
Ranunculaceae	<i>Pulsatilla cernua</i>	16	2	nd	nd	nd	11,3	4	4				4	2	2											2	2										[212]
Ranunculaceae	<i>Pulsatilla chinensis</i>	16	2	nd	nd	nd	12,7	4	4				4	2	2											2	2										[212]
Ranunculaceae	<i>Pulsatilla dovrurica</i>	16	2	nd	nd	nd	12,7	4	4				4	2	2											2	2										[212]
Ranunculaceae	<i>Pulsatilla koreana</i>	16	2	nd	nd	nd	9,9	4	4				4	2	2											2	2										[212]
Ranunculaceae	<i>Pulsatilla tongkangensis</i>	16	2	nd	nd	nd	5,7	4	4				4	4												4											[212]
Ranunculaceae	<i>Ranunculus cantoniensis</i>	32	4	8	8	16	4,5	4	4				4	4												4											[213]
Ranunculaceae	<i>Ranunculus chinensis</i>	16	2	4	2	10	4,7	2	2				2	2												2											[213]
Ranunculaceae	<i>Ranunculus silerifolius</i> Matsuyama/Karatsu	16	2	4	8	4	6,0	2	2				2	2												2											[214]
Ranunculaceae	<i>Ranunculus silerifolius</i> Mug'i/Otaru	16	2	2	6	8	6,0	2	2				2	2												2											[214]
Ranunculaceae	<i>Ranunculus trigonus</i>	16	2	6	2	8	5,8	2	2				2	2												2											[213]
Rosaceae	<i>Rosa canina</i>	35	5	nd	nd	nd	nd	5	5				5	3	2											3	2										[215]
Rosaceae	<i>Rosa chinensis</i> var. <i>Spontanea</i>	14	2	4	10		nd	2	2			2			2																						[216]
Rosaceae	<i>Rosa foliolosa</i>	14	2	6	8		nd	6	6		4	2			6																						[217]
Rosaceae	<i>Rosa gigantea</i>	14	2	6	8		nd	2	2			2			2																						[216]
Rosaceae	<i>Rosa laevigata</i>	14	2	nd	nd	nd	3,3	2	2			2			2																						[218]
Rosaceae	<i>Rosa marretii</i>	14	2	4	8	2	nd	2	2			2			2																						[217]
Rosaceae	<i>Rosa moschata</i>	14	2	4	8	2	nd	2	2				2														2										[216]
Rosaceae	<i>Rosa multiflora</i>	14	2	4	10		nd	2	2			2			2																						[216]
Rosaceae	<i>Rosa odorata</i>	14	2	nd	nd	nd	1,7	2	2			2			2																						[218]
Rosaceae	<i>Rosa roxburghii</i>	14	2	10	4		1,7	2	2			2			2																						[218]
Rosaceae	<i>Rosa rugosa</i>	14	2	4	10		nd	2	2			2			2																						[217]
Rosaceae	<i>Rosa wichurana</i>	14	2	6	6	2	nd	2	2				2		2												2										[216]
Rosaceae	<i>Rosa willmotiae</i>	14	2	6	6	2	nd	2	2			2			2																						[217]
Rubiaceae	<i>Coffea canephora</i>	22	2	nd	nd	nd	1,7	2	2		2		2		2																						[219]
Rubiaceae	<i>Coffea eugenoides</i>	22	2	nd	nd	nd	1,7	4	4		nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd												[219]
Rubiaceae	<i>Coffea heterocalyx</i>	22	2	nd	nd	nd	1,7	2	2		nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd												[219]
Rubiaceae	<i>Coffea humilis</i>	22	2	nd	nd	nd	1,7	2	2		nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd												[219]
Rubiaceae	<i>Coffea liberica</i> var. <i>dewevrei</i>	22	2	nd	nd	nd	1,7	2	2		nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd												[219]
Rubiaceae	<i>Coffea liberica</i> var. <i>liberica</i>	22	2	nd	nd	nd	1,7	2	2		nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd												[219]
Rubiaceae	<i>Coffea milloti</i>	22	2	nd	nd	nd	1,7	2	2		2	2		2																							[219]
Rubiaceae	<i>Coffea pseudozanguebariae</i>	22	2	nd	nd	nd	1,7	2	2		2	2		2																							[219]
Rubiaceae	<i>Coffea salvatrix</i>	22	2	nd	nd	nd	1,7	4	4		nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd												[219]
Rubiaceae	<i>Coffea sessiliflora</i>	22	2	nd	nd	nd	1,7	4	4		4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd												[219]
Rutaceae	<i>Atalantia monophylla</i>	18	2	nd	nd	nd	2,4	2	2		2	2		2																							[220]
Rutaceae	<i>Bergera koenigii</i>	18	2	nd	nd	nd	2,2	5	5		5	5												3													[220]
Rutaceae	<i>Boronia clavata</i>	14	2	nd	nd	nd	3,1	2	2		nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd												[221]
Rutaceae	<i>Boronia denticulata</i>	18	2	nd	nd	nd	2,4	4	4		nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd												[221]
Rutaceae	<i>Boronia heterophylla</i> 'Red'	15	2	nd	nd	nd	3,1	11	11		nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd												[221]
Rutaceae	<i>Boronia megastigma</i>	14	2	nd	nd	nd	3,1	4	4		nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd												[221]
Rutaceae	<i>Boronia molloyae</i>	16	2	nd	nd	nd	2,4	8	8		nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd												[221]
Rutaceae	<i>Citrus hystrix</i>	18	2	nd	nd	nd	2,4	5	5		5	5			2			3																			[220]
Rutaceae	<i>Citrus maxima</i>	18	2	18			3,6	4	4		4	4					4																				[222]
Rutaceae	<i>Citrus medica</i>	18	2		18		2,5	2	2		2		2				2																				[223]
Rutaceae	<i>Citrus resnyi</i>	18	2	18			1,7	2	2		2	2			2																						[224]
Rutaceae	<i>Citrus reticulata</i> cv. <i>Cravo</i>	18	2	18			1,7	2	2		2	2			2																						[224]
Rutaceae	<i>Clausena excavata</i>	36	4	nd	nd	nd	2,2	8	8		8	8												6													[220]
Rutaceae	<i>Fortunella obovata</i>	18	2	nd	nd	nd	2,5	4	4		4	4			2			2																			[220]
Rutaceae	<i>Glycosmis pentaphylla</i>	54	6	nd	nd	nd	nd	6	6		6	6			6																						[220]

Familia	Espécie	2n	Morfologia cromossômica ^a					Tamanho crom. médio	do cariótipo (µm) ^a	Sítios de DNAr 45S	Cromossomos com DNAr 45s	Crom. com DNAr 45S ^{a, b} por reg. do crom.										Distrib. dos sítios em crom. acro. ^b										Referências ^c							
			Nível de ploídia (x) ^a	Holocêntricos	Metacêntrico	Submetacêntrico	Acrocêntrico					c-bt	c-t	c-it	c-ip	c-p	cen	l-p	l-lp	l-it	l-t	l-bt	t (holocêntricos)	c-bt	c-t	c-it	c-p	cen	l-p	l-lp	l-it		l-t						
Rutaceae	<i>Merrilia caloxylon</i>	18 2	2	nd	nd	nd	2,2	2	2	2	2									2																	[220]		
Rutaceae	<i>Murraya paniculata</i>	18 2	2	nd	nd	nd	2,5	2	2	2	2																										[220]		
Rutaceae	<i>Poncirus trifoliata</i> Fawcett	18 2		18			2,5	6	6	6	6									4																	[225]		
Rutaceae	<i>Poncirus trifoliata</i> Flying Dragon/ Rubidoux	18 2		18			2,5	6	6	6	6									4																	[225]		
Rutaceae	<i>Poncirus trifoliata</i> Pomeroy	18 2		18			2,5	7	6	6	6									4																	[225]		
Rutaceae	<i>Severinia buxifolia</i>	18 2	2	nd	nd	nd	2,3	2	2	2	2									2																	[220]		
Rutaceae	<i>Swinglea glutinosa</i>	18 2	2	nd	nd	nd	3,3	2	2	2	2																										[220]		
Salicaceae	<i>Populus trichocarpa</i>	38 2	2	nd	nd	nd	0,8	4	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[226]	
Sapindaceae	<i>Cardiospermum grandiflorum</i>	20 2		12	4	4	1,8	4	4	4																											[227]		
Sapindaceae	<i>Paullinia elegans</i>	24 2		8	8	8	1,8	6	6						6	6																					[228]		
Sapindaceae	<i>Paullinia meliaeifolia</i>	24 2		12	2	10	2,9	4	4	4					4	4																					[228]		
Sapindaceae	<i>Paullinia pinnata</i>	24 2		8	8	8	2,5	6	6	2					4	4	2																				[228]		
Sapindaceae	<i>Paullinia rhomboidea</i>	24 2		12	6	6	1,5	2	2						2																						[228]		
Sapindaceae	<i>Urvillea chacoensis</i>	22 2		2	20		1,6	6	6						6																						[229]		
Sapindaceae	<i>Urvillea filipes</i>	22 2		nd	nd	nd	2,0	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[229]	
Sapindaceae	<i>Urvillea laevis</i>	24 2		8	16		2,7	6	6						6																						[229]		
Scrophulariaceae	<i>Nemesia anisocarpa</i>	18 2	2	nd	nd	nd	1,7	4	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[230]	
Scrophulariaceae	<i>Nemesia barbata</i>	18 2		nd	nd	nd		6	6	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[230]	
Scrophulariaceae	<i>Nemesia fruticans</i>	18 2	2	nd	nd	nd	3,3	6	6	6	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[230]	
Scrophulariaceae	<i>Nemesia macroceras</i>	18 2	2	nd	nd	nd		6	6	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[230]	
Solanaceae	<i>Capsicum annuum</i> 'chilsungcho' 'hot piment'	24 2		20	2	2	6,0	2	2						2																							[231]	
Solanaceae	<i>Capsicum annuum</i> CM334	24 2		20	2	2	4,5	4	4	4	2	2			2																							[231]	
Solanaceae	<i>Capsicum baccatum</i> PBC81	24 2		22	2		4,8	8	8	8					6																							[231]	
Solanaceae	<i>Capsicum frutescens</i> 3CA129	24 2		20	4		4,2	4	4	2	2				4																							[231]	
Solanaceae	<i>Capsicum frutescens</i> Tabasco	24 2		22	2		7,5	2	2	2					2																							[231]	
Solanaceae	<i>Cestrum laevigatum</i>	16 2		14	2		5,0	4	4	4	4				4																							[232]	
Solanaceae	<i>Cestrum megalophyllum</i>	16 2		14	2		6,6	5	5	5					5																							[232]	
Solanaceae	<i>Cestrum amictum</i>	16 2		12	2	2	8,8	4	4	2		2			4																							[233]	
Solanaceae	<i>Cestrum capsulare</i>	16 2		14	2		6,6	4	4	2	2				4																							[232]	
Solanaceae	<i>Cestrum corymbosum</i>	16 2		14	2		6,6	4	4	2		2			4																							[232]	
Solanaceae	<i>Cestrum intermedium</i>	16 2		10	4	2	9,7	6	6	4		2			4																							[233]	
Solanaceae	<i>Cestrum sendnerianum</i>	16 2		8	6	2	7,9	8	6	4	2				4																							[233]	
Solanaceae	<i>Cestrum strigilatum</i>	16 2		10	6		7,9	6	6	4	2				4																							[233]	
Solanaceae	<i>Lycianthes australe</i>	24 2		10	14		1,7	2	2	2					2																							[234]	
Solanaceae	<i>Nicotiana alata</i>	18 2		6	2	10	5,8	4	4						4	2	2																					[235]	
Solanaceae	<i>Nicotiana arentsii</i>	48 4		nd	nd	nd	nd	10	10	8	2				10																								[236]
Solanaceae	<i>Nicotiana attenuata</i>	24 2		10	10	4	8,3	4	4	4					4																							[237]	
Solanaceae	<i>Nicotiana bonariensis</i>	18 2		2		16	7,5	12	10						10	8																							[235]
Solanaceae	<i>Nicotiana clevelandii</i>	48 4		32	12	4	6,9	6	6						6	2	4																					[237]	
Solanaceae	<i>Nicotiana forgetiana</i>	18 2		6	2	10	6,3	4	4						4	4																						[235]	
Solanaceae	<i>Nicotiana glutinosa</i>	24 2		14	10		2,5	4	4	4					4																							[238]	
Solanaceae	<i>Nicotiana kawakamii</i> 1	24 2		10	6	8	8,9	4	4	4					4																							[239]	
Solanaceae	<i>Nicotiana kawakamii</i> 2	24 2		10	6	8	3,5	6	6						2	4																						[238]	
Solanaceae	<i>Nicotiana langsdorffii</i>	18 2		8	4	6	6,8	4	4						4	4																						[235]	
Solanaceae	<i>Nicotiana longiflora</i>	20 2		2	18		6,6	4	4						4	4																						[235]	
Solanaceae	<i>Nicotiana nesophila</i>	48 4		36	10	2	4,8	4	4						4																								

Família	Espécie	2n	Morfologia cromossômica ^a					do cariótipo (µm) ^a	Sítios de DNAr 45S	Crom. com DNAr 45S ^{a, b}										Distrib. dos sítios em crom.acro. ^b										Referências ^c				
			Nível de plóidia (x) ³	Holocéntricos						Cromossomos com DNAr 45S	Sítios por reg. do crom. ^{a, b}										t (holocéntricos)	e-bt	e-t	e-it	e-ip	e-p	cen	l-p	l-lp	l-it	l-t	l-bt		
				Holocéntricos	Metacéntrico	Submetacéntrico	Acrocéntrico	Tamanho crom. médio																										
Solanaceae	<i>Nicotiana tomentosiformis</i>	24	2	8	6	10	2,6	4	4	4	2	4	2	4	2	4	2	4	2	4	2	2											[238]	
Solanaceae	<i>Nicotiana undulata</i>	24	2	18	6		7,5	6	6	6	2	4	2	4	2	4	2	4	2	4	2												[241]	
Solanaceae	<i>Nicotiana wigandioides</i>	24	2	nd	nd	nd	nd	4	4	4	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2												[236]	
Solanaceae	<i>Solanum americanum</i>	24	2	nd	nd	nd	1,9	2	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[234]	
Solanaceae	<i>Solanum amygdalifolium</i>	24	2	nd	nd	nd	1,1	2	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[234]	
Solanaceae	<i>Solanum chilense</i>	24	2	nd	nd	nd	2,0	2	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[242]	
Solanaceae	<i>Solanum chmielewskii</i>	24	2	20	4		1,8	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2												[242]	
Solanaceae	<i>Solanum corneliomulleri</i>	24	2	nd	nd	nd	2,5	2	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[242]	
Solanaceae	<i>Solanum corymbiflorum</i>	24	2	14	10		6,5	4	4	4	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2												[234]	
Solanaceae	<i>Solanum granuloso-leprosum</i>	24	2	8	16		1,1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2												[234]	
Solanaceae	<i>Solanum guaraniticum</i>	24	2	nd	nd	nd	1,7	2	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[234]	
Solanaceae	<i>Solanum habrochaetes</i>	24	2	14	10		2,0	4	4	4	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2						2						[242]	
Solanaceae	<i>Solanum lycopersicum</i> cv. Caline IPA6	24	2	14	10		1,8	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2												[242]	
Solanaceae	<i>Solanum mauritanum</i>	24	2	nd	nd	nd	1,8	2	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[234]	
Solanaceae	<i>Solanum neorickii</i>	24	2	nd	nd	nd	2,1	2	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[242]	
Solanaceae	<i>Solanum palinacanthum</i>	24	2	6	12	6	2,3	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2												[234]	
Solanaceae	<i>Solanum paniculatum</i>	24	2	14	10		1,6	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2												[234]	
Solanaceae	<i>Solanum pennellii</i> var. <i>puberulum</i>	24	2	10	12	2	2,1	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4												[242]	
Solanaceae	<i>Solanum pimpinellifolium</i>	24	2	nd	nd	nd	1,9	2	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[242]	
Solanaceae	<i>Solanum pinnatisectum</i> 275236 / 275233	24	2	4	20		4,8	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2												[243]	
Solanaceae	<i>Solanum pseudocapsicum</i>	24	2	nd	nd	nd	1,7	2	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[234]	
Solanaceae	<i>Solanum scuticum</i>	24	2	nd	nd	nd	2,2	2	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[234]	
Solanaceae	<i>Solanum sisymbriifolium</i>	24	2	nd	nd	nd	2,3	2	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[234]	
Solanaceae	<i>Solanum trachytrichum</i>	24	2	14	10		1,3	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2												[234]	
Solanaceae	<i>Solanum tuberosum</i> US-W1	24	2	12	8	4	2,8	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2												[244]	
Solanaceae	<i>Solanum tuberosum</i> V0123-25	48	4	8	28	12	4,0	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4												[243]	
Solanaceae	<i>Solanum variable</i>	24	2	nd	nd	nd	1,7	2	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[234]	
Solanaceae	<i>Solanum viarum</i>	24	2	nd	nd	nd	1,5	2	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[234]	
Solanaceae	<i>Vassobia breviflora</i>	24	2	16	8		1,6	4	4	4	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2												[234]	
Theaceae	<i>Camellia japonica</i>	30	2	nd	nd	nd	nd	4	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[245]	
Theaceae	<i>Camellia pitardii</i>	30	2	nd	nd	nd	nd	8	8	8	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[245]	
Theaceae	<i>Camellia reticulata</i> 2x	30	2	nd	nd	nd	nd	8	8	8	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[245]	
Theaceae	<i>Camellia reticulata</i> 4x	60	4	nd	nd	nd	nd	12	12	12	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[245]	
Theaceae	<i>Camellia reticulata</i> 6x	90	6	nd	nd	nd	nd	18	18	18	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[245]	
Theaceae	<i>Camellia saluenensis</i>	30	2	nd	nd	nd	nd	5	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[245]	
Theaceae	<i>Camellia yunnanensis</i>	30	2	nd	nd	nd	nd	4	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[245]	
Zamiaceae	<i>Ceratozamia mexicana</i>	16	2	12	4		15,7	8	6	6	4	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2												2 [246]	
Zamiaceae	<i>Zamia angustifolia</i>	16	2	12	2	2	11,2	6	6	6	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2												[246]	
Zamiaceae	<i>Zamia furfuracea</i>	18	2	10	2	6	11,1	14	14	14	8	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6												[246]	
Zamiaceae	<i>Zamia integrifolia</i>	16	2	12	2	2	10,5	6	6	6	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2												[246]	
Zamiaceae	<i>Zamia loddigesii</i>	18	2	10	2	6	11,1	14	14	14	8	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6												[246]	
Zamiaceae	<i>Zamia muricata</i>	23	2	7	16		10,7	20	20	20	4	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16												[246]	
Zamiaceae	<i>Zamia pumila</i>	16	2	12	2	2	15,0	7	7	7	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2												1 [246]	
Zamiaceae	<i>Zamia pygmaea</i>	16	2	12	2	2	12,0	6	6	6	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2												[246]	
Zamiaceae	<i>Zamia vazquezii</i>	18	2	10	2	6	12,2	10	10	10	4	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6												[246]	
Total								5387	5159																									

a: nd, dados não disponíveis; nc, não calculado

b: c, braço curto; l, braço longo; bt, sítios ocupando todo o braço; t, terminal; it, interstitial-terminal; ip, interstitial-proximal; p, proximal; cen, região pericentromérica

c: Veja as referências completas no final da tabela

Referências da tabela S1

1. Feitoza LL, Martins MIG, Castro AAJF, Félix LP, Carvalho R: **Cytogenetics of Alismataceae and Limncharitaceae: CMA/DAPI banding and 45S rDNA sites.** *Plant Syst Evol* 2010, **286**(3):199-208.
2. Do GS, Seo BB, Yamamoto M, Suzuki G, Mukai Y: **Identification and chromosomal location of tandemly repeated DNA sequences in *Allium cepa*.** *Genes Genet Syst* 2001, **76**(1):53-60.
3. Besendorfer V, Samardžija M, Zoldoš V, Šoli ME, Papeš D: **Chromosomal organization of ribosomal genes and nor-associated heterochromatin, and NOR activity in some populations of *Allium commutatum* Guss. (Alliaceae).** *Bot J Linn Soc* 2002, **139**(1):99-108.
4. Lee SH, Ryu JA, Do GS, Seo BB, Pak JH, Kim IS, Song SD: **Chromosome analysis by fluorescence in situ hybridization of callus-derived regenerants in *Allium cyaneum* R.** *Plant Cell Rep* 1998, **18**(3-4):209-213.
5. Gernand D, Golczyk H, Rutten T, Ilnicki T, Houben A, Joachimiak AJ: **Tissue culture triggers chromosome alterations, amplification, and transposition of repeat sequences in *Allium fistulosum*.** *Genome* 2007, **50**(5):435-442.
6. Ricroch A, Peffley EB, Baker RJ: **Chromosomal location of rDNA in *Allium*: in situ hybridization using biotin- and fluorescein-labelled probe.** *Theor Appl Genet* 1992, **83**(4):413-418.
7. Do G-S, Seo B-B, Pak J-H, Kim I-S, Song S-D: **Karyotypes of three somaclonal variants and wild plants of *Allium tuberosum* by bicolor FISH.** *J Plant Biol* 2000, **43**(3):143-148.
8. Souza LGR, Crosa O, Guerra M: **Karyological circumscription of *Ipheion Rafinesque* (Gilliesioideae, Alliaceae).** *Plant Syst Evol* 2010, **287**(3):119-127.
9. Souza LGR, Crosa O, Winge H, Guerra M: **The karyotype of *Nothoscordum arenarium* Herter (Gilliesioideae, Alliaceae): A populational and cytomolecular analysis.** *Genet Mol Biol* 2009, **32**(1):111-116.
10. Souza LGR: **Citogenética, origem e evolução de *Nothoscordum gracile* (Ailton) Stearn (Alliaceae) e espécies afins da secção *Inodorum*.** *Dissertação de Mestrado.* Recife, Brasil: Universidade Federal de Pernambuco; 2008.
11. Guerra M, Felix LP: **O cariótipo de *Nothoscordum pulchellum* (Alliaceae) com ênfase na heterocromatina e sítios de DNAr.** *Bol Soc Arg Bot* 2000, **35**(3-4):283-289.
12. Baeza C, Schrader O, Budahn H: **Characterization of geographically isolated accessions in five *Alstroemeria* L. species (Chile) using FISH of tandemly repeated DNA sequences and RAPD analysis.** *Plant Syst Evol* 2007, **269**(1-2):1-14.
13. Kamstra SA, Kuipers AGJ, De Jeu MJ, Ramanna MS, Jacobsen E: **Physical localisation of repetitive DNA sequences in *Alstroemeria*: Karyotyping of two species with species-specific and ribosomal DNA.** *Genome* 1997, **40**(5):652-658.
14. Schmidt T, Schwarzacher T, Heslop Harrison JS: **Physical mapping of rRNA genes by fluorescent in situ hybridization and structural analysis of 5S rRNA genes and intergenic spacer sequences in sugar beet (*Beta vulgaris*).** *Theor Appl Genet* 1994, **88**(6-7):629-636.
15. Maughan PJ, Kolano BA, Maluszynska J, Coles ND, Bonifacio A, Rojas J, Coleman CE, Stevens MR, Fairbanks DJ, Parkinson SE *et al*: **Molecular and cytological characterization of ribosomal RNA genes in *Chenopodium quinoa* and *Chenopodium berlandieri*.** *Genome* 2006, **49**(7):825-839.

16. Lan T, Liu B, Dong F, Chen R, Li X, Chen C: **Multicolor FISH analysis of rDNA and telomere on spinach.** *Front Agr China* 2008, **2**(3):314-316.
17. Lan T, Zhang S, Liu B, Li X, Chen R, Song W: **Differentiating sex chromosomes of the dioecious *Spinacia oleracea* L. (spinach) by FISH of 45S rDNA.** *Cytogenet Genome Res* 2006, **114**(2):175-177.
18. Ran Y, Hammett KRW, Murray BG: **Phylogenetic analysis and karyotype evolution in the genus *Clivia* (Amaryllidaceae).** *Ann Bot* 2001, **87**(6):823-830.
19. Almeida CCS, De Lemos Carvalho PC, Guerra M: **Karyotype differentiation among *Spondias* species and the putative hybrid Umbu-cajá (Anacardiaceae).** *Bot J Linn Soc* 2007, **155**(4):541-547.
20. Iovene M, Grzebelus E, Carputo D, Jiang J, Simon PW: **Major cytogenetic landmarks and karyotype analysis in *Daucus carota* and other Apiaceae.** *Am J Bot* 2008, **95**(7):793-804.
21. Rasmussen SK, Avato P: **Characterization of chromosomes and genome organization of *Thapsia garganica* L. by localizations of rRNA genes using fluorescent in situ hybridization.** *Hereditas* 1998, **129**(3):231-239.
22. Castilho A, Vershinin A, Heslop-Harrison JS: **Repetitive DNA and the chromosomes the genome of oil palm (*Elaeis guineensis*).** *Ann Bot* 2000, **85**(6):837-844.
23. Berjano R, Roa F, Talavera S, Guerra M: **Cytotaxonomy of diploid and polyploid *Aristolochia* (Aristolochiaceae) species based on the distribution of CMA/DAPI bands and 5S and 45S rDNA sites.** *Plant Syst Evol* 2009, **280**(3-4):219-227.
24. Robert ML, Lim KY, Hanson L, Sanchez-Teyer F, Bennett MD, Leitch AR, Leitch IJ: **Wild and agronomically important *Agave* species (Asparagaceae) show proportional increases in chromosome number, genome size, and genetic markers with increasing ploidy.** *Bot J Linn Soc* 2008, **158**(2):215-222.
25. De Melo NF, Guerra M: **Karyotypic stability in asparagus (*Asparagus officinalis* L.) cultivars revealed by rDNA in situ hybridization.** *Cytologia (Tokyo)* 2001, **66**(2):127-131.
26. Puizina J, Weiss-Schneeweiss H, Pedrosa-Harand A, Kamenjarin J, Trinajstić I, Riha K, Schweizer D: **Karyotype analysis in *Hyacinthella dalmatica* (Hyacinthaceae) reveals vertebrate-type telomere repeats at the chromosome ends.** *Genome* 2003, **46**(6):1070-1076.
27. Hamatani S, Tagashira N, Ishida G, Kondo K: **Chromosome relationships among 13 species and one variety of *Lachenalia* (Liliaceae) with the chromosome numbers of $2n = 14$ and 16 detected by FISH using 5S rDNA and 18S rDNA probes and DAPI staining.** *Chromosome Bot* 2009, **4**(3):57-63.
28. Cuñado N, De la Herrán R, Santos JL, Ruiz Rejón C, Garrido-Ramos MA, Ruiz Rejón M: **The evolution of the ribosomal loci in the subgenus *Leopoldia* of the genus *Muscari* (Hyacinthaceae).** *Plant Syst Evol* 2000, **221**(3-4):245-252.
29. Pedrosa A, Jantsch MF, Moscone EA, Ambros PF, Schweizer D: **Characterisation of pericentromeric and sticky intercalary heterochromatin in *Ornithogalum longibracteatum* (Hyacinthaceae).** *Chromosoma* 2001, **110**(3):203-213.
30. Choi HW, Kim JS, Lee SH, Bang JW: **Physical mapping by FISH and GISH of rDNA loci and discrimination of genomes A and B in *Scilla scilloides* complex distributed in Korea.** *J Plant Biol* 2008, **51**(6):408-412.
31. Adams SP, Leitch IJ, Bennett MD, Chase MW, Leitch AR: **Ribosomal DNA evolution and phylogeny in *Aloe* (Asphodelaceae).** *Am J Bot* 2000, **87**(11):1578-1583.

32. Mazzella C, Rodríguez M, Vaio M, Gaiero P, López-Carro B, Santiñaque FF, Folle GA, Guerra M: **Karyological features of *Achyrocline* (Asteraceae, Gnaphalieae): Stable karyotypes, low DNA content variation and linkage of rRNA genes.** *Cytogenet Genome Res* 2010, **128**(1-3):169-176.
33. Borgen L, Leitch I, Santos-Guerra A: **Genome organization in diploid hybrid species of *Argyranthemum* (Asteraceae) in the Canary Islands.** *Bot J Linn Soc* 2003, **141**(4):491-501.
34. Pellicer J, García S, Garnatje T, Hidalgo O, Siljak-Yakovlev S, Vallès J: **Molecular cytogenetic characterization of some representatives of the subgenera *Artemisia* and *Absinthium* (genus *Artemisia*, Asteraceae).** *Collectanea Bot* 2008, **27**:19-27.
35. Torrell M, Cerbah M, Siljak-Yakovlev S, Vallès J: **Molecular cytogenetics of the genus *Artemisia* (Asteraceae, Anthemideae): Fluorochrome banding and fluorescence in situ hybridization. I. Subgenus *Seriphidium* and related taxa.** *Plant Syst Evol* 2003, **239**(1-2):141-153.
36. Garcia S, Garnatje T, Hidalgo O, McArthur ED, Siljak-Yakovlev S, Vallès J: **Extensive ribosomal DNA (18S-5.8S-26S and 5S) colocalization in the North American endemic sagebrushes (subgenus *Tridentatae*, *Artemisia*, Asteraceae) revealed by FISH.** *Plant Syst Evol* 2007, **267**(1-4):79-92.
37. Garcia S, Garnatje T, Pellicer J, McArthur ED, Siljak-Yakovlev S, Vallès J: **Ribosomal DNA, heterochromatin, and correlation with genome size in diploid and polyploid North American endemic sagebrushes (*Artemisia*, Asteraceae).** *Genome* 2009, **52**(12):1012-1024.
38. Hoshi Y, Matoba H, Kondo K: **Physical mapping of ribosomal RNA genes in the genus *Artemisia* L. (Asteraceae).** *Caryologia* 2006, **59**(4):312-318.
39. Garcia S, Lim KY, Chester M, Garnatje T, Pellicer J, Vallès J, Leitch AR, Kovařík A: **Linkage of 35S and 5S rRNA genes in *Artemisia* (family Asteraceae): First evidence from angiosperms.** *Chromosoma* 2009, **118**(1):85-97.
40. Adachi J, Watanabe K, Fukui K, Ohmido N, Kosuge K: **Chromosomal location and reorganization of the 45S and 5S rDNA in the *Brachyscome lineariloba* complex (Asteraceae).** *J Plant Res* 1997, **110**(1099):371-377.
41. Houben A, Thompson N, Ahne R, Leach CR, Verlin D, Timmis JN: **A monophyletic origin of the B chromosomes of *Brachycome dichromosomatica* (Asteraceae).** *Plant Syst Evol* 1999, **219**(1-2):127-135.
42. Dydak M, Kolano B, Nowak T, Siwinska D, Maluszynska J: **Cytogenetic studies of three European species of *Centaurea* L. (Asteraceae).** *Hereditas* 2009, **146**(4):152-161.
43. Kokubugata G, Matsumoto S: **A chromosomal comparison of three species of *Crepidiastrum*, section *Suffruticosae* (Asteraceae) by fluorescent in situ hybridization using ribosomal DNA probe.** *Chromosome Sci* 1999, **3**(3):105-109.
44. Khaung KK, Kondo K, Tanaka R: **Physical mapping of rDNA by fluorescent in situ hybridization using pTa71 probe in three tetraploid species of *Dendranthema*.** *Chromosome Sci* 1997, **1**(1):25-30.
45. Moraes AP, Guerra M: **Cytological differentiation between the two subgenomes of the tetraploid *Emilia fosbergii* Nicolson and its relationship with *E. sonchifolia* (L.) DC. (Asteraceae).** *Plant Syst Evol* 2010, **287**(3):113-118.
46. Baeza C, Schrader O: **Comparative karyotype analysis in *Haplopappus* Cass. and *Grindelia* Willd. (Asteraceae) by double FISH with rRNA specific genes.** *Plant Syst Evol* 2005, **251**(2-4):161-172.

47. Schrader O, Ahne R, Fuchs J, Schubert I: **Karyotype analysis of *Helianthus annuus* using Giemsa banding and fluorescence in situ hybridization.** *Chromosome Res* 1997, 5(7):451-456.
48. Vanzela ALL, Ruas CF, Oliveira MF, Ruas PM: **Characterization of diploid, tetraploid and hexaploid *Helianthus* species by chromosome banding and FISH with 45S rDNA probe.** *Genetica* 2002, 114(2):105-111.
49. Natali L, Ceccarelli M, Giordani T, Sarri V, Zuccolo A, Jurman I, Morgante M, Cavallini A, Cionini PG: **Phylogenetic relationships between annual and perennial species of *Helianthus*: Evolution of a tandem repeated DNA sequence and cytological hybridization experiments.** *Genome* 2008, 51(12):1047-1053.
50. Ilnicki T, Hasterok R, SzelAg Z: **Cytogenetic analysis of *Hieracium transylvanicum* (Asteraceae).** *Caryologia* 2010, 63(2):192-196.
51. Weiss-Schneeweiss H, Stuessy TF, Siljak-Yakovlev S, Baeza CM, Parker J: **Karyotype evolution in South American species of *Hypochaeris* (Asteraceae, Lactuceae).** *Plant Syst Evol* 2003, 241(3-4):171-184.
52. Weiss-Schneeweiss H, Tremetsberger K, Schneeweiss GM, Parker JS, Stuessy TF: **Karyotype diversification and evolution in diploid and polyploid South American *Hypochaeris* (Asteraceae) inferred from rDNA localization and genetic fingerprint data.** *Ann Bot* 2008, 101(7):909-918.
53. Tremetsberger K, Weiss-Schneeweiss H, Stuessy T, Samuel R, Kadlec G, Ortiz MA, Talavera S: **Nuclear ribosomal DNA and karyotypes indicate a NW African origin of South American *Hypochaeris* (Asteraceae, Cichorieae).** *Mol Phylogenet Evol* 2005, 35(1):102-116.
54. Ruas Cd, Vanzela ALL, Santos MO, Fregonezi JN, Ruas PM, Matzenbacher NI, de Aguiar-Perecin MLR: **Chromosomal organization and phylogenetic relationships in *Hypochaeris* species (Asteraceae) from Brazil.** *Genet Mol Biol* 2005, 28(1):129-139.
55. Cerbah M, Coulaud J, Siljak-Yakovlev S: **rDNA organization and evolutionary relationships in the genus *Hypochaeris* (asteraceae).** *J Hered* 1998, 89(4):312-318.
56. Matoba H, Mizutani T, Nagano K, Hoshi Y, Uchiyama H: **Chromosomal study of lettuce and its allied species (*Lactuca* spp., Asteraceae) by means of karyotype analysis and fluorescence in situ hybridization.** *Hereditas* 2007, 144(6):235-243.
57. Honda Y, Abd El-Twab MH, Ogura H, Kondo K, Tanaka R, Shidahara T: **Counting sat-chromosome numbers and species characterization in wild species of *Chrysanthemum* sensu lato by fluorescent in situ hybridization using pTa71 probe.** *Chromosome Sci* 1997, 1(2):77-81.
58. Garnatje T, Vallès J, Vilatersana R, Garcia-Jacas N, Susanna A, Siljak-Yakovlev S: **Molecular cytogenetics of *Xeranthemum* L. and related genera (Asteraceae, Cardueae).** *Plant Biol* 2004, 6(2):140-146.
59. Pires JC, Lim KY, Kovarik A, Matyásek R, Boyd A, Leitch AR, Leitch IJ, Bennett MD, Soltis PS, Soltis DE: **Molecular cytogenetic analysis of recently evolved *Tragopogon* (Asteraceae) allopolyploids reveal a karyotype that is additive of the diploid progenitors.** *Am J Bot* 2004, 91(7):1022-1035.
60. Sheng MY, Wang LJ: **Chromosomal localization of 45S and 5S rDNA in 14 species and the implications for genome evolution of genus *Epimedium*.** *Plant Syst Evol* 2010, 290(1):65-73.
61. De Almeida PM, Carvalho CR, Clarindo WR: **Classical and molecular cytogenetic tools to resolve the *Bixa* karyotypes.** *Cytologia (Tokyo)* 2006, 71(4):391-398.
62. Ali HBM, Lysak MA, Schubert I: **Chromosomal localization of rDNA in the Brassicaceae.** *Genome* 2005, 48(2):341-346.

63. Pontes O, Neves N, Silva M, Lewis MS, Madlung A, Comai L, Viegas W, Pikaard CS: **Chromosomal locus rearrangements are a rapid response to formation of the allotetraploid *Arabidopsis suecica* genome.** *Proc Natl Acad Sci U S A* 2004, **101**(52):18240-18245.
64. Kawabe A, Nasuda S: **Polymorphic chromosomal specificity of centromere satellite families in *Arabidopsis halleri* ssp. *gemmifera*.** *Genetica* 2006, **126**(3):335-342.
65. Murata M, Heslop-Harrison JS, Motoyoshi F: **Physical mapping of the 5S ribosomal RNA genes in *Arabidopsis thaliana* by multi-color fluorescence in situ hybridization with cosmid clones.** *Plant J* 1997, **12**(1):31-37.
66. Hasterok R, Jenkins G, Langdon T, Jones RN, Maluszynska J: **Ribosomal DNA is an effective marker of *Brassica* chromosomes.** *Theor Appl Genet* 2001, **103**(4):486-490.
67. Kulak S, Hasterok R, Maluszynska J: **Karyotyping of *Brassica* amphidiploids using 5S and 25S rDNA as chromosome markers.** *Hereditas* 2002, **136**(2):144-150.
68. Hasterok R, Wolny E, Hosiawa M, Kowalczyk M, Kulak-Ksiazczyk S, Ksiazczyk T, Heneen WK, Maluszynska J: **Comparative analysis of rDNA distribution in chromosomes of various species of Brassicaceae.** *Ann Bot* 2006, **97**(2):205-216.
69. Schrader O, Budahn H, Ahne R: **Detection of 5S and 25S rRNA genes in *Sinapis alba*, *Raphanus sativus* and *Brassica napus* by double fluorescence in situ hybridization.** *Theor Appl Genet* 2000, **100**(5):665-669.
70. Snowdon RJ, Friedrich T, Friedt W, Köhler W: **Identifying the chromosomes of the A- and C-genome diploid *Brassica* species *B. rapa* (syn. *campestris*) and *B. oleracea* in their amphidiploid *B. napus*.** *Theor Appl Genet* 2002, **104**(4):533-538.
71. Armstrong SJ, Fransz P, Marshall DF, Jones GH: **Physical mapping of DNA repetitive sequences to mitotic and meiotic chromosomes of *Brassica oleracea* var. *alboglabra* by fluorescence in situ hybridization.** *Heredity* 1998, **81**(6):666-673.
72. Hasterok R, Wolny E, Kulak S, Zdziechiewicz A, Maluszynska J, Heneen WK: **Molecular cytogenetic analysis of *Brassica rapa*-*Brassica oleracea* var. *alboglabra* monosomic addition lines.** *Theor Appl Genet* 2005, **111**(2):196-205.
73. Lim KB, De Jong H, Yang TJ, Park JY, Kwon SJ, Kim JS, Lim MH, Kim JA, Jin M, Jin YM *et al*: **Characterization of rDNAs and tandem repeats in the heterochromatin of *Brassica rapa*.** *Mol Cells* 2005, **19**(3):436-444.
74. Fukushima K, Imamura K, Nagano K, Hoshi Y: **Contrasting patterns of the 5S and 45S rDNA evolutions in the *Byblis liniflora* complex (Byblidaceae).** *J Plant Res* 2011, **124**(2):231-244.
75. Las Peñas ML, Urdampilleta JD, Bernardello G, Forni-Martins ER: **Karyotypes, heterochromatin, and physical mapping of 18S-26S rDNA in Cactaceae.** *Cytogenet Genome Res* 2009, **124**(1):72-80.
76. Vanzela ALL, Cuadrado A, Vieira AOS, Jouve N: **Genome characterization and relationships between two species of the genus *Lobelia* (Campanulaceae) determined by repeated DNA sequences.** *Plant Syst Evol* 1999, **214**(1-4):211-218.
77. Kim SY, Kim CS, Lee J, Bang JW: **Karyotype analysis and physical mapping using two rRNA genes in dioecious plant *Humulus japonicus* Siebold & Zucc.** *Genes Genomics* 2008, **30**(2):157-161.
78. Karlov GI, Danilova TV, Horlemann C, Weber G: **Molecular cytogenetics in hop (*Humulus lupulus* L.) and identification of sex chromosomes by DAPI-banding.** *Euphytica* 2003, **132**(2):185-190.

79. Costa FR, Pereira TNS, Hodnett GL, Pereira MG, Stelly DM: **Fluorescent in situ hybridization of 18S and 5S rDNA in papaya (*Carica papaya* L.) and wild relatives.** *Caryologia* 2008, **61**(4):411-416.
80. Široký J, Lysák MA, Doležel J, Kejnovský E, Vyskot B: **Heterogeneity of rDNA distribution and genome size in *Silene* spp.** *Chromosome Res* 2001, **9**(5):387-393.
81. Pontes O, Cotrim H, Pais S, Viegas W: **Physical mapping, expression patterns and interphase organisation of rDNA loci in Portuguese endemic *Silene cintrana* and *Silene rothmaleri*.** *Chromosome Res* 2000, **8**(4):313-317.
82. Roa F: **Citotaxonomia molecular do gênero *Callisia* Loebl. (Commelinaceae).** *Dissertação de Mestrado*. Recife, Brasil: Universidade Federal de Pernambuco; 2007.
83. Golczyk H, Hasterok R, Joachimiak AJ: **FISH-aimed karyotyping and characterization of Renner complexes in permanent heterozygote *Rhoeo spathacea*.** *Genome* 2005, **48**(1):145-153.
84. Marques A, Roa F, Guerra M: **Karyotype differentiation in three species of *Tripogandra* Raf. (Commelinaceae) with different ploidy levels.** *Genet Mol Biol* 2010, **33**(4):731-738.
85. Guerra M, García MA: **Heterochromatin and rDNA sites distribution in the holocentric chromosomes of *Cuscuta approximata* Bab. (Convolvulaceae).** *Genome* 2004, **47**(1):134-140.
86. Srisuwan S, Sihachakr D, Siljak-Yakovlev S: **The origin and evolution of sweet potato (*Ipomoea batatas* Lam.) and its wild relatives through the cytogenetic approaches.** *Plant Sci* 2006, **171**(3):424-433.
87. Koo DH, Hur Y, Jin DC, Bang JW: **Karyotype analysis of a Korean cucumber cultivar (*Cucumis sativus* L. cv. Winter Long) using C-banding and bicolor fluorescence in situ hybridization.** *Mol Cells* 2002, **13**(3):413-418.
88. Han YH, Zhang ZH, Liu JH, Lu JY, Huang SW, Jin WW: **Distribution of the tandem repeat sequences and karyotyping in cucumber (*Cucumis sativus* L.) by fluorescence in situ hybridization.** *Cytogenet Genome Res* 2008, **122**(1):80-88.
89. Hizume M, Shibata F, Kondo T: **Fluorescence in situ hybridization of ribosomal RNA gene in *Cryptomeria japonica*, Taxodiaceae.** *Chromosome Sci* 1998, **2**(2):99-102.
90. Nagano K, Matoba H, Yonemura K, Matsuda Y, Murata T, Hoshi Y: **Karyotype analysis of three *Juniperus* species using fluorescence in situ hybridization (FISH) with two ribosomal RNA genes.** *Cytologia (Tokyo)* 2007, **72**(1):37-42.
91. Sousa A, Barros e Silva AE, Cuadrado A, Loarce Y, Alves MV, Guerra M: **Distribution of 5S and 45S rDNA sites in plants with holokinetic chromosomes and the "chromosome field" hypothesis.** *Micron* 2011, **42**(6):625-631.
92. da Silva CRM, Quintas CC, Vanzela ALL: **Distribution of 45S and 5S rDNA sites in 23 species of *Eleocharis* (Cyperaceae).** *Genetica* 2010, **138**(9):951-957.
93. Da Silva MCR, González-Elizondo MS, Rego LDNADA, Torezan JMD, Vanzela ALL: **Cytogenetical and cytotaxonomical analysis of some Brazilian species of *Eleocharis* (Cyperaceae).** *Australian Journal of Botany* 2008, **56**(1):82-90.
94. Da Silva CRM, González-Elizondo MS, Vanzela ALL: **Chromosome reduction in *Eleocharis maculosa* (Cyperaceae).** *Cytogenet Genome Res* 2008, **122**(2):175-180.
95. Da Silva CRM: **Estudo citogenético e evolutivo em espécies brasileiras de *Eleocharis* (Cyperaceae).** *Tese de Doutorado*. Rio Preto, SP, Brasil: Universidade Estadual Paulista; 2010.
96. Vanzela ALL, Cuadrado A, Jouve N, Luceño M, Guerra M: **Multiple locations of the rDNA sites in holocentric chromosomes of *Rhynchospora* (Cyperaceae).** *Chromosome Res* 1998, **6**(5):345-349.

97. Vanzela ALL, Cuadrado A, Guerra M: **Localization of 45S rDNA and telomeric sites on holocentric chromosomes of *Rhynchospora tenuis* Link (Cyperaceae).** *Genet Mol Biol* 2003, **26**(2):199-201.
98. Furuta T, Kondo K: **Sites of 18S-5.8S-26S rDNA sequences in diffused-centromeric chromosomes of *Drosera falconerii*.** *Chromosome Sci* 1999, **3**(2):69-73.
99. Carvalho R, Guerra M: **Cytogenetics of *Manihot esculenta* Crantz (cassava) and eight related species.** *Hereditas* 2002, **136**(2):159-168.
100. Liu B, Chen C, Li X, Qi L, Han S: **Karyotype analysis and physical mapping of 45S rDNA in eight species of *Sophora*, *Robinia*, and *Amorpha*.** *Frontiers of Biology in China* 2006, **1**(3):290-294.
101. Seijo JG, Lavia GI, Fernández A, Krapovickas A, Ducasse D, Moscone EA: **Physical mapping of the 5S and 18S-25S rRNA genes by FISH as evidence that *Arachis duranensis* and *A. ipaensis* are the wild diploid progenitors of *A. hypogaea* (Leguminosae).** *Am J Bot* 2004, **91**(9):1294-1303.
102. Robledo G, Seijo G: **Species relationships among the wild B genome of *Arachis* species (section *Arachis*) based on FISH mapping of rDNA loci and heterochromatin detection: A new proposal for genome arrangement.** *Theor Appl Genet* 2010, **121**(6):1033-1046.
103. Robledo G, Lavia GI, Seijo G: **Species relations among wild *Arachis* species with the A genome as revealed by FISH mapping of rDNA loci and heterochromatin detection.** *Theor Appl Genet* 2009, **118**(7):1295-1307.
104. Robledo G, Seijo G: **Characterization of the *Arachis* (Leguminosae) D genome using fluorescence in situ hybridization (FISH) chromosome markers and total genome DNA hybridization.** *Genet Mol Biol* 2008, **31**(3):717-724.
105. Khatkhat GSS, Wolny E, Saeed I: **Detection of ribosomal DNA sites in chickpea (*Cicer arietinum* L.) and mungbean (*Vigna radiata* (L.) wiltzek) by fluorescence in situ hybridization.** *Pakistan J Bot* 2007, **39**(5):1511-1515.
106. Mondin M, Santos-Serejo JA, Aguiar-Perecin MLR: **Karyotype characterization of *Crotalaria juncea* (L.) by chromosome banding and physical mapping of 18S-5.8S-26S and 5S rRNA gene sites.** *Genet Mol Biol* 2007, **30**(1):65-72.
107. Shi L, Zhu T, Morgante M, Rafalski JA, Keim P: **Soybean chromosome painting: A strategy for somatic cytogenetics.** *J Hered* 1996, **87**(4):308-313.
108. Ali HBM, Meister A, Schubert I: **DNA content, rDNA loci, and DAPI bands reflect the phylogenetic distance between *Lathyrus* species.** *Genome* 2000, **43**(6):1027-1032.
109. Galasso I: **Distribution of highly repeated DNA sequences in species of the genus *Lens* Miller.** *Genome* 2003, **46**(6):1118-1124.
110. Kawaguchi M, Pedrosa-Harand A, Yano K, Hayashi M, Murooka Y, Saito K, Nagata T, Namai K, Nishida H, Shibata D *et al*: ***Lotus burtii* takes a position of the third corner in the *Lotus* molecular genetics triangle.** *DNA Res* 2005, **12**(1):69-77.
111. Pedrosa A, Sandal N, Stougaard J, Schweizer D, Bachmair A: **Chromosomal map of the model legume *Lotus japonicus*.** *Genetics* 2002, **161**(4):1661-1672.
112. Hayashi M, Miyahara A, Sato S, Kato T, Yoshikawa M, Taketa M, Pedrosa A, Onda R, Imaizumi-Anraku H, Bachmair A *et al*: **Construction of a genetic linkage map of the model legume *Lotus japonicus* using an intraspecific F2 population.** *DNA Res* 2001, **8**(6):301-310.
113. Hajdera I, Siwinska D, Hasterok R, Maluszynska J: **Molecular cytogenetic analysis of genome structure in *Lupinus angustifolius* and *Lupinus cosentinii*.** *Theor Appl Genet* 2003, **107**(6):988-996.

114. Falistocco E: **Physical mapping of rRNA genes in *Medicago sativa* and *M. glomerata* by fluorescent in situ hybridization.** *J Hered* 2000, **91**(3):256-260.
115. Moscone EA, Klein F, Lambrou M, Fuchs J, Schweizer D: **Quantitative karyotyping and dual-color FISH mapping of 5S and 18S-25S rDNA probes in the cultivated *Phaseolus* species (Leguminosae).** *Genome* 1999, **42**(6):1224-1233.
116. Almeida C, Pedrosa-Harand A: **Contrasting rDNA evolution in lima bean (*Phaseolus lunatus* L.) and common bean (*P. vulgaris* L., Fabaceae).** *Cytogenet Genome Res* 2011, **132**(3):212-217.
117. Pedrosa A, Vallejos CE, Bachmair A, Schweizer D: **Integration of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) linkage and chromosomal maps.** *Theor Appl Genet* 2003, **106**(2):205-212.
118. Pedrosa-Harand A, De Almeida CCS, Mosiolek M, Blair MW, Schweizer D, Guerra M: **Extensive ribosomal DNA amplification during Andean common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) evolution.** *Theor Appl Genet* 2006, **112**(5):924-933.
119. Fuchs J, Strehl S, Brandes A, Schweizer D, Schubert I: **Molecular-cytogenetic characterization of the *Vicia faba* genome - Heterochromatin differentiation, replication patterns and sequence localization.** *Chromosome Res* 1998, **6**(3):219-230.
120. Ansari HA, Ellison NW, Reader SM, Badaeva ED, Friebe B, Miller TE, Williams WM: **Molecular cytogenetic organization of 5S and 18S-26S rDNA loci in white clover (*Trifolium repens* L.) and related species.** *Ann Bot* 1999, **83**(3):199-206.
121. Ansari HA, Ellison NW, Williams WM: **Molecular and cytogenetic evidence for an allotetraploid origin of *Trifolium dubium* (Leguminosae).** *Chromosoma* 2008, **117**(2):159-167.
122. Williams WM, Ansari HA, Ellison NW, Hussain SW: **Evidence of three subspecies in *Trifolium nigrescens* Viv.** *Ann Bot* 2001, **87**(5):683-691.
123. Sato S, Isobe S, Asamizu E, Ohmido N, Kataoka R, Nakamura Y, Kaneko T, Sakurai N, Okumura K, Klimenko I *et al*: **Comprehensive structural analysis of the genome of red clover (*Trifolium pratense* L.).** *DNA Res* 2005, **12**(5):301-364.
124. Li R, Taylor S, Jenkins G: **Unravelling the phylogeny of tetraploid *Vicia amoena* (Fabaceae) and its diploid relatives using chromosomal landmarks.** *Hereditas* 2001, **134**(3):219-224.
125. Raina SN, Mukai Y, Kawaguchi K, Goel S, Jain A: **Physical mapping of 18S-5.8S-26S and 5S ribosomal RNA gene families in three important vetches (*Vicia* species) and their allied taxa constituting three species complexes.** *Theor Appl Genet* 2001, **103**(6-7):839-845.
126. Galasso I, Sonnante G, Tota DG, Pignone D: **Comparison of molecular cytogenetic and genetic analyses in accessions of the two biotypes of *Vicia benghalensis* L.** *Ann Bot* 1997, **79**(3):311-317.
127. Fuchs J, Kühne M, Schubert I: **Assignment of linkage groups to pea chromosomes after karyotyping and gene mapping by fluorescent in situ hybridization.** *Chromosoma* 1998, **107**(4):272-276.
128. Navrátilová A, Neumann P, Macas J: **Karyotype analysis of four *Vicia* species using in situ hybridization with repetitive sequences.** *Ann Bot* 2003, **91**(7):921-926.
129. Galasso I, Schmidt T, Pignone D, Heslop-Harrison JS: **The molecular cytogenetics of *Vigna unguiculata* (L.) Walp: the physical organization and characterization of 18S-5.8S-25S rRNA genes, 5S rRNA genes, telomere-like sequences, and a family of centromeric repetitive DNA sequences.** *Theor Appl Genet* 1995, **91**(6-7):928-935.
130. Zoldos V, Papes D, Cerbah M, Panaud O, Besendorfer V, Siljak-Yakovlev S: **Molecular-cytogenetic studies of ribosomal genes and heterochromatin reveal**

- conserved genome organization among 11 *Quercus* species.** *Theor Appl Genet* 1999, **99**(6):969-977.
131. Chiche J, Brown SC, Leclerc JC, Siljak-Yakovlev S: **Genome size, heterochromatin organisation, and ribosomal gene mapping in four species of *Ribes*.** *Can J Bot* 2003, **81**(11):1049-1057.
 132. Martínez J, Vargas P, Luceño M, Cuadrado A: **Evolution of *Iris* subgenus *Xiphium* based on chromosome numbers, FISH of nrDNA (5S, 45S) and trnL-trnF sequence analysis.** *Plant Syst Evol* 2010, **289**(3):223-235.
 133. Lim KY, Matyasek R, Kovarik A, Leitch A: **Parental origin and genome evolution in the allopolyploid *Iris versicolor*.** *Ann Bot* 2007, **100**(2):219-224.
 134. Diao Y, Miao Y, Lin X, Liao C, Guo F, Hu Z: **Comparative analysis of five varieties in *Perilla frutescens* (L.) Britton by 45S rDNA FISH and 5S rDNA sequences.** *Russ J Genet* 2009, **45**(4):440-444.
 135. Muratović E, Bogunić F, Šoljan D, Siljak-Yakovlev S: **Does *Lilium bosniacum* merit species rank? A classical and molecular-cytogenetic analysis.** *Plant Syst Evol* 2005, **252**(1-2):97-109.
 136. Liu JY, She CW, Hu ZL, Xiong ZY, Liu LH, Song YC: **A new chromosome fluorescence banding technique combining DAPI staining with image analysis in plants.** *Chromosoma* 2004, **113**(1):16-21.
 137. Siljak-Yakovlev S, Peccenini S, Muratovic E, Zoldos V, Robin O, Vallès J: **Chromosomal differentiation and genome size in three European mountain *Lilium* species.** *Plant Syst Evol* 2003, **236**(3-4):165-173.
 138. Lim KB, Wennekes J, De Jong JH, Jacobsen E, Van Tuyl JM: **Karyotype analysis of *Lilium longiflorum* and *Lilium rubellum* by chromosome banding and fluorescence in situ hybridisation.** *Genome* 2001, **44**(5):911-918.
 139. Muravenko OV, Yurkevich OY, Bolsheva NL, Samatadze TE, Nosova IV, Zelenina DA, Volkov AA, Popov KV, Zelenin AV: **Comparison of genomes of eight species of sections *Linum* and *Adenolinum* from the genus *Linum* based on chromosome banding, molecular markers and RAPD analysis.** *Genetica* 2009, **135**(2):245-255.
 140. Kikuchi S, Tanaka H, Shiba T, Mii M, Tsujimoto H: **Genome size, karyotype, meiosis and a novel extra chromosome in *Torenia fournieri*, *T. baillonii* and their hybrid.** *Chromosome Res* 2006, **14**(6):665-672.
 141. Hanson RE, Islam-Faridi MN, Percival EA, Crane CF, Ji Y, McKnight TD, Stelly DM, Price HJ: **Distribution of 5S and 18S-28S rDNA loci in a tetraploid cotton (*Gossypium hirsutum* L.) and its putative diploid ancestors.** *Chromosoma* 1996, **105**(1):55-61.
 142. Dantas LG, Guerra M: **Chromatin differentiation between *Theobroma cacao* L. and *T. grandiflorum* Schum.** *Genet Mol Biol* 2010, **33**(1):94-98.
 143. Šafář J, Noa-Carrazana JC, Vrána J, Bartoš J, Alkhimova O, Sabau X, Šimková H, Lheureux F, Caruana ML, Doležel J *et al*: **Creation of a BAC resource to study the structure and evolution of the banana (*Musa balbisiana*) genome.** *Genome* 2004, **47**(6):1182-1191.
 144. Bartoš J, Alkhinnova O, Doleželová M, De Langhe E, Doležel J: **Nuclear genome size and genomic distribution of ribosomal DNA in *Musa* and *Ensete* (Musaceae): Taxonomic implications.** *Cytogenet Genome Res* 2005, **109**(1-3):50-57.
 145. Moscone EA, Samuel R, Schwarzach T, Schweizer D, Pedrosa-Harand A: **Complex rearrangements are involved in *Cephalanthera* (Orchidaceae) chromosome evolution.** *Chromosome Res* 2007, **15**(7):931-943.

146. Begum R, Alam SS, Menzel G, Schmidt T: **Comparative molecular cytogenetics of major repetitive sequence families of three *Dendrobium* species (Orchidaceae) from Bangladesh.** *Ann Bot* 2009, **104**(5):863-872.
147. Cabral JS, Felix LP, Guerra M: **Heterochromatin diversity and its co-localization with 5S and 45S rDNA sites in chromosomes of four *Maxillaria* species (Orchidaceae).** *Genet Mol Biol* 2006, **29**(4):659-664.
148. Zhang D, Sang T: **Physical mapping of ribosomal RNA genes in peonies (*Paeonia*, *Paeoniaceae*) by fluorescent in situ hybridization: Implications for phylogeny and concerted evolution.** *Am J Bot* 1999, **86**(5):735-740.
149. De Melo NF, Guerra M: **Variability of the 5S and 45S rDNA sites in *Passiflora* L. species with distinct base chromosome numbers.** *Ann Bot* 2003, **92**(2):309-316.
150. Cuco SM, Vieira MLC, Mondin M, Aguiar-Perecin MLR: **Comparative karyotype analysis of three *Passiflora* L. species and cytogenetic characterization of somatic hybrids.** *Caryologia* 2005, **58**(3):220-228.
151. Puizina J, Sviben T, Krajačić-Sokol I, Zoldoš-Pećnik V, Siljak-Yakovlev S, Papeš D, Besendorfer V: **Cytogenetic and molecular characterization of the *Abies alba* genome and its relationship with other members of the Pinaceae.** *Plant Biol* 2008, **10**(2):256-267.
152. Lubaretz O, Fuchs J, Ahne R, Meister A, Schubert I: **Karyotyping of three Pinaceae species via fluorescent in situ hybridization and computer-aided chromosome analysis.** *Theor Appl Genet* 1996, **92**(3-4):411-416.
153. Zhang SG, Yang WH, Han SY, Han BT, Li MX, Qi LW: **Cytogenetic analysis of reciprocal hybrids and their parents between *Larix leptolepis* and *Larix gmelinii*: Implications for identifying hybrids.** *Tree Genet Genomes* 2010, **6**(3):405-412.
154. Liu B, Qi L, Chen R, Song W: **Multicolor fluorescence in situ hybridization with combinatorial labeling probes enables a detailed karyotype analysis of *Larix principis-rupprechtii*.** *Biol Res* 2007, **40**(1):23-28.
155. Shibata F, Hizume M: **Comparative FISH karyotype analysis of 11 *Picea* species.** *Cytologia (Tokyo)* 2008, **73**(2):203-211.
156. Hizume M, Shibata F, Kondo K, Hoshi Y, Kondo T, Ge S, Yang Q, Hong D: **Identification of chromosomes in two Chinese spruce species by multicolor fluorescence in situ hybridization.** *Chromosome Sci* 1999, **3**(1):37-41.
157. Brown GR, Carlson JE: **Molecular cytogenetics of the genes encoding 18S-5.8S-26S rRNA and 5S rRNA in two species of spruce (*Picea*).** *Theor Appl Genet* 1997, **95**(1-2):1-9.
158. Siljak-Yakovlev S, Cerbah M, Coulaud J, Stoian V, Brown SC, Zoldos V, Jelenic S, Papes D: **Nuclear DNA content, base composition, heterochromatin and rDNA in *Picea omorika* and *Picea abies*.** *Theor Appl Genet* 2002, **104**(2-3):505-512.
159. Cai Q, Zhang D, Liu ZL, Wang XR: **Chromosomal localization of 5S and 18S rDNA in five species of subgenus *Strobus* and their implications for genome evolution of *Pinus*.** *Ann Bot* 2006, **97**(5):715-722.
160. Liu ZL, Zhang D, Hong DY, Wang XR: **Chromosomal localization of 5S and 18S-5.8S-25S ribosomal DNA sites in five Asian pines using fluorescence in situ hybridization.** *Theor Appl Genet* 2003, **106**(2):198-204.
161. Hizume M, Shibata F, Matsusaki Y, Garajova Z: **Chromosome identification and comparative karyotypic analyses of four *Pinus* species.** *Theor Appl Genet* 2002, **105**(4):491-497.
162. Doudrick RL, Heslop-Harrison JS, Nelson CD, Schmidt T, Nance WL, Schwarzacher T: **Karyotype of slash pine (*Pinus elliottii* var. *elliottii*) using patterns of**

- fluorescence in situ hybridization and fluorochrome banding.** *J Hered* 1995, **86**(4):289-296.
163. Islam-Faridi MN, Nelson CD, Kubisiak TL: **Reference karyotype and cytomolecular map for loblolly pine (*Pinus taeda* L.).** *Genome* 2007, **50**(2):241-251.
 164. Dhar MK, Friebe B, Kaul S, Gill BS: **Characterization and physical mapping of ribosomal RNA gene families in *Plantago*.** *Ann Bot* 2006, **97**(4):541-548.
 165. Dhar MK, Kaul S, Friebe B, Gill BS: **Chromosome identification in *Plantago ovata* Forsk. through C-banding and FISH.** *Curr Sci* 2002, **83**(2):150-152.
 166. Badaeva ED, Friebe B, Gill BS: **Genome differentiation in *Aegilops*. 2. Physical mapping of 5S and 18S-26S ribosomal RNA gene families in diploid species.** *Genome* 1996, **39**(6):1150-1158.
 167. Badaeva ED, Amosova AV, Samatadze TE, Zoshchuk SA, Shostak NG, Chikida NN, Zelenin AV, Raupp WJ, Friebe B, Gill BS: **Genome differentiation in *Aegilops*. 4. Evolution of the U-genome cluster.** *Plant Syst Evol* 2004, **246**(1-2):45-76.
 168. Linc G, Friebe BR, Kynast RG, Molnar-Lang M, Kőszegi B, Sutka J, Gill BS: **Molecular cytogenetic analysis of *Aegilops cylindrica* Host.** *Genome* 1999, **42**(3):497-503.
 169. Raskina O, Belyayev A, Nevo E: **Quantum speciation in *Aegilops*: Molecular cytogenetic evidence from rDNA cluster variability in natural populations.** *Proc Natl Acad Sci U S A* 2004, **101**(41):14818-14823.
 170. Castilho A, Heslop-Harrison JS: **Physical mapping of 5S and 18S-25S rDNA and repetitive DNA sequences in *Aegilops umbellulata*.** *Genome* 1995, **38**(1):91-96.
 171. Mitchell CC, Parkinson SE, Baker TJ, Jellen EN: **C-banding and localization of 18S-5.8S-26S rDNA in tall oatgrass species.** *Crop Sci* 2003, **43**(1):32-36.
 172. Shelukhina OY, Badaeva ED, Brezhneva TA, Loskutov IG, Pukhalsky VA: **Comparative analysis of diploid species of *Avena* L. using cytogenetic and biochemical markers: *Avena canariensis* Baum et Fedak and *A. longiglumis* Dur.** *Russ J Genet* 2008, **44**(6):694-701.
 173. Shelukhina OY, Badaeva ED, Brezhneva TA, Loskutov IG, Pukhalsky VA: **Comparative analysis of diploid species of *Avena* L. Using cytogenetic and biochemical markers: *Avena pilosa* M. B. and *A. clauda* Dur.** *Russ J Genet* 2008, **44**(9):1087-1091.
 174. Shelukhina OY, Badaeva ED, Loskutov IG, Pukhal'Sky VA: **A comparative cytogenetic study of the tetraploid oat species with the A and C genomes: *Avena insularis*, *A. magna*, and *A. murphyi*.** *Russ J Genet* 2007, **43**(6):613-626.
 175. Linares C, González J, Ferrer E, Fominaya A: **The use of double fluorescence in situ hybridization to physically map the positions of 5S rDNA genes in relation to the chromosomal location of 18S-5.8S-26S rDNA and a C genome specific DNA sequence in the genus *Avena*.** *Genome* 1996, **39**(3):535-542.
 176. Katsiotis A, Hagidimitriou M, Heslop-Harrison JS: **The close relationship between the A and B genomes in *Avena* L. (Poaceae) determined by molecular cytogenetic analysis of total genomic, tandemly and dispersed repetitive DNA sequences.** *Ann Bot* 1997, **79**(2):103-109.
 177. Idziak D, Hasterok R: **Cytogenetic evidence of nucleolar dominance in allotetraploid species of *Brachypodium*.** *Genome* 2008, **51**(5):387-391.
 178. Wolny E, Hasterok R: **Comparative cytogenetic analysis of the genomes of the model grass *Brachypodium distachyon* and its close relatives.** *Ann Bot* 2009, **104**(5):873-881.
 179. Galasso I, Blanco A, Katsiotis A, Pignone D, Heslop-Harrison JS: **Genomic organization and phylogenetic relationships in the genus *Dasypyrum* analysed by**

- Southern and in situ hybridization of total genomic and cloned DNA probes.** *Chromosoma* 1997, **106**(1):53-61.
180. Winterfeld G, Röser M: **Disposition of ribosomal DNAs in the chromosomes of perennial oats (Poaceae: Aveneae).** *Bot J Linn Soc* 2007, **155**(2):193-210.
 181. Harper JA, Thomas ID, Lovatt JA, Thomas HM: **Physical mapping of rDNA sites in possible diploid progenitors of polyploid *Festuca* species.** *Plant Syst Evol* 2004, **245**(3-4):163-168.
 182. Ellneskog-Staam P, Taketa S, Salomon B, Anamthawat-Jónsson K, von Bothmer R: **Identifying the genome of wood barley *Hordeum europaeus* (Poaceae: Triticeae).** *Hereditas* 2006, **143**(2006):103-112.
 183. Taketa S, Ando H, Takeda K, Ichii M, Von Bothmer R: **Ancestry of American polyploid *Hordeum* species with the I genome inferred from 5S and 18S-25S rDNA.** *Ann Bot* 2005, **96**(1):23-33.
 184. Taketa S, Ando H, Takeda K, Von Bothmer R: **Physical locations of 5S and 18S-25S rDNA in Asian and American diploid *Hordeum* species with the I genome.** *Heredity* 2001, **86**(5):522-530.
 185. Taketa S, Harrison GE, Heslop-Harrison JS: **Comparative physical mapping of the 5S and 18S-25S rDNA in nine wild *Hordeum* species and cytotypes.** *Theor Appl Genet* 1999, **98**(1):1-9.
 186. Hagräs AAA, Kishii M, Tanaka H, Sato K, Tsujimoto H: **Genomic differentiation of *Hordeum chilense* from *H. vulgare* as revealed by repetitive and EST sequences.** *Genes Genet Syst* 2005, **80**(3):147-159.
 187. De Bustos A, Cuadrado A, Soler C, Jouve N: **Physical mapping of repetitive DNA sequences and 5S and 18S-26S rDNA in five wild species of the genus *Hordeum*.** *Chromosome Res* 1996, **4**(7):491-499.
 188. Salvo-Garrido H, Travella S, Billiam LJ, Harwood WA, Snape JW: **The distribution of transgene insertion sites in barley determined by physical and genetic mapping.** *Genetics* 2004, **167**(3):1371-1379.
 189. Kishii M, Nagaki K, Tsujimoto H, Sasakuma T: **Exclusive localization of tandem repetitive sequences in subtelomeric heterochromatin regions of *Leymus racemosus* (Poaceae, Triticeae).** *Chromosome Res* 1999, **7**(7):519-529.
 190. Thomas HM, Harper JA, Meredith MR, Morgan WG, Thomas ID, Timms E, King IP: **Comparison of ribosomal DNA sites in *Lolium* species by fluorescence in situ hybridization.** *Chromosome Res* 1996, **4**(7):486-490.
 191. Thomas HM, Harper JA, Morgan WG: **Gross chromosome rearrangements are occurring in an accession of the grass *Lolium rigidum*.** *Chromosome Res* 2001, **9**(7):585-590.
 192. Takahashi C, Shibata F: **Analysis of *Miscanthus sacchariflorus* and *M. sinensis* chromosomes by fluorescence in situ hybridization using rDNA and total genomic DNA probes.** *Chromosome Sci* 2002, **6**(1):7-11.
 193. Shishido R, Sano Y, Fukui K: **Ribosomal DNAs: An exception to the conservation of gene order in rice genomes.** *Mol Gen Genet* 2000, **263**(4):586-591.
 194. Chung MC, Lee YI, Cheng YY, Chou YJ, Lu CF: **Chromosomal polymorphism of ribosomal genes in the genus *Oryza*.** *Theor Appl Genet* 2008, **116**(6):745-753.
 195. Vaio M, Speranza P, Valls JF, Guerra M, Mazzella C: **Localization of the 5S and 45S rDNA sites and cpDNA sequence analysis in species of the quadrifaria group of *Paspalum* (Poaceae, Paniceae).** *Ann Bot* 2005, **96**(2):191-200.
 196. Li X, Guo R, Pedersen C, Hayman D, Langridge P: **Physical localization of rRNA genes by two-colour fluorescent in-situ hybridization and sequence analysis of the 5S rRNA gene in *Phalaris coerulescens*.** *Hereditas* 1997, **126**(3):289-294.

197. Orgaard M, Heslop-Harrison JS: **Investigations of genome relationships between *Leymus*, *Psathyrostachys* and *Hordeum* inferred by genomic DNA:DNA in situ hybridization.** *Ann Bot* 1994, **73**(2):195-203.
198. Li D, Zhang X: **Physical localization of the 18S-5.8S-26S rDNA and sequence analysis of ITS regions in *Thinopyrum ponticum* (Poaceae: Triticeae): Implications for concerted evolution.** *Ann Bot* 2002, **90**(4):445-452.
199. D'Hont A, Ison D, Alix K, Roux C, Glaszmann JC: **Determination of basic chromosome numbers in the genus *Saccharum* by physical mapping of ribosomal RNA genes.** *Genome* 1998, **41**(2):221-225.
200. Cuadrado A, Acevedo R, Moreno Díaz De La Espina S, Jouve N, De La Torre C: **Genome remodelling in three modern *S. officinarum* x *S. spontaneum* sugarcane cultivars.** *J Exp Bot* 2004, **55**(398):847-854.
201. Ha S, Moore PH, Heinz D, Kato S, Ohmido N, Fukui K: **Quantitative chromosome map of the polyploid *Saccharum spontaneum* by multicolor fluorescence in situ hybridization and imaging methods.** *Plant Mol Biol* 1999, **39**(6):1165-1173.
202. Alonso-Blanco C, Pendas AM, Garcia-Suarez R, Roca A, Goicoechea PG, Giraldez R: **Physical mapping of 5S rDNA reveals a new locus on 3R and unexpected complexity in a rye translocation used in chromosome mapping.** *Chromosoma* 1994, **103**(5):331-337.
203. Sang Y, Liang GH: **Comparative physical mapping of the 18S-5.8S-26S rDNA in three sorghum species.** *Genome* 2000, **43**(5):918-922.
204. Fominaya A, Molnar S, Kim NS, Chen Q, Fedak G, Armstrong KC: **Characterization of *Thinopyrum distichum* chromosomes using double fluorescence in situ hybridization, RFLP analysis of 5S and 26S rRNA, and C-banding of parents and addition lines.** *Genome* 1997, **40**(5):689-696.
205. Brasileiro-Vidal AC, Cuadrado A, Brammer SP, Zanatta ACA, Prestes AM, Moraes-Fernandes MIB, Guerra M: **Chromosome characterization in *Thinopyrum ponticum* (Triticeae, Poaceae) using in situ hybridization with different DNA sequences.** *Genet Mol Biol* 2003, **26**(4):505-510.
206. Li L, Arumuganathan K: **Physical mapping of 45S and 5S rDNA on maize metaphase and sorted chromosomes by FISH.** *Hereditas* 2001, **134**(2):141-145.
207. Bennett ST, Leitch IJ, Bennett MD: **Chromosome identification and mapping in the grass *Zingeria biebersteiniana* (2n=4) using fluorochromes.** *Chromosome Res* 1995, **3**(2):101-108.
208. Murray BG, Friesen N, Heslop-Harrison JS: **Molecular cytogenetic analysis of *Podocarpus* and comparison with other gymnosperm species.** *Ann Bot* 2002, **89**(4):483-489.
209. Koo DH, Hur Y, Bang JW: **Variability of rDNA loci in dioecious *Rumex acetosa* L. detected by fluorescence in situ hybridization.** *Korean J Genet* 2004, **26**(1):9-13.
210. Mlinarec J, Papeš DA, Besendorfer V: **Ribosomal, telomeric and heterochromatin sequences localization in the karyotype of *Anemone hortensis*.** *Bot J Linn Soc* 2006, **150**(2):177-186.
211. Weiss-Schneeweiss H, Schneeweiss GM, Stuessy TF, Mabuchi T, Park JM, Jang CG, Sun BY: **Chromosomal stasis in diploids contrasts with genome restructuring in auto- and allopolyploid taxa of *Hepatica* (Ranunculaceae).** *New Phytol* 2007, **174**(3):669-682.
212. Lee WK, Choi HW, Koo DH, Kim SY, Bang JW: **Molecular cytogenetics of five *Pulsatilla* species to the 5S, 45S rDNA genes by fluorescence in situ hybridization.** *Korean J Genet* 2005, **27**(2):179-185.

213. Liao L, Xu L, Zhang D, Fang L, Deng H, Shi J, Li T: **Multiple hybridization origin of *Ranunculus cantoniensis* (4x): Evidence from trnL-F and ITS sequences and fluorescent in situ hybridization (FISH).** *Plant Syst Evol* 2008, **276**(1-2):31-37.
214. Takahashi C: **Physical mapping of rDNA sequences in four karyotypes of *Ranunculus silerifolius* (Ranunculaceae).** *J Plant Res* 2003, **116**(4):331-336.
215. Lim KY, Werlemark G, Matyasek R, Bringloe JB, Sieber V, El Mokadem H, Meynet J, Hemming J, Leitch AR, Roberts AV: **Evolutionary implications of permanent odd polyploidy in the stable sexual, pentaploid of *Rosa canina* L.** *Heredity* 2005, **94**(5):501-506.
216. Akasaka M, Ueda Y, Koba T: **Karyotype analyses of five wild rose species belonging to septet A by fluorescence in situ hybridization.** *Chromosome Sci* 2002, **6**(1):17-26.
217. Akasaka M, Ueda Y, Koba T: **Karyotype analysis of wild rose species belonging to septets B, C, and D by molecular cytogenetic method.** *Breeding Sci* 2003, **53**(2):177-182.
218. Ma Y, Islam-Faridi MN, Crane CF, Ji Y, Stelly DM, Price HJ, Byrne DH: **In situ hybridization of ribosomal DNA to rose chromosomes.** *J Hered* 1997, **88**(2):158-161.
219. Hamon P, Siljak-Yakovlev S, Srisuwan S, Robin O, Poncet V, Hamon S, De Kochko A: **Physical mapping of rDNA and heterochromatin in chromosomes of 16 *Coffea* species: A revised view of species differentiation.** *Chromosome Res* 2009, **17**(3):291-304.
220. Barros-e-Silva AE: **Evolução do DNA satélite na subfamília Aurantioideae (Rutaceae).** *Tese de Doutorado*. Recife, Brasil: Universidade Federal de Pernambuco; 2007.
221. Shan F, Yan G, Plummer JA: **Cyto-evolution of *Boronia* genomes revealed by fluorescent in situ hybridization with rDNA probes.** *Genome* 2003, **46**(3):507-513.
222. Moraes AP, Soares Filho WS, Guerra M: **Karyotype diversity and the origin of grapefruit.** *Chromosome Res* 2007, **15**(1):115-121.
223. Carvalho R, Soares Filho WS, Brasileiro-Vidal AC, Guerra M: **The relationships among lemons, limes and citron: A chromosomal comparison.** *Cytogenet Genome Res* 2005, **109**(1-3):276-282.
224. Moraes AP, Lemos RR, Brasileiro-Vidal AC, Dos Santos Soares Filho W, Guerra M: **Chromosomal markers distinguish hybrids and non-hybrid accessions of mandarin.** *Cytogenet Genome Res* 2007, **119**(3-4):275-281.
225. Brasileiro-Vidal AC, Dos Santos-Serejo JA, Soares Filho WDS, Guerra M: **A simple chromosomal marker can reliably distinguishes *Poncirus* from *Citrus* species.** *Genetica* 2007, **129**(3):273-279.
226. Islam-Faridi MN, Nelson CD, DiFazio SP, Gunter LE, Tuskan GA: **Cytogenetic analysis of *Populus trichocarpa* - Ribosomal DNA, telomere repeat sequence, and marker-selected BACs.** *Cytogenet Genome Res* 2009, **125**(1):74-80.
227. Urdampilleta JD, Ferrucci MS, Vanzela ALL, Forni Martins ER: **Differences and resemblances in banding patterns and ribosomal DNA distribution in four species of Paullinieae tribe (Sapindaceae).** *Cytologia (Tokyo)* 2008, **73**(3):283-291.
228. Urdampilleta JD, Ferrucci MS, Vanzela ALL: **Cytogenetic studies of four South American species of *Paullinia* L. (Sapindaceae).** *Bot J Linn Soc* 2007, **154**(3):313-320.
229. Urdampilleta JD, Ferrucci MS, Torezan JMD, Vanzela ALL: **Karyotype relationships among four South American species of *Urvillea* (Sapindaceae: Paullinieae).** *Plant Syst Evol* 2006, **258**(1-2):85-95.

230. Datson PM, Murray BG: **Ribosomal DNA locus evolution in *Nemesia*: Transposition rather than structural rearrangement as the key mechanism?** *Chromosome Res* 2006, **14**(8):845-857.
231. Kwon JK, Kim BD: **Localization of 5S and 25S rRNA genes on somatic and meiotic chromosomes in *Capsicum* species of chili pepper.** *Mol Cells* 2009, **27**(2):205-209.
232. Fernandes T, Rego LNAA, Nardy M, Yuyama PM, Vanzela ALL: **Karyotype differentiation of four *Cestrum* species (Solanaceae) revealed by fluorescent chromosome banding and FISH.** *Genet Mol Biol* 2009, **32**(2):320-327.
233. Fregonezi JN, Fernandes T, Torezan JMD, Vieira AOS, Vanzela ALL: **Karyotype differentiation of four *Cestrum* species (Solanaceae) based on the physical mapping of repetitive DNA.** *Genet Mol Biol* 2006, **29**(1):97-104.
234. Rego LNAA, Da Silva CRM, Torezan JMD, Gaeta ML, Vanzela ALL: **Cytotaxonomical study in Brazilian species of *Solanum*, *Lycianthes* and *Vassobia* (Solanaceae).** *Plant Syst Evol* 2009, **279**(1-4):93-102.
235. Lim KY, Kovarik A, Matyasek R, Chase MW, Knapp S, McCarthy E, Clarkson JJ, Leitch AR: **Comparative genomics and repetitive sequence divergence in the species of diploid *Nicotiana* section *Alatae*.** *Plant J* 2006, **48**(6):907-919.
236. Dadejová M, Lim KY, Soucková-Skalická K, Matyášek R, Grandbastien MA, Leitch A, Kovařík A: **Transcription activity of rRNA genes correlates with a tendency towards intergenomic homogenization in *Nicotiana* allotetraploids.** *New Phytol* 2007, **174**(3):658-668.
237. Kovarik A, Dadejova M, Lim YK, Chase MW, Clarkson JJ, Knapp S, Leitch AR: **Evolution of rDNA in *Nicotiana* allopolyploids: A potential link between rDNA homogenization and epigenetics.** *Ann Bot* 2008, **101**(6):815-823.
238. Lim KY, Matyášek R, Lichtenstein CP, Leitch AR: **Molecular cytogenetic analyses and phylogenetic studies in the *Nicotiana* section *Tomentosae*.** *Chromosoma* 2000, **109**(4):245-258.
239. Nakamura R, Kitamura S, Inoue M, Ohmido N, Fukui K: **Karyotype analysis of *Nicotiana kawakamii* Y. Ohashi using DAPI banding and rDNA FISH.** *Theor Appl Genet* 2001, **102**(6-7):810-814.
240. Clarkson JJ, Lim KY, Kovarik A, Chase MW, Knapp S, Leitch AR: **Long-term genome diploidization in allopolyploid *Nicotiana* section *Repandae* (Solanaceae).** *New Phytol* 2005, **168**(1):241-252.
241. Lim KY, Matyasek R, Kovarik A, Fulnecek J, Leitch AR: **Molecular cytogenetics and tandem repeat sequence evolution in the allopolyploid *Nicotiana rustica* compared with diploid progenitors *N. paniculata* and *N. undulata*.** *Cytogenet Genome Res* 2005, **109**(1-3):298-309.
242. Brasileiro-Vidal AC, Melo-Oliveira MB, Carnevalheira GMG, Guerra M: **Different chromatin fractions of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) and related species.** *Micron* 2009, **40**(8):851-859.
243. Li HY, Chen Q, Beasley D, Lynch DR, Goettel M: **Karyotypic evolution and molecular cytogenetic analysis of *Solanum pinnatisectum*, a new source of resistance to late blight and Colorado potato beetle in potato.** *Cytologia (Tokyo)* 2006, **71**(1):25-33.
244. Dong F, Song J, Naess SK, Helgeson JP, Gebhardt C, Jiang J: **Development and applications of a set of chromosome-specific cytogenetic DNA markers in potato.** *Theor Appl Genet* 2000, **101**(7):1001-1007.

245. Gu Z, Xiao H: **Physical mapping of the 18S-26S rDNA by fluorescent in situ hybridization (FISH) in *Camellia reticulata* polyploid complex (Theaceae).** *Plant Sci* 2003, **164**(2):279-285.
246. Tagashira N, Kondo K: **Chromosome phylogeny of *Zamia* and *Ceratozamia* by means of Robertsonian changes detected by fluorescence in situ hybridization (FISH) technique of rDNA.** *Plant Syst Evol* 2001, **227**(3-4):145-155.

Tabela S2. Distribuição dos sítios de DNAr por região cromossômica em cariótipos com sítio único ou sítios múltiplos

		Total dos sítios nos dois braços*				
Sítios	No. de cariótipos	p	ip	it	t	bt
Único	213	102 23,9%	30 7,0%	42 9,9%	156 36,6%	96 22,5%
Múltiplos	503	576 16,6%	223 6,4%	667 19,2%	1563 44,9%	450 12,9%
Total	716	678 17,4%	253 6,5%	709 18,2%	1719 44,0%	546 14,0%

* p: sítios na região proximal e pericentroméricos; ip: intersticial-proximal; it: intersticial-terminal; t: terminal; bt: ocupando todo o braço

Tabela S3. Variação intra-específica na posição e número dos sítios de DNAr entre 85 citótipos diploides de 35 espécies de angiospermas

Espécie	Nº de citótipos	Sem variação	Com variação em número e posição	Com variação só em número	Com variação só em posição
<i>Aegilops sharonensis</i>	3			+	
<i>Aegilops speltoides</i>	3			+	
<i>Aegilops umbellulata</i>	2		+		
<i>Allium fistulosum</i>	2		+		
<i>Alstroemeria aurea</i>	2			+	
<i>Arabidopsis thaliana</i>	2	+			
<i>Arachis batizocoi</i>	2		+		
<i>Arachis williamsii</i>	2		+		
<i>Artemisia tridentata</i>	2	+			
<i>Avena strigosa</i>	2	+			
<i>Brachyscome dichromosomatica</i>	4		+		
<i>Brachyscome lineariloba</i>	3	+			
<i>Brassica cretica</i>	2			+	
<i>Byblis rorida</i>	2	+			
<i>Capsicum annuum</i>	2		+		
<i>Capsicum frutescens</i>	2			+	
<i>Cryptomeria japonica</i>	2		+		
<i>Cucumis sativus</i>	2			+	
<i>Hepatica asiatica</i>	2			+	
<i>Hordeum chilense</i>	2	+			
<i>Hordeum vulgare</i>	2		+		
<i>Lens tomentosus</i>	3			+	
<i>Lolium rigidum</i>	7		+		
<i>Lotus japonicus</i>	2				+
<i>Nicotiana kawakamii</i>	2			+	
<i>Phaseolus lunatus</i>	2	+			
<i>Phaseolus vulgaris</i>	4			+	
<i>Poncirus trifoliata</i>	3			+	
<i>Ranunculus silerifolius</i>	2	+			
<i>Raphanus sativus</i>	2			+	
<i>Rumex acetosa</i>	2	+			
<i>Scilla scilloides</i>	2	+			
<i>Spinacia oleracea</i>	2			+	
<i>Trifolium nigrescens</i>	3			+	
<i>Vicia benghalensis</i>	2	+			
Total		11	9	14	1

Tabela S4. Instabilidade na posição dos sítios únicos de DNAr entre 158 cariótipos diploides de 35 gêneros

Gênero	Posição variável	Número de cariótipos / número cromossômico e posição dos sítios de DNAr 45S ^a
<i>Achyrocline</i>		2/ 2n=28 p
<i>Arachis</i>	+	3/ 2: 2n=20 p; 1: 2n=20 ip
<i>Aristolochia</i>		6/ 2n=14 t
<i>Brachypodium</i>	+	2/ 1: 2n=10 t; 1: 2n=20 p
<i>Brachyscome</i>	+	8/2: 2n=4 it; 1: 2n=4 t; 1: 2n=6 it; 1: 2n=8 t; 1: 2n=10 t; 1: 2n=12 t; 1: 2n=16 t
<i>Byblis</i>		3/ 2n=16 t
<i>Callisia</i>		4/ 2: 2n=14 t; 1: 2n=14 bt; 1: 2n=16 t
<i>Capsicum</i>		2/ 2n=24 t
<i>Citrus</i>	+	3/ 1: 2n=18 p; 2: 2n=18 t
<i>Coffea</i>		3/ 2n=22 bt
<i>Crepidiastrum</i>		3/ 2n=10 p
<i>Daucus</i>		8/ 2: 2n=18 bt; 1: 2n=20 t; 3: 2n=20 bt; 2: 2n=22 bt
<i>Grindelia</i>		2/ 2n=12 ip
<i>Haplopappus</i>		3/ 2n=10 ip
<i>Hepatica</i>		5/ 2n=14 bt
<i>Hordeum</i>	+	3/ 1: 2n=14 ip; 2: 2n=14 it
<i>Hypochaeris</i>	+	9/ 6: 2n=8 p; 3: 2n=8 t
<i>Juniperus</i>		2/ 2n=22 ip
<i>Lachenalia</i>	+	11/ 3: 2n=14 p; 3: 2n=14 it; 5: 2n=16 t
<i>Lathyrus</i>	+	6/ 1: 2n=14 p; 3: 2n=14 it; 2: 2n=14 t
<i>Lens</i>	+	7/ 5: 2n=14 p; 1: 2n=14 t; 1: 2n=14 bt
<i>Linum</i>		4/ 2: 2n=16 p; 2: 2n=18 p
<i>Medicago</i>	+	2/ 1: 2n=16 p; 1: 2n=16 it
<i>Musa</i>	+	2/ 1: 2n=22 p; 1: 2n=22 t
<i>Nothoscordum</i>		2/ 2n=10 bt
<i>Phaseolus</i>		3/ 1: 2n=22 t; 2: 2n=22 bt
<i>Ranunculus</i>		4/ 2n=16 bt
<i>Rosa</i>		11/ 10: 2n=14 t; 1: 2n=14 bt
<i>Scilla</i>		2/ 1: 2n=16 p; 1: 2n=18 p
<i>Solanum</i>		8/ 4: 2n=24 t; 4: 2n=24 bt
<i>Theobroma</i>		2/ 2n=20 t
<i>Torenia</i>		2/ 1: 2n=16 p; 1: 2n=18 p
<i>Tragopogon</i>		2/ 2n=12 t
<i>Trifolium</i>		4/ 1: 2n=14 p; 2: 2n=16 p; 1: 2n=16 bt
<i>Vicia</i>	+	15/ 1: 2n=12 p; 2: 2n=12 it; 7: 2n=14 p; 4: 2n=14 ip; 1: 2n=14 it
Total	12 (34,3%)	

a: p, proximal; ip: intersticial-proximal; it, intersticial-terminal; t: terminal; bt: todo o braço

Tabela S5. Instabilidade do número de sítios de DNAr em 93 gêneros, compreendendo um total de 644 cariótipos diploides

Gênero	Nº de cariótipos	Com variação	Número de sítios
<i>Achyrocline</i>	2		2
<i>Aegilops</i>	16	+	4 - 20
<i>Allium</i>	5	+	2 - 9
<i>Aloe</i>	10	+	4 - 6
<i>Alstroemeria</i>	6	+	10 - 32
<i>Arabidopsis</i>	3	+	4 - 8
<i>Arachis</i>	25	+	2 - 9
<i>Argyranthemum</i>	3		4
<i>Aristolochia</i>	7		2
<i>Artemisia</i>	17	+	4 - 9
<i>Avena</i>	5		4
<i>Boronia</i>	5	+	2 - 11
<i>Brachypodium</i>	10	+	2 - 6
<i>Brachyscome</i>	10	+	2 - 4
<i>Brassica</i>	12	+	2 - 10
<i>Byblis</i>	4	+	2 - 4
<i>Callisia</i>	7	+	2 - 4
<i>Camellia</i>	5	+	4 - 8
<i>Capsicum</i>	5	+	2 - 8
<i>Cestrum</i>	8	+	4 - 8
<i>Citrus</i>	5	+	2 - 5
<i>Clivia</i>	4	+	2 - 6
<i>Coffea</i>	10	+	2 - 4
<i>Crepidiastrum</i>	3		2
<i>Cryptomeria</i>	2	+	2 - 3
<i>Cucumis</i>	2	+	6 - 10
<i>Daucus</i>	9	+	2 - 4
<i>Dendrobium</i>	3	+	2 - 6
<i>Echinodorus</i>	3		4
<i>Epimedium</i>	14	+	4 - 8
<i>Gossypium</i>	4	+	6 - 8
<i>Grindelia</i>	2		2
<i>Haplopappus</i>	3		2
<i>Helianthus</i>	6	+	4 - 8
<i>Hepatica</i>	6	+	2 - 4
<i>Hordeum</i>	19	+	2 - 12
<i>Humulus</i>	2	+	2 - 4
<i>Hypochaeris</i>	28	+	2 - 6
<i>Ipheion</i>	2	+	10 - 14
<i>Ipomoea</i>	5	+	4 - 8
<i>Juniperus</i>	2		2
<i>Lachenalia</i>	12	+	2 - 4
<i>Lactuca</i>	4		4
<i>Larix</i>	4	+	4 - 6
<i>Lathyrus</i>	7	+	2 - 4

<i>Lens</i>	8	+	2 - 4
<i>Lilium</i>	7	+	6 - 14
<i>Linum</i>	4		2
<i>Lolium</i>	12	+	4 - 9
<i>Lotus</i>	4	+	4 - 6
<i>Lupinus</i>	2	+	2 - 6
<i>Maxillaria</i>	4	+	2 - 4
<i>Medicago</i>	2		2
<i>Musa</i>	6	+	2 - 6
<i>Muscari</i>	2	+	2 - 6
<i>Nemesia</i>	4	+	4 - 6
<i>Nicotiana</i>	20	+	4 - 12
<i>Nothoscordum</i>	13	+	2 - 18
<i>Oryza</i>	9	+	2 - 6
<i>Paeonia</i>	5	+	6 - 10
<i>Paspalum</i>	3	+	4 - 5
<i>Passiflora</i>	16	+	2 - 6
<i>Paullinia</i>	4	+	2 - 6
<i>Phaseolus</i>	13	+	2 - 18
<i>Picea</i>	16	+	8 - 26
<i>Pinus</i>	16	+	8 - 34
<i>Plantago</i>	5		4
<i>Poncirus</i>	3	+	6 - 7
<i>Psathyrostachys</i>	3	+	6 - 14
<i>Pulsatilla</i>	5		4
<i>Quercus</i>	5		4
<i>Ranunculus</i>	4		2
<i>Raphanus</i>	2	+	4 - 6
<i>Ribes</i>	3	+	2 - 4
<i>Rosa</i>	12	+	2 - 6
<i>Rumex</i>	2		4
<i>Scilla</i>	2		2
<i>Silene</i>	6	+	4 - 14
<i>Sinapis</i>	3	+	6 - 8
<i>Solanum</i>	24	+	2 - 4
<i>Sorghum</i>	2		2
<i>Spinacia</i>	2	+	5 - 6
<i>Theobroma</i>	2		2
<i>Thinopyrum</i>	2		4
<i>Torenia</i>	2		2
<i>Tragopogon</i>	3	+	2 - 4
<i>Trifolium</i>	9	+	2 - 6
<i>Urvillea</i>	3	+	4 - 6
<i>Vasconcellea</i>	2	+	4 - 5
<i>Vicia</i>	29	+	2 - 4
<i>Vigna</i>	2	+	4 - 10
<i>Xeranthemum</i>	3	+	2 - 4
<i>Zamia</i>	8	+	6 - 20
Total	644	71 (76,3%)	

Tabela S6. Variação intra-genérica no número de sítios por região cromossômica, avaliando a presença de sítios múltiplos em 55 gêneros com uma ou mais espécies com sítios únicos

Localização dos sítios únicos ^a	Gêneros com sítios únicos ^b	Gêneros com sítios múltiplos ^b	Gêneros com sítios múltiplos na mesma região dos sítios únicos ^b
Proximal	11	2	0
Ip	5	2	1
It	6	2	2
Terminal	33	19	14

a, ip: intersticial-proximal; it: intersticial-terminal; b, a segunda e terceira coluna indicam uma fração do total de gêneros da primeira coluna.

Tabela S7. Variação do número de sítios por complemento monoploide (SCM) entre citótipos com diferentes níveis de ploidia em 26 espécies (59 cariótipos)

Espécie e níveis de ploidia	No. de citótipos analisados			Número de sítios por complemento monoploide			Comparações de SCM em relação ao diploide ^a	
	2x	4x	6x	2x	4x	6x	4x	6x
<i>Artemisia bigelovii</i>	1	1		2,0	2,0		=	
<i>Artemisia herba-alba</i>	1	1		2,0	2,0		=	
<i>Artemisia nova</i>	1	1		3,0	3,0		=	
<i>Artemisia tridentata</i>	2	1		3,0	3,0		=	
<i>Artemisia tripartita</i>	1	1		3,0	3,0		=	
<i>Brachypodium pinnatum</i>	2	1		1,0; 1,5	1,0		=	*
<i>Byblis filifolia</i>	1	1		1,0	1,0		=	
<i>Caesalpinia ferrea</i>	1	1	1	3,0	3,0	3,0	=	=
<i>Camellia reticulata</i>	1	1	1	3,0	3,0	3,0	=	=
<i>Hepatica nobilis</i>	1	1		1,0	1,5		>	
<i>Hordeum brachyantherum</i>	1	1		1,0	3,5		>	
<i>Hordeum brevisubulatum</i>	1	1		5,0	4,5		<	
<i>Hordeum murinum</i>	1	1		2,0	2,0		=	
<i>Hypochaeris incana</i>	1	1		2,0	1,5		<	
<i>Ipheion uniflorum</i>	1	1		5,0	5,0		=	
<i>Ipomoea trifida</i>	1	1		3,0	2,5		<	
<i>Juniperus chinensis</i>	1	1		1,0	1,0		=	
<i>Medicago sativa</i>	1	1		1,0	1,0		=	
<i>Oryza punctata</i>	2	1		1,0; 3,0	3,0		=	*
<i>Paspalum quadrifarium</i>	1	1		2,5	1,8		<	
<i>Passiflora misera</i>	1		1	2,0		2,0		=
<i>Raphanus sativus</i>	2	1		2,0; 3,0	2,0		=	*
<i>Sinapis alba</i>	2	1		3,0; 4,0	4,0		=	*
<i>Solanum tuberosum</i>	1	1		1,0	1,0		=	
<i>Sorghum versicolor</i>	1	1		1,0	1,0		=	
<i>Vicia amoena</i>	1	1		1,0	2,3		>	
Total	31	25	3					

a, =: igual ao diploide; <: menor que o diploide; >: maior que o diploide; * Espécies com diferentes números de sítios nos citótipos diploides, sendo um deles igual ao do poliploide

Tabela S8. Variação intra-específica entre citótipos com diferentes níveis de ploidia na posição dos sítios de DNAr 45S em 18 espécies

Espécie	Número de citótipos analisados			Posições diferentes nos poliploides em relação aos diploides	
	2x	4x	6x	4x	6x ^a
<i>Artemisia bigelovii</i>	1	1			
<i>Artemisia nova</i>	1	1			
<i>Artemisia tridentata</i>	2	1			
<i>Artemisia tripartita</i>	1	1			
<i>Byblis filifolia</i>	1	1		+	
<i>Caesalpinia ferrea</i>	1	1	1		
<i>Hepatica nobilis</i>	1	1		+	
<i>Hordeum brachyantherum</i>	1	1		+	
<i>Hordeum brevisubulatum</i>	1	1		+	
<i>Hordeum murinum</i>	1	1			
<i>Hypochaeris incana</i>	1	1			
<i>Ipheion uniflorum</i>	1	1			
<i>Juniperus chinensis</i>	1	1			
<i>Medicago sativa</i>	1	1			
<i>Raphanus sativus</i>	2	1			
<i>Solanum tuberosum</i>	1	1			
<i>Sorghum versicolor</i>	1	1			
<i>Vicia amoena</i>	1	1		+	
Total	20	18	1		

a, não foram observadas diferenças entre hexaploides e diploides

Tabela S9. Variação do número de sítios de DNAr por complemento monoploide (SCM) entre cariótipos com diferentes níveis de ploidia de 48 gêneros

Gênero	Número de cariótipos analisados por nível de ploidia							Média de SCM							Comparações de SCM em relação aos diploides*					
	2x	3x	4x	5x	6x	8x	10x	2x	3x	4x	5x	6x	8x	10x	3x	4x	5x	6x	8x	10x
<i>Aegilops</i>	16		8		1			3,5		2,3		2,0				<		<		
<i>Agave</i>	1	1	1	1	1			1,0	1,0	1,0	1,0	1,0			=	=	=	=		
<i>Allium</i>	5		1					2,3		1,0						<				
<i>Aloe</i>	10		2		1			2,4		2,8		2,0				>		<		
<i>Arabidopsis</i>	3		1					2,7		3,0						>				
<i>Arachis</i>	25		2					2,7		2,4						<				
<i>Aristolochia</i>	7				2			1,0				0,7						<		
<i>Artemisia</i>	17		9					2,6		2,3						<				
<i>Avena</i>	5		4		1			2,0		1,9		1,0				<		<		
<i>Brachypodium</i>	10		4					1,6		1,1						<				
<i>Brassica</i>	12		8					2,9		3,0						>				
<i>Byblis</i>	4		3					1,3		0,8						<				
<i>Caesalpinia</i>	1		1		1			3,0		3,0		3,0				=		=		
<i>Callisia</i>	7		1					1,4		0,5						<				
<i>Camellia</i>	5		1		1			2,9		3,0		3,0				>		>		
<i>Centaurea</i>	1		1					3,0		3,0						=				
<i>Dasypyrum</i>	1		1					1,0		2,0						>				
<i>Daucus</i>	9		1					1,1		0,5						<				
<i>Diploaxis</i>	1		1					4,0		1,5						<				
<i>Emilia</i>	1		1					1,0		2,0						>				
<i>Helianthus</i>	6		1		1			2,7		2,0		2,0				<		<		
<i>Hepatica</i>	6		3					1,2		1,2						=				
<i>Hordeum</i>	19		8		3			2,6		2,7		2,7				>		>		
<i>Hypochaeris</i>	28		3					1,7		1,5						<				
<i>Ipheion</i>	2		2					6,0		3,0						<				
<i>Ipomoea</i>	5		2		2			3,2		2,5		2,5				<		<		

<i>Iris</i>	1	6		2				3,0	1,8	2,2		<	<
<i>Juniperus</i>	2	1						1,0	1,0			=	
<i>Linum</i>	4	2						1,0	0,5			<	
<i>Medicago</i>	2	1						1,0	1,0			=	
<i>Miscanthus</i>	1	1						1,0	1,0			=	
<i>Nicotiana</i>	20	8						2,7	1,5			<	
<i>Nothoscordum</i>	13	11						3,7	1,4			<	
<i>Oryza</i>	9	4						1,7	2,6			>	
<i>Paspalum</i>	3	3						2,2	1,7			<	
<i>Passiflora</i>	16	4		1				2,3	1,5	2,0		<	<
<i>Pimpinella</i>	1	1						1,0	1,0			=	
<i>Plantago</i>	5	2						2,0	0,8			<	
<i>Ranunculus</i>	4	1						1,0	1,0			=	
<i>Raphanus</i>	2	1						2,5	2,0			<	
<i>Rosa</i>	12		1					1,2		1,0			<
<i>Sinapis</i>	3	1						3,3	4,0			>	
<i>Solanum</i>	24	1						1,1	1,0			<	
<i>Sorghum</i>	2	2						1,0	1,0			=	
<i>Thinopyrum</i>	2	1				1		2,0	1,0		1,7	<	<
<i>Trifolium</i>	9	2		1				1,6	0,8	1,0		<	<
<i>Tripogandra</i>	1			1	1			4,0		1,0	2,3		<
<i>Vicia</i>	29	1						1,3	2,3			>	
Total	372	1	124	2	19	1	1						

* =: SCM igual ao(s) diploide, <: diminuição de SCM, >: Aumento de SCM.

Figura S1. Distribuição dos sítios de DNAr em representantes da família Alliaceae, considerando-se a variação por gênero (a) e a densidade de sítios por região cromossômica (b). A linha diagonal representa a posição do telômero em braços de diferentes tamanhos

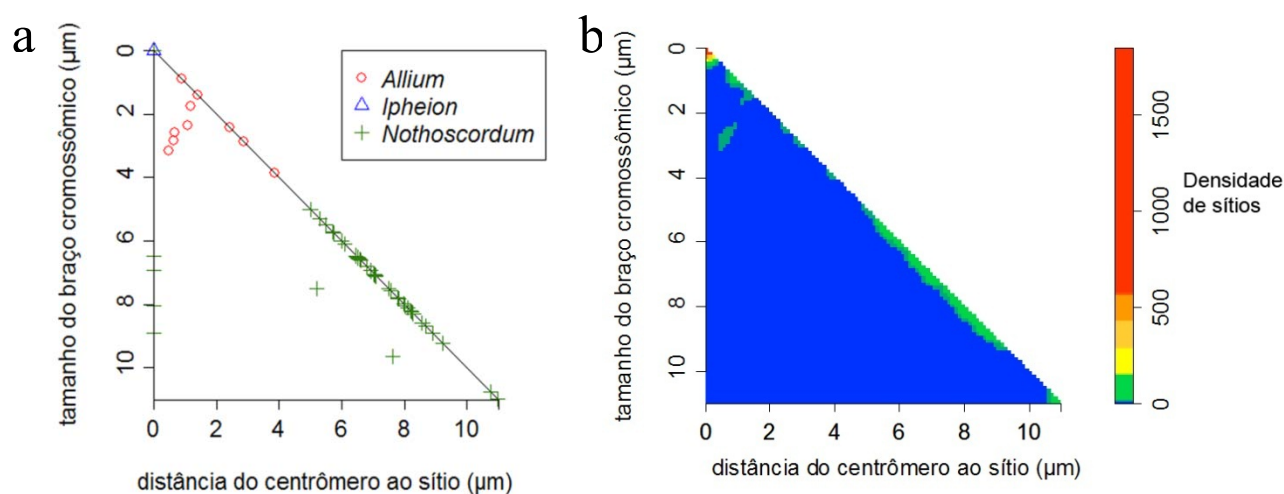


Figura S2. Distribuição dos sítios de DNAr em representantes da família Asteraceae, considerando-se a variação por gênero (a) e a densidade de sítios por região cromossômica (b). A linha diagonal representa a posição do telômero em braços de diferentes tamanhos

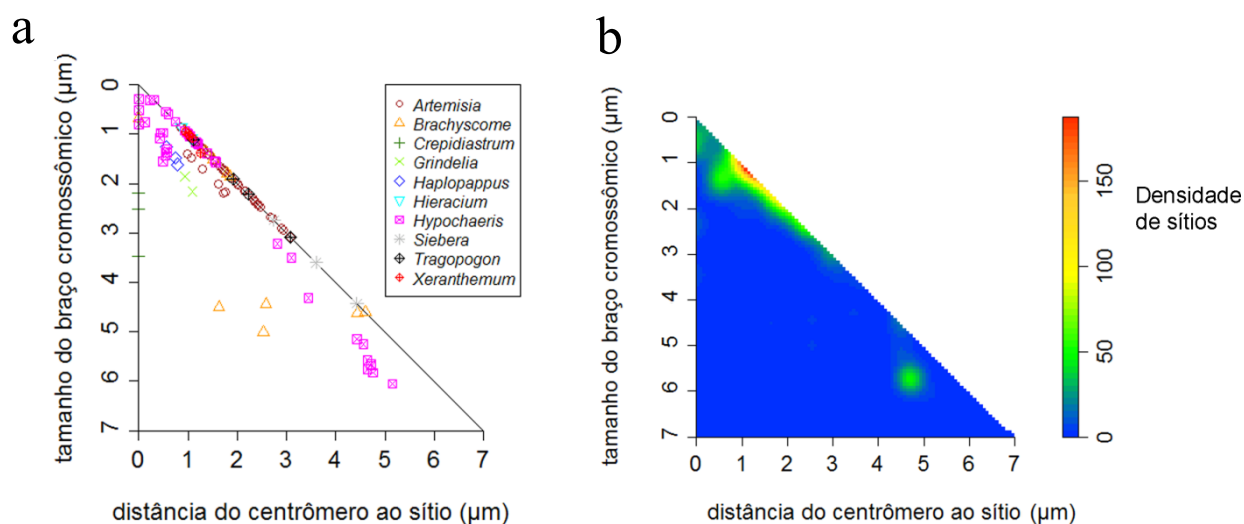


Figura S3. Distribuição dos sítios de DNAr em representantes da família Fabaceae, considerando-se: (a) a variação por gênero; (b) densidade de sítios por região cromossômica; A linha diagonal representa a posição do telômero em braços de diferentes tamanhos; (c) p, proximais; ip, intersticial-proximal; it, intersticial-terminal; t, terminal; bt, ocupando todo o braço. Números entre parêntesis em c indicam quantidade de cariótipos compilados nessa amostra

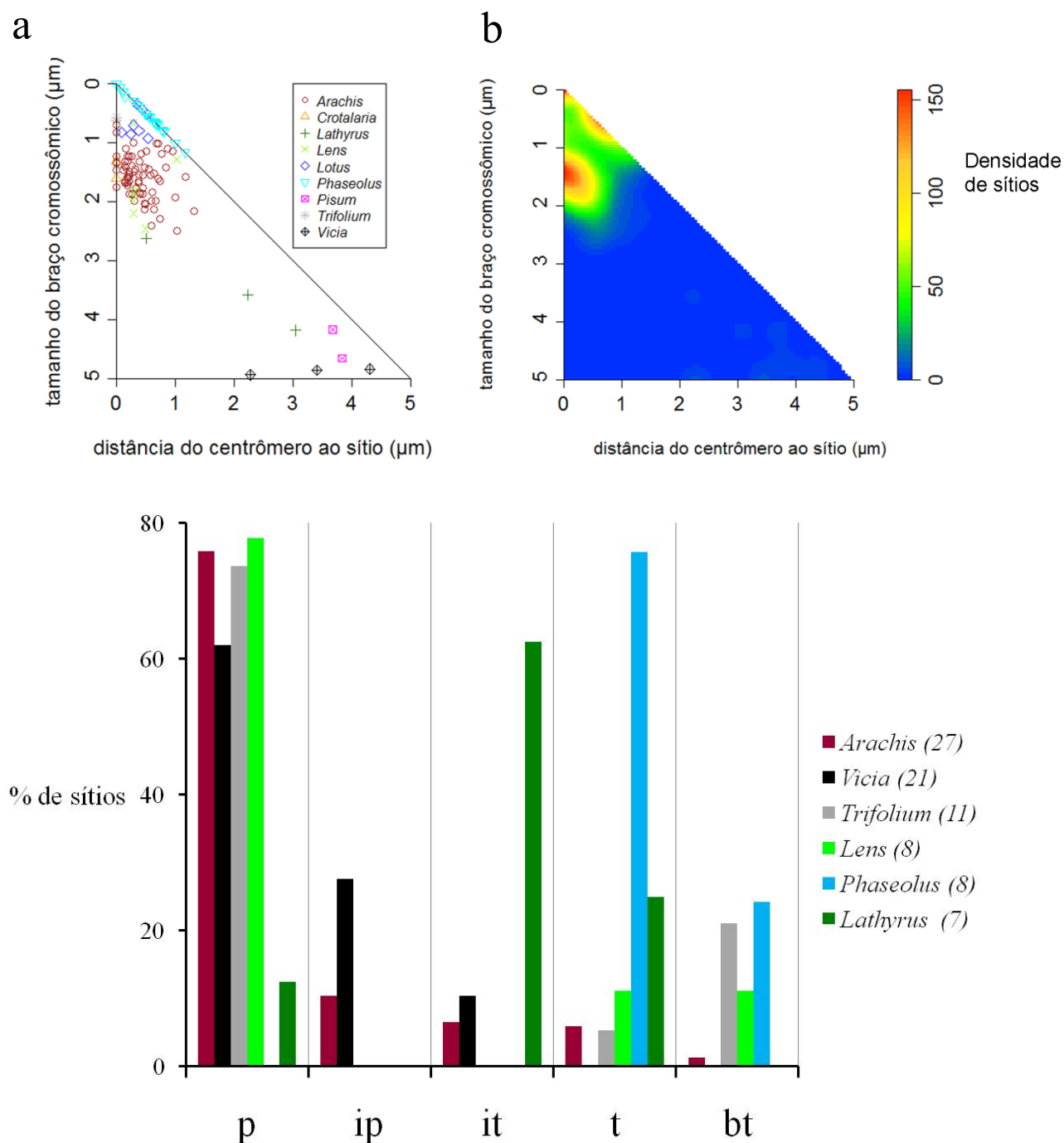


Figura S4. Distribuição dos sítios de DNAr em representantes da família Pinaceae, considerando-se a variação por gênero (a) e a densidade de sítios por região cromossômica (b). A linha diagonal representa a posição do telômero em braços de diferentes tamanhos

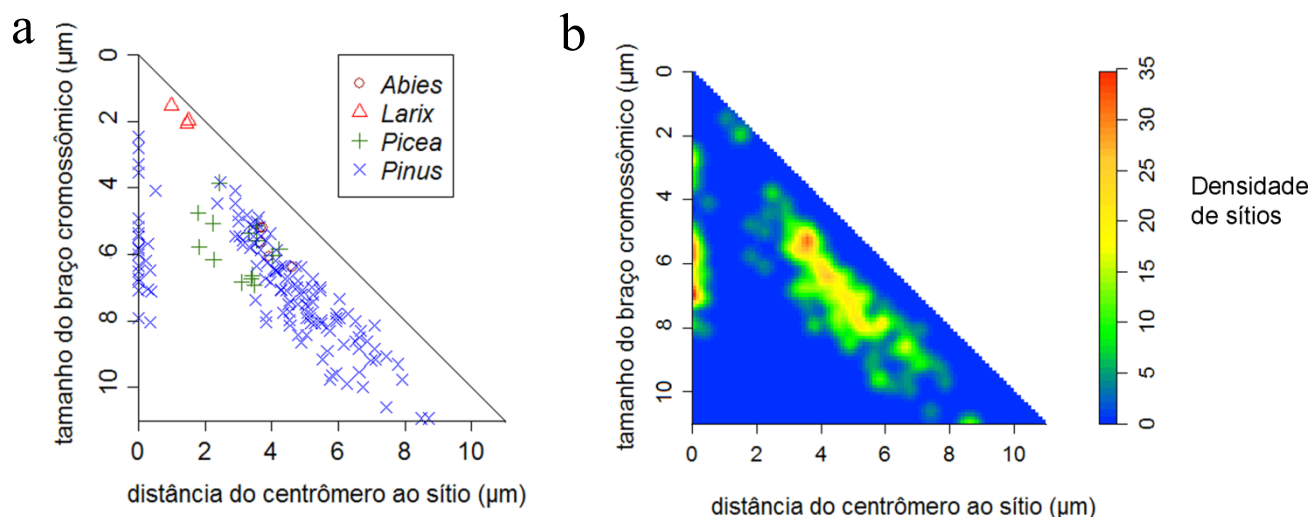


Figura S5. Distribuição dos sítios de DNAr em representantes da família Poaceae, considerando-se a variação por gênero (a) e a densidade de sítios por região cromossômica (b). A linha diagonal representa a posição do telômero em braços de diferentes tamanhos

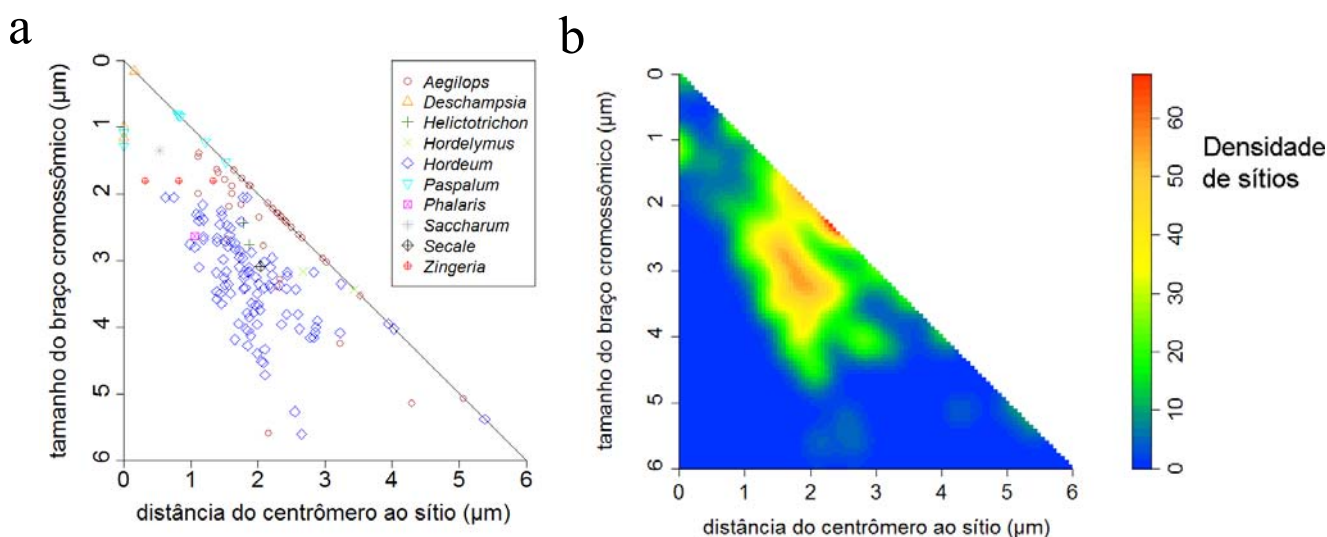


Figura S6. Distribuição dos sítios de DNAr em representantes da família Ranunculaceae, considerando-se a variação por gênero (a) e a densidade de sítios por região cromossômica (b). A linha diagonal representa a posição do telômero em braços de diferentes tamanhos

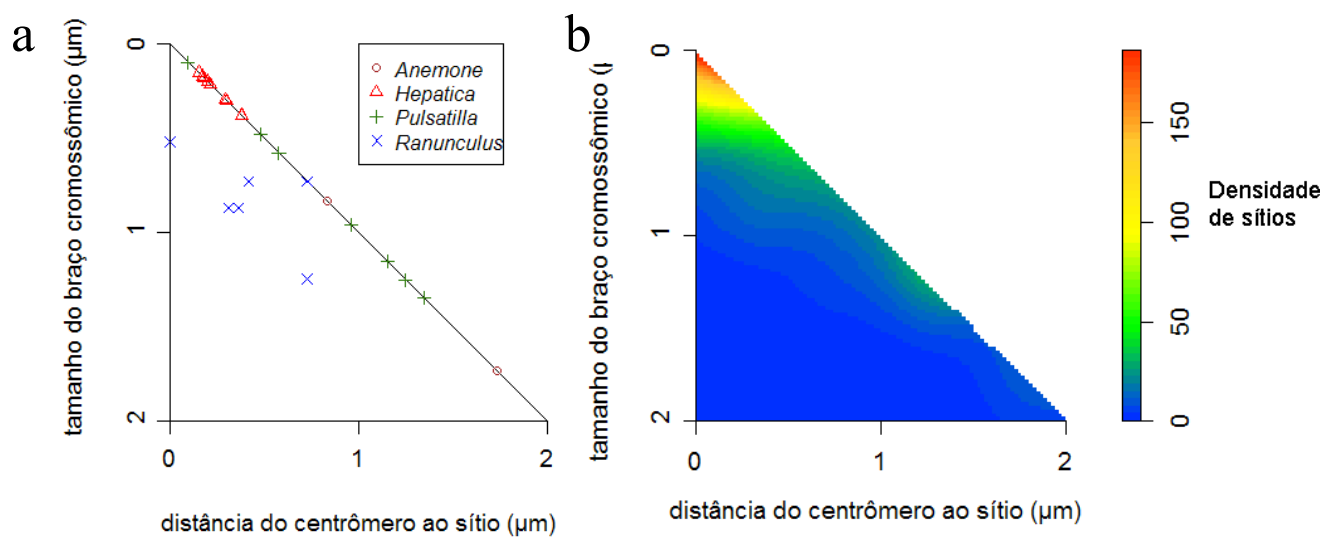
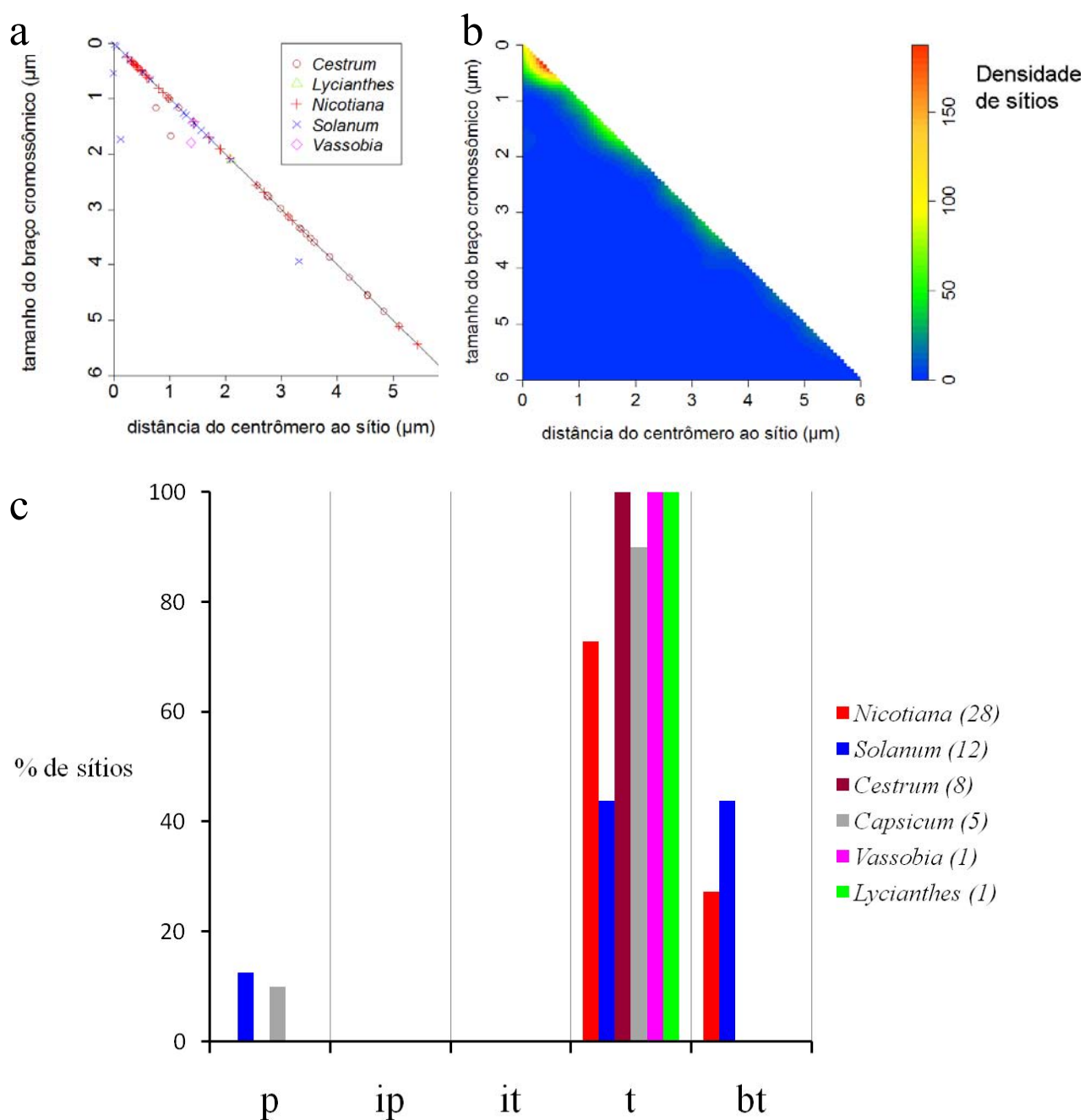


Figura S7. Distribuição dos sítios de DNAr em representantes da família Solanaceae, considerando-se: (a) a variação por gênero; (b) densidade de sítios por região cromossômica. A linha diagonal representa a posição do telômero em braços de diferentes tamanhos; (c) p, proximais; ip, intersticial-proximal; it, intersticial-terminal; t, terminal; bt, ocupando todo o braço. Números entre parêntesis em c indicam quantidade de cariótipos compilados nessa amostra.



5. MANUSCRITO A SER SUBMETIDO À REVISTA BMC PLANT BIOLOGY: Distribuição cromossômica dos sítios de DNAr 5S e sua associação com sítios de DNAr 45S em plantas

Fernando Roa Ovalle¹, Isabelle Meunier², Marcelo Guerra¹

¹ Universidade Federal de Pernambuco, Departamento de Botânica, Recife, PE, Brasil

² Universidade Federal Rural de Pernambuco. Departamento de Ciência Florestal, Área de Manejo. Av. Dom Manoel de Medeiros, s/n. Aflitos. 52171-030. Recife, PE, Brasil

TÍTULO ABREVIADO: Distribuição do DNAr 5S em plantas

PALAVRAS-CHAVE: DNAr 5S, ligação com sítios de DNAr 45S, sítios múltiplos, variabilidade intra-específica, mapeamento, citogenética, meta-análise

Autor para correspondência:

Marcelo Guerra

Universidade Federal de Pernambuco

Centro de Ciências Biológicas

Departamento de Botânica

Laboratório de Citogenética Vegetal

Rua Nelson Chaves, s/n

Cidade Universitária

50.670-420, Recife-PE, Brasil

Tel.: + 55 81 2126 8846. Fax: + 55 81 2126 8348.

Email: msfguerra@hotmail.com

RESUMO

Foi construída uma base de dados com informações da literatura sobre a posição e o número de sítios de DNAr 5S de plantas, buscando identificar padrões de distribuição ao longo do cromossomo. Foi também avaliada a frequência de sítios de DNAr 5S e 45S no cromossomo. Os dados revelaram que o número médio e o número mais frequente de sítios de DNAr 5S por conjunto diploide é dois. A análise da distribuição dos sítios revelou que a maioria (59%) dos sítios ocorre no braço curto, principalmente na região proximal. Nos cariótipos com sítio único, que corresponde à maioria dos cariótipos, este se encontra predominantemente na região proximal (50%), enquanto naqueles com sítios múltiplos, cromossomos pequenos ($< 3 \mu\text{m}$) apresentam maior frequência de sítios proximais e cromossomos médios ou grandes ($> 3 \mu\text{m}$) apresentam mais comumente sítios terminais ou intersticiais. Variação intra-específica e intra-genérica no número de sítios de DNAr 5S foi observada em aproximadamente metade das espécies ou gêneros e de posição em cerca de 1/4 das espécies ou gêneros sendo mais rara. Comparando citótipos diploides e poliploides de uma mesma espécie foi observada uma tendência à conservação da posição e número dos sítios nos poliploides. Por outro lado, em 38% dos gêneros houve redução nos poliploides do número de sítios por complemento monoploide, sugerindo uma progressiva “diploidização” do número de sítios. A distribuição geralmente proximal ou terminal do DNAr 5S parece mais similar à de DNA satélites não-codificantes que à de outros genes e difere da distribuição predominantemente terminal dos sítios de DNAr 45S. A frequência da ocorrência de sítios de DNAr 5S e 45S no mesmo cromossomo parece não divergir do esperado ao acaso. A maior coincidência desses dois sítios em posições adjacentes foi no braço curto, refletindo a distribuição própria de cada um dos sítios. Portanto, a frequente proximidade entre esses sítios parece ter razões mais relacionadas à dinâmica das sequências repetidas em tandem do que a alguma interação funcional.

Introdução

Algumas espécies de plantas apresentem uma densidade gênica relativamente homogênea ao longo dos braços cromossômicos [1, 2], enquanto em outras os cromossomos possuem regiões ricas e regiões pobres em genes [3-5]. Em mamíferos, regiões ricas em genes correspondem às bandas R e são intercaladas com regiões pobres em genes (bandas G) [6]. A distribuição dos genes ao longo do genoma parece não ser inteiramente aleatória. Genes co-expressos de maneira dependente do ciclo celular, ou do estágio do desenvolvimento, ou ainda tecido-específicos, tendem a estar proximamente localizados no genoma [7, 8]. Por exemplo, em *Arabidopsis*, uma análise de genes co-expressos na raiz revelou que o número de genes agrupados era maior que o esperado ao acaso [9]. Em alguns casos, a manutenção da ligação de genes é crítica para o funcionamento dos mesmos, como por exemplo, no loco de auto-incompatibilidade de espécies da família Brassicaceae, que possui genes que definem o genótipo do pólen e outros que possibilitam seu reconhecimento (revisado em [10]). Em outros casos, locos de distintos cromossomos interagem durante a intérfase influenciando na organização espacial de regiões cromossômicas e eventualmente propiciam rearranjos, como se observa em vários tipos de câncer humano [11].

A organização dos cromossomos no núcleo pode estar envolvida na regulação transcricional, porém, não é possível estabelecer regras gerais para todos os genes. Por exemplo, alguns genes se associam à heterocromatina perinuclear em seu estado inativo, enquanto outros não, e alguns genes saem (*loop out*) de seu território cromossômico – região do núcleo interfásico ocupada por um cromossomo - quando ativos, enquanto outros não [12]. Os territórios cromossômicos de certos cromossomos não-homólogos em camundongo ocorrem próximos em frequências maiores que as esperadas ao acaso. Entretanto, em humanos e *Arabidopsis* apenas os territórios cromossômicos de cromossomos portadores de RON (região organizadora do nucléolo) aparecem repetidamente associados [13, 14].

Os genes de RNAr 5S, 18S, 5.8S e 25S, cujos produtos são processados no nucléolo, constituem famílias gênicas organizadas em tandem, com centenas a milhares de cópias por genoma em plantas [15, 16]. A nomenclatura desses genes provem de seu valor de sedimentação, sendo que esse valor é variável para diferentes organismos [17, 18]. Por isto, os valores de sedimentação geralmente se utilizam de uma forma apenas nominal [18], e neste estudo foram utilizados os mais frequentemente usados. Os RNAr participam da formação dos ribossomos e são transcritos por RNA polimerases diferentes, ocorrendo geralmente em sítios cromossômicos distintos. Entretanto, em plantas superiores, a ocorrência do DNAr 5S e 45S (18S-5.8S-25S) em posições adjacentes tem sido reportada em algumas espécies de diversos

gêneros como *Aegilops* [19], *Phaseolus* [20], *Trifolium* [21], *Pinus* [22], *Citrus* [23] e *Aristolochia* [24]. Além disso, em algas criptomônadas (criptófitas), *Marchantia polymorpha* (hepática), *Funaria hygrometrica* (musgo) e algumas asteráceas, as duas famílias gênicas encontram-se reunidas em uma única unidade de repetição [25-27]. Em outros casos, os genes de RNAr 5S estão ligados a outras famílias gênicas, como as histonas [28, 29]. Curiosamente, os genes de RNAr 18S, 5.8S e 26S ocupam geralmente a região terminal do cromossomo [30], enquanto a distribuição dos sítios de DNAr 5S não tem sido sistematicamente investigada em plantas.

No presente trabalho, foi analisado o padrão geral de distribuição dos sítios de DNAr 5S em cromossomos de plantas visando verificar se esses genes ocupam regiões preferenciais do cromossomo e se algumas características cariotípicas ou cromossômicas (tamanho e morfologia cromossômica) influenciam essa distribuição. Para briófitas foram encontradas informações para apenas dois gêneros (*Marchantia* e *Pellia*) sendo que em *M. polymorpha* os sítios são terminais, enquanto em *P. epyphilla* e *P. borealis* são intersticiais ou terminais [31, 32]. Além disso, para pteridófitas não foram encontrados dados na literatura. Por essa razão esses grupos não foram incluídos nesta análise. Como nos poliploides há uma tendência à “diploidização” e redução do genoma poliploide [33, 34], foi avaliado o efeito da poliploidia no número e posição dos sítios de DNAr 5S. Além disso, devido à relação funcional dos RNAr 5S e 18S, 5.8S e 25S foi avaliado se os sítios de DNAr 5S e 45S se encontravam no mesmo cromossomo numa frequência maior que a esperada ao acaso, o que poderia indicar uma eventual seleção positiva para essa ligação.

Material e Métodos

Foram compiladas informações sobre o cariótipo e a posição dos sinais de DNAr 5S revelados por FISH de 778 espécies de gimnospermas e angiospermas, as quais foram organizadas numa base de dados (*Tabela S1, Material suplementar*). Para a análise do número de sítios de DNAr 5S por cariótipo foi considerada a amostra total. Diferentes aspectos da distribuição dos sítios foram analisados em apenas parte da amostra total, uma vez que nem sempre foi possível posicionar claramente os sítios em relação ao centrômero e algumas análises dependiam, por exemplo, de uma amostra com vários citótipos por espécie ou vários cariótipos por gênero.

Determinação do tamanho cromossômico e posição dos sítios de DNAr 5S

O tamanho cromossômico em micrômetros foi claramente indicado em apenas 24 dos 222 trabalhos consultados. Em outros 170 artigos havia uma escala em micrômetros junto com a fotografia da metáfase, o que permitiu avaliar o tamanho cromossômico. Em alguns poucos casos, nos quais não havia nenhuma informação de tamanho cromossômico, este dado foi estimado a partir de outras publicações para as mesmas espécies. Por exemplo, em *Abies alba* o número e posição relativa dos sítios de DNAr 5S foram obtidos do trabalho de Puizina et al. [35] e o tamanho do cromossomo portador dos sítios de DNAr 5S foi baseado em Besendorfer et al. [36].

A posição do sítio de DNAr 5S foi determinada em relação à região do braço cromossômico, independentemente do tamanho cromossômico. Para isso, o braço cromossômico foi dividido em quatro regiões [proximal (p), intersticial-proximal (ip), intersticial terminal (it) e terminal (t)], cada uma equivalente a 25% do tamanho total do braço. Além disso, alguns sítios pareciam coincidir com a posição do centrômero, não sendo possível determinar em qual dos braços se encontravam. Esses sítios foram considerados como sítios centroméricos (cen), não implicando que estariam de fato na região funcional do centrômero. Em algumas poucas espécies, os sítios pareciam ocupar todo o braço cromossômico e foram referidos como “bt”. No caso dos cromossomos holocinéticos os sítios foram considerados terminais, se pareciam teloméricos, ou intersticiais. Todas as medições foram realizadas com Adobe Professional 9.0 (Adobe Inc.) na versão digital dos trabalhos.

Distribuição dos sítios de DNAr 5S por braço, morfologia e tamanho cromossômico

Para verificar se os sítios de DNAr apresentavam preferência por um dos braços cromossômicos, foram comparados pelo teste exato de Fisher o número de sítios observados nos braços curtos e nos braços longos com o número esperado numa distribuição ao acaso em cromossomos com diferentes morfologias. A morfologia cromossômica foi baseada nos valores de razão entre braços (*arm ratio* = ar) propostos por Guerra [37], considerando apenas três tipos cromossômicos: metacêntricos ($ar < 1,5$), submetacêntricos ($ar \geq 1,5 < 3,0$) e acrocêntricos ($ar \geq 3,0$). Para essa análise, foram levados em conta 368 cariótipos com morfologia cromossômica bem definida e com sítio único (um sítio de DNAr 5S por complemento cromossômico haploide). A razão para considerar diferencialmente os sítios únicos é que teoricamente esses são sempre funcionais. A análise estatística foi feita utilizando o programa Epicalc 2000 (Brixton Health).

Foi também avaliada a influência do tamanho cromossômico médio do cariótipo na distribuição dos sítios de DNAr 5S ao longo do cromossomo. Para isto a amostra foi dividida

arbitrariamente em três classes com tamanhos amostrais similares: cariótipos com tamanho cromossômico médio menor que 3 μm , entre 3 e 6 μm e maior que 6 μm .

Presença dos sítios de DNAr 5S e 45S no mesmo cromossomo

Em 311 dos cariótipos com sítio único de DNAr 5S existia apenas um ou dois sítios de DNAr 45S, permitindo verificar facilmente se a frequência em que os sítios ocorriam no mesmo cromossomo era maior que a esperada ao acaso, numa análise combinatória. Nesta análise, os cariótipos do mesmo gênero com sítios ligados em idêntica posição, foram considerados réplicas, ou seja, foram agrupados numa única observação, e os cariótipos com sítios não-ligados também foram considerados réplicas, diminuindo a amostra original de 311 para 156 cariótipos. Desses, foram selecionados os 133 cariótipos correspondentes aos números cromossômicos mais representados ($2n = 10$ a $2n = 32$) para calcular as frequências esperadas.

Considerando os 485 cariótipos de angiospermas com sítios múltiplos de DNAr 5S e/ou 45S foi possível avaliar o efeito do aumento do número de sítios na ocorrência de sítios ligados. Para avaliar se a ocorrência de sítios no mesmo cromossomo era influenciada pela abundância relativa de sítios por cromossomo, foi utilizado o “número médio de sítios por cromossomo (SPC)”, somando-se o número total de sítios de DNAr 5S e 45S e dividindo-se pelo número total de cromossomos ($2n$). Foi quantificada a ocorrência de cariótipos com sítios de DNAr 5S e 45S no mesmo cromossomo, no mesmo braço cromossômico e sítios localizados de maneira aparentemente contígua (sítios adjacentes). Para esses últimos foi avaliado se havia preferência por alguma região cromossômica.

Resultados

Número de sítios de DNAr 5S por cariótipo

Foram analisados dados de 743 espécies pertencentes a 166 gêneros de 49 famílias, sendo 694 espécies e 158 gêneros de 45 famílias de angiospermas e as demais de gimnospermas. Além dessas, foram analisadas 35 espécies com cromossomos holocinéticos, as quais serão tratadas em um tópico à parte. Algumas espécies apresentaram variabilidade intra-específica, principalmente devido a mudanças no nível de ploidia e no número ou posição dos sítios de DNAr 5S, o que resultou em um total de 848 cariótipos com cromossomos monocêntricos.

O número de sítios por cariótipo variou de dois a 20, com moda e mediana igual a dois (Tabela 1). Algumas poucas espécies de monocotiledôneas apresentaram número de sítios excepcionalmente altos e foram excluídos da amostra por serem muito atípicos. Foram

retiradas dessa amostra *Tulipa fosteriana*, com 71 sítios, *T. gesneriana*, com 45 e 56 sítios [38], *Alstroemeria hookeri*, com 29 e 33 sítios [39], *Iris juncea*, com 30 sítios e *I. boissieri* com 36 sítios [40]. Entre as eudicotiledôneas e monocotiledôneas diploides não foram observadas diferenças no número de sítios de DNAr 5S pelo teste de Mann-Whitney. A Figura 1 mostra que cariótipos de angiospermas com maior número de sítios são progressivamente mais raros. A porcentagem de cariótipos com sítio único em gimnospermas (42,0 %) foi menor que em angiospermas (54,1 %), sem diferenças significativas. O número de sítios de DNAr 5S das gimnospermas e das angiospermas, e a média para esses dois grupos ($3,7 \pm 2,6$ vs. $3,3 \pm 1,3$, respectivamente), não mostraram diferenças significativas (Tabela 1).

Distribuição dos sítios de DNAr 5S ao longo do cromossomo

Da amostra total de 848 cariótipos, em 682 foi possível determinar em qual braço cromossômico e em qual região desse braço se encontravam os sítios de DNAr 5S (Figura 2). Tanto na amostra de cariótipos com sítio único quanto nos cariótipos com sítios múltiplos, a maioria dos sítios foi localizada no braço curto (64,8% em gimnospermas e 58,6% em angiospermas). O percentual observado de sítios únicos no braço curto diferiu significativamente ($p < 0,001$) do esperado numa distribuição ao acaso, indicando que esses sítios se localizam preferencialmente nesse braço (Tabela 2).

Considerando a localização dos sítios nas regiões dos braços cromossômicos observou-se que a posição proximal foi a mais frequente para cariótipos com sítio único (50%). Por outro lado, para cariótipos com sítios múltiplos a frequência de sítios em posição terminal (31%) foi similar à proximal (32%). Da amostra total, a porcentagem de cariótipos com ao menos um sítio proximal foi 49%, enquanto 37% dos cariótipos apresentaram ao menos um sítio terminal. Poucos sítios de DNAr 5S (0,5%) pareceram ocupar todo o braço cromossômico (sítios *bt*) (Figura 2; Tabela S2, Material suplementar). A posição proximal, foi a mais comum em nove das 15 famílias melhor representadas. A Figura 3a ilustra a distribuição dos sítios em oito famílias de angiospermas, incluindo algumas com sítios predominantemente proximais (Alliaceae, Ranunculaceae, Fabaceae, Solanaceae) e outras preferencialmente terminais ou intersticiais (Aristolochiaceae, Poaceae, Berberidaceae, Asteraceae). Nos 65 gêneros de angiospermas com três ou mais cariótipos analisados, 43,1% dos gêneros apresentaram a maioria dos sítios em posições proximais e 21,5% em posição terminal. Além disso, para essa mesma amostra, 39 gêneros (60%) apresentaram mais de 60% dos sítios de DNAr 5S na mesma região cromossômica (Tabela S3, Material suplementar). A Figura S1 (Material suplementar) ilustra a distribuição dos sítios em cinco desses 39 gêneros.

Entre as gimnospermas, a maioria dos gêneros apresentou os sítios na região proximal ou terminal (Figura 3b).

Distribuição de sítios únicos e múltiplos de acordo com o tamanho cromossômico médio do cariótipo

Essa análise incluiu 571 espécies nas quais foi possível determinar a posição dos sítios de DNAr 5S e o tamanho cromossômico médio em micrômetros. Foram excluídos dessa amostra os raros sítios bt (12), todos localizados em braços curtos pequenos em cinco espécies. Entre as espécies com sítio único, a posição proximal do braço curto foi a mais frequente, independente do tamanho cromossômico médio (setas na Figura 4). As espécies com sítio único que se desviaram desse padrão apresentaram sítios geralmente terminais (Figura 4), como nos gêneros *Aristolochia* e *Aloe*.

Nas espécies com sítios múltiplos, os sítios terminais e intersticiais foram mais frequentes em cariótipos com tamanho cromossômico médio superior a 3 μ m, enquanto naquelas com tamanho cromossômico médio menor que 3 μ m os sítios ocorreram preferencialmente na posição proximal (Figura 4).

Variabilidade intra-específica e intra-genérica no nível diploide

Para verificar se o número e a posição dos sítios de DNAr 5S se conservam em citótipos estritamente relacionados, foram selecionadas 32 espécies para as quais se dispõe de dados de DNAr 5S em dois ou mais citótipos diploides. Foi considerado que citótipos com sítios na mesma região (proximal, intersticial-proximal, etc.) apesar de estar em braços cromossômicos diferentes (curto ou longo) não apresentam variação na posição. Em 17 espécies o número e a posição de sítios foram constantes nos diferentes citótipos. Foram observados polimorfismos só de número de sítios em seis dessas espécies e variação de número e posição dos sítios em outras seis. Três espécies apresentaram mudanças só na posição dos sítios. Apenas uma delas, *Ranunculus silerifolius*, apresentou variação na posição do sítio acompanhada de mudança da morfologia do cromossomo portador do sítio (*Tabela S4, Material suplementar*).

Foi examinada também a variação intra-genérica da localização do sítio de DNAr 5S em 51 gêneros com dados para dois ou mais cariótipos com sítio único. Em 37 desses gêneros as posições foram bem conservadas entre todas as espécies (*Tabela S5, Material suplementar*). Entre os 14 gêneros que apresentaram variação na posição dos sítios, apenas em *Xeranthemum* a mudança de posição ocorreu junto com mudança de número cromossômico, enquanto nos outros gêneros as mudanças de posição foram observadas entre espécies com o

mesmo número cromossômico. Além disso, nos 37 gêneros com número cromossômico constante, sete apresentaram variação na posição dos sítios (*Arachis*, *Citrus*, *Hordeum*, *Lilium*, *Lolium*, *Ranunculus* e *Solanum*) e apenas em *Ranunculus*, houve mudança de posição do sítio associada a mudança da morfologia cromossômica. A variação no número de sítios também foi analisada em 83 gêneros com dois ou mais cariótipos diploides. Em 40 (48,2%) dos gêneros o número de sítios foi conservado entre todos os cariótipos (*Tabela S6, Material suplementar*).

Variabilidade intra-específica e intra-genérica entre diploides e poliploides

Muitas espécies apresentaram citótipos diploides e poliploides que diferiam pouco em outros parâmetros cariológicos. Em um subconjunto de 21 espécies que apresentavam dados para um ou mais citótipos com diferentes níveis de ploidia, o número de sítios de DNAr 5S por complemento monoploide (SCM) foi constante em 17 das espécies. Em apenas três poliploides (*Hordeum brevisubulatum*, *Hordeum murinum* e *Vicia amoena*) houve aumento do número de SCM, enquanto em uma única espécie houve redução desse número (*Hordeum brachyantherum*). Entre cariótipos de um mesmo gênero, numa amostra de 46 gêneros, cerca da metade (21) não apresentou variação no número médio de SCM, enquanto 18 apresentaram diminuição nos poliploides (*Tabela S7, Material suplementar*). Nesse caso foi usado o número médio de sítios porque em vários casos houve variação entre os diploides ou entre os poliploides. Em apenas dez gêneros houve aumento no número médio de SCM nos poliploides (*Tabela 3; Tabela S8, Material suplementar*). Também foi analisado se as posições ocupadas por sítios de DNAr nos poliploides eram as mesmas que nos diploides. Em 16 espécies com poliploidia intra-específica as posições foram mantidas em 13 (81%) delas (*Tabela S9, Material suplementar*).

Ligação dos sítios de DNAr 5S e 45S

Em uma amostra de 158 gêneros foi observado que em 58,9% deles os sítios de DNAr 5S e 45S ocorreram ao menos uma vez no mesmo cromossomo e que 43,7% dos gêneros apresentaram ao menos um par de sítios de DNAr 5S e 45S adjacentes. Para avaliar a influência do número de sítios de DNAr 5S e 45S na frequência de sítios no mesmo cromossomo, foram analisados separadamente cariótipos com sítio único e com sítios múltiplos. Entre os 163 cariótipos com sítio único de DNAr 5S e de 45S, 14,1% apresentou os sítios no mesmo cromossomo e em 9,8% dos casos, os sítios foram adjacentes. Entretanto, nos

654 cariótipos com sítios múltiplos de DNAr 5S e/ou 45S essas frequências foram 56,6% e 37,8%, respectivamente.

De uma amostra de 133 cariótipos ($2n = 10$ a $2n = 32$) com sítio único de DNAr 5S e um ou dois sítios de DNAr 45S o número observado de cariótipos com sítios de DNAr 5S e 45S no mesmo cromossomo aparentemente não diferiu do esperado ao acaso para a maioria dos números cromossômicos. Entretanto, para espécies com $2n = 18$ foi observado um número cinco a seis vezes maior que o esperado de cariótipos com sítios ligados (Tabela 4).

Para verificar o efeito do número de sítios por cromossomo na frequência de cariótipos com sítios ligados, a amostra de 485 cariótipos de angiospermas com sítios múltiplos de DNAr 5S e/ou 45S foi dividida em cinco classes de acordo com o número médio de sítios por cromossomo (SPC). Foi observado um aumento na frequência de cariótipos com sítios no mesmo cromossomo proporcional ao aumento no número de SPC, passando de 17% no grupo de cariótipos com menor número de SPC a 84% no grupo com maior número de SPC. Da mesma forma, as porcentagens de sítios de DNAr 5S e 45S no mesmo braço cromossômico e adjacentes aumentaram de forma proporcional ao número de SPC (Figura 5). A porcentagem de gêneros com sítios DNAr 5S e 45S no mesmo cromossomo também aumentou proporcionalmente ao número de SPC. Considerando apenas os 113 cariótipos com sítios adjacentes (386 sítios) e posição inequivocamente determinada, a maioria dos sítios adjacentes (46,4%) foi localizada na região terminal e apenas 19,4% na região proximal.

Distribuição dos sítios de DNAr 5S em cromossomos holocinéticos

Um caso especial de distribuição cromossômica do DNAr 5S ocorre no grupo de espécies com cromossomos holocinéticos, os quais não apresentam uma constrição primária (centrômero). Nesse caso, a amostra foi de 40 cariótipos pertencentes a 35 espécies de seis gêneros de angiospermas. O número de sítios de DNAr 5S por cariótipo foi pequeno, inclusive nos poliploides, sendo os valores da mediana e da moda de sítios por cariótipo (dois) iguais aos observados no grupo de monocêntricos (Tabela 1). A maioria dos sítios de DNAr 5S (66%) foi localizada em posição terminal e o restante em posição intersticial. Apenas em cinco das 35 espécies foram encontrados sítios de DNAr 5S e 45S no mesmo cromossomo e apenas em duas delas esses sítios foram adjacentes.

Discussão

A análise de 816 cariótipos de 749 espécies revelou que cerca da metade dos cariótipos apresentou apenas um par de sítios de DNAr 5S, enquanto os cariótipos com maior número de

sítios foram progressivamente mais raros. Isto poderia indicar uma capacidade limitada de dispersão desses sítios ou a inativação e, posteriormente, eliminação dos sítios extras [41]. Em *Arabidopsis thaliana*, por exemplo, apenas dois dos seus quatro sítios possuem unidades de DNAr 5S que são transcritas [42]. Hasterok et al. [41] sugeriram que o silenciamento dos sítios de DNAr 5S poderia ser um passo prévio à sua deleção. Os números extraordinariamente altos de sítios de DNAr 5S observados em algumas espécies de *Tulipa* [38], *Iris* [40] e *Alstroemeria* [39], entre outros, poderiam estar revelando a presença de pseudogenes, como demonstrado em *Tulipa fosteriana* [38]. Em alguns casos, a amplificação de trechos de sequências gênicas e intergênicas do DNAr 5S pode formar blocos de DNA satélite fora dos sítios de genes de RNAr 5S [43-45]. Apesar de que as gimnospermas apresentam em média um tamanho genômico maior que as angiospermas [46], o que poderia resultar num número maior de sítios para o primeiro grupo, não foram observadas diferenças significativas no número de sítios entre esses grupos.

Distribuição dos sítios de DNAr 5S ao longo do cromossomo

Ao contrário do que era esperado para uma distribuição aleatória dos sítios de DNAr 5S nos braços cromossômicos, a maioria deles foi localizada no braço cromossômico curto. De maneira semelhante, a maioria dos sítios de DNAr 45S também foi observada nesse braço cromossômico [30] (Roa et al. em preparação). Contudo, as causas dessa distribuição para esses sítios são desconhecidas.

Os sítios únicos de DNAr 5S presentes na maioria das espécies se localizaram preferencialmente na região proximal, enquanto os sítios múltiplos ocorrem em proporções similares nas regiões proximal e terminal. A distribuição proximal foi mais acentuada em cromossomos pequenos ($< 3\mu\text{m}$), tanto em espécies com sítios únicos quanto naquelas com sítios múltiplos. Aumentando o tamanho dos cromossomos e o número de sítios, aumenta também a porcentagem de sítios terminais. Por isto, a posição terminal poderia favorecer o espalhamento dos sítios de DNAr 5S por recombinação ectópica, o que foi proposto para o DNAr 45S [47]. A preferência dos sítios pelas regiões proximal e terminal, é semelhante à distribuição das sequências de DNA satélite, que geralmente são proximais ou subteloméricas, como mostram trabalhos de sequenciamento e FISH ([2, 48-51]. Guerra [52], comparando a distribuição das bandas C (geralmente ricas em DNA satélite) em cerca de 100 angiospermas, observou que elas ocorrem mais frequentemente nas regiões proximais e terminais, sendo que em cromossomos pequenos elas são preferencialmente proximais.

Variabilidade intra-específica e intra-genérica dos sítios de DNAr

Aproximadamente a metade das espécies e gêneros analisados apresentou variação no número de sítios de DNAr 5S. A variação no número de sítios de DNAr 45S, uma família gênica também repetida em tandem, tem sido frequentemente associada a eventos de recombinação ectópica [47, 53]. Contudo, a recombinação ectópica deve desempenhar um papel menor na variação no número de sítios de DNAr 5S, uma vez que os sítios de DNAr 5S raramente sofrem evolução em concerto entre diferentes locos, um processo também mediado por recombinação ectópica [15, 54]. Shibata e Hizume [55] e Besendorfer et al. [36] mostraram, citológica e molecularmente pela amplificação de várias sequências de diferentes unidades de repetição do DNAr 5S e sua localização por FISH, em *Allium schoenoprasum* e *Abies alba*, respectivamente, que a homogeneização do espaçador dos genes de RNAr 5S é loco específica.

Na metade das espécies que apresentaram variação no número de sítios, foram observados sítios adicionais em posições diferentes, sendo mudanças na posição mais raras que no número de sítios. Somente três espécies mostraram variação apenas da posição dos sítios de DNAr 5S, e em apenas uma delas ocorreu um rearranjo cromossômico associado à mudança de posição [56]. Similarmente, na maioria dos 14 gêneros que apresentaram variabilidade na posição dos sítios de 5S, essa variação ocorreu de forma independente da morfologia ou número cromossômico, como por exemplo, em *Daucus* [57], *Lachenalia* [58] e *Nicotiana* [59, 60]. Isto sugere que as mudanças de posição dos sítios de DNAr 5S raramente estão associados a rearranjos cromossômicos ou alternativamente, poderiam ser resultado de inversões paracêntricas. Além disso, a posição dos sítios poderia variar pela transposição sem rearranjos estruturais mediada provavelmente por elementos móveis [53, 61, 62], ou outros mecanismos de re-inserção de sequências repetidas. Por exemplo, Cohen et al. [63] sugeriram que círculos extracromossômicos de DNA satélite (eecDNA) poderiam sofrer replicação de círculo rolante e integrar-se no genoma. Em diversas espécies, como *Arabidopsis* e *Brachyscome dichromosomatica* foi reportada a ocorrência de eecDNA de DNAr 5S, que teoricamente poderiam ser re-integrados no genoma [63, 64].

Mudanças no número de sítios podem também ser causadas por elementos transponíveis. Raskina et al. [61] observaram que membros da população Kishon de *Aegilops speltoides* possuíam dois sítios de DNAr 5S e “sítios adicionais” em posições diversas em alguns citótipos chegando a ser observados até oito sítios de DNAr 5S. A análise por FISH revelou que apenas os “sítios adicionais” de DNAr 5S co-localizaram com os transposons *Em/Spm*. Portanto, estes últimos poderiam ser responsáveis pelas mudanças do número de

sítios de DNAr 5S. Pela técnica de PCR foi confirmada a formação de complexos transitórios de DNAr 5S com transposons *Em/Spm* durante a meiose pela análise comparada de anteras e de meristema de raízes [61, 62].

Na análise intra-específica de citótipos com diferentes níveis de ploidia, o padrão mais frequente foi a conservação dos sítios duplicados, enquanto no nível intra-genérico foi observada uma tendência nos poliploides a reduzir o número de sítios de DNAr 5S. Isso sugere que a redução do número de sítios de DNAr 5S é um processo progressivo, após a duplicação do genoma [60, 65]. A tendência à diminuição do número de sítios de DNAr 5S e 45S é comum em alopoliploides e poderia ser resultado do silenciamento de alguns sítios [60, 66]. Ao menos em um alopoliploide do gênero *Arabidopsis*, os sítios de DNAr 5S localizados na heterocromatina centromérica teriam sido perdidos por mecanismos associados à presença de elementos transponíveis nessa região [67].

Ligação dos locos de DNAr 5S e 45S

Apesar de 50% dos cariótipos apresentarem ao menos um par de sítios de DNAr 5S e 45S no mesmo cromossomo, essa distribuição parece depender do número de sítios no cariótipo. Analisando apenas a amostra de cariótipos com sítios únicos de DNAr 5S e 45S e levando em consideração os diferentes números cromossômicos, a frequência de cariótipos em que os sítios ocorreram no mesmo cromossomo não diferiu do esperado, exceto para $2n = 18$. Essa diferença provavelmente se deveu ao fato de que 62% da amostra com $2n = 18$ foi composta pelos gêneros (*Atalantia*, *Citrus*, *Merrilia*, *Murraya*, *Severinia*, *Swinglea*) da subfamília Aurantioideae (Rutaceae), que conservam uma ligação ancestral do DNAr 5S e 45S [68].

Quando os sítios de DNAr 5S e 45S foram adjacentes, geralmente estavam no braço curto, e na região terminal. Isto parece estar relacionado com a distribuição do DNAr 45S, que é fortemente concentrada na região terminal e à tendência dessas duas famílias gênicas ocorrerem mais frequentemente no braço curto [30, 52] (Roa et al. em preparação). Ao lado disso, o espaço físico restrito dos braços curtos, principalmente em espécies com cromossomos pequenos, e o tamanho dos sinais obtidos na FISH com sondas de sequências repetidas em tandem podem contribuir para que esses sítios pareçam mais proximamente posicionados. Mesmo nas poucas linhagens de Asteraceae em que os sítios de DNAr 5S e 45S estão integrados numa única unidade de repetição ocorre variação na posição desse sítio. Esses sítios de DNAr podem ser terminais, como em *Artemisia*, *Tagetes*, *Helichrysum* e *Coreopsis* [27, 69], ou proximais, como em *Achyrocline* [70]. O evento de integração das unidades de DNAr 5S e 45S ocorreu entre 10 e 50 milhões de anos atrás se conserva até hoje

em várias subfamílias [27, 69].

É pouco provável que haja alguma vantagem na ligação dos sítios de DNAr 5S e 45S, cujos genes são transcritos por polimerases diferentes. Em vários grupos essa ligação parece ser a condição ancestral, como em Aurantioideae (Rutaceae) e Asteroideae (Asteraceae), mas não ocorre atualmente em todas as espécies [27, 68]. Por outro lado, análise da ligação do DNAr 5S com outros genes em espécies de fungos, nematóides e crustáceos revelou que os genes de RNAr 5S nem sempre aparecem na mesma fita codificante que os genes de RNAr 18S-5.8S-25S e em algumas espécies os genes de RNAr 5S estão ligados a outras famílias gênicas, como as histonas [28, 29, 71-77].

A interação dos sítios de DNAr 5S e 45S durante a intérfase poderia eventualmente facilitar a co-regulação desses genes [78]. Porém, em duas espécies de *Petunia* e *Crepis*, em que os sítios de DNAr 5S e 45S ocorrem no mesmo braço cromossômico, os sítios de DNAr 5S não estavam associados ao nucléolo na intérfase [79]. Por outro lado, Highett et al. [80] observaram em *Pisum sativum*, que possui quatro sítios de DNAr 5S e dois de DNAr 45S em distintos cromossomos [81], uma forte associação entre um ou mais sítios de DNAr 5S e o nucléolo. Similarmente, o sequenciamento de domínios cromossômicos associados ao nucléolo de humanos, revelou a presença de genes de RNAr 5S e de diferentes RNAt, que se encontram em diferentes cromossomos [78]. Portanto, mesmo que a co-regulação dos genes de RNAr 5S e 45S fosse facilitada pela proximidade dos sítios de DNAr 5S e 45S, não seria necessária a presença desses sítios no mesmo cromossomo.

Agradecimentos

Os autores agradecem a Silvokleio da Silva, Gustavo Souza e Lidiane Feitoza pelas correções e sugestões do manuscrito. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e à Pró-Reitoria para Assuntos de Pesquisa e Pós-Graduação (Propesq) da Universidade Federal de Pernambuco (UFPE) pelo suporte financeiro.

Referências

1. Kaul S, Koo HL, Jenkins J, Rizzo M, Rooney T, Tallon LJ, Feldblyum T, Nierman W, Benito MI, Lin X *et al*: **Analysis of the genome sequence of the flowering plant *Arabidopsis thaliana***. *Nature* 2000, **408**(6814):796-815.
2. Vogel JP, Garvin DF, Mockler TC, Schmutz J, Rokhsar D, Bevan MW, Barry K, Lucas S, Harmon-Smith M, Lail K *et al*: **Genome sequencing and analysis of the model grass *Brachypodium distachyon***. *Nature* 2010, **463**(7282):763-768.

3. Barakat A, Han DT, Benslimane AA, Rode A, Bernardi G: **The gene distribution in the genomes of pea, tomato and date palm.** *FEBS Lett* 1999, **463**(1-2):139-142.
4. Sandhu D, Gill KS: **Gene-containing regions of wheat and the other grass genomes.** *Plant Physiol* 2002, **128**(3):803-811.
5. Devos KM: **Grass genome organization and evolution.** *Curr Opin Plant Biol* 2010, **13**(2):139-145.
6. Holmquist GP, Ashley T: **Chromosome organization and chromatin modification: Influence on genome function and evolution.** *Cytogenet Genome Res* 2006, **114**(2):96-125.
7. Hurst LD, Pál C, Lercher MJ: **The evolutionary dynamics of eukaryotic gene order.** *Nat Rev Genet* 2004, **5**(4):299-310.
8. Singer GAC, Lloyd AT, Huminiecki LB, Wolfe KH: **Clusters of co-expressed genes in mammalian genomes are conserved by natural selection.** *Mol Biol Evol* 2005, **22**(3):767-775.
9. Birnbaum K, Shasha DE, Wang JY, Jung JW, Lambert GM, Galbraith DW, Benfey PN: **A Gene Expression Map of the Arabidopsis Root.** *Science* 2003, **302**(5652):1956-1960.
10. Vision TJ: **Gene order in plants: A slow but sure shuffle.** *New Phytol* 2005, **168**(1):51-60.
11. Mani RS, Chinnaiyan AM: **Triggers for genomic rearrangements: Insights into genomic, cellular and environmental influences.** *Nat Rev Genet* 2010, **11**(12):819-829.
12. Fedorova E, Zink D: **Nuclear architecture and gene regulation.** *BBA - Mol Cell Res* 2008, **1783**(11):2174-2184.
13. Cremer T, Cremer M: **Chromosome territories.** *Cold Spring Harb Perspect Biol* 2010, **2**(3).
14. Wako T, Fukui K: **Higher organization and histone modification of the plant nucleus and chromosome.** *Cytogenet Genome Res* 2010, **129**(1-3):55-63.
15. Sastri DC, Hilu K, Appels R, Lagudah ES, Playford J, Baum BR: **An overview of evolution in plant 5S DNA.** *Plant Syst Evol* 1992, **183**(3-4):169-181.
16. Zoschke R, Liere K, Börner T: **From seedling to mature plant: Arabidopsis plastidial genome copy number, RNA accumulation and transcription are differentially regulated during leaf development.** *Plant J* 2007, **50**(4):710-722.
17. Attardi G, Amaldi F: **Structure and synthesis of ribosomal RNA.** *Annu Rev Biochem* 1970, **39**:183-226.
18. Lee MJ, Vaughan MH, Abrams R: **Nature of the ribonucleic acid formed prior to deoxyribonucleic acid synthesis in kidney cortex cells cultured directly from the rabbit.** *J Biol Chem* 1970, **245**(17):4525-4533.
19. Linc G, Friebe BR, Kynast RG, Molnar-Lang M, Kőszegi B, Sutka J, Gill BS: **Molecular cytogenetic analysis of *Aegilops cylindrica* Host.** *Genome* 1999, **42**(3):497-503.
20. Moscone EA, Klein F, Lambrou M, Fuchs J, Schweizer D: **Quantitative karyotyping and dual-color FISH mapping of 5S and 18S-25S rDNA probes in the cultivated *Phaseolus* species (Leguminosae).** *Genome* 1999, **42**(6):1224-1233.
21. Ansari HA, Ellison NW, Reader SM, Badaeva ED, Friebe B, Miller TE, Williams WM: **Molecular cytogenetic organization of 5S and 18S-26S rDNA loci in white clover (*Trifolium repens* L.) and related species.** *Ann Bot* 1999, **83**(3):199-206.
22. Cai Q, Zhang D, Liu ZL, Wang XR: **Chromosomal localization of 5S and 18S rDNA in five species of subgenus *Strobilus* and their implications for genome evolution of *Pinus*.** *Ann Bot* 2006, **97**(5):715-722.

23. Moraes AP, Lemos RR, Brasileiro-Vidal AC, Dos Santos Soares Filho W, Guerra M: **Chromosomal markers distinguish hybrids and non-hybrid accessions of mandarin.** *Cytogenet Genome Res* 2007, **119**(3-4):275-281.
24. Berjano R, Roa F, Talavera S, Guerra M: **Cytotaxonomy of diploid and polyploid *Aristolochia* (Aristolochiaceae) species based on the distribution of CMA/DAPI bands and 5S and 45S rDNA sites.** *Plant Syst Evol* 2009, **280**(3-4):219-227.
25. Gilson PR, Adcock GJ, Howlett BJ, McFadden GI: **Organisation and sequence analysis of nuclear-encoded 5S ribosomal RNA genes in cryptomonad algae.** *Curr Genet* 1995, **27**(3):239-242.
26. Sone T, Fujisawa M, Takenaka M, Nakagawa S, Yamaoka S, Sakaida M, Nishiyama R, Yamato KT, Ohmido N, Fukui K *et al*: **Bryophyte 5S rDNA was inserted into 45S rDNA repeat units after the divergence from higher land plants.** *Plant Mol Biol* 1999, **41**(5):679-685.
27. Garcia S, Panero JL, Siroky J, Kovarik A: **Repeated reunions and splits feature the highly dynamic evolution of 5S and 35S ribosomal RNA genes (rDNA) in the Asteraceae family.** *BMC Plant Biol* 2010, **10**:176.
28. Drouin G, Moniz de Sá M: **The concerted evolution of 5S ribosomal genes linked to the repeat units of other multigene families.** *Mol Biol Evol* 1995, **12**(3):481-493.
29. Cabral-de-Mello DC, Moura RC, Martins C: **Chromosomal mapping of repetitive DNAs in the beetle *Dichotomius geminatus* provides the first evidence for an association of 5S rRNA and histone H3 genes in insects, and repetitive DNA similarity between the B chromosome and A complement.** *Heredity* 2010, **104**(4):393-400.
30. Lima-de-Faria A: **The chromosome field. I. Prediction of the location of ribosomal cistrons.** *Hereditas* 1976, **83**(1):1-22.
31. Fujisawa M, Nakayama S, Nishio T, Fujishita M, Hayashi K, Ishizaki K, Kajikawa M, Yamato KT, Fukuzawa H, Ohyama K: **Evolution of ribosomal DNA unit on the X chromosome independent of autosomal units in the liverwort *Marchantia polymorpha*.** *Chromosome Res* 2003, **11**(7):695-703.
32. Orzechowska M, Siwinska D, Maluszynska J: **Molecular cytogenetic analyses of haploid and allopolyploid *Pellia* species.** *J Bryol* 2010, **32**(2):113-121.
33. Leitch IJ, Bennett MD: **Genome downsizing in polyploid plants.** *Biol J Linn Soc* 2004, **82**(4):651-663.
34. Leitch IJ, Hanson L, Lim KY, Kovarik A, Chase MW, Clarkson JJ, Leitch AR: **The ups and downs of genome size evolution in polyploid species of *Nicotiana* (Solanaceae).** *Ann Bot* 2008, **101**(6):805-814.
35. Puizina J, Sviben T, Krajačić-Sokol I, Zoldoš-Pećnik V, Siljak-Yakovlev S, Papeš D, Besendorfer V: **Cytogenetic and molecular characterization of the *Abies alba* genome and its relationship with other members of the Pinaceae.** *Plant Biol* 2008, **10**(2):256-267.
36. Besendorfer V, Krajačić-Sokol I, Jelenić S, Puizina J, Mlinarec J, Sviben T, Papeš D: **Two classes of 5S rDNA unit arrays of the silver fir, *Abies alba* Mill.: Structure, localization and evolution.** *Theor Appl Genet* 2005, **110**(4):730-741.
37. Guerra M: **Reviewing the chromosome nomenclature of Levan et al.** *Braz J Genet* 1986, **9**: (4):741-743.
38. Mizuochi H, Marasek A, Okazaki K: **Molecular cloning of *Tulipa fosteriana* rDNA and subsequent FISH analysis yields cytogenetic organization of 5S rDNA and 45S rDNA in *T. gesneriana* and *T. fosteriana*.** *Euphytica* 2007, **155**(1-2):235-248.

39. Baeza C, Schrader O, Budahn H: **Characterization of geographically isolated accessions in five *Alstroemeria* L. species (Chile) using FISH of tandemly repeated DNA sequences and RAPD analysis.** *Plant Syst Evol* 2007, **269**(1-2):1-14.
40. Martínez J, Vargas P, Luceño M, Cuadrado A: **Evolution of *Iris* subgenus *Xiphium* based on chromosome numbers, FISH of nrDNA (5S, 45S) and trnL-trnF sequence analysis.** *Plant Syst Evol* 2010, **289**(3):223-235.
41. Hasterok R, Wolny E, Hosiawa M, Kowalczyk M, Kulak-Ksiazczyk S, Ksiazczyk T, Heneen WK, Maluszynska J: **Comparative analysis of rDNA distribution in chromosomes of various species of Brassicaceae.** *Ann Bot* 2006, **97**(2):205-216.
42. Douet J, Tourmente S: **Transcription of the 5S rRNA heterochromatic genes is epigenetically controlled in *Arabidopsis thaliana* and *Xenopus laevis*.** *Heredity* 2007, **99**(1):5-13.
43. Volkov RA, Zanke C, Panchuk II, Hemleben V: **Molecular evolution of 5S rDNA of *Solanum* species (sect. *Petota*): Application for molecular phylogeny and breeding.** *Theor Appl Genet* 2001, **103**(8):1273-1282.
44. Martins C, Ferreira IA, Oliveira C, Foresti F, Galetti Jr PM: **A tandemly repetitive centromeric DNA sequence of the fish *Hoplias malabaricus* (Characiformes: Erythrinidae) is derived from 5S rDNA.** *Genetica* 2006, **127**(1-3):133-141.
45. Vittorazzi SE, Lourenço LB, Del-Grande ML, Recco-Pimentel SM: **Satellite DNA Derived from 5S rDNA in *Physalaemus cuvieri* (Anura, Leiuperidae).** *Cytogenet Genome Res* 2011, **134**(2):101-107.
46. Leitch IJ, Soltis DE, Soltis PS, Bennett MD: **Evolution of DNA amounts across land plants (Embryophyta).** *Ann Bot* 2005, **95**(1):207-217.
47. Hanson RE, Islam-Faridi MN, Percival EA, Crane CF, Ji Y, McKnight TD, Stelly DM, Price HJ: **Distribution of 5S and 18S-28S rDNA loci in a tetraploid cotton (*Gossypium hirsutum* L.) and its putative diploid ancestors.** *Chromosoma* 1996, **105**(1):55-61.
48. Paterson AH, Bowers JE, Bruggmann R, Dubchak I, Grimwood J, Gundlach H, Haberler G, Hellsten U, Mitros T, Poliakov A *et al*: **The *Sorghum bicolor* genome and the diversification of grasses.** *Nature* 2009, **457**(7229):551-556.
49. Koo DH, Hong CP, Batley J, Chung YS, Edwards D, Bang JW, Hur Y, Lim YP: **Rapid divergence of repetitive DNAs in *Brassica* relatives.** *Genomics* 2011, **97**(3):173-185.
50. Salina EA, Sergeeva EM, Adonina IG, Shcherban AB, Afonnikov DA, Belcram H, Huneau C, Chalhoub B: **Isolation and sequence analysis of the wheat B genome subtelomeric DNA.** *BMC Genomics* 2009, **10**:414.
51. Barros-e-Silva AE, Marques A, Dos Santos KGB, Guerra M: **The evolution of CMA bands in *Citrus* and related genera.** *Chromosome Res* 2010, **18**(4):503-514.
52. Guerra M: **Patterns of heterochromatin distribution in plant chromosomes.** *Genet Mol Biol* 2000, **23**(4):1029-1041.
53. Raskina O, Barber JC, Nevo E, Belyayev A: **Repetitive DNA and chromosomal rearrangements: Speciation-related events in plant genomes.** *Cytogenet Genome Res* 2008, **120**(3-4):351-357.
54. Fukushima K, Imamura K, Nagano K, Hoshi Y: **Contrasting patterns of the 5S and 45S rDNA evolutions in the *Byblis liniflora* complex (Byblidaceae).** *J Plant Res* 2011, **124**(2):231-244.
55. Shibata F, Hizume M: **Evolution of 5S rDNA units and their chromosomal localization in *Allium cepa* and *Allium schoenoprasum* revealed by microdissection and FISH.** *Theor Appl Genet* 2002, **105**(2-3):167-172.

56. Takahashi C: **Physical mapping of rDNA sequences in four karyotypes of *Ranunculus silerifolius* (Ranunculaceae).** *J Plant Res* 2003, **116**(4):331-336.
57. Iovene M, Grzebelus E, Carputo D, Jiang J, Simon PW: **Major cytogenetic landmarks and karyotype analysis in *Daucus carota* and other Apiaceae.** *Am J Bot* 2008, **95**(7):793-804.
58. Hamatani S, Tagashira N, Ishida G, Kondo K: **Chromosome relationships among 13 species and one variety of *Lachenalia* (Liliaceae) with the chromosome numbers of $2n = 14$ and 16 detected by FISH using 5S rDNA and 18S rDNA probes and DAPI staining.** *Chromosome Bot* 2009, **4**(3):57-63.
59. Lim KY, Kovarik A, Matyasek R, Chase MW, Knapp S, McCarthy E, Clarkson JJ, Leitch AR: **Comparative genomics and repetitive sequence divergence in the species of diploid *Nicotiana* section *Alatae*.** *Plant J* 2006, **48**(6):907-919.
60. Kovarik A, Dadejova M, Lim YK, Chase MW, Clarkson JJ, Knapp S, Leitch AR: **Evolution of rDNA in *Nicotiana* allopolyploids: A potential link between rDNA homogenization and epigenetics.** *Ann Bot* 2008, **101**(6):815-823.
61. Raskina O, Belyayev A, Nevo E: **Quantum speciation in *Aegilops*: Molecular cytogenetic evidence from rDNA cluster variability in natural populations.** *Proc Natl Acad Sci U S A* 2004, **101**(41):14818-14823.
62. Raskina O, Belyayev A, Nevo E: **Activity of the En/Spm-like transposons in meiosis as a base for chromosome repatterning in a small, isolated, peripheral population of *Aegilops speltoides* Tausch.** *Chromosome Res* 2004, **12**(2):153-161.
63. Cohen S, Agmon N, Sobol O, Segal D: **Extrachromosomal circles of satellite repeats and 5S ribosomal DNA in human cells.** *Mobile DNA* 2010, **1**(1):11.
64. Cohen S, Houben A, Segal D: **Extrachromosomal circular DNA derived from tandemly repeated genomic sequences in plants.** *Plant J* 2008, **53**(6):1027-1034.
65. Mishima M, Ohmido N, Fukui K, Yahara T: **Trends in site-number change of rDNA loci during polyploid evolution in *Sanguisorba* (Rosaceae).** *Chromosoma* 2002, **110**(8):550-558.
66. Lim KY, Matyasek R, Kovarik A, Leitch A: **Parental origin and genome evolution in the allopolyploid *Iris versicolor*.** *Ann Bot* 2007, **100**(2):219-224.
67. Pontes O, Neves N, Silva M, Lewis MS, Madlung A, Comai L, Viegas W, Pikaard CS: **Chromosomal locus rearrangements are a rapid response to formation of the allotetraploid *Arabidopsis suecica* genome.** *Proc Natl Acad Sci U S A* 2004, **101**(52):18240-18245.
68. Barros-e-Silva AE: **Evolução do DNA satélite na subfamília Aurantioideae (Rutaceae).** *Tese de Doutorado*. Recife, Brasil: Universidade Federal de Pernambuco; 2007.
69. Garcia S, Lim KY, Chester M, Garnatje T, Pellicer J, Vallès J, Leitch AR, Kovařík A: **Linkage of 35S and 5S rRNA genes in *Artemisia* (family Asteraceae): First evidence from angiosperms.** *Chromosoma* 2009, **118**(1):85-97.
70. Mazzella C, Rodríguez M, Vaio M, Gaiero P, López-Carro B, Santiñaque FF, Folle GA, Guerra M: **Karyological features of *Achyrocline* (Asteraceae, Gnaphalieae): Stable karyotypes, low DNA content variation and linkage of rRNA genes.** *Cytogenet Genome Res* 2010, **128**(1-3):169-176.
71. Barzotti R, Pelliccia F, Bucciarelli E, Rocchi A: **Organization, nucleotide sequence, and chromosomal mapping of a tandemly repeated unit containing the four core histone genes and a 5S rRNA gene in an isopod crustacean species.** *Genome* 2000, **43**(2):341-345.
72. Pelliccia F, Barzotti R, Bucciarelli E, Rocchi A: **5S ribosomal and U1 small nuclear RNA genes: A new linkage type in the genome of a crustacean that has three**

- different tandemly repeated units containing 5S ribosomal DNA sequences. *Genome* 2001, **44**(3):331-335.
73. Eirín-López JM, Ruiz MF, González-Tizón AM, Martínez A, Sánchez L, Méndez J: **Molecular evolutionary characterization of the mussel *Mytilus* histone multigene family: First record of a tandemly repeated unit of five histone genes containing an H1 subtype with "orphon" features.** *J Mol Evol* 2004, **58**(2):131-144.
 74. Cross I, Rebordinos L: **5S rDNA and U2 snRNA are linked in the genome of *Crassostrea angulata* and *Crassostrea gigas* oysters: Does the (CT)_n·(GA)_n microsatellite stabilize this novel linkage of large tandem arrays?** *Genome* 2005, **48**(6):1116-1119.
 75. Roehrdanz R, Heilmann L, Senechal P, Sears S, Evenson P: **Histone and ribosomal RNA repetitive gene clusters of the boll weevil are linked in a tandem array.** *Insect Mol Biol* 2010, **19**(4):463-471.
 76. Cabral-de-Mello DC: **Organização cromossômica de elementos repetitivos de DNA em representantes da subfamília Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae).** *Tese de Doutorado*. Universidade Estadual Paulista; 2011.
 77. Vierna J, Jensen KT, Martínez-Lage A, González-Tizón AM: **The linked units of 5S rDNA and U1 snDNA of razor shells (Mollusca: Bivalvia: Pharidae).** *Heredity* 2011, **107**(2):127-142.
 78. Németh A, Conesa A, Santoyo-Lopez J, Medina I, Montaner D, Péterfia B, Solovei I, Cremer T, Dopazo J, Längst G: **Initial genomics of the human nucleolus.** *PLoS Genet* 2010, **6**(3):e1000889.
 79. Montijn MB, Houtsmuller AB, Ten Hoopen R, Oud JL, Nanninga N: **The 5S rRNA gene clusters have a defined orientation toward the nucleolus in *Petunia hybrida* and *Crepis capillaris*.** *Chromosome Res* 1999, **7**(5):387-399.
 80. Highett MI, Beven AF, Shaw PJ: **Localization of 5 S genes and transcripts in *Pisum sativum* nuclei.** *J Cell Sci* 1993, **105**(4):1151-1158.
 81. Fuchs J, Kühne M, Schubert I: **Assignment of linkage groups to pea chromosomes after karyotyping and gene mapping by fluorescent in situ hybridization.** *Chromosoma* 1998, **107**(4):272-276.

Tabela 1. Número de sítios de DNAr 5S por complemento cromossômico somático (2n) em angiospermas com cromossomos monocêntricos ou holocinéticos e em gimnospermas (monocêntricos)

	Angiospermas		Gimnospermas	Total
	Monocêntricos	Holocinéticos		
No. de cariótipos	798	40	50	888
Média de sítios	3,7 ± 2,6	2,9 ± 1,9	3,3 ± 1,3	3,61 ± 2,5
Mediana	2	2	4	2
Moda	2	2	4	2
Variação	2 - 20	2 - 10	2 - 8	2 - 20
Cariótipos com sítio único	432 (54,1%)	29 (72,5%)	21 (42,0%)	482 (54,3%)

Tabela 2. Posição dos sítios de DNAr 5S por braço cromossômico em cariótipos com sítio único ou sítios múltiplos

Sítios	No. de cariótipos	Sítios			
		braço curto	centro-méricos	braço longo	
Únicos	371	420 (56,6%)	2 (0,3%)	320 (43,1%)	p < 0,001 ^a
Múltiplos	311	1027 (60,0%)	20 (1,2%)	664 (38,8%)	
Total	682	1447 (59,0%)	22 (0,9%)	984 (40,1%)	

a, teste exato de Fisher indicando valores diferentes dos esperados ao acaso

Tabela 3. Variação intra-específica e intra-genérica do número de sítios de DNAr 5S entre diploides e poliploides

	Número de espécies ou gêneros	Número e porcentagem de espécies ou gêneros com quantidade de sítios nos poliploides ^a :		
		= 2x	< 2x	> 2x
Variação intra-específica	21	17 (81%)	1 (5%)	3 (14%)
Variação intra-genérica	46	21 (46%)	18 (39%)	11 (24%)

a: Na análise intra-específica foram comparados os números de sítios por complemento monoploide, enquanto na análise intra-genérica foram comparadas as médias do número de sítios por complemento monoploide

Tabela 4. Ocorrência de sítios de DNAr 5S e 45S no mesmo cromossomo em cariótipos com sítio único de DNAr 5S e um ou dois sítios de DNAr 45S

2n	Sítios de DNAr 45S	Número de cariótipos ^a	Cariótipos com sítios de DNAr 5S e 45S no mesmo cromossomo	
			Observados	Esperados
10	1	6	1	1,2
12	1	6	2	1,0
14	1	13	2	1,9
16	1	8	1	1,0
18	1	10	6	1,1
20	1	6	0	0,6
22	1	12	1	1,1
24	1	5	0	0,4
32	1	4	1	0,3
12	2	11	4	3,4
14	2	10	4	2,7
16	2	10	5	2,3
18	2	11	5	2,3
20	2	5	2	1,0
22	2	5	2	0,9
24	2	11	4	1,8

a: cariótipos do mesmo gênero, mesmo número cromossômico e distribuição similar de sítios foram contados como um só. Apenas são apresentados os números cromossômicos mais frequentes na amostra.

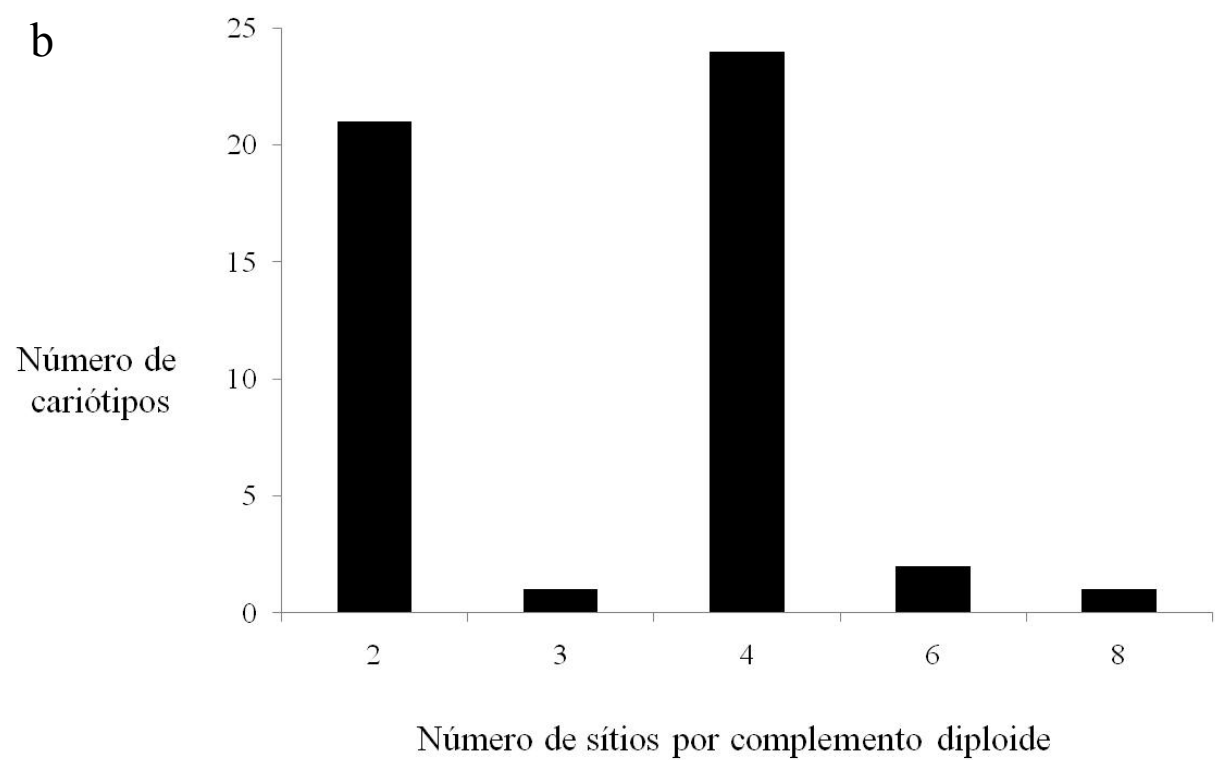
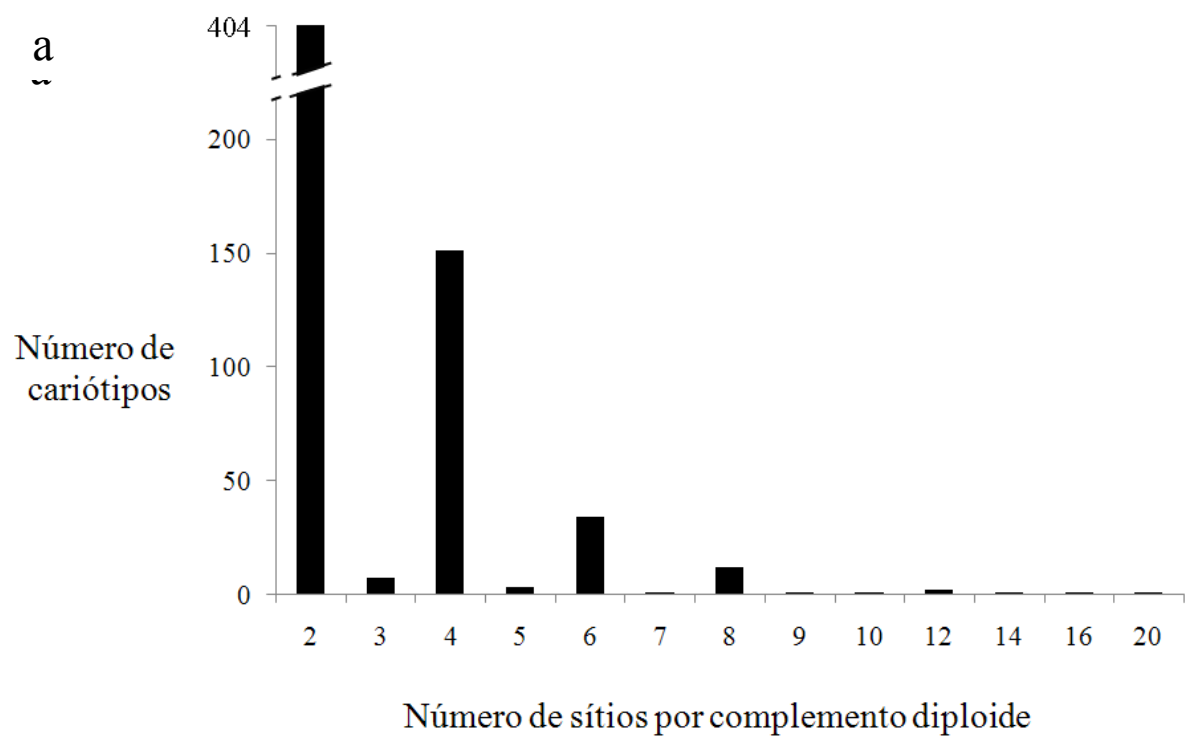


Figura 1. Variação no número de sítios de DNAr 5S por cariótipo, excluindo-se os citótipos poliploides. a, angiospermas, b, gimnospermas

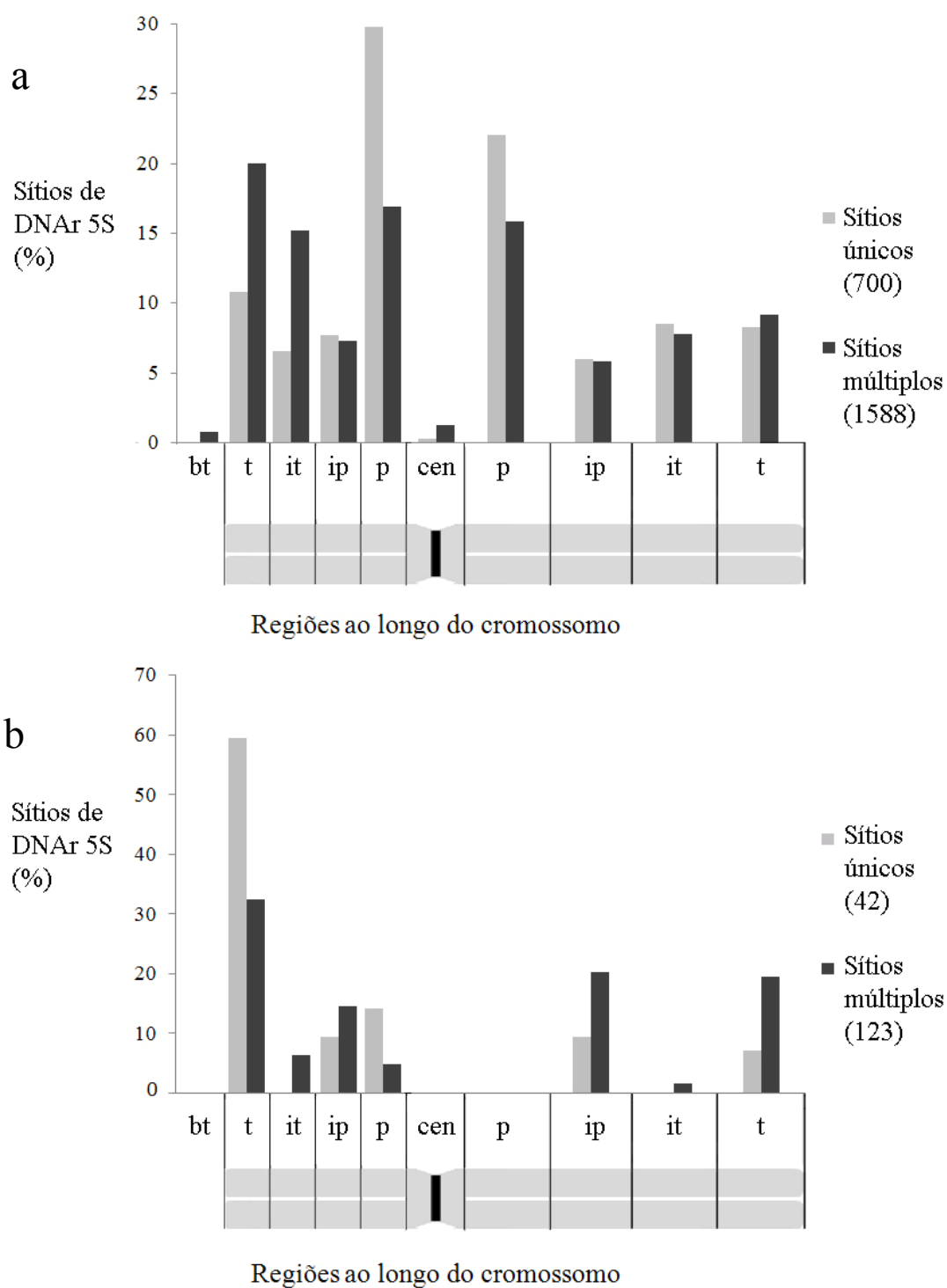


Figura 2. Frequência de sítios de DNAr 5S ao longo do cromossomo. a, angiospermas; b, gimnospermas; cen, região centromérica; p, proximais; ip, intersticial-proximal; it, intersticial-terminal; t, terminal; bt, ocupando todo o braço

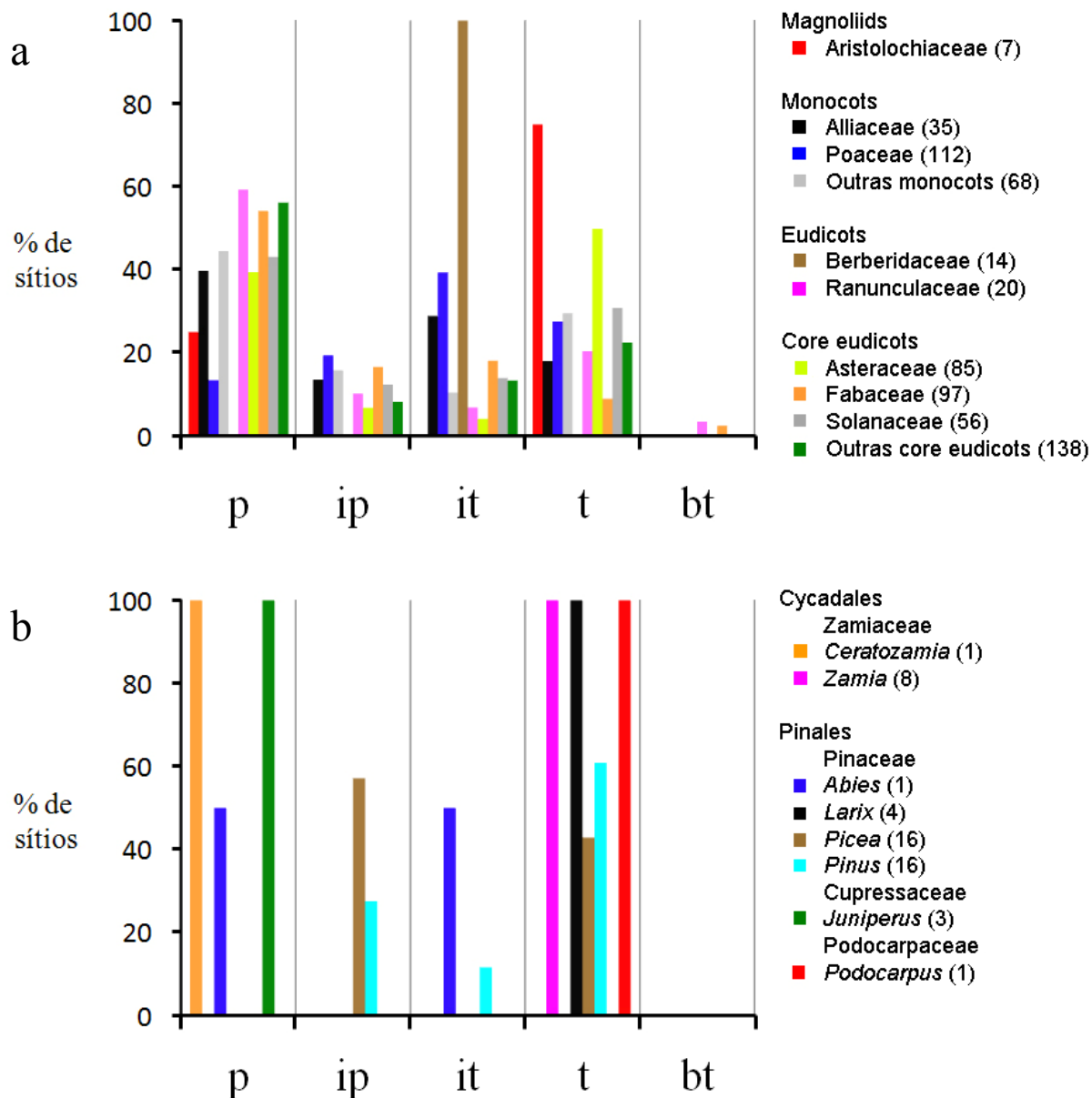


Figura 3. Distribuição dos sítios de DNAr 5S ao longo do braço nos clados melhor amostrados de angiospermas (a) e gimnospermas (b). A posição do sítio foi localizada em uma das quatro regiões do braço cromossômico ou em todo o braço. p, proximal; ip, intersticial-proximal; it, intersticial-terminal; t, terminal; bt, ocupando todo o braço. Entre parêntese aparece o número de cariótipos analisados de cada clado

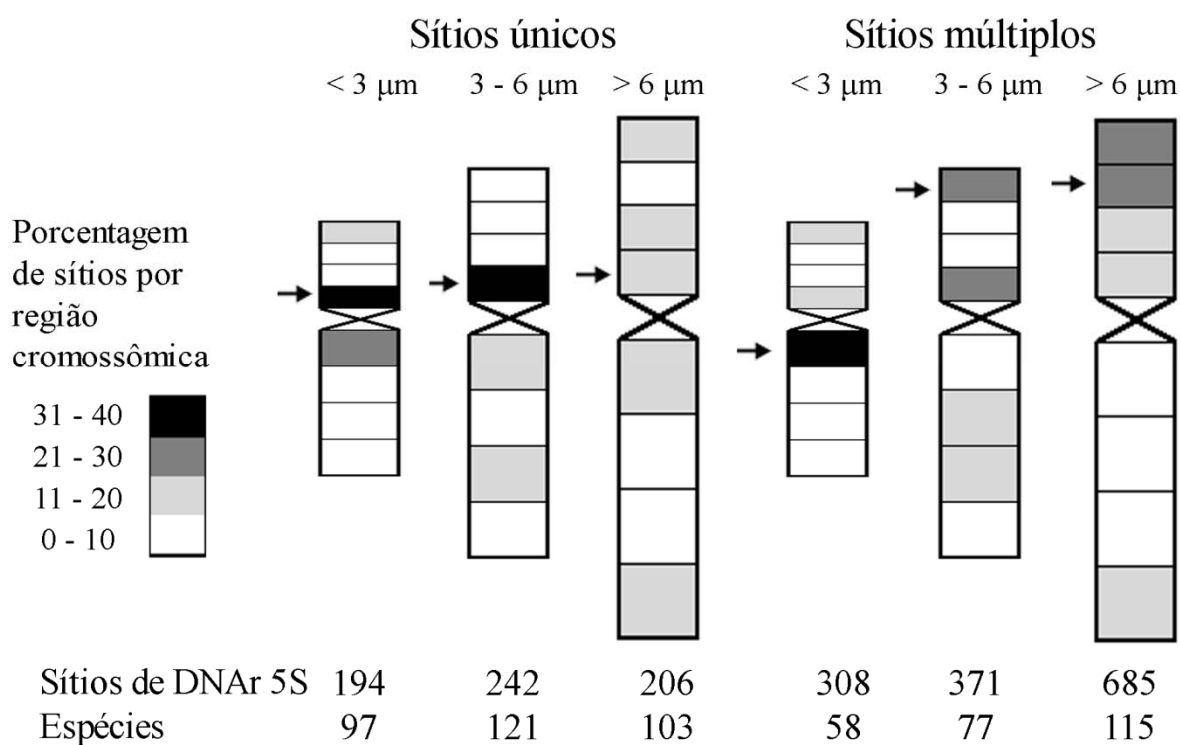


Figura 4. Distribuição dos sítios ao longo dos braços cromossômicos em espécies com diferentes tamanhos cromossômicos médios. Amostra: 571 espécies de angiospermas e gimnospermas. Setas indicam as regiões com maiores porcentagens de sítios de DNAr 5S

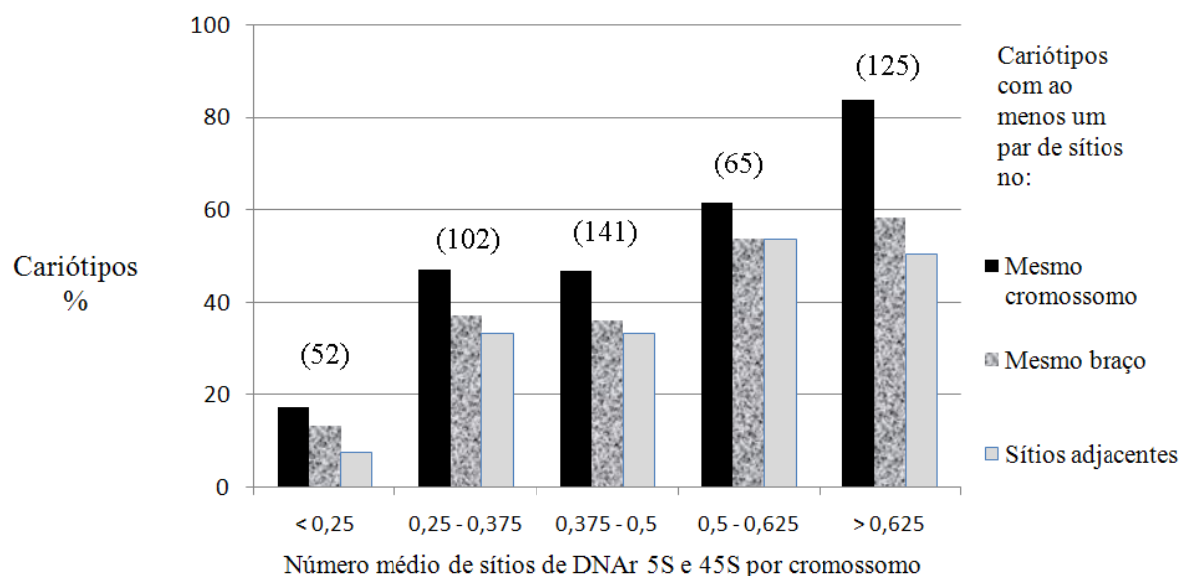


Figura 5. Porcentagem de kariótipos com ao menos um par de sítios de DNAr 5S e 45S no mesmo cromossomo. O número médio de sítios por cromossomo foi dividido em cinco classes (< 0,25 a > 0,625). O tamanho amostral de cada classe está indicado entre parêntesis. A posição dos sítios no mesmo braço cromossômico ou em posição adjacente foi indicada separadamente

Tabela S1. Características cariotípicas e distribuição de sítios de DNAr 5S em cariótipos de angiospermas e gimnospermas com as respectivas referências bibliográficas (listadas abaixo)

Família	Espécie	2n	Nível de ploidia (x)	Morfologia cromossômica ^a				Tamanho crom. médio do cariótipo (µm) ^a	Sítios de DNAr 5S	Cromossomos com DNAr 5S	Crom. com DNAr 5S				Núm. de sítios por reg. do crom. ^{a, b}											Referências ^c	
				Holocêntricos	Metacêntrico	Submetacêntrico	Acrocêntrico				DNAr 5S	Metacêntrico	Submetacêntrico	Acrocêntrico	c-bt	c-t	c-it	c-ip	c-p	cen	l-p	l-lp	l-it	l-t	int (holocêntricos)		t (holocêntricos)
Alliaceae	<i>Allium cepa</i>	16	2	8	6	2	7,9	4	2	2				2		2										[1]	
Alliaceae	<i>Allium commutatum</i>	16	2	10	6		6,7	2	2		2															[2]	
Alliaceae	<i>Allium cyaneum</i>	16	2	10	4	2	6,0	6	4	4					4				2							[3]	
Alliaceae	<i>Allium fistulosum</i> 'Motokura'	16	2	10	4	2	8,2	2	2	2					2											[4]	
Alliaceae	<i>Allium schoenoprasum</i> var. <i>foliosum</i>	16	2	14	2		7,9	2	2	2					2											[5]	
Alliaceae	<i>Allium tuberosum</i>	32	4	20	8	4	10,5	8	8	8				4				4								[6]	
Alliaceae	<i>Ipheion recurvifolium</i> 4x	20	4		4	16	9,0	4	4		2	2					4									[7]	
Alliaceae	<i>Ipheion tweedeanum</i> 2x	14	2			14	8,5	2	2		2	2								2						[7]	
Alliaceae	<i>Ipheion uniflorum</i> 2x	12	2		2	10	8,8	2	2		2	2								2						[7]	
Alliaceae	<i>Ipheion uniflorum</i> 4x	24	4	2	2	20	8,1	4	4				4							4						[7]	
Alliaceae	<i>Nothoscordum aff ostensei</i>	10	2		6	4	10,0	4	2	2				2		2										Luiz Gustavo Souza (com. pessoal)	
Alliaceae	<i>Nothoscordum arenarium</i>	10	2		6	4	17,4	2	2	2											2					[8]	
Alliaceae	<i>Nothoscordum bivalve</i> afim	18	4	14		4	12,3	10	4	4					2	2	4				2					Luiz Gustavo Souza (com. pessoal)	
Alliaceae	<i>Nothoscordum bonariense</i> 1	26	4	22		4	13,6	13	6	6				2	1	2	6				2					Luiz Gustavo Souza (com. pessoal)	
Alliaceae	<i>Nothoscordum bonariense</i> 2	26	4	21		5	13,1	10	5	5				3	1	1	5									Luiz Gustavo Souza (com. pessoal)	
Alliaceae	<i>Nothoscordum felipponei</i>	10	2	6		4	12,1	8	4	4				2			4		2							[7]	
Alliaceae	<i>Nothoscordum gaudichaudianum</i> 2x afim	8	2		8		11,6	4	2	2				2			2									Luiz Gustavo Souza (com. pessoal)	
Alliaceae	<i>Nothoscordum gaudichaudianum</i> 4x	16	4	16			12,5	4	4	2	2						4									Luiz Gustavo Souza (com. pessoal)	
Alliaceae	<i>Nothoscordum gracile</i> 1716	19	4	13		6	17,5	4	4	4											4					[9]	
Alliaceae	<i>Nothoscordum hirtellum</i>	10	2		6	4	14,2	2	2	2							2									[7]	
Alliaceae	<i>Nothoscordum izaguirreae</i>	24	4	24			12,7	13	8	8				5			8									Luiz Gustavo Souza (com. pessoal)	
Alliaceae	<i>Nothoscordum macrostemon</i> 1710	10	2	6		4	19,5	2	2	2											2					[9]	
Alliaceae	<i>Nothoscordum minarum</i>	10	2	6		4	14,0	2	2	2				2												Luiz Gustavo Souza (com. pessoal)	
Alliaceae	<i>Nothoscordum montevidense</i> 1151/1326 afim	8	2	8			11,2	4	2	2				2			2									Luiz Gustavo Souza (com. pessoal)	
Alliaceae	<i>Nothoscordum montevidense</i> 1300	8	2	8			10,8	6	4	4				2			4									Luiz Gustavo Souza (com. pessoal)	
Alliaceae	<i>Nothoscordum montevidense</i> 4x afim	16	4	14	2		10,8	9	7	7				2			5		2							Luiz Gustavo Souza (com. pessoal)	
Alliaceae	<i>Nothoscordum montevidense</i> NM afim	8	2	8			16,6	2	2	2							2									Luiz Gustavo Souza (com. pessoal)	
Alliaceae	<i>Nothoscordum nudicaule</i> 1714	18	4	14		4	17,3	4	4	4											4					[9]	
Alliaceae	<i>Nothoscordum nudicaule</i> 1717	19	4	13		6	22,7	4	4	4											4					[9]	
Alliaceae	<i>Nothoscordum nudum</i>	10	2	6		4	15,4	2	2	2				2												Luiz Gustavo Souza (com. pessoal)	
Alliaceae	<i>Nothoscordum pulchellum</i>	10	2	6		4	18,6	2	2	2				2												[10]	
Alliaceae	<i>Nothoscordum</i> sp. 1707	15	4	9		6	22,3	3	3	3											3					[9]	
Alliaceae	<i>Nothoscordum vittatum</i>	10	2	6		4	13,3	2	2	2							2									Luiz Gustavo Souza (com. pessoal)	
Alliaceae	<i>Speea triloba</i>	12	2	6	4	2	15,5	2	2	2										2						Luiz Gustavo Souza (com. pessoal)	
Alliaceae	<i>Tristagma</i> sp.	8	2	6		2	9,0	2	2	2					2											Luiz Gustavo Souza (com. pessoal)	
Alstroemeriaceae	<i>Alstroemeria aurea</i> 1090	16	2	6	2	8	12,6	12	8	2	2	2		1				4	3		4					[11]	
Alstroemeriaceae	<i>Alstroemeria aurea</i> 4193, 4201, 4202	16	2	6	2	8	11,4	12	8	4	2	2		2				4	2		4					[11]	
Alstroemeriaceae	<i>Alstroemeria hookeri</i> 4175, 4187, 4189	16	2	6	2	8	15,7	33	14	4	2	8		2	3			6	9	5	8					[11]NI	
Alstroemeriaceae	<i>Alstroemeria hookeri</i> 4181	16	2	4	4	8	11,3	29	14	2	4	8		3	3			5	10	2	6					[11]NI	
Alstroemeriaceae	<i>Alstroemeria inodora</i>	16	2	4	2	10	11,0	8	8	2		6					2	4			2					[12]	
Alstroemeriaceae	<i>Alstroemeria ligtu</i> 4178, 4179, 4180, 4184, 4185	16	2	4	6	6	15,7	16	10	4	2	4					2	6	2	4	2					[11]	
Alstroemeriaceae	<i>Alstroemeria pelegriana</i> Inia s/n	16	2	6	2	8	15,9	6	4	4							2	4								[11]	
Alstroemeriaceae	<i>Alstroemeria presliana</i> 4192	16	2	8	2	6	12,4	20	14	6	2	6		2	2		2	4	4	4	2					[11]	

Família	Espécie	2n	Nível de ploidia (x)	Morfologia cromossômica ^a				Tamanho crom. médio do cariótipo (µm) ^a	Sítios de DNAr 5S	Cromossomos com DNAr 5S	Crom. com DNAr 5S												Núm. de sítios por reg. do crom. ^{a, b}										Referências ^c
				Holocêntricos	Metacêntrico	Submetacêntrico	Acrocêntrico				DNAr 5S	Metacêntrico	Submetacêntrico	Acrocêntrico	c-bt	c-t	c-lt	c-ip	c-p	cen	l-p	l-lp	l-it	l-t	int (holocêntricos) ^b	t (holocêntricos) ^b							
Amaranthaceae	Beta vulgaris	18	2		18			2,5	2	2	2					2											[13]						
Amaranthaceae	Chenopodium berlandieri subsp. nuttaliae 'Huauzontle'	36	4		nd	nd	nd	nd	6	6	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[14]						
Amaranthaceae	Chenopodium berlandieri subsp. nuttaliae 'Quelite'	36	4		nd	nd	nd	nd	6	6	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[14]						
Amaranthaceae	Chenopodium berlandieri subsp. zschackei	36	4		nd	nd	nd	nd	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[14]						
Amaranthaceae	Chenopodium quinoa 'Surimi'	36	4		nd	nd	nd	nd	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[14]						
Amaranthaceae	Spinacia oleracea (♀)	12	2			6	6	3,3	4	4											2	2					[15]						
Amaryllidaceae	Clivia caulescens	22	2		2	14	6	9,9	2	2	2			2													[16]						
Amaryllidaceae	Clivia gardenii	22	2		2	14	6	6,4	2	2	2			2													[16]						
Amaryllidaceae	Clivia miniata	22	2		2	14	6	6,4	2	2	2			2													[16]						
Amaryllidaceae	Clivia nobilis	22	2		2	14	6	9,9	2	2	2			2													[16]						
Anacardiaceae	Spondias cytherea	32	4		nd	nd	nd	0,7	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[17]						
Anacardiaceae	Spondias mombin	32	4		12	12	8	1,0	2	2	2					2											[17]						
Anacardiaceae	Spondias purpurea	32	4		12	12	8	1,0	2	2	2				2												[17]						
Anacardiaceae	Spondias sp. (umbu cajá)	32	4		nd	nd	nd	0,7	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[17]						
Anacardiaceae	Spondias tuberosa	32	4		12	12	8	1,0	2	2	2				2												[17]						
Anacardiaceae	Spondias venulosa	32	4		nd	nd	nd	0,8	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[17]						
Apiaceae	Anethum graveolens	22	2		16	4	2	4,7	2	2	2									2							[18]						
Apiaceae	Apium graveolens	22	2		2		20	5,7	2	2	2													2			[18]						
Apiaceae	Carum carvi	20	2		10	6	4	5,1	2	2		2											2				[18]						
Apiaceae	Coriandrum sativum	22	2			2	20	4,0	2	2		2											2				[18]						
Apiaceae	Cuminum cyminum	14	2			6	8	7,7	2	2		2												2			[18]						
Apiaceae	Daucus broteri	20	2		14	4	2	3,8	2	2	2												2				[18]						
Apiaceae	Daucus capillifolius	18	2		10	6	2	3,3	2	2	2												2				[18]						
Apiaceae	Daucus carota	18	2		8	6	4	3,1	2	2	2												2				[18]						
Apiaceae	Daucus crinitus	22	2		4	14	4	4,4	2	2	2			2													[18]						
Apiaceae	Daucus glochidiatus	44	4		nd	nd	nd	2,5	2	2	2									2							[18]						
Apiaceae	Daucus guttatus	20	2		16	4		4,6	2	2	2												2				[18]						
Apiaceae	Daucus hispidifolius	22	2		nd	nd	nd	1,7	2	2	2									2							[18]						
Apiaceae	Daucus littoralis	20	2		10	10		5,5	2	2	2												2				[18]						
Apiaceae	Daucus muricatus	20	2		12	6	2	5,6	2	2	2												2				[18]						
Apiaceae	Daucus pusillus	22	2		6	14	2	3,6	2	2	2									2							[18]						
Apiaceae	Foeniculum vulgare	22	2		18	2	2	3,8	2	2	2					2											[18]						
Apiaceae	Orlaya grandiflora	20	2		16	2	2	3,9	2	2	2												2				[18]						
Apiaceae	Pastinaca sativa	22	2		16	6		5,5	2	2	2					2											[18]						
Apiaceae	Petroselinum crispum	22	2		16	4	2	8,5	2	2	2					2											[18]						
Apiaceae	Pimpinella anisum	20	2		nd	nd	nd	4,2	2	2						2											[18]						
Apiaceae	Pimpinella saxifraga	40	4		nd	nd	nd	3,3	8	8		8				8											[18]						
Apiaceae	Thapsia garganica	22	2		12	2	8	5,4	2	2	2									2							[19]						
Arecaceae	Elaeis guineensis	32	2		16	14	2	4,0	2	2		2															[20]						
Aristolochiaceae	Aristolochia baetica	14	2		2	10	2	3,7	2	2		2											2				[21]						
Aristolochiaceae	Aristolochia birostris	14	2		14			1,5	2	2	2					2											[21]						
Aristolochiaceae	Aristolochia brasiliensis	14	2		12		2	2,0	2	2	2					2											[21]						
Aristolochiaceae	Aristolochia clematitis	14	2		nd	nd	nd	2,1	2	2	nd	nd		nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[21]						
Aristolochiaceae	Aristolochia cymbifera	14	2		12		2	2,5	2	2	2					2											[21]						
Aristolochiaceae	Aristolochia gigantea	14	2		6	4	4	2,2	2	2	2												2				[21]						
Aristolochiaceae	Aristolochia loefgrenii	14	2		12		2	2,1	2	2	2					2											[21]						

[illegible]

Família	Espécie	2n	Nível de ploidia (x)	Morfologia cromossômica ^a				Tamanho crom. médio do cariótipo (µm) ^a	Sítios de DNAr 5S	Cromossomos com DNAr 5S	Crom. com DNAr 5S				Núm. de sítios por reg. do crom. ^{a, b}												Referências ^c				
				Holocêntricos	Metacêntrico	Submetacêntrico	Acrocêntrico				Metacêntrico	Submetacêntrico	Acrocêntrico		c-bt	c-t	c-it	c-ip	c-p	cen	l-p	l-lp	l-it	l-t	int (holocêntricos) ^b	t (holocêntricos) ^b					
Asteraceae	<i>Artemisia chamaemelifolia</i>	18	2		12	6		3,1	4	4	2	2			4												[29]				
Asteraceae	<i>Artemisia filifolia</i>	18	2		nd	nd	nd	4,8	4	4	nd	nd	nd		nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[31]				
Asteraceae	<i>Artemisia fragrans</i>	18	2		nd	nd	nd	2,8	2	2	nd	nd	nd		nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[30]				
Asteraceae	<i>Artemisia herba-alba</i> subsp. <i>valentina</i>	18	2		nd	nd	nd	4,0	4	4	nd	nd	nd		nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[30]				
Asteraceae	<i>Artemisia japonica</i>	36	4		nd	nd	nd	2,5	8	8	nd	nd	nd		nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[33]				
Asteraceae	<i>Artemisia nova</i> 2x	18	2		12	6		5,8	6	6	2	4			6												[32]				
Asteraceae	<i>Artemisia nova</i> 4x	36	4		24	12		5,8	12	12	4	8			12												[32]				
Asteraceae	<i>Artemisia pygmaea</i>	18	2		nd	nd	nd	7,1	6	6	nd	nd	nd		nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[31]				
Asteraceae	<i>Artemisia rigida</i>	18	2		16	2		5,6	8	8	6	2			8												[31]				
Asteraceae	<i>Artemisia stolonifera</i>	36	4		nd	nd	nd	2,5	4	4	nd	nd	nd		nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[33]				
Asteraceae	<i>Artemisia tridentata</i> ssp. <i>tridentata</i> 4x	36	4		28	8		5,8	12	12	4	8			12												[32]				
Asteraceae	<i>Artemisia tridentata</i> ssp. <i>wyomingensis</i>	18	2		14	4		9,1	6	6	2	4			6												[34]				
Asteraceae	<i>Artemisia tridentata</i> subsp. <i>Spiciformis</i>	18	2		14	4		4,7	2	2	2				2												[30]				
Asteraceae	<i>Artemisia tripartita</i> ssp. <i>Rupicola</i>	18	2		14	4		5,8	6	6	2	4			6												[31]				
Asteraceae	<i>Artemisia tripartita</i> ssp. <i>tripartita</i> 4x	36	4		28	8		5,8	12	12	4	8			12												[32]				
Asteraceae	<i>Artemisia vulgaris</i>	16	2		14	2		3,7	4	4	2	2			4												[29]				
Asteraceae	<i>Brachyscome breviscapis</i> D	8	2		4	2	2	4,7	4	4	2	2									2			2			[35]				
Asteraceae	<i>Brachyscome dichromosomatica</i> A1	4	2		2	2		10,8	2	2		2									2						[35]				
Asteraceae	<i>Brachyscome dichromosomatica</i> A2	4	2		2		2	10,8	2	2	2										2						[35]				
Asteraceae	<i>Brachyscome dichromosomatica</i> A4	4	2		2	2		11,2	2	2	2										2						[36]				
Asteraceae	<i>Brachyscome dichromosomatica</i> var <i>alba</i> A3	4	2		2		2	11,6	2	2	2										2						[35]				
Asteraceae	<i>Brachyscome eriogona</i>	8	2		4		4	12,5	4	4	4							2			2						[35]				
Asteraceae	<i>Brachyscome lineariloba</i> B	12	2		4	8		5,5	6	6	2	4									4			2			[35]				
Asteraceae	<i>Brachyscome lineariloba</i> C	16	2		4	10	2	5,2	8	8	2	6									4	2		2			[35]				
Asteraceae	<i>Brachyscome lineariloba</i> E	10	2		2	8		7,9	5	5	2	3									1	2		2			[35]				
Asteraceae	<i>Brachyscome muelleri</i>	6	2		4	2		10,1	2	2		2									2						[35]				
Asteraceae	<i>Centaurea oxylepis</i>	44	4		nd	nd	nd	2,6	8	8	8							6						2			[37]				
Asteraceae	<i>Centaurea phrygia</i>	22	2		16	6		2,6	4	4	4									2				2			[37]				
Asteraceae	<i>Crepis capillaris</i>	6	2		2	4		7,9	2	2			2					2									[38]				
Asteraceae	<i>Dendranthema boreale</i>	18	2		nd	nd	nd	6,6	2	2	2											2					[39]				
Asteraceae	<i>Dendranthema chanelii</i>	36	4		nd	nd	nd	nd	4	4	nd	nd	nd		nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[39]				
Asteraceae	<i>Dendranthema horaimontana</i>	18	2		nd	nd	nd	nd	2	2	nd	nd	nd		nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[39]				
Asteraceae	<i>Dendranthema japonica</i>	18	2		nd	nd	nd	nd	2	2	nd	nd	nd		nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[39]				
Asteraceae	<i>Dendranthema lavandulifolia</i>	18	2		nd	nd	nd	nd	2	2	2											2					[39]				
Asteraceae	<i>Dendranthema occidentali-japonense</i>	54	6		nd	nd	nd	nd	8	8	nd	nd	nd		nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[39]				
Asteraceae	<i>Dendranthema wakasaense</i>	36	4		nd	nd	nd	nd	4	4	nd	nd	nd		nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[39]				
Asteraceae	<i>Dendranthema yoshinagantha</i>	36	4		nd	nd	nd	nd	4	4	nd	nd	nd		nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[39]				
Asteraceae	<i>Emilia fosbergii</i>	20	4		2	18		1,2	4	4		4									4						[40]				
Asteraceae	<i>Emilia sonchifolia</i>	10	2			10		4,7	2	2		2							2								[40]				
Asteraceae	<i>Grindelia anethifolia</i>	12	2		8	4		9,4	2	2	2								2								[41]				
Asteraceae	<i>Grindelia prunelloides</i>	12	2		8	4		8,2	2	2	2								2								[41]				
Asteraceae	<i>Haplopappus glutinosus</i>	10	2			10		10,1	6	4		4										4	2				[41]				
Asteraceae	<i>Haplopappus grindelioides</i>	10	2			10		8,5	2	2		2											2				[41]				
Asteraceae	<i>Haplopappus stolpii</i>	10	2			10		10,1	2	2		2											2				[41]				
Asteraceae	<i>Helianthus annuus</i> HA89	34	2		18	8	8	4,9	4	4	4							2	2								[42]				
Asteraceae	<i>Hieracium transylvanicum</i>	18	2		4		14	3,7	2	2		2							2								[43]				

Família	Espécie	2n	Nível de ploidia (x)	Morfologia cromossômica ^a				Tamanho crom. médio do cariótipo (µm) ^a	Sítios de DNAr 5S	Cromossomos com DNAr 5S	Crom. com DNAr 5S			Núm. de sítios por reg. do crom. ^{a, b}												Referências ^c	
				Holocêntricos	Metacêntrico	Submetacêntrico	Acrocêntrico				Metacêntrico	Submetacêntrico	Acrocêntrico	c-bt	c-t	c-it	c-ip	c-p	cen	l-p	l-lp	l-it	l-t	int (holocêntricos) ^b	t (holocêntricos) ^b		
Asteraceae	<i>Hypochaeris acaulis</i>	8	2		2	2	4	3,3	2	2		2															[44]
Asteraceae	<i>Hypochaeris alba</i> 156	8	2			4	4	4,0	2	2		2															[45]
Asteraceae	<i>Hypochaeris angustifolia</i>	8	2			6	2	3,3	2	2		2															[46]
Asteraceae	<i>Hypochaeris apargioides</i>	8	2		2	2	4	5,9	2	2		2															[44]
Asteraceae	<i>Hypochaeris brasiliensis</i>	8	2			4	4	3,5	2	2		2			2												[47]
Asteraceae	<i>Hypochaeris caespitosa</i> 148	16	4			8	8	4,0	4	4		4				4											[45]
Asteraceae	<i>Hypochaeris elata</i> 18506	8	2		2	2	4	3,0	2	2		2				2											[45]
Asteraceae	<i>Hypochaeris glabra</i>	10	2		nd	nd	nd	nd	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd				[48]
Asteraceae	<i>Hypochaeris grisebachii</i>	8	2			4	4	4,0	2	2		2			2												[47]
Asteraceae	<i>Hypochaeris hookeri</i> 18044	8	2		2	2	4	3,0	2	2		2				2											[45]
Asteraceae	<i>Hypochaeris incana</i> 18022	16	4			8	8	2,7	4	4		4				4											[45]
Asteraceae	<i>Hypochaeris incana</i> 5640	8	2			4	4	3,3	2	2		2			2												[45]
Asteraceae	<i>Hypochaeris laevigata</i>	12	2		4	8		1,4	2	2		2		2		2											[48]
Asteraceae	<i>Hypochaeris maculata</i>	10	2			10		3,3	2	2		2		2		2											[48]
Asteraceae	<i>Hypochaeris megapota mica</i>	8	2		2	2	4	1,2	2	2		2			2												[48]
Asteraceae	<i>Hypochaeris microcephala</i>	8	2			4	4	3,5	2	2		2				2											[47]
Asteraceae	<i>Hypochaeris palustris</i>	8	2			4	4	2,8	2	2		2				2											[44]
Asteraceae	<i>Hypochaeris pampasica</i>	8	2			4	4	4,7	2	2		2			2												[47]
Asteraceae	<i>Hypochaeris parodii</i> 18057	8	2		2	2	4	3,3	2	2		2			2												[45]
Asteraceae	<i>Hypochaeris patagonica</i> 6202	8	2		4		4	3,3	2	2		2				2											[45]
Asteraceae	<i>Hypochaeris petiolaris</i> 122	8	2			4	4	1,0	2	2		2				2											[45]
Asteraceae	<i>Hypochaeris pinnatifida</i> 1003	8	2		2	2	4	3,5	2	2		2				2											[45]
Asteraceae	<i>Hypochaeris radicata</i>	8	2		2	6		3,3	2	2		2		2													[48]
Asteraceae	<i>Hypochaeris robertia</i>	8	2		6		2	4,0	2	2	2																[48]
Asteraceae	<i>Hypochaeris rosengurtii</i>	8	2			4	4	5,8	2	2		2			2												[47]
Asteraceae	<i>Hypochaeris sessiliflora</i> 18549	8	2			4	4	3,5	2	2		2				2											[45]
Asteraceae	<i>Hypochaeris spatulata</i>	8	2		2	2	4	4,9	2	2		2			2												[44]
Asteraceae	<i>Hypochaeris taraxacoides</i> 18508	16	4			8	8	2,9	4	4		4				4											[45]
Asteraceae	<i>Hypochaeris tenuifolia</i>	8	2			4	4	2,9	2	2		2				2											[44]
Asteraceae	<i>Hypochaeris thrincoides</i>	8	2			4	4	3,8	2	2		2			2												[44]
Asteraceae	<i>Hypochaeris variegata</i>	8	2		4		4	3,5	2	2		2				2											[47]
Asteraceae	<i>Lactuca saligna</i>	18	2		4	12	2	3,4	2	2		2				2											[49]
Asteraceae	<i>Lactuca sativa</i> cv. Rusty	18	2		6	12		4,0	2	2		2				2											[49]
Asteraceae	<i>Lactuca serriola</i>	18	2		6	12		3,9	2	2		2				2											[49]
Asteraceae	<i>Lactuca virosa</i>	18	2		2	10	6	6,5	2	2		2				2											[49]
Asteraceae	<i>Leucanthemella linearis</i>	18	2		18			10,8	8	8	8				4		2						2				[50]
Asteraceae	<i>Nipponanthemum nipponicum</i>	18	2		18			6,6	4	4	2	2			2				2								[50]
Asteraceae	<i>Siebera pungens</i>	20	2		16	4		11,0	2	2	2				2												[51]
Asteraceae	<i>Tragopogon dubius</i>	12	2		4	4	4	10,0	2	2		2											2				[52]
Asteraceae	<i>Tragopogon porrifolius</i>	12	2		4	4	4	8,3	4	4		2	2		2								2				[52]
Asteraceae	<i>Tragopogon pratensis</i>	12	2		4	4	4	5,6	2	2		2				2							2				[52]
Asteraceae	<i>Xeranthemum annuum</i>	12	2		4	8		4,3	2	2		2			2												[51]
Asteraceae	<i>Xeranthemum cylindraceum</i>	20	2		4	16		4,1	4	4	2	2			4												[51]
Asteraceae	<i>Xeranthemum longipapposum</i>	14	2			12	2	6,3	2	2		2											2				[51]
Berberidaceae	<i>Epimedium acuminatum</i>	12	2		6	6		4,2	2	2		2											2				[53]
Berberidaceae	<i>Epimedium alpinum</i>	12	2		6	6		4,2	4	4		4											4				[53]

Família	Espécie	2n	Nível de ploidia (x)	Morfologia cromossômica ^a					Tamanho médio do cariótipo (µm) ^a	Sítios de DNAr 5S	Cromossomos com DNAr 5S	Crom. com DNAr 5S												Núm. de sítios por reg. do crom. ^{a, b}										Referências ^c
				Holocêntricos	Metacêntrico	Submetacêntrico	Acrocêntrico	Crom. com DNAr 5S				Cromossomos com DNAr 5S	Metacêntrico	Submetacêntrico	Acrocêntrico	c-bt	c-t	c-it	c-ip	c-p	cen	l-p	l-lp	l-it	l-t	int (holocéntricos) ^b	t (holocéntricos) ^b							
Berberidaceae	<i>Epimedium baojingense</i>	12	2		6	6		5,0	2	2	2																	[53]						
Berberidaceae	<i>Epimedium davidii</i>	12	2		6	6		4,2	2	2	2																	[53]						
Berberidaceae	<i>Epimedium dolichostemon</i>	12	2		6	6		4,2	2	2	2																	[53]						
Berberidaceae	<i>Epimedium ecalcaratum</i>	12	2		6	6		4,2	2	2	2																	[53]						
Berberidaceae	<i>Epimedium letorrhizum</i>	12	2		6	6		4,2	2	2	2																	[53]						
Berberidaceae	<i>Epimedium lishihchenii</i>	12	2		6	6		5,0	2	2	2																	[53]						
Berberidaceae	<i>Epimedium pauciflorum</i>	12	2		6	6		3,9	2	2	2																	[53]						
Berberidaceae	<i>Epimedium pubescens</i>	12	2		6	6		4,2	2	2	2																	[53]						
Berberidaceae	<i>Epimedium pubigerum</i>	12	2		6	6		4,2	4	4	4																	[53]						
Berberidaceae	<i>Epimedium sagittatum</i>	12	2		6	6		4,2	2	2	2																	[53]						
Berberidaceae	<i>Epimedium shuichengense</i>	12	2		6	6		5,0	2	2	2																	[53]						
Berberidaceae	<i>Epimedium wushanense</i>	12	2		6	6		4,2	2	2	2																	[53]						
Betulaceae	<i>Alnus firma</i>	112	16		94	18		0,8	8	8	8													8				[54]						
Betulaceae	<i>Alnus pendula</i>	28	4		10	18		1,3	2	2	2													2				[54]						
Betulaceae	<i>Alnus serrulatoides</i>	28	4		14	14		1,1	4	4	2	2												4				[54]						
Betulaceae	<i>Betula maximowicziana</i>	28	2		18	10		1,1	4	4	2	2												4				[54]						
Betulaceae	<i>Betula platyphylla</i> var. <i>japonica</i>	28	2		14	14		0,6	2	2	2													2				[54]						
Betulaceae	<i>Carpinus japonica</i>	16	2		8	8		0,9	4	4	2	2												2				[54]						
Betulaceae	<i>Carpinus tschonoskii</i>	64	8		54	10		1,1	8	8	2	6												2				[54]						
Brassicaceae	<i>Aethionema schistosum</i>	48	4		nd	nd	nd	1,7	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[55]						
Brassicaceae	<i>Alyssum spinosum</i>	32	4		nd	nd	nd	3,2	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[55]						
Brassicaceae	<i>Arabidopsis arenosa</i> 3651	32	4		nd	nd	nd	1,7	12	12	4	8							12									[56]						
Brassicaceae	<i>Arabidopsis halleri</i> ssp. <i>gemma</i> Ashibi	16	2		nd	nd	nd	nd	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[57]						
Brassicaceae	<i>Arabidopsis thaliana</i> Ler	10	2		6	2	2	1,2	6	6	4	2						4	2									[58]						
Brassicaceae	<i>Arabidopsis thaliana</i> Nossen-0	10	2		4	4	2	2,1	4	4	2	2						2	2									[56]						
Brassicaceae	<i>Arabis alpina</i>	16	2		nd	nd	nd	3,3	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[55]						
Brassicaceae	<i>Brassica campestris</i>	20	2		nd	nd	nd	2,5	6	6	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[59]						
Brassicaceae	<i>Brassica carinata</i> cv. S-67	34	4		12	22		1,7	4	4		4						2	2									[60]						
Brassicaceae	<i>Brassica carinata</i> 'yellow dodolla'	34	4		nd	nd	nd	2,5	4	4	4							2										[61]						
Brassicaceae	<i>Brassica cretica</i> 4	18	2		nd	nd	nd	3,3	2	2	2									2								[61]						
Brassicaceae	<i>Brassica cretica</i> 5	18	2		nd	nd	nd	3,3	2	2	2									2								[61]						
Brassicaceae	<i>Brassica fruticulosa</i> (F) subsp. <i>fruticulosa</i>	16	2		nd	nd	nd	3,3	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[61]						
Brassicaceae	<i>Brassica juncea</i> '685'	36	4		nd	nd	nd	3,1	8	8	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[61]						
Brassicaceae	<i>Brassica juncea</i> cv. <i>Malopolska</i>	36	4		nd	nd	nd	2,3	10	10	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[60]						
Brassicaceae	<i>Brassica napus</i> '429'	38	4		nd	nd	nd	3,9	9	9	5	4			2		5		2									[61]						
Brassicaceae	<i>Brassica napus</i> cv <i>Madora</i> (AACC)	38	4		nd	nd	nd	3,0	16	12	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[62]						
Brassicaceae	<i>Brassica napus</i> cv. <i>Marita</i>	38	4		nd	nd	nd	2,2	12	12	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[59]						
Brassicaceae	<i>Brassica napus</i> subsp. <i>oleifera</i> cv. "Lirajet"	38	4		nd	nd	nd	3,9	14	12	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[63]						
Brassicaceae	<i>Brassica nigra</i>	16	2		nd	nd	nd	3,3	2	2	2							2										[59]						
Brassicaceae	<i>Brassica oleracea</i> var. <i>alboglabra</i> line DHdA12	18	2		nd	nd	nd	3,0	4	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[64]						
Brassicaceae	<i>Brassica oleracea</i> var. <i>alboglabra</i> No. 4003	18	2		16	2		2,6	2	2	2									2								[65]						
Brassicaceae	<i>Brassica oleracea</i> var. <i>capitata</i> cv "Braunschweiger"	18	2		nd	nd	nd	3,3	4	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[63]						
Brassicaceae	<i>Brassica oxyrrhina</i>	18	2		nd	nd	nd	3,3	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[61]						
Brassicaceae	<i>Brassica rapa</i> K-151	20	2		nd	nd	nd	2,2	10	10	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[65]						
Brassicaceae	<i>Brassica rapa</i> ssp. <i>pekinensis</i> (cv. Chiifu 401)	20	2		10	8	2	3,2	6	6	2	2	2				4		2									[66]						
Brassicaceae	<i>Brassica tournefortii</i> 1412	20	2		nd	nd	nd	2,5	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[61]						

Família	Espécie	2n	Nível de ploidia (x)	Morfologia cromossômica ^a				Tamanho crom. médio do cariótipo (µm) ^a	Sítios de DNAr 5S	Crom. com DNAr 5S				Núm. de sítios por reg. do crom. ^{a, b}												Referências ^c	
				Holocêntricos	Metacêntrico	Submetacêntrico	Acrocêntrico			DNAr 5S	Metacêntrico	Submetacêntrico	Acrocêntrico	c-bt	c-t	c-it	c-ip	c-p	cen	l-p	l-lp	l-it	l-t	int (holocêntricos) ^b	t (holocêntricos) ^b		
Brassicaceae	<i>Diplotaxis muralis</i> '690'	42	4	nd	nd	nd	3,0	6	6	2	4			2	2	2											[61]
Brassicaceae	<i>Diplotaxis siifolia</i>	20	2	nd	nd	nd	3,3	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd					[55]
Brassicaceae	<i>Eruca vesicaria subsp sativa</i>	22	2	nd	nd	nd	3,3	2	2	2						2											[61]
Brassicaceae	<i>Erucastrum gallicum</i>	30	4	nd	nd	nd	4,6	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd					[55]
Brassicaceae	<i>Raphanus sativus</i> '186'	18	2	nd	nd	nd	4,2	4	4	2	2					2		2									[61]
Brassicaceae	<i>Raphanus sativus oilradish cv Pegletta (RR)</i>	18	2	nd	nd	nd	1,7	4	4	4						2		2									[62]
Brassicaceae	<i>Raphanus sativus var Agata. Autotetraploide</i>	36	4	nd	nd	nd	3,3	8	8	4	4					4		4									[61]
Brassicaceae	<i>Rorippa palustris</i>	32	4	nd	nd	nd	nd	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd					[55]
Brassicaceae	<i>Sinapis alba cv Kastor (SS)</i>	24	2	nd	nd	nd	0,8	4	4	4					4												[62]
Brassicaceae	<i>Sinapis alba subsp. dissecta</i>	24	2	nd	nd	nd	3,3	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd					[61]
Brassicaceae	<i>Sinapis alba subsp. dissecta '774' autotetraploide</i>	48	4	nd	nd	nd	2,5	8	8	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd					[61]
Brassicaceae	<i>Sinapis arvensis</i>	18	2	nd	nd	nd	1,7	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd					[55]
Brassicaceae	<i>Sisymbrium officinale</i>	14	2	nd	nd	nd	1,7	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd					[55]
Brassicaceae	<i>Thlaspi arvense</i>	14	2	nd	nd	nd	2,5	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd					[55]
Byblidaceae	<i>Byblis aquatica</i>	16	2		14	2	2,1	2	2	2										2							[67]
Byblidaceae	<i>Byblis filifolia 2x</i>	16	2		16		2,5	4	4	4										4							[67]
Byblidaceae	<i>Byblis filifolia 4x</i>	32	4		32		2,5	8	8	8										4	4						[67]
Byblidaceae	<i>Byblis guehoi</i>	32	4		32		2,5	12	12	12										12							[67]
Byblidaceae	<i>Byblis liniflora</i>	32	4		28	4	2,5	10	10	10										10							[67]
Byblidaceae	<i>Byblis rorida A</i>	16	2		12	4	2,5	2	2	2										2							[67]
Byblidaceae	<i>Byblis rorida B</i>	16	2		12	4	2,5	3	3	3										3							[67]
Campanulaceae	<i>Lobelia brasiliensis</i>	28	2	nd	nd	nd	nd	4	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd					[68]
Cannabaceae	<i>Humulus japonicus</i>	16	2		6	10	1,6	2	2		2					2											[69]
Cannabaceae	<i>Humulus lupulus</i> ♀	20	2		14	6	3,8	4	4	4						2							2				[70]
Caricaceae	<i>Carica papaya</i>	18	2		18		1,7	6	6	6						4		2									[71]
Caricaceae	<i>Vasconcellea cundinamarcensis</i>	18	2		12	6	1,7	2	2		2										2						[71]
Caricaceae	<i>Vasconcellea goudotiana</i>	18	2		14	4	1,7	2	2	2										2							[71]
Caryophyllaceae	<i>Silene chalcedonica</i>	24	2		22	2	3,3	2	2	2					2												[72]
Caryophyllaceae	<i>Silene cintrana</i>	24	2		8	16	2,5	2	2		2				2												[73]
Caryophyllaceae	<i>Silene latifolia</i> ♀	24	2		6	18	3,0	6	6	6					2							2					[72]
Caryophyllaceae	<i>Silene pendula</i>	24	2		12	12	1,7	8	8	6	2			2	4		2										[72]
Caryophyllaceae	<i>Silene rothmaleri</i>	24	2		8	16	2,5	2	2		2					2											[73]
Caryophyllaceae	<i>Silene vulgaris</i>	24	2		16	8	1,7	4	4	2	2				2				2								[72]
Commelinaceae	<i>Callisia cordifolia</i>	14	2			2	12	7,8	2	2			2								2						[74]
Commelinaceae	<i>Callisia filiformis</i>	14	2				14	5,1	2	2			2									2					[74]
Commelinaceae	<i>Callisia fragrans</i>	12	2			6	6	13,3	2	2			2									2					[74]
Commelinaceae	<i>Callisia gentlei var. elegans</i>	12	2			2	10	6,0	2	2			2									2					[74]
Commelinaceae	<i>Callisia monandra</i>	14	2		6	6	2	3,6	2	2	2											2					[74]
Commelinaceae	<i>Callisia multiflora</i>	28	4			12	16	3,2	2	2		2										2					[74]
Commelinaceae	<i>Callisia repens</i>	12	2			4	8	4,0	2	2		2				2											[74]
Commelinaceae	<i>Callisia warszewicziana</i>	16	2		2	4	10	4,7	2	2			2									2					[74]
Commelinaceae	<i>Rhoeo spathacea</i>	12	2		5	6	1	8,3	8	7	3	3	1			2	2							4			[75]
Commelinaceae	<i>Tripogandra diuretica</i>	64	8		8	12	44	2,9	3	3			3									3					[76]
Commelinaceae	<i>Tripogandra glandulosa</i>	16	2		2		14	5,7	2	2			2						2								[76]
Commelinaceae	<i>Tripogandra serrulata</i>	48	6		6	2	40	5,2	6	6			6										6				[76]
Convolvulaceae	<i>Cuscuta approximata</i>	28	4	+			nc		6	6														2	4		[77]

Família	Espécie	2n	Morfologia cromossômica ^a						Crom. com DNAr 5S				Núm. de sítios por reg. do crom. ^{a, b}												Referências ^c	
			Nível de ploidia (x)	Holocêntricos	Metacêntrico	Submetacêntrico	Acrocêntrico	Tamanho crom. médio do cariótipo (µm) ^a	Sítios de DNAr 5S	Cromossomos com DNAr 5S	Metacêntrico	Submetacêntrico	Acrocêntrico	c-bt	c-t	c-it	c-ip	c-p	cen	l-p	l-lp	l-it	l-t	int (holocêntricos) ^b		t (holocêntricos) ^b
Convolvulaceae	<i>Ipomoea batatas</i> 1	90	6	nd	nd	nd	0,8	6	6	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[78]
Convolvulaceae	<i>Ipomoea batatas</i> 2	90	6	nd	nd	nd	1,7	6	6	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[78]
Convolvulaceae	<i>Ipomoea leucantha</i>	30	2	nd	nd	nd	nd	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[78]
Convolvulaceae	<i>Ipomoea setosa</i>	30	2	nd	nd	nd	2,4	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[78]
Convolvulaceae	<i>Ipomoea tabascanana</i>	60	4	nd	nd	nd	1,5	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[78]
Convolvulaceae	<i>Ipomoea tiliacae</i>	30	2	nd	nd	nd	1,5	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[78]
Convolvulaceae	<i>Ipomoea trifida</i>	30	2	nd	nd	nd	1,5	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[78]
Convolvulaceae	<i>Ipomoea trifida</i> 4x	60	4	nd	nd	nd	1,5	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[78]
Convolvulaceae	<i>Ipomoea triloba</i>	30	2	nd	nd	nd	1,6	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[78]
Cucurbitaceae	<i>Cucumis sativus</i> cv. Winter Long	14	2	12	2		2,4	2	2	2				2			4		nd	nd	nd	nd	nd			[79]
Cucurbitaceae	<i>Cucumis sativus</i> inbred line 9930	14	2	14			2,5	2	2	2				2												[80]
Cupressaceae	<i>Juniperus chinensis</i> var. <i>procumbens</i>	44	4	44			5,0	4	4	4							2									[81]
Cupressaceae	<i>Juniperus chinensis</i> var. <i>sargentii</i>	22	2	22			5,8	2	2	2							2									[81]
Cupressaceae	<i>Juniperus lutchuensis</i>	22	2	22			5,0	2	2	2							2									[81]
Cyperaceae	<i>Diplacrum capitatum</i>	36	nd	+			nc	2	2														0	2		[82]
Cyperaceae	<i>Eleocharis acutangula</i>	54	10	+			nc	4	4														0	4		[83]
Cyperaceae	<i>Eleocharis bonariensis</i>	20	4	+			nc	4	4														0	4		[83]
Cyperaceae	<i>Eleocharis capillacea</i>	10	2	+			nc	2	2														0	2		[83]
Cyperaceae	<i>Eleocharis confervoides</i>	40	8	+			nc	2	2														0	2		[82]
Cyperaceae	<i>Eleocharis contracta</i>	20	4	+			nc	2	2														0	2		[83]
Cyperaceae	<i>Eleocharis debilis</i>	30	6	+			nc	2	2														0	2		[83]
Cyperaceae	<i>Eleocharis filiculmis</i>	30	6	+			nc	2	2														0	2		[83]
Cyperaceae	<i>Eleocharis flavescentes</i>	10	2	+			nc	2	2														2	0		[83]
Cyperaceae	<i>Eleocharis geniculata</i> 2	10	2	+			nc	2	2														2	0		[83]
Cyperaceae	<i>Eleocharis geniculata</i> 4	20	4	+			nc	2	2														2	0		[83]
Cyperaceae	<i>Eleocharis interstincta</i>	40	8	+			nc	4	4														0	4		[83]
Cyperaceae	<i>Eleocharis laevigulumis</i>	60	12	+			nc	4	4														0	4		[83]
Cyperaceae	<i>Eleocharis liesneri</i>	50	10	+			nc	4	4														0	4		[83]
Cyperaceae	<i>Eleocharis loefgreniana</i>	20	4	+			nc	2	2														0	2		[83]
Cyperaceae	<i>Eleocharis maculosa</i> 10-4	10	2	+			nc	2	2														0	2		[84]
Cyperaceae	<i>Eleocharis maculosa</i> 6	6	2	+			nc	2	2														2	0		[84]
Cyperaceae	<i>Eleocharis maculosa</i> 7	7	2	+			nc	2	2														1	1		[84]
Cyperaceae	<i>Eleocharis maculosa</i> 8	8	2	+			nc	2	2														1	1		[84]
Cyperaceae	<i>Eleocharis minima</i>	20	4	+			nc	2	2														0	2		[83]
Cyperaceae	<i>Eleocharis montana</i>	40	8	+			nc	2	2														0	2		[83]
Cyperaceae	<i>Eleocharis nana</i>	20	4	+			nc	2	2														0	2		[83]
Cyperaceae	<i>Eleocharis niederleinii</i>	20	4	+			nc	2	2														0	2		[83]
Cyperaceae	<i>Eleocharis obtusetrigona</i>	52	10	+			nc	4	4														0	4		[83]
Cyperaceae	<i>Eleocharis plicarhachis</i>	54	10	+			nc	4	4														0	4		[83]
Cyperaceae	<i>Eleocharis sellowiana</i> 2	10	2	+			nc	2	2														2	0		[83]
Cyperaceae	<i>Eleocharis sellowiana</i> 4	20	4	+			nc	2	2														2	0		[83]
Cyperaceae	<i>Eleocharis</i> sp.	10	2	+			nc	2	2														0	2		[83]
Cyperaceae	<i>Eleocharis subarticulata</i>	6	2	+			nc	2	2														2	0		[83]
Cyperaceae	<i>Eleocharis viridans</i>	20	4	+			nc	2	2														0	2		[83]
Cyperaceae	<i>Fimbristylis cymosa</i>	50	nd	+			nc	2	2														0	2		[82]
Cyperaceae	<i>Fimbristylis dichotoma</i>	30	nd	+			nc	4	4														2	2		[82]

Família	Espécie	2n	Morfologia cromossômica ^a					Tamanho crom. médio do cariótipo (µm) ^a	Sítios de DNAr 5S	Cromossomos com DNAr 5S	Crom. com DNAr 5S			Núm. de sítios por reg. do crom. ^{a, b}												int (holocinéticos) ^b	t (holocinéticos) ^b	Referências ^c
			Nível de ploidia (x)	Holocinéticos	Metacêntrico	Submetacêntrico	Acrocêntrico				Metacêntrico	Submetacêntrico	Acrocêntrico	c-bt	c-t	c-it	c-ip	c-p	cen	l-p	l-lp	l-it	l-t					
Cyperaceae	<i>Kyllinga brevifolia</i>	120	nd	+				nc	10	10														nd	nd	[82]		
Cyperaceae	<i>Rhynchospora cephalotes</i>	19	nd	+				nc	2	2														2	0	[82]		
Cyperaceae	<i>Rhynchospora ciliata</i>	10	2	+				nc	2	2														2	0	[82]		
Cyperaceae	<i>Rhynchospora contracta</i>	18	nd	+				nc	2	2														2	0	[82]		
Cyperaceae	<i>Rhynchospora holoschoenoides</i>	20	nd	+				nc	2	2														2	0	[82]		
Cyperaceae	<i>Rhynchospora pubera</i>	10	2	+				nc	10	10														6	4	[82]		
Cyperaceae	<i>Rhynchospora tenuis</i> 2x	4	2	+				nc	2	2														2	0	[82]		
Euphorbiaceae	<i>Manihot dichotoma</i>	36	4		nd	nd	nd	1,7	2	2		2											2			[85]		
Euphorbiaceae	<i>Manihot esculenta</i> 'Alpim Bravo'	36	4		nd	nd	nd	1,8	2	2	2												2			[85]		
Fabaceae	<i>Arachis batizocoi</i> pi298639	20	2		16	4		3,5	2	2	2								2							[86]		
Fabaceae	<i>Arachis batizocoi</i> S30079	20	2		14	6		3,6	6	6	2	4						2		2	2					[87]		
Fabaceae	<i>Arachis benensis</i>	20	2		16	4		2,5	2	2	2							2								[87]		
Fabaceae	<i>Arachis cardenasii</i>	20	2		18	2		3,4	2	2	2							2								[88]		
Fabaceae	<i>Arachis chiquitana</i>	20	2		18	2		3,3	2	2	2							2								[88]		
Fabaceae	<i>Arachis correntina</i>	20	2		16	4		3,3	2	2	2							2								[88]		
Fabaceae	<i>Arachis cruziana</i>	20	2		16	4		2,8	6	6	4	2						2		2	2					[87]		
Fabaceae	<i>Arachis diogoi</i>	20	2		18	2		3,4	2	2	2							2								[88]		
Fabaceae	<i>Arachis duranensis</i>	20	2		18	2		2,9	2	2	2							2								[88]		
Fabaceae	<i>Arachis glandulifera</i>	20	2		6	6	8	3,8	2	2		2									2					[89]		
Fabaceae	<i>Arachis gregoryi</i>	20	2		16	4		2,9	2	2	2									2						[87]		
Fabaceae	<i>Arachis helodes</i>	20	2		18	2		2,9	2	2	2							2								[88]		
Fabaceae	<i>Arachis herzogii</i>	20	2		18	2		3,7	2	2	2							2								[88]		
Fabaceae	<i>Arachis hypogaea</i>	40	4		38	2		3,4	4	4	4			2				2								[86]		
Fabaceae	<i>Arachis ipaensis</i>	20	2		20			2,9	2	2	2							2								[86]		
Fabaceae	<i>Arachis kempff-mercadoi</i>	20	2		18	2		3,6	2	2	2							2								[88]		
Fabaceae	<i>Arachis krapovickasii</i>	20	2		12	8		3,5	6	6	2	4						2		2	2					[87]		
Fabaceae	<i>Arachis kuhlmannii</i>	20	2		18	2		4,0	2	2	2							2								[88]		
Fabaceae	<i>Arachis magna</i>	20	2		18	2		3,1	2	2	2							2								[87]		
Fabaceae	<i>Arachis monticola</i>	40	4		38	2		3,3	4	4	4			2				2								[86]		
Fabaceae	<i>Arachis schininii</i>	20	2		18		2	2,9	2	2	2							2								[88]		
Fabaceae	<i>Arachis stenosperma</i>	20	2		18	2		3,6	2	2	2							2								[88]		
Fabaceae	<i>Arachis trinitensis</i>	20	2		20			2,9	2	2	2							2								[87]		
Fabaceae	<i>Arachis valida</i>	20	2		20			3,3	2	2	2									2						[87]		
Fabaceae	<i>Arachis villosa</i>	20	2		18	2		3,8	2	2	2							2								[88]		
Fabaceae	<i>Arachis williamsii</i> CTES	20	2		20			2,9	2	2	2									2						[87]		
Fabaceae	<i>Arachis williamsii</i> W1118	20	2		18	2		3,5	2	2	2									2						[86]		
Fabaceae	<i>Caesalpinia ferrea</i> var. <i>ferrea</i> 4x	48	4		32	16		3,1	4	4	4											4				Luiz Gustavo Souza (com. pessoal)		
Fabaceae	<i>Caesalpinia ferrea</i> var. <i>ferrea</i> 6x	72	6		48	24		3,1	6	6	6											6				Luiz Gustavo Souza (com. pessoal)		
Fabaceae	<i>Caesalpinia ferrea</i> var. <i>parvifolia</i>	24	2		16	8		3,0	2	2	2											2				Luiz Gustavo Souza (com. pessoal)		
Fabaceae	<i>Cicer arietinum</i>	16	2		nd	nd	nd	2,8	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[90]		
Fabaceae	<i>Crotalaria juncea</i>	16	2		16			2,5	2	2	2									2						[91]		
Fabaceae	<i>Glycine max</i>	40	2		nd	nd	nd	1,7	2	2	2				2											[92]		
Fabaceae	<i>Lathyrus annuus</i>	14	2		12	2		8,4	4	4	4					2							2			[93]		
Fabaceae	<i>Lathyrus aphaca</i>	14	2		4	10		6,2	4	4	2	2			2		2									[93]		
Fabaceae	<i>Lathyrus cicera</i>	14	2		12	2		8,2	6	6	4	2			4			2								[93]		
Fabaceae	<i>Lathyrus clymenum</i>	14	2		8	6		5,8	6	4	2	2									4	2				[93]		

Família	Espécie	2n	Nível de ploidia (x)	Morfologia cromossômica ^a				Tamanho crom. médio do cariótipo (µm) ^a	Sítios de DNAr 5S	Cromossomos com DNAr 5S	Crom. com DNAr 5S ^{a, b}												Referências ^c			
				Holocêntricos	Metacêntrico	Submetacêntrico	Acrocêntrico				Metacêntrico	Submetacêntrico	Acrocêntrico	Núm. de sítios por reg. do crom. ^{a, b}												
														c-bt	c-t	c-it	c-ip	c-p	cen	l-p	l-lp	l-it		l-t	int (holocêntricos) ^b	tr (holocêntricos) ^b
Fabaceae	<i>Lathyrus ochrus</i>	14	2		6		8	7,0	4	2																[93]
Fabaceae	<i>Lathyrus sativus</i>	14	2		6	8		8,6	4	4	2	2			2		2									[93]
Fabaceae	<i>Lathyrus tingitanus</i>	14	2		8	6		11,7	6	4		4					2			2		2				[93]
Fabaceae	<i>Lens culinaris ssp. orientalis</i>	14	2		6	6	2	4,2	4	4		4					2			2						[94]
Fabaceae	<i>Lens ervoides</i>	14	2		4	10		4,2	4	4		4					2			2						[94]
Fabaceae	<i>Lens lamottei</i>	14	2		4	10		4,2	4	4		4					2			2						[94]
Fabaceae	<i>Lens nigricans</i>	14	2		4	10		4,2	4	4		4					2			2						[94]
Fabaceae	<i>Lens odemensis</i>	14	2		4	10		4,2	4	4		4					2			2						[94]
Fabaceae	<i>Lens tomentosus 120</i>	14	2		4	10		4,2	4	4		4					2			2						[94]
Fabaceae	<i>Lens tomentosus 133</i>	14	2		2	12		4,7	4	4		4					2			2						[94]
Fabaceae	<i>Lens tomentosus 149</i>	14	2		4	10		5,8	4	4		4					2			2						[94]
Fabaceae	<i>Lotus burtii</i>	12	2		10	2		2,2	2	2	2						2									[95]
Fabaceae	<i>Lotus filicaulis</i>	12	2		8	2	2	1,4	2	2	2						2									[96]
Fabaceae	<i>Lotus japonicus Gifu</i>	12	2		10	2		1,9	2	2		2					2									[96]
Fabaceae	<i>Lotus japonicus Miyakojima MG-20</i>	12	2		8	4		1,6	2	2		2					2									[97]
Fabaceae	<i>Lupinus angustifolius</i>	40	2		36	4		0,8	8	8	6	2					8									[98]
Fabaceae	<i>Lupinus cosentinii</i>	32	2		22	10		1,7	2	2	2									2						[98]
Fabaceae	<i>Medicago glomerata</i>	16	2		nd	nd	nd	3,3	4	4	2	2					2			2						[99]
Fabaceae	<i>Medicago sativa ssp. coerulea / ssp. falcata</i>	16	2		nd	nd	nd	3,3	4	4	2	2					2			2						[99]
Fabaceae	<i>Medicago sativa ssp. falcata 4x / ssp. sativa</i>	32	4		nd	nd	nd	3,3	8	8	6	2					4			4						[99]
Fabaceae	<i>Phaseolus acutifolius var. latifolius</i>	22	2		20	2		2,6	6	6	6					2				2	2					[100]
Fabaceae	<i>Phaseolus coccineus</i>	22	2		12	6	4	2,6	4	4		2	2						2	2						[100]
Fabaceae	<i>Phaseolus lunatus fa02</i>	22	2		14	8		3,3	4	2		4					2		2							[101]
Fabaceae	<i>Phaseolus lunatus G26460, G2585, fa18, "vermelinha"</i>	22	2		14	8		3,3	2	2		2					2									[101]
Fabaceae	<i>Phaseolus vulgaris cv Calima</i>	22	2		6	14	2	1,6	4	4		4							2	2						[102]
Fabaceae	<i>Phaseolus vulgaris cv Saxa5</i>	22	2		6	14	2	1,6	4	4		4							2	2						[102]
Fabaceae	<i>Phaseolus vulgaris cv Saxa6</i>	22	2		6	14	2	1,6	4	4		4							2	2						[102]
Fabaceae	<i>Phaseolus vulgaris 'Jalo EEP558'</i>	22	2		nd	nd	nd	2,5	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[103]
Fabaceae	<i>Phaseolus vulgaris 'Jamapa'</i>	22	2		nd	nd	nd	2,5	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[103]
Fabaceae	<i>Phaseolus vulgaris 'Pajarito' G24404</i>	22	2		nd	nd	nd	1,7	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[103]
Fabaceae	<i>Phaseolus vulgaris 'Pajarito' G24423</i>	22	2		nd	nd	nd	2,5	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[103]
Fabaceae	<i>Phaseolus vulgaris 'Pinto UI114'</i>	22	2		nd	nd	nd	1,7	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[103]
Fabaceae	<i>Phaseolus vulgaris 'Wax'</i>	22	2		12	8	2	2,2	4	4		2	2						2	2						[100]
Fabaceae	<i>Pisum sativum L. cv Grüne Victoria</i>	14	2		8	4	2	6,6	8	8	6		2			2	2					2				[104]
Fabaceae	<i>Trifolium ambiguum</i>	48	6		nd	nd	nd	2,5	6	6	6								6							[105]
Fabaceae	<i>Trifolium campestre</i>	14	2		14			2,5	2	2	2							2								[106]
Fabaceae	<i>Trifolium dubium</i>	30	2		30			2,3	4	4		4						4								[106]
Fabaceae	<i>Trifolium hybridum</i>	16	2		nd	nd	nd	2,5	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[105]
Fabaceae	<i>Trifolium micranthum</i>	16	2		16			2,5	2	2	2							2								[106]
Fabaceae	<i>Trifolium nigrescens ssp. meneghinianum</i>	16	2		12	4		0,8	2	2	2									2						[107]
Fabaceae	<i>Trifolium nigrescens ssp. nigrescens</i>	16	2		12	4		0,8	2	2	2									2						[107]
Fabaceae	<i>Trifolium nigrescens ssp. petrisavii</i>	16	2		12	4		0,8	2	2	2									2						[107]
Fabaceae	<i>Trifolium occidentale</i>	16	2		nd	nd	nd	2,5	4	4	2	2						2		2						[105]
Fabaceae	<i>Trifolium pratense R130</i>	14	2		4	10		2,1	6	4	2	2				2	2			2						[108]
Fabaceae	<i>Trifolium repens</i>	32	4		nd	nd	nd	2,5	4	4	2	2								4						[105]
Fabaceae	<i>Trifolium uniflorum</i>	32	4		nd	nd	nd	2,5	4	4		4								4						[105]

Família	Espécie	2n	Nível de ploidia (x)	Morfologia cromossômica ^a				Tamanho crom. médio do cariótipo (µm) ^a	Sítios de DNAr 5S	Cromossomos com DNAr 5S	Crom. com DNAr 5S										Núm. de sítios por reg. do crom. ^{a, b}										Referências ^c
				Holocêntricos	Metacêntrico	Submetacêntrico	Acrocêntrico				Metacêntrico	Submetacêntrico	Acrocêntrico	c-bt	c-t	c-it	c-ip	c-p	cen	l-p	l-lp	l-it	l-t	int (holocêntricos) ^b	t (holocêntricos) ^b						
Pinaceae	<i>Pinus massoniana</i>	24	2		24			12,0	2	2	2														2			[143]			
Pinaceae	<i>Pinus merkusii</i>	24	2		22	2		14,0	4	4	4														2			[143]			
Pinaceae	<i>Pinus nigra</i>	24	2		22	2		12,0	4	4	4														2			[144]			
Pinaceae	<i>Pinus strobus</i>	24	2		24			20,1	4	4	4					4												[142]			
Pinaceae	<i>Pinus sylvestris</i>	24	2		22	2		12,0	4	4	4														2			[144]			
Pinaceae	<i>Pinus tabuliformis</i>	24	2		22	2		14,0	4	4	4														2			[143]			
Pinaceae	<i>Pinus taeda</i>	24	2		22	2		12,0	4	4	4					2												[146]			
Pinaceae	<i>Pinus thunbergii</i>	24	2		22	2		12,0	4	4	4														2			[144]			
Pinaceae	<i>Pinus wallichiana</i>	24	2		24			20,8	4	4	4					2	2											[142]			
Pinaceae	<i>Pinus yunnanensis</i>	24	2		24			13,5	4	4	4														2			[143]			
Plantaginaceae	<i>Plantago arenaria</i>	12	2		10	2		2,5	4	2	2														2	2		[147]			
Plantaginaceae	<i>Plantago lagopus</i>	12	2		8		4	2,3	2	2	2														2			[147]			
Plantaginaceae	<i>Plantago lanceolata</i>	12	2		8		4	2,3	4	4	2		2			2												[147]			
Plantaginaceae	<i>Plantago major</i>	12	2		6	6		2,2	4	2	2														2			[147]			
Plantaginaceae	<i>Plantago ovata</i>	8	2		4		4	2,5	2	2	2																	[148]			
Plantaginaceae	<i>Plantago rhodosperma</i>	24	4		8	16		2,5	2	2		2													2			[147]			
Plantaginaceae	<i>Plantago rugelii</i>	24	4		8	16		2,5	2	2	2														2			[147]			
Poaceae	<i>Aegilops bicornis</i>	14	2		6	8		8,3	4	4	4					4												[149]			
Poaceae	<i>Aegilops biuncialis k2682</i>	28	4		nd	nd	nd	8,9	8	8	8							8										[150]			
Poaceae	<i>Aegilops biuncialis k3007</i>	28	4		nd	nd	nd	8,3	8	8	6	2				2	4									2		[150]			
Poaceae	<i>Aegilops caudata</i>	14	2		2	6	6	8,3	4	4	2	2						2										[149]			
Poaceae	<i>Aegilops columnaris i571173</i>	28	4		nd	nd	nd	6,5	8	6	2	4				2	4		2									[150]			
Poaceae	<i>Aegilops comosa</i>	14	2		8	6		8,3	4	4	2	2				4												[149]			
Poaceae	<i>Aegilops cylindrica TA2204</i>	28	4		12	8	8	8,3	8	8	4	4				4	4											[151]			
Poaceae	<i>Aegilops geniculata ta1702</i>	28	4		nd	nd	nd	9,1	6	6		6				2	4											[150]			
Poaceae	<i>Aegilops kotschy K201</i>	28	4		nd	nd	nd	8,6	8	8	2	6				2	6											[150]			
Poaceae	<i>Aegilops longissima</i>	14	2		4	10		8,3	4	4		4				2	2											[149]			
Poaceae	<i>Aegilops mutica</i>	14	2		10	4		8,3	4	4		4				2	2											[149]			
Poaceae	<i>Aegilops neglecta 6x</i>	42	6		nd	nd	nd	9,4	14	12	4	8				4	4	4								2		[150]			
Poaceae	<i>Aegilops peregrina KU141</i>	28	4		nd	nd	nd	6,8	8	8	2	6				4	4											[150]			
Poaceae	<i>Aegilops searsii</i>	14	2		12	2		8,3	4	4	2	2				2	2											[149]			
Poaceae	<i>Aegilops sharonensis (Caesarea)</i>	14	2		nd	nd	nd	8,3	4	4		4				2	2											[152]			
Poaceae	<i>Aegilops sharonensis Kishon</i>	14	2		nd	nd	nd	8,3	6	6	2					4	2											[152]			
Poaceae	<i>Aegilops sharonensis TA1995</i>	14	2		8	6		8,3	4	4		4				2	2											[149]			
Poaceae	<i>Aegilops speltoides Kishon genotipo 4-2</i>	14	2		nd	nd	nd	nd	2	2		2					2											[152]			
Poaceae	<i>Aegilops speltoides TA1789/TA1783</i>	14	2		10	4		8,3	2	2		2					2											[149]			
Poaceae	<i>Aegilops speltoides Ts24 / Ts84 / genotipo4-1</i>	14	2		12	2		8,3	2	2		2					2											[152]			
Poaceae	<i>Aegilops tauschii</i>	14	2		10	4		8,3	4	4		4				2	2											[149]			
Poaceae	<i>Aegilops triuncialis k2472</i>	28	4		nd	nd	nd	9,1	8	8		8				4		4										[150]			
Poaceae	<i>Aegilops umbellulata</i>	14	2		2	6	6	8,3	4	4	2	2				2	2											[153]			
Poaceae	<i>Aegilops umbellulata TA1830/TA1823</i>	14	2		4	6	4	8,3	4	4	2	2				2	2											[149]			
Poaceae	<i>Aegilops uniaristata</i>	14	2			6	8	8,3	4	4		4					2								2			[149]			
Poaceae	<i>Avena canariensis k293</i>	14	2		10	4		6,3	4	2		2						2										[154]			
Poaceae	<i>Avena clauda k200</i>	14	2		4	6	4	6,6	4	2		2													2			[155]			
Poaceae	<i>Avena insularis k-2102</i>	28	4		20	8		5,8	8	6	2	4				2									2	2		[156]			
Poaceae	<i>Avena longiglumis k1810</i>	14	2		10	4		6,3	4	2		2				2									2			[154]			

Família	Espécie	2n	Nível de ploidia (x)	Morfologia cromossômica ^a				Tamanho crom. médio do cariótipo (µm) ^a	Sítios de DNAr 5S	Cromossomos com DNAr 5S	Crom. com DNAr 5S														Núm. de sítios por reg. do crom. ^{a, b}														Referências ^c
				Holocêntricos	Metacêntrico	Submetacêntrico	Acrocêntrico				DNAr 5S	Metacêntrico	Submetacêntrico	Acrocêntrico	c-bt	c-t	c-it	c-ip	c-p	cen	l-p	l-lp	l-it	l-t	int (holocêntricos) ^b	t (holocêntricos) ^b													
Poaceae	<i>Saccharum officinarum</i> ♀ x <i>spontaneum</i> My5514	102	11	nd	nd	nd		4,5	10	10	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[179]										
Poaceae	<i>Saccharum robustum</i> Mol4503	60	6	50	10			4,2	6	6	6				6														[178]										
Poaceae	<i>Saccharum robustum</i> NG77230	80	8	72	8			2,2	8	8	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[178]										
Poaceae	<i>Saccharum spontaneum</i> AP85-361	32	4	nd	nd	nd		3,1	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	[180]										
Poaceae	<i>Saccharum spontaneum</i> NG51-2	80	10	72	8			2,4	10	10	10									10									[178]										
Poaceae	<i>Secale africanum</i>	14	2	8	6			5,8	4	4		4						2	2										[181]										
Poaceae	<i>Secale cereale</i>	14	2	6	8			5,8	6	6	2	4				2	2	2											[182]										
Poaceae	<i>Secale vavilovii</i>	14	2	6	8			5,8	6	6	2	4				4	2												[183]										
Poaceae	<i>Taeniatherum caput-medusae</i>	14	2	10	4			nd	4	4	2	2				4													[163]										
Poaceae	<i>Thinopyrum distichum</i>	28	4	16	12			5,5	8	8	2	6					4	4											[184]										
Poaceae	<i>Thinopyrum ponticum</i>	70	10	nd	nd	nd		10,0	20	20		20						20											[185]										
Poaceae	<i>Triticum dicoccoides</i>	28	4	16	12			7,5	8	8		8				6	2												[186]										
Poaceae	<i>Triticum turgidum</i>	28	4	nd	nd	nd		nd	6	6	2	4				4	2												[184]										
Poaceae	<i>Triticum urartu</i>	14	2	6	8			6,6	4	4		4				4													[186]										
Poaceae	<i>Zea mays</i> L. cv <i>Seneca 60</i>	20	2	10	10			4,2	2	2	2														2				[187]										
Poaceae	<i>Zingeria biebersteiniana</i>	4	2	4				4,2	4	4	4					2			2										[188]										
Podocarpaceae	<i>Podocarpus totara</i>	34	2	nd	nd	nd		5,6	2	2		2				2													[189]										
Polygonaceae	<i>Rumex acetosa</i> ♀	14	2	2	2	10		2,8	4	4			2												2		2		[190]										
Polygonaceae	<i>Rumex acetosa</i> ♂	15	2	3	2	10		4,4	4	4			2											2		2			[190]										
Ranunculaceae	<i>Anemone hortensis</i>	16	2	8	2	6		8,2	4	4		2	2		2			2											[191]										
Ranunculaceae	<i>Hepatica acutiloba</i>	14	2	10	2	2		11,0	2	2		2						2											[192]										
Ranunculaceae	<i>Hepatica asiatica</i> 17626	14	2	12		2		5,8	2	2	2							2											[192]										
Ranunculaceae	<i>Hepatica asiatica</i> 3220	14	2	12		2		8,3	2	2	2							2											[192]										
Ranunculaceae	<i>Hepatica henryi</i>	28	4	24		4		9,4	2	2	2							2											[192]										
Ranunculaceae	<i>Hepatica insularis</i>	14	2	12		2		12,5	2	2	2							2											[192]										
Ranunculaceae	<i>Hepatica maxima</i>	14	2	10	2	2		7,8	2	2		2						2											[192]										
Ranunculaceae	<i>Hepatica nobilis</i> var. <i>nobilis</i> / <i>japonica</i>	14	2	12		2		7,8	2	2	2							2											[192]										
Ranunculaceae	<i>Hepatica nobilis</i> var. <i>pubescens</i>	28	4	24		4		4,7	4	4	4							4											[192]										
Ranunculaceae	<i>Hepatica transsilvanica</i>	28	4	22	2	4		7,6	4	4	2	2						4											[192]										
Ranunculaceae	<i>Pulsatilla cernua</i>	16	2	nd	nd	nd		11,3	4	4	2		2							2					2				[193]										
Ranunculaceae	<i>Pulsatilla chinensis</i>	16	2	nd	nd	nd		12,7	4	4	2		2							2					2				[193]										
Ranunculaceae	<i>Pulsatilla davurica</i>	16	2	nd	nd	nd		12,7	4	4	2		2							2					2				[193]										
Ranunculaceae	<i>Pulsatilla koreana</i>	16	2	nd	nd	nd		9,9	6	6	2		4							2					4				[193]										
Ranunculaceae	<i>Pulsatilla tongkangensis</i>	16	2	nd	nd	nd		5,7	3	3	1		2							1					2				[193]										
Ranunculaceae	<i>Ranunculus cantoniensis</i>	32	4	8	8	16		4,5	4	4			4					4											[194]										
Ranunculaceae	<i>Ranunculus chinensis</i>	16	2	4	2	10		4,7	2	2			2					2											[194]										
Ranunculaceae	<i>Ranunculus silerifolius</i> Matsuyama/Karatsu	16	2	4	8	4		6,0	2	2	2							2											[195]										
Ranunculaceae	<i>Ranunculus silerifolius</i> Mugi/Otaru	16	2	2	6	8		6,0	2	2			2					2											[195]										
Ranunculaceae	<i>Ranunculus trigonus</i>	16	2	6	2	8		5,8	2	2			2					2											[194]										
Rosaceae	<i>Rosa canina</i>	35	5	nd	nd	nd		nd	8	8		5	3							8									[196]										
Rosaceae	<i>Rosa chinensis</i> var. <i>Spontanea</i>	14	2	4	10			nd	4	4		4						2		2									[197]										
Rosaceae	<i>Rosa foliolosa</i>	14	2	6	8			nd	2	2		2								2									[198]										
Rosaceae	<i>Rosa gigantea</i>	14	2	6	8			nd	3	3		4						2		1									[197]										
Rosaceae	<i>Rosa marretii</i>	14	2	4	8	2		nd	2	2		2								2									[198]										
Rosaceae	<i>Rosa moschata</i>	14	2	4	8	2		nd	3	3		1	2					3											[197]										
Rosaceae	<i>Rosa multiflora</i>	14	2	4	10			nd	3	3		3						2		1									[197]										

Família	Espécie	2n	Nível de ploidia (x)	Morfologia cromossômica ^a				Tamanho crom. médio do cariótipo (µm) ^a	Sítios de DNAr 5S	Cromossomos com DNAr 5S	Crom. com DNAr 5S				Núm. de sítios por reg. do crom. ^{a, b}											Referências ^c			
				Holocêntricos	Metacêntrico	Submetacêntrico	Acrocêntrico				Metacêntrico	Submetacêntrico	Acrocêntrico	c-bt	c-t	c-it	c-ip	c-p	cen	l-p	l-lp	l-it	l-t	int (holocêntricos) ^b	t (holocêntricos) ^b				
Rosaceae	<i>Rosa rugosa</i>	14	2		4	10		nd	2	2	2									2								[198]	
Rosaceae	<i>Rosa wichurana</i>	14	2		6	6	2	nd	3	3	1	2								2		1						[197]	
Rosaceae	<i>Rosa willmottiae</i>	14	2		6	6	2	nd	2	2	2										2							[198]	
Rubiaceae	<i>Coffea canephora</i>	22	2		nd	nd	nd	1,7	4	4	4				2						2								[199]
Rubiaceae	<i>Coffea eugenoides</i>	22	2		nd	nd	nd	1,7	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[199]	
Rubiaceae	<i>Coffea heterocalyx</i>	22	2		nd	nd	nd	1,7	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[199]	
Rubiaceae	<i>Coffea humilis</i>	22	2		nd	nd	nd	1,7	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[199]	
Rubiaceae	<i>Coffea liberica</i> var. <i>dewevrei</i>	22	2		nd	nd	nd	1,7	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[199]	
Rubiaceae	<i>Coffea liberica</i> var. <i>liberica</i>	22	2		nd	nd	nd	1,7	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[199]	
Rubiaceae	<i>Coffea milloti</i>	22	2		nd	nd	nd	1,7	4	4	4				2						2							[199]	
Rubiaceae	<i>Coffea pseudozanguebariae</i>	22	2		nd	nd	nd	1,7	4	4	4				2						2							[199]	
Rubiaceae	<i>Coffea salvatrix</i>	22	2		nd	nd	nd	1,7	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[199]	
Rubiaceae	<i>Coffea sessiliflora</i>	22	2		nd	nd	nd	1,7	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[199]	
Rutaceae	<i>Atalantia monophylla</i>	18	2		nd	nd	nd	2,4	2	2	2							2										[200]	
Rutaceae	<i>Berbera koenigii</i>	18	2		nd	nd	nd	2,2	2	2	2				2													[200]	
Rutaceae	<i>Citrus hystrix</i>	18	2		nd	nd	nd	2,4	5	5	5				2				3									[200]	
Rutaceae	<i>Citrus maxima</i>	18	2		18			3,6	2	2	2														2			[201]	
Rutaceae	<i>Citrus medica</i>	18	2			18		2,5	2	2		2			2													[202]	
Rutaceae	<i>Citrus reshni</i>	18	2		18			1,7	2	2	2						2											[203]	
Rutaceae	<i>Citrus reticulata</i> cv. <i>Cravo</i>	18	2		18			1,7	2	2	2						2											[203]	
Rutaceae	<i>Clausena excavata</i>	36	4		nd	nd	nd	2,2	4	4	2	2			2										2			[200]	
Rutaceae	<i>Fortunella obovata</i>	18	2		nd	nd	nd	2,5	2	2	2							2										[200]	
Rutaceae	<i>Glycosmis pentaphylla</i>	54	6		nd	nd	nd	nd	6	6	6						6											[200]	
Rutaceae	<i>Merrillia caloxylon</i>	18	2		nd	nd	nd	2,2	2	2	2							2										[200]	
Rutaceae	<i>Murraya paniculata</i>	18	2		nd	nd	nd	2,5	2	2	2				2													[200]	
Rutaceae	<i>Poncirus trifoliata</i> Fawcett	18	2		18			2,5	6	6	6							4						2				[204]	
Rutaceae	<i>Poncirus trifoliata</i> Flying Dragon/ <i>Rubidoux</i>	18	2		18			2,5	7	6	6				1			4						2				[204]	
Rutaceae	<i>Poncirus trifoliata</i> Pomeroy	18	2		18			2,5	6	6	6							4						2				[204]	
Rutaceae	<i>Severinia buxifolia</i>	18	2		nd	nd	nd	2,3	2	2	2				2													[200]	
Rutaceae	<i>Swinglea glutinosa</i>	18	2		nd	nd	nd	3,3	2	2	2														2			[200]	
Salicaceae	<i>Populus trichocarpa</i>	38	2		nd	nd	nd	0,8	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[205]	
Sapindaceae	<i>Urvillea chacoensis</i>	22	2		2	20		1,6	2	2		2						2										[206]	
Sapindaceae	<i>Urvillea filipes</i>	22	2		nd	nd	nd	2,0	2	2	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[206]	
Sapindaceae	<i>Urvillea laevis</i>	24	2		8	16		2,7	4	4		4			4													[206]	
Scrophulariaceae	<i>Nemesia anisocarpa</i>	18	2		nd	nd	nd	1,7	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[207]	
Scrophulariaceae	<i>Nemesia barbata</i>	18	2		nd	nd	nd	nd	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[207]	
Scrophulariaceae	<i>Nemesia fruticans</i>	18	2		nd	nd	nd	3,3	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[207]	
Scrophulariaceae	<i>Nemesia macroceras</i>	18	2		nd	nd	nd	nd	4	4	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd		[207]	
Solanaceae	<i>Capsicum annuum</i> 'chilsungcho' 'hot piment'	24	2		20	2	2	6,0	2	2	2				2													[208]	
Solanaceae	<i>Capsicum annuum</i> CM334	24	2		20	2	2	4,5	2	2	2				2													[208]	
Solanaceae	<i>Capsicum baccatum</i> PBC81	24	2		22	2		4,8	2	2	2				2													[208]	
Solanaceae	<i>Capsicum chinense</i>	24	2		nd	nd	nd	nd	2	2	2				2													[209]	
Solanaceae	<i>Capsicum frutescens</i> 3CA129	24	2		20	4		4,2	2	2	2				2													[208]	
Solanaceae	<i>Capsicum frutescens</i> Tabasco	24	2		22	2		7,5	2	2	2				2													[208]	
Solanaceae	<i>Capsicum pubescens</i>	24	2		nd	nd	nd	nd	2	2	2				2													[209]	
Solanaceae	<i>Cestrum laevigatum</i>	16	2		14	2		5,0	2	2		2									2							[210]	

Família	Espécie	2n	Nível de ploidia (x)	Morfologia cromossômica ^a				Tamanho crom. médio do cariótipo (µm) ^a	Sítios de DNAr 5S	Cromossomos com DNAr 5S	Crom. com DNAr 5S			Núm. de sítios por reg. do crom. ^{a, b}												Referências ^c																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																				
				Holocêntricos	Metacêntrico	Submetacêntrico	Acrocêntrico				Metacêntrico	Submetacêntrico	Acrocêntrico	c-bt	c-t	c-it	c-ip	c-p	cen	l-p	l-lp	l-it	l-t	int (holocêntricos)	t (holocêntricos)																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																					
Solanaceae	<i>Cestrum megalophyllum</i>	16	2		14		2	6,6	2	2		2																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																		

Família	Espécie	2n	Nível de ploidia (x)	Morfologia cromossômica ^a					Tamanho crom. médio do cariótipo (µm) ^a	Sítios de DNAr 5S	Cromossomos com DNAr 5S	Crom. com DNAr 5S													Núm. de sítios por reg. do crom. ^{a, b}										Referências ^c																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																										
				Holocêntricos	Metacêntrico	Submetacêntrico	Acrocêntrico	Distribuição				Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição		Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição	Distribuição

a: nd, dados não disponíveis; nc, não calculado

b: c, braço curto; l, braço longo; bt, sítios ocupando todo o braço; t, terminal; it, intersticial-terminal; ip, intersticial-proximal; p, proximal; cen, região pericentromérica; int, intersticial

c: Veja as referências completas no final da tabela; NI: cariótipo não incluído na análise

Referências da tabela S1

1. Do GS, Seo BB, Yamamoto M, Suzuki G, Mukai Y: **Identification and chromosomal location of tandemly repeated DNA sequences in *Allium cepa***. *Genes Genet Syst* 2001, **76**(1):53-60.
2. Besendorfer V, Samardžija M, Zoldoš V, Šoli ME, Papeš D: **Chromosomal organization of ribosomal genes and nor-associated heterochromatin, and NOR activity in some populations of *Allium commutatum* Guss. (Alliaceae)**. *Bot J Linn Soc* 2002, **139**(1):99-108.
3. Lee SH, Ryu JA, Do GS, Seo BB, Pak JH, Kim IS, Song SD: **Chromosome analysis by fluorescence in situ hybridization of callus-derived regenerants in *Allium cyaneum* R.** *Plant Cell Rep* 1998, **18**(3-4):209-213.
4. Gernand D, Golczyk H, Rutten T, Ilnicki T, Houben A, Joachimiak AJ: **Tissue culture triggers chromosome alterations, amplification, and transposition of repeat sequences in *Allium fistulosum***. *Genome* 2007, **50**(5):435-442.
5. Shibata F, Hizume M: **Evolution of 5S rDNA units and their chromosomal localization in *Allium cepa* and *Allium schoenoprasum* revealed by microdissection and FISH**. *Theor Appl Genet* 2002, **105**(2-3):167-172.
6. Do G-S, Seo B-B, Pak J-H, Kim I-S, Song S-D: **Karyotypes of three somaclonal variants and wild plants of *Allium tuberosum* by bicolor FISH**. *J Plant Biol* 2000, **43**(3):143-148.
7. Souza LGR, Crosa O, Guerra M: **Karyological circumscription of *Ipheion Rafinesque* (Gilliesioideae, Alliaceae)**. *Plant Syst Evol* 2010, **287**(3):119-127.
8. Souza LGR, Crosa O, Winge H, Guerra M: **The karyotype of *Nothoscordum arenarium* Herter (Gilliesioideae, Alliaceae): A populational and cytomolecular analysis**. *Genet Mol Biol* 2009, **32**(1):111-116.
9. Souza LGR: **Citogenética, origem e evolução de *Nothoscordum gracile* (Ailton) Stearn (Alliaceae) e espécies afins da secção *Inodorum***. *Dissertação de Mestrado*. Recife, Brasil: Universidade Federal de Pernambuco; 2008.
10. Guerra M, Felix LP: **O cariótipo de *Nothoscordum pulchellum* (Alliaceae) com ênfase na heterocromatina e sítios de DNAr**. *Bol Soc Arg Bot* 2000, **35**(3-4):283-289.
11. Baeza C, Schrader O, Budahn H: **Characterization of geographically isolated accessions in five *Alstroemeria* L. species (Chile) using FISH of tandemly repeated DNA sequences and RAPD analysis**. *Plant Syst Evol* 2007, **269**(1-2):1-14.
12. Kamstra SA, Kuipers AGJ, De Jeu MJ, Ramanna MS, Jacobsen E: **Physical localisation of repetitive DNA sequences in *Alstroemeria*: Karyotyping of two species with species-specific and ribosomal DNA**. *Genome* 1997, **40**(5):652-658.
13. Schmidt T, Schwarzacher T, Heslop Harrison JS: **Physical mapping of rRNA genes by fluorescent in situ hybridization and structural analysis of 5S rRNA genes and intergenic spacer sequences in sugar beet (*Beta vulgaris*)**. *Theor Appl Genet* 1994, **88**(6-7):629-636.
14. Maughan PJ, Kolano BA, Maluszynska J, Coles ND, Bonifacio A, Rojas J, Coleman CE, Stevens MR, Fairbanks DJ, Parkinson SE *et al*: **Molecular and cytological characterization of ribosomal RNA genes in *Chenopodium quinoa* and *Chenopodium berlandieri***. *Genome* 2006, **49**(7):825-839.
15. Lan T, Liu B, Dong F, Chen R, Li X, Chen C: **Multicolor FISH analysis of rDNA and telomere on spinach**. *Front Agr China* 2008, **2**(3):314-316.
16. Ran Y, Hammett KRW, Murray BG: **Phylogenetic analysis and karyotype evolution in the genus *Clivia* (Amaryllidaceae)**. *Ann Bot* 2001, **87**(6):823-830.

17. Almeida CCS, De Lemos Carvalho PC, Guerra M: **Karyotype differentiation among *Spondias* species and the putative hybrid Umbu-cajá (Anacardiaceae).** *Bot J Linn Soc* 2007, **155**(4):541-547.
18. Iovene M, Grzebelus E, Carputo D, Jiang J, Simon PW: **Major cytogenetic landmarks and karyotype analysis in *Daucus carota* and other Apiaceae.** *Am J Bot* 2008, **95**(7):793-804.
19. Rasmussen SK, Avato P: **Characterization of chromosomes and genome organization of *Thapsia garganica* L. by localizations of rRNA genes using fluorescent in situ hybridization.** *Hereditas* 1998, **129**(3):231-239.
20. Castilho A, Vershinin A, Heslop-Harrison JS: **Repetitive DNA and the chromosomes the genome of oil palm (*Elaeis guineensis*).** *Ann Bot* 2000, **85**(6):837-844.
21. Berjano R, Roa F, Talavera S, Guerra M: **Cytotaxonomy of diploid and polyploid *Aristolochia* (Aristolochiaceae) species based on the distribution of CMA/DAPI bands and 5S and 45S rDNA sites.** *Plant Syst Evol* 2009, **280**(3-4):219-227.
22. Robert ML, Lim KY, Hanson L, Sanchez-Teyer F, Bennett MD, Leitch AR, Leitch IJ: **Wild and agronomically important *Agave* species (Asparagaceae) show proportional increases in chromosome number, genome size, and genetic markers with increasing ploidy.** *Bot J Linn Soc* 2008, **158**(2):215-222.
23. Puizina J, Weiss-Schneeweiss H, Pedrosa-Harand A, Kamenjarin J, Trinajstić I, Riha K, Schweizer D: **Karyotype analysis in *Hyacinthella dalmatica* (Hyacinthaceae) reveals vertebrate-type telomere repeats at the chromosome ends.** *Genome* 2003, **46**(6):1070-1076.
24. Hamatani S, Tagashira N, Ishida G, Kondo K: **Chromosome relationships among 13 species and one variety of *Lachenalia* (Liliaceae) with the chromosome numbers of $2n = 14$ and 16 detected by FISH using 5S rDNA and 18S rDNA probes and DAPI staining.** *Chromosome Bot* 2009, **4**(3):57-63.
25. Pedrosa A, Jantsch MF, Moscone EA, Ambros PF, Schweizer D: **Characterisation of pericentromeric and sticky intercalary heterochromatin in *Ornithogalum longibracteatum* (Hyacinthaceae).** *Chromosoma* 2001, **110**(3):203-213.
26. Choi HW, Kim JS, Lee SH, Bang JW: **Physical mapping by FISH and GISH of rDNA loci and discrimination of genomes A and B in *Scilla scilloides* complex distributed in Korea.** *J Plant Biol* 2008, **51**(6):408-412.
27. Adams SP, Leitch IJ, Bennett MD, Chase MW, Leitch AR: **Ribosomal DNA evolution and phylogeny in *Aloe* (Asphodelaceae).** *Am J Bot* 2000, **87**(11):1578-1583.
28. Mazzella C, Rodríguez M, Vaio M, Gaiero P, López-Carro B, Santiñaque FF, Folle GA, Guerra M: **Karyological features of *Achyrocline* (Asteraceae, Gnaphalieae): Stable karyotypes, low DNA content variation and linkage of rRNA genes.** *Cytogenet Genome Res* 2010, **128**(1-3):169-176.
29. Pellicer J, García S, Garnatje T, Hidalgo O, Siljak-Yakovlev S, Vallès J: **Molecular cytogenetic characterization of some representatives of the subgenera *Artemisia* and *Absinthium* (genus *Artemisia*, Asteraceae).** *Collectanea Bot* 2008, **27**:19-27.
30. Torrell M, Cerbah M, Siljak-Yakovlev S, Vallès J: **Molecular cytogenetics of the genus *Artemisia* (Asteraceae, Anthemideae): Fluorochrome banding and fluorescence in situ hybridization. I. Subgenus *Seriphidium* and related taxa.** *Plant Syst Evol* 2003, **239**(1-2):141-153.
31. Garcia S, Garnatje T, Hidalgo O, McArthur ED, Siljak-Yakovlev S, Vallès J: **Extensive ribosomal DNA (18S-5.8S-26S and 5S) colocalization in the North**

- American endemic sagebrushes (subgenus *Tridentatae*, *Artemisia*, Asteraceae) revealed by FISH.** *Plant Syst Evol* 2007, **267**(1-4):79-92.
32. Garcia S, Garnatje T, Pellicer J, McArthur ED, Siljak-Yakovlev S, Vallès J: **Ribosomal DNA, heterochromatin, and correlation with genome size in diploid and polyploid North American endemic sagebrushes (*Artemisia*, Asteraceae).** *Genome* 2009, **52**(12):1012-1024.
 33. Hoshi Y, Matoba H, Kondo K: **Physical mapping of ribosomal RNA genes in the genus *Artemisia* L. (Asteraceae).** *Caryologia* 2006, **59**(4):312-318.
 34. Garcia S, Lim KY, Chester M, Garnatje T, Pellicer J, Vallès J, Leitch AR, Kovařík A: **Linkage of 35S and 5S rRNA genes in *Artemisia* (family Asteraceae): First evidence from angiosperms.** *Chromosoma* 2009, **118**(1):85-97.
 35. Adachi J, Watanabe K, Fukui K, Ohmido N, Kosuge K: **Chromosomal location and reorganization of the 45S and 5S rDNA in the *Brachyscome lineariloba* complex (Asteraceae).** *J Plant Res* 1997, **110**(1099):371-377.
 36. Houben A, Thompson N, Ahne R, Leach CR, Verlin D, Timmis JN: **A monophyletic origin of the B chromosomes of *Brachycome dichromosomatica* (Asteraceae).** *Plant Syst Evol* 1999, **219**(1-2):127-135.
 37. Dydak M, Kolano B, Nowak T, Siwinska D, Maluszynska J: **Cytogenetic studies of three European species of *Centaurea* L. (Asteraceae).** *Hereditas* 2009, **146**(4):152-161.
 38. Montijn MB, Houtsmuller AB, Ten Hoopen R, Oud JL, Nanninga N: **The 5S rRNA gene clusters have a defined orientation toward the nucleolus in *Petunia hybrida* and *Crepis capillaris*.** *Chromosome Res* 1999, **7**(5):387-399.
 39. Abd El-Twab MH, Kondo K: **Physical mapping of 5S rDNA in chromosomes of *Dendranthema* by fluorescence in situ hybridization.** *Chromosome Sci* 2002, **6**:13-16.
 40. Moraes AP, Guerra M: **Cytological differentiation between the two subgenomes of the tetraploid *Emilia fosbergii* Nicolson and its relationship with *E. sonchifolia* (L.) DC. (Asteraceae).** *Plant Syst Evol* 2010, **287**(3):113-118.
 41. Baeza C, Schrader O: **Comparative karyotype analysis in *Haplopappus* Cass. and *Grindelia* Willd. (Asteraceae) by double FISH with rRNA specific genes.** *Plant Syst Evol* 2005, **251**(2-4):161-172.
 42. Schrader O, Ahne R, Fuchs J, Schubert I: **Karyotype analysis of *Helianthus annuus* using Giemsa banding and fluorescence in situ hybridization.** *Chromosome Res* 1997, **5**(7):451-456.
 43. Ilnicki T, Hasterok R, SzelAg Z: **Cytogenetic analysis of *Hieracium transylvanicum* (Asteraceae).** *Caryologia* 2010, **63**(2):192-196.
 44. Weiss-Schneeweiss H, Stuessy TF, Siljak-Yakovlev S, Baeza CM, Parker J: **Karyotype evolution in South American species of *Hypochaeris* (Asteraceae, Lactuceae).** *Plant Syst Evol* 2003, **241**(3-4):171-184.
 45. Weiss-Schneeweiss H, Tremetsberger K, Schneeweiss GM, Parker JS, Stuessy TF: **Karyotype diversification and evolution in diploid and polyploid South American *Hypochaeris* (Asteraceae) inferred from rDNA localization and genetic fingerprint data.** *Ann Bot* 2008, **101**(7):909-918.
 46. Tremetsberger K, Weiss-Schneeweiss H, Stuessy T, Samuel R, Kadlec G, Ortiz MA, Talavera S: **Nuclear ribosomal DNA and karyotypes indicate a NW African origin of South American *Hypochaeris* (Asteraceae, Cichorieae).** *Mol Phylogenet Evol* 2005, **35**(1):102-116.
 47. Ruas Cd, Vanzela ALL, Santos MO, Fregonezi JN, Ruas PM, Matzenbacher NI, de Aguiar-Perecin MLR: **Chromosomal organization and phylogenetic relationships**

- in *Hypochaeris* species (Asteraceae) from Brazil. *Genet Mol Biol* 2005, **28**(1):129-139.
48. Cerbah M, Coulaud J, Siljak-Yakovlev S: **rDNA organization and evolutionary relationships in the genus *Hypochaeris* (asteraceae).** *J Hered* 1998, **89**(4):312-318.
 49. Matoba H, Mizutani T, Nagano K, Hoshi Y, Uchiyama H: **Chromosomal study of lettuce and its allied species (*Lactuca* spp., Asteraceae) by means of karyotype analysis and fluorescence in situ hybridization.** *Hereditas* 2007, **144**(6):235-243.
 50. Abd El-Twab MH, Kondo K: **FISH physical mapping of 5S rDNA and telomere sequence repeats identified a peculiar chromosome mapping and mutation in *Leucanthemella linearis* and *Nipponanthemum nipponicum* in *Chrysanthemum sensu lato*.** *Chromosome Bot* 2007, **2**(1):11-17.
 51. Garnatje T, Vallès J, Vilatersana R, Garcia-Jacas N, Susanna A, Siljak-Yakovlev S: **Molecular cytogenetics of *Xeranthemum* L. and related genera (Asteraceae, Cardueae).** *Plant Biol* 2004, **6**(2):140-146.
 52. Pires JC, Lim KY, Kovarik A, Matyásek R, Boyd A, Leitch AR, Leitch IJ, Bennett MD, Soltis PS, Soltis DE: **Molecular cytogenetic analysis of recently evolved *Tragopogon* (Asteraceae) allopolyploids reveal a karyotype that is additive of the diploid progenitors.** *Am J Bot* 2004, **91**(7):1022-1035.
 53. Sheng MY, Wang LJ: **Chromosomal localization of 45S and 5S rDNA in 14 species and the implications for genome evolution of genus *Epimedium*.** *Plant Syst Evol* 2010, **290**(1):65-73.
 54. Oginuma K, Futagawa K, Hizume M, Shibata F, Kondo K: **Chromosomal evolution of three genera in the Betulaceae concerning polyploidy revealed by in situ hybridization using 5S rDNA.** *Chromosome Sci* 2000, **4**(2):47-55.
 55. Ali HBM, Lysak MA, Schubert I: **Chromosomal localization of rDNA in the Brassicaceae.** *Genome* 2005, **48**(2):341-346.
 56. Pontes O, Neves N, Silva M, Lewis MS, Madlung A, Comai L, Viegas W, Pikaard CS: **Chromosomal locus rearrangements are a rapid response to formation of the allotetraploid *Arabidopsis suecica* genome.** *Proc Natl Acad Sci U S A* 2004, **101**(52):18240-18245.
 57. Kawabe A, Nasuda S: **Polymorphic chromosomal specificity of centromere satellite families in *Arabidopsis halleri* ssp. *gemmifera*.** *Genetica* 2006, **126**(3):335-342.
 58. Murata M, Heslop-Harrison JS, Motoyoshi F: **Physical mapping of the 5S ribosomal RNA genes in *Arabidopsis thaliana* by multi-color fluorescence in situ hybridization with cosmid clones.** *Plant J* 1997, **12**(1):31-37.
 59. Hasterok R, Jenkins G, Langdon T, Jones RN, Maluszynska J: **Ribosomal DNA is an effective marker of *Brassica* chromosomes.** *Theor Appl Genet* 2001, **103**(4):486-490.
 60. Kulak S, Hasterok R, Maluszynska J: **Karyotyping of *Brassica* amphidiploids using 5S and 25S rDNA as chromosome markers.** *Hereditas* 2002, **136**(2):144-150.
 61. Hasterok R, Wolny E, Hosiawa M, Kowalczyk M, Kulak-Ksiazczyk S, Ksiazczyk T, Heneen WK, Maluszynska J: **Comparative analysis of rDNA distribution in chromosomes of various species of Brassicaceae.** *Ann Bot* 2006, **97**(2):205-216.
 62. Schrader O, Budahn H, Ahne R: **Detection of 5S and 25S rRNA genes in *Sinapis alba*, *Raphanus sativus* and *Brassica napus* by double fluorescence in situ hybridization.** *Theor Appl Genet* 2000, **100**(5):665-669.
 63. Snowdon RJ, Friedrich T, Friedt W, Köhler W: **Identifying the chromosomes of the A- and C-genome diploid *Brassica* species *B. rapa* (syn. *campestris*) and *B. oleracea* in their amphidiploid *B. napus*.** *Theor Appl Genet* 2002, **104**(4):533-538.

64. Armstrong SJ, Fransz P, Marshall DF, Jones GH: **Physical mapping of DNA repetitive sequences to mitotic and meiotic chromosomes of *Brassica oleracea* var. *alboglabra* by fluorescence in situ hybridization.** *Heredity* 1998, **81**(6):666-673.
65. Hasterok R, Wolny E, Kulak S, Zdziechiewicz A, Maluszynska J, Heneen WK: **Molecular cytogenetic analysis of *Brassica rapa*-*Brassica oleracea* var. *alboglabra* monosomic addition lines.** *Theor Appl Genet* 2005, **111**(2):196-205.
66. Lim KB, De Jong H, Yang TJ, Park JY, Kwon SJ, Kim JS, Lim MH, Kim JA, Jin M, Jin YM *et al*: **Characterization of rDNAs and tandem repeats in the heterochromatin of *Brassica rapa*.** *Mol Cells* 2005, **19**(3):436-444.
67. Fukushima K, Imamura K, Nagano K, Hoshi Y: **Contrasting patterns of the 5S and 45S rDNA evolutions in the *Byblis liniflora* complex (Byblidaceae).** *J Plant Res* 2011, **124**(2):231-244.
68. Vanzela ALL, Cuadrado A, Vieira AOS, Jouve N: **Genome characterization and relationships between two species of the genus *Lobelia* (Campanulaceae) determined by repeated DNA sequences.** *Plant Syst Evol* 1999, **214**(1-4):211-218.
69. Kim SY, Kim CS, Lee J, Bang JW: **Karyotype analysis and physical mapping using two rRNA genes in dioecious plant *Humulus japonicus* Siebold & Zucc.** *Genes Genomics* 2008, **30**(2):157-161.
70. Karlov GI, Danilova TV, Horlemann C, Weber G: **Molecular cytogenetics in hop (*Humulus lupulus* L.) and identification of sex chromosomes by DAPI-banding.** *Euphytica* 2003, **132**(2):185-190.
71. Costa FR, Pereira TNS, Hodnett GL, Pereira MG, Stelly DM: **Fluorescent in situ hybridization of 18S and 5S rDNA in papaya (*Carica papaya* L.) and wild relatives.** *Caryologia* 2008, **61**(4):411-416.
72. Šíroky J, Lysák MA, Doležel J, Kejnovský E, Vyskot B: **Heterogeneity of rDNA distribution and genome size in *Silene* spp.** *Chromosome Res* 2001, **9**(5):387-393.
73. Pontes O, Cotrim H, Pais S, Viegas W: **Physical mapping, expression patterns and interphase organisation of rDNA loci in Portuguese endemic *Silene cintrana* and *Silene rothmaleri*.** *Chromosome Res* 2000, **8**(4):313-317.
74. Roa F: **Citotaxonomia molecular do gênero *Callisia* Loeffl. (Commelinaceae).** . *Dissertação de Mestrado*. Recife, Brasil: Universidade Federal de Pernambuco; 2007.
75. Golczyk H, Hasterok R, Joachimiak AJ: **FISH-aimed karyotyping and characterization of Renner complexes in permanent heterozygote *Rhoeo spathacea*.** *Genome* 2005, **48**(1):145-153.
76. Marques A, Roa F, Guerra M: **Karyotype differentiation in three species of *Tripogandra* Raf. (Commelinaceae) with different ploidy levels.** *Genet Mol Biol* 2010, **33**(4):731-738.
77. Guerra M, García MA: **Heterochromatin and rDNA sites distribution in the holocentric chromosomes of *Cuscuta approximata* Bab. (Convolvulaceae).** *Genome* 2004, **47**(1):134-140.
78. Srisuwan S, Sihachakr D, Siljak-Yakovlev S: **The origin and evolution of sweet potato (*Ipomoea batatas* Lam.) and its wild relatives through the cytogenetic approaches.** *Plant Sci* 2006, **171**(3):424-433.
79. Koo DH, Hur Y, Jin DC, Bang JW: **Karyotype analysis of a Korean cucumber cultivar (*Cucumis sativus* L. cv. Winter Long) using C-banding and bicolor fluorescence in situ hybridization.** *Mol Cells* 2002, **13**(3):413-418.
80. Han YH, Zhang ZH, Liu JH, Lu JY, Huang SW, Jin WW: **Distribution of the tandem repeat sequences and karyotyping in cucumber (*Cucumis sativus* L.) by fluorescence in situ hybridization.** *Cytogenet Genome Res* 2008, **122**(1):80-88.

81. Nagano K, Matoba H, Yonemura K, Matsuda Y, Murata T, Hoshi Y: **Karyotype analysis of three *Juniperus* species using fluorescence in situ hybridization (FISH) with two ribosomal RNA genes.** *Cytologia (Tokyo)* 2007, **72**(1):37-42.
82. Sousa A, Barros e Silva AE, Cuadrado A, Loarce Y, Alves MV, Guerra M: **Distribution of 5S and 45S rDNA sites in plants with holokinetic chromosomes and the "chromosome field" hypothesis.** *Micron* 2011, **42**(6):625-631.
83. da Silva CRM, Quintas CC, Vanzela ALL: **Distribution of 45S and 5S rDNA sites in 23 species of *Eleocharis* (Cyperaceae).** *Genetica* 2010, **138**(9):951-957.
84. Da Silva CRM, González-Elizondo MS, Vanzela ALL: **Chromosome reduction in *Eleocharis maculosa* (Cyperaceae).** *Cytogenet Genome Res* 2008, **122**(2):175-180.
85. Carvalho R, Guerra M: **Cytogenetics of *Manihot esculenta* Crantz (cassava) and eight related species.** *Hereditas* 2002, **136**(2):159-168.
86. Seijo JG, Lavia GI, Fernández A, Krapovickas A, Ducasse D, Moscone EA: **Physical mapping of the 5S and 18S-25S rRNA genes by FISH as evidence that *Arachis duranensis* and *A. ipaensis* are the wild diploid progenitors of *A. hypogaea* (Leguminosae).** *Am J Bot* 2004, **91**(9):1294-1303.
87. Robledo G, Seijo G: **Species relationships among the wild B genome of *Arachis* species (section *Arachis*) based on FISH mapping of rDNA loci and heterochromatin detection: A new proposal for genome arrangement.** *Theor Appl Genet* 2010, **121**(6):1033-1046.
88. Robledo G, Lavia GI, Seijo G: **Species relations among wild *Arachis* species with the A genome as revealed by FISH mapping of rDNA loci and heterochromatin detection.** *Theor Appl Genet* 2009, **118**(7):1295-1307.
89. Robledo G, Seijo G: **Characterization of the *Arachis* (Leguminosae) D genome using fluorescence in situ hybridization (FISH) chromosome markers and total genome DNA hybridization.** *Genet Mol Biol* 2008, **31**(3):717-724.
90. Khattak GSS, Wolny E, Saeed I: **Detection of ribosomal DNA sites in chickpea (*Cicer arietinum* L.) and mungbean (*Vigna radiata* (L.) wiltzek) by fluorescence in situ hybridization.** *Pakistan J Bot* 2007, **39**(5):1511-1515.
91. Mondin M, Santos-Serejo JA, Aguiar-Perecin MLR: **Karyotype characterization of *Crotalaria juncea* (L.) by chromosome banding and physical mapping of 18S-5.8S-26S and 5S rRNA gene sites.** *Genet Mol Biol* 2007, **30**(1):65-72.
92. Shi L, Zhu T, Morgante M, Rafalski JA, Keim P: **Soybean chromosome painting: A strategy for somatic cytogenetics.** *J Hered* 1996, **87**(4):308-313.
93. Ali HBM, Meister A, Schubert I: **DNA content, rDNA loci, and DAPI bands reflect the phylogenetic distance between *Lathyrus* species.** *Genome* 2000, **43**(6):1027-1032.
94. Galasso I: **Distribution of highly repeated DNA sequences in species of the genus *Lens* Miller.** *Genome* 2003, **46**(6):1118-1124.
95. Kawaguchi M, Pedrosa-Harand A, Yano K, Hayashi M, Murooka Y, Saito K, Nagata T, Namai K, Nishida H, Shibata D et al: ***Lotus burtii* takes a position of the third corner in the *Lotus* molecular genetics triangle.** *DNA Res* 2005, **12**(1):69-77.
96. Pedrosa A, Sandal N, Stougaard J, Schweizer D, Bachmair A: **Chromosomal map of the model legume *Lotus japonicus*.** *Genetics* 2002, **161**(4):1661-1672.
97. Hayashi M, Miyahara A, Sato S, Kato T, Yoshikawa M, Taketa M, Pedrosa A, Onda R, Imaizumi-Anraku H, Bachmair A et al: **Construction of a genetic linkage map of the model legume *Lotus japonicus* using an intraspecific F2 population.** *DNA Res* 2001, **8**(6):301-310.

98. Hajdera I, Siwinska D, Hasterok R, Maluszynska J: **Molecular cytogenetic analysis of genome structure in *Lupinus angustifolius* and *Lupinus cosentinii*.** *Theor Appl Genet* 2003, **107**(6):988-996.
99. Falistocco E: **Physical mapping of rRNA genes in *Medicago sativa* and *M. glomerata* by fluorescent in situ hybridization.** *J Hered* 2000, **91**(3):256-260.
100. Moscone EA, Klein F, Lambrou M, Fuchs J, Schweizer D: **Quantitative karyotyping and dual-color FISH mapping of 5S and 18S-25S rDNA probes in the cultivated *Phaseolus* species (Leguminosae).** *Genome* 1999, **42**(6):1224-1233.
101. Almeida C, Pedrosa-Harand A: **Contrasting rDNA evolution in lima bean (*Phaseolus lunatus* L.) and common bean (*P. vulgaris* L., Fabaceae).** *Cytogenet Genome Res* 2011, **132**(3):212-217.
102. Pedrosa A, Vallejos CE, Bachmair A, Schweizer D: **Integration of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) linkage and chromosomal maps.** *Theor Appl Genet* 2003, **106**(2):205-212.
103. Pedrosa-Harand A, De Almeida CCS, Mosiolek M, Blair MW, Schweizer D, Guerra M: **Extensive ribosomal DNA amplification during Andean common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) evolution.** *Theor Appl Genet* 2006, **112**(5):924-933.
104. Fuchs J, Strehl S, Brandes A, Schweizer D, Schubert I: **Molecular-cytogenetic characterization of the *Vicia faba* genome - Heterochromatin differentiation, replication patterns and sequence localization.** *Chromosome Res* 1998, **6**(3):219-230.
105. Ansari HA, Ellison NW, Reader SM, Badaeva ED, Friebe B, Miller TE, Williams WM: **Molecular cytogenetic organization of 5S and 18S-26S rDNA loci in white clover (*Trifolium repens* L.) and related species.** *Ann Bot* 1999, **83**(3):199-206.
106. Ansari HA, Ellison NW, Williams WM: **Molecular and cytogenetic evidence for an allotetraploid origin of *Trifolium dubium* (Leguminosae).** *Chromosoma* 2008, **117**(2):159-167.
107. Williams WM, Ansari HA, Ellison NW, Hussain SW: **Evidence of three subspecies in *Trifolium nigrescens* Viv.** *Ann Bot* 2001, **87**(5):683-691.
108. Sato S, Isobe S, Asamizu E, Ohmido N, Kataoka R, Nakamura Y, Kaneko T, Sakurai N, Okumura K, Klimenko I *et al*: **Comprehensive structural analysis of the genome of red clover (*Trifolium pratense* L.).** *DNA Res* 2005, **12**(5):301-364.
109. Li R, Taylor S, Jenkins G: **Unravelling the phylogeny of tetraploid *Vicia amoena* (Fabaceae) and its diploid relatives using chromosomal landmarks.** *Hereditas* 2001, **134**(3):219-224.
110. Raina SN, Mukai Y, Kawaguchi K, Goel S, Jain A: **Physical mapping of 18S-5.8S-26S and 5S ribosomal RNA gene families in three important vetches (*Vicia* species) and their allied taxa constituting three species complexes.** *Theor Appl Genet* 2001, **103**(6-7):839-845.
111. Galasso I, Sonnante G, Tota DG, Pignone D: **Comparison of molecular cytogenetic and genetic analyses in accessions of the two biotypes of *Vicia benghalensis* L.** *Ann Bot* 1997, **79**(3):311-317.
112. Fuchs J, Kühne M, Schubert I: **Assignment of linkage groups to pea chromosomes after karyotyping and gene mapping by fluorescent in situ hybridization.** *Chromosoma* 1998, **107**(4):272-276.
113. Navrátilová A, Neumann P, Macas J: **Karyotype analysis of four *Vicia* species using in situ hybridization with repetitive sequences.** *Ann Bot* 2003, **91**(7):921-926.
114. Galasso I, Schmidt T, Pignone D, Heslop-Harrison JS: **The molecular cytogenetics of *Vigna unguiculata* (L.) Walp: the physical organization and characterization of**

- 18S-5.8S-25S rRNA genes, 5S rRNA genes, telomere-like sequences, and a family of centromeric repetitive DNA sequences.** *Theor Appl Genet* 1995, **91**(6-7):928-935.
115. Zoldos V, Papes D, Cerbah M, Panaud O, Besendorfer V, Siljak-Yakovlev S: **Molecular-cytogenetic studies of ribosomal genes and heterochromatin reveal conserved genome organization among 11 *Quercus* species.** *Theor Appl Genet* 1999, **99**(6):969-977.
 116. Chiche J, Brown SC, Leclerc JC, Siljak-Yakovlev S: **Genome size, heterochromatin organisation, and ribosomal gene mapping in four species of *Ribes*.** *Can J Bot* 2003, **81**(11):1049-1057.
 117. Martínez J, Vargas P, Luceño M, Cuadrado A: **Evolution of *Iris* subgenus *Xiphium* based on chromosome numbers, FISH of nrDNA (5S, 45S) and trnL-trnF sequence analysis.** *Plant Syst Evol* 2010, **289**(3):223-235.
 118. Lim KY, Matyasek R, Kovarik A, Leitch A: **Parental origin and genome evolution in the allopolyploid *Iris versicolor*.** *Ann Bot* 2007, **100**(2):219-224.
 119. Muratović E, Bogunić F, Šoljan D, Siljak-Yakovlev S: **Does *Lilium bosniacum* merit species rank? A classical and molecular-cytogenetic analysis.** *Plant Syst Evol* 2005, **252**(1-2):97-109.
 120. Liu JY, She CW, Hu ZL, Xiong ZY, Liu LH, Song YC: **A new chromosome fluorescence banding technique combining DAPI staining with image analysis in plants.** *Chromosoma* 2004, **113**(1):16-21.
 121. Siljak-Yakovlev S, Peccenini S, Muratovic E, Zoldos V, Robin O, Vallès J: **Chromosomal differentiation and genome size in three European mountain *Lilium* species.** *Plant Syst Evol* 2003, **236**(3-4):165-173.
 122. Lim KB, Wennekes J, De Jong JH, Jacobsen E, Van Tuyl JM: **Karyotype analysis of *Lilium longiflorum* and *Lilium rubellum* by chromosome banding and fluorescence in situ hybridisation.** *Genome* 2001, **44**(5):911-918.
 123. Mizuochi H, Marasek A, Okazaki K: **Molecular cloning of *Tulipa fosteriana* rDNA and subsequent FISH analysis yields cytogenetic organization of 5S rDNA and 45S rDNA in *T. gesneriana* and *T. fosteriana*.** *Euphytica* 2007, **155**(1-2):235-248.
 124. Muravenko OV, Yurkevich OY, Bolsheva NL, Samatadze TE, Nosova IV, Zelenina DA, Volkov AA, Popov KV, Zelenin AV: **Comparison of genomes of eight species of sections *Linum* and *Adenolinum* from the genus *Linum* based on chromosome banding, molecular markers and RAPD analysis.** *Genetica* 2009, **135**(2):245-255.
 125. Kikuchi S, Tanaka H, Shiba T, Mii M, Tsujimoto H: **Genome size, karyotype, meiosis and a novel extra chromosome in *Torenia fournieri*, *T. baillonii* and their hybrid.** *Chromosome Res* 2006, **14**(6):665-672.
 126. Hanson RE, Islam-Faridi MN, Percival EA, Crane CF, Ji Y, McKnight TD, Stelly DM, Price HJ: **Distribution of 5S and 18S-28S rDNA loci in a tetraploid cotton (*Gossypium hirsutum* L.) and its putative diploid ancestors.** *Chromosoma* 1996, **105**(1):55-61.
 127. Dantas LG, Guerra M: **Chromatin differentiation between *Theobroma cacao* L. and *T. grandiflorum* Schum.** *Genet Mol Biol* 2010, **33**(1):94-98.
 128. Bartoš J, Alkhinnova O, Doleželová M, De Langhe E, Doležel J: **Nuclear genome size and genomic distribution of ribosomal DNA in *Musa* and *Ensete* (Musaceae): Taxonomic implications.** *Cytogenet Genome Res* 2005, **109**(1-3):50-57.
 129. Moscone EA, Samuel R, Schwarzach T, Schweizer D, Pedrosa-Harand A: **Complex rearrangements are involved in *Cephalanthera* (Orchidaceae) chromosome evolution.** *Chromosome Res* 2007, **15**(7):931-943.

130. Begum R, Alam SS, Menzel G, Schmidt T: **Comparative molecular cytogenetics of major repetitive sequence families of three *Dendrobium* species (Orchidaceae) from Bangladesh.** *Ann Bot* 2009, **104**(5):863-872.
131. Cabral JS, Felix LP, Guerra M: **Heterochromatin diversity and its co-localization with 5S and 45S rDNA sites in chromosomes of four *Maxillaria* species (Orchidaceae).** *Genet Mol Biol* 2006, **29**(4):659-664.
132. De Melo NF, Guerra M: **Variability of the 5S and 45S rDNA sites in *Passiflora* L. species with distinct base chromosome numbers.** *Ann Bot* 2003, **92**(2):309-316.
133. Cuco SM, Vieira MLC, Mondin M, Aguiar-Perecin MLR: **Comparative karyotype analysis of three *Passiflora* L. species and cytogenetic characterization of somatic hybrids.** *Caryologia* 2005, **58**(3):220-228.
134. Puizina J, Sviben T, Krajačić-Sokol I, Zoldoš-Pećnik V, Siljak-Yakovlev S, Papeš D, Besendorfer V: **Cytogenetic and molecular characterization of the *Abies alba* genome and its relationship with other members of the Pinaceae.** *Plant Biol* 2008, **10**(2):256-267.
135. Lubaretz O, Fuchs J, Ahne R, Meister A, Schubert I: **Karyotyping of three Pinaceae species via fluorescent in situ hybridization and computer-aided chromosome analysis.** *Theor Appl Genet* 1996, **92**(3-4):411-416.
136. Zhang SG, Yang WH, Han SY, Han BT, Li MX, Qi LW: **Cytogenetic analysis of reciprocal hybrids and their parents between *Larix leptolepis* and *Larix gmelinii*: Implications for identifying hybrids.** *Tree Genet Genomes* 2010, **6**(3):405-412.
137. Liu B, Qi L, Chen R, Song W: **Multicolor fluorescence in situ hybridization with combinatorial labeling probes enables a detailed karyotype analysis of *Larix principis-rupprechtii*.** *Biol Res* 2007, **40**(1):23-28.
138. Shibata F, Hizume M: **Comparative FISH karyotype analysis of 11 *Picea* species.** *Cytologia (Tokyo)* 2008, **73**(2):203-211.
139. Hizume M, Shibata F, Kondo K, Hoshi Y, Kondo T, Ge S, Yang Q, Hong D: **Identification of chromosomes in two Chinese spruce species by multicolor fluorescence in situ hybridization.** *Chromosome Sci* 1999, **3**(1):37-41.
140. Brown GR, Carlson JE: **Molecular cytogenetics of the genes encoding 18S-5.8S-26S rRNA and 5S rRNA in two species of spruce (*Picea*).** *Theor Appl Genet* 1997, **95**(1-2):1-9.
141. Siljak-Yakovlev S, Cerbah M, Coulaud J, Stoian V, Brown SC, Zoldos V, Jelenic S, Papes D: **Nuclear DNA content, base composition, heterochromatin and rDNA in *Picea omorika* and *Picea abies*.** *Theor Appl Genet* 2002, **104**(2-3):505-512.
142. Cai Q, Zhang D, Liu ZL, Wang XR: **Chromosomal localization of 5S and 18S rDNA in five species of subgenus *Strobos* and their implications for genome evolution of *Pinus*.** *Ann Bot* 2006, **97**(5):715-722.
143. Liu ZL, Zhang D, Hong DY, Wang XR: **Chromosomal localization of 5S and 18S-5.8S-25S ribosomal DNA sites in five Asian pines using fluorescence in situ hybridization.** *Theor Appl Genet* 2003, **106**(2):198-204.
144. Hizume M, Shibata F, Matsusaki Y, Garajova Z: **Chromosome identification and comparative karyotypic analyses of four *Pinus* species.** *Theor Appl Genet* 2002, **105**(4):491-497.
145. Doudrick RL, Heslop-Harrison JS, Nelson CD, Schmidt T, Nance WL, Schwarzacher T: **Karyotype of slash pine (*Pinus elliottii* var. *elliottii*) using patterns of fluorescence in situ hybridization and fluorochrome banding.** *J Hered* 1995, **86**(4):289-296.
146. Islam-Faridi MN, Nelson CD, Kubisiak TL: **Reference karyotype and cytomolecular map for loblolly pine (*Pinus taeda* L.).** *Genome* 2007, **50**(2):241-251.

147. Dhar MK, Friebe B, Kaul S, Gill BS: **Characterization and physical mapping of ribosomal RNA gene families in *Plantago***. *Ann Bot* 2006, **97**(4):541-548.
148. Dhar MK, Kaul S, Friebe B, Gill BS: **Chromosome identification in *Plantago ovata* Forsk. through C-banding and FISH**. *Curr Sci* 2002, **83**(2):150-152.
149. Badaeva ED, Friebe B, Gill BS: **Genome differentiation in *Aegilops*. 2. Physical mapping of 5S and 18S-26S ribosomal RNA gene families in diploid species**. *Genome* 1996, **39**(6):1150-1158.
150. Badaeva ED, Amosova AV, Samatadze TE, Zoshchuk SA, Shostak NG, Chikida NN, Zelenin AV, Raupp WJ, Friebe B, Gill BS: **Genome differentiation in *Aegilops*. 4. Evolution of the U-genome cluster**. *Plant Syst Evol* 2004, **246**(1-2):45-76.
151. Linc G, Friebe BR, Kynast RG, Molnar-Lang M, Kőszegi B, Sutka J, Gill BS: **Molecular cytogenetic analysis of *Aegilops cylindrica* Host**. *Genome* 1999, **42**(3):497-503.
152. Raskina O, Belyayev A, Nevo E: **Quantum speciation in *Aegilops*: Molecular cytogenetic evidence from rDNA cluster variability in natural populations**. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2004, **101**(41):14818-14823.
153. Castilho A, Heslop-Harrison JS: **Physical mapping of 5S and 18S-25S rDNA and repetitive DNA sequences in *Aegilops umbellulata***. *Genome* 1995, **38**(1):91-96.
154. Shelukhina OY, Badaeva ED, Brezhneva TA, Loskutov IG, Pukhalsky VA: **Comparative analysis of diploid species of *Avena* L. using cytogenetic and biochemical markers: *Avena canariensis* Baum et Fedak and *A. longiglumis* Dur**. *Russ J Genet* 2008, **44**(6):694-701.
155. Shelukhina OY, Badaeva ED, Brezhneva TA, Loskutov IG, Pukhalsky VA: **Comparative analysis of diploid species of *Avena* L. Using cytogenetic and biochemical markers: *Avena pilosa* M. B. and *A. clauda* Dur**. *Russ J Genet* 2008, **44**(9):1087-1091.
156. Shelukhina OY, Badaeva ED, Loskutov IG, Pukhal'Sky VA: **A comparative cytogenetic study of the tetraploid oat species with the A and C genomes: *Avena insularis*, *A. magna*, and *A. murphyi***. *Russ J Genet* 2007, **43**(6):613-626.
157. Linares C, González J, Ferrer E, Fominaya A: **The use of double fluorescence in situ hybridization to physically map the positions of 5S rDNA genes in relation to the chromosomal location of 18S-5.8S-26S rDNA and a C genome specific DNA sequence in the genus *Avena***. *Genome* 1996, **39**(3):535-542.
158. Katsiotis A, Hagidimitriou M, Heslop-Harrison JS: **The close relationship between the A and B genomes in *Avena* L. (Poaceae) determined by molecular cytogenetic analysis of total genomic, tandemly and dispersed repetitive DNA sequences**. *Ann Bot* 1997, **79**(2):103-109.
159. Wolny E, Hasterok R: **Comparative cytogenetic analysis of the genomes of the model grass *Brachypodium distachyon* and its close relatives**. *Ann Bot* 2009, **104**(5):873-881.
160. Galasso I, Blanco A, Katsiotis A, Pignone D, Heslop-Harrison JS: **Genomic organization and phylogenetic relationships in the genus *Dasypyrum* analysed by Southern and in situ hybridization of total genomic and cloned DNA probes**. *Chromosoma* 1997, **106**(1):53-61.
161. Winterfeld G, Röser M: **Disposition of ribosomal DNAs in the chromosomes of perennial oats (Poaceae: Aveneae)**. *Bot J Linn Soc* 2007, **155**(2):193-210.
162. Harper JA, Thomas ID, Lovatt JA, Thomas HM: **Physical mapping of rDNA sites in possible diploid progenitors of polyploid *Festuca* species**. *Plant Syst Evol* 2004, **245**(3-4):163-168.

163. Ellneskog-Staam P, Taketa S, Salomon B, Ananthawat-Jónsson K, von Bothmer R: **Identifying the genome of wood barley *Hordeum europaeus* (Poaceae: Triticeae).** *Hereditas* 2006, **143**(2006):103-112.
164. Taketa S, Ando H, Takeda K, Ichii M, Von Bothmer R: **Ancestry of American polyploid *Hordeum* species with the I genome inferred from 5S and 18S-25S rDNA.** *Ann Bot* 2005, **96**(1):23-33.
165. Taketa S, Ando H, Takeda K, Von Bothmer R: **Physical locations of 5S and 18S-25S rDNA in Asian and American diploid *Hordeum* species with the I genome.** *Heredity* 2001, **86**(5):522-530.
166. Taketa S, Harrison GE, Heslop-Harrison JS: **Comparative physical mapping of the 5S and 18S-25S rDNA in nine wild *Hordeum* species and cytotypes.** *Theor Appl Genet* 1999, **98**(1):1-9.
167. Hagräs AAA, Kishii M, Tanaka H, Sato K, Tsujimoto H: **Genomic differentiation of *Hordeum chilense* from *H. vulgare* as revealed by repetitive and EST sequences.** *Genes Genet Syst* 2005, **80**(3):147-159.
168. De Bustos A, Cuadrado A, Soler C, Jouve N: **Physical mapping of repetitive DNA sequences and 5S and 18S-26S rDNA in five wild species of the genus *Hordeum*.** *Chromosome Res* 1996, **4**(7):491-499.
169. Salvo-Garrido H, Travella S, Billiam LJ, Harwood WA, Snape JW: **The distribution of transgene insertion sites in barley determined by physical and genetic mapping.** *Genetics* 2004, **167**(3):1371-1379.
170. Kishii M, Nagaki K, Tsujimoto H, Sasakuma T: **Exclusive localization of tandem repetitive sequences in subtelomeric heterochromatin regions of *Leymus racemosus* (Poaceae, Triticeae).** *Chromosome Res* 1999, **7**(7):519-529.
171. Thomas HM, Harper JA, Meredith MR, Morgan WG, Thomas ID, Timms E, King IP: **Comparison of ribosomal DNA sites in *Lolium* species by fluorescence in situ hybridization.** *Chromosome Res* 1996, **4**(7):486-490.
172. Thomas HM, Harper JA, Morgan WG: **Gross chromosome rearrangements are occurring in an accession of the grass *Lolium rigidum*.** *Chromosome Res* 2001, **9**(7):585-590.
173. Takahashi C, Shibata F: **Analysis of *Miscanthus sacchariflorus* and *M. sinensis* chromosomes by fluorescence in situ hybridization using rDNA and total genomic DNA probes.** *Chromosome Sci* 2002, **6**(1):7-11.
174. Shishido R, Sano Y, Fukui K: **Ribosomal DNAs: An exception to the conservation of gene order in rice genomes.** *Mol Gen Genet* 2000, **263**(4):586-591.
175. Zhu XY, Cai DT, Ding Y: **Molecular and cytological characterization of 5S rDNA in *Oryza* species: Genomic organization and phylogenetic implications.** *Genome* 2008, **51**(5):332-340.
176. Vaio M, Speranza P, Valls JF, Guerra M, Mazzella C: **Localization of the 5S and 45S rDNA sites and cpDNA sequence analysis in species of the quadrifaria group of *Paspalum* (Poaceae, Paniceae).** *Ann Bot* 2005, **96**(2):191-200.
177. Li X, Guo R, Pedersen C, Hayman D, Langridge P: **Physical localization of rRNA genes by two-colour fluorescent in-situ hybridization and sequence analysis of the 5S rRNA gene in *Phalaris coerulescens*.** *Hereditas* 1997, **126**(3):289-294.
178. D'Hont A, Ison D, Alix K, Roux C, Glaszmann JC: **Determination of basic chromosome numbers in the genus *Saccharum* by physical mapping of ribosomal RNA genes.** *Genome* 1998, **41**(2):221-225.
179. Cuadrado A, Acevedo R, Moreno Díaz De La Espina S, Jouve N, De La Torre C: **Genome remodelling in three modern *S. officinarum* x *S. spontaneum* sugarcane cultivars.** *J Exp Bot* 2004, **55**(398):847-854.

180. Ha S, Moore PH, Heinz D, Kato S, Ohmido N, Fukui K: **Quantitative chromosome map of the polyploid *Saccharum spontaneum* by multicolor fluorescence in situ hybridization and imaging methods.** *Plant Mol Biol* 1999, **39**(6):1165-1173.
181. Cuadrado A, Jouve N: **Distribution of highly repeated DNA sequences in species of the genus *Secale*.** *Genome* 1997, **40**(3):309-317.
182. Alonso-Blanco C, Pendas AM, Garcia-Suarez R, Roca A, Goicoechea PG, Giraldez R: **Physical mapping of 5S rDNA reveals a new locus on 3R and unexpected complexity in a rye translocation used in chromosome mapping.** *Chromosoma* 1994, **103**(5):331-337.
183. Cuadrado A, Jouve N: **Evolutionary trends of different repetitive DNA sequences during speciation in the genus *Secale*.** *J Hered* 2002, **93**(5):339-345.
184. Fominaya A, Molnar S, Kim NS, Chen Q, Fedak G, Armstrong KC: **Characterization of *Thinopyrum distichum* chromosomes using double fluorescence in situ hybridization, RFLP analysis of 5S and 26S rRNA, and C-banding of parents and addition lines.** *Genome* 1997, **40**(5):689-696.
185. Brasileiro-Vidal AC, Cuadrado A, Brammer SP, Zanatta ACA, Prestes AM, Moraes-Fernandes MIB, Guerra M: **Chromosome characterization in *Thinopyrum ponticum* (Triticeae, Poaceae) using in situ hybridization with different DNA sequences.** *Genet Mol Biol* 2003, **26**(4):505-510.
186. Shcherban AB, Sergeeva EM, Badaeva ED, Salina EA: **Analysis of 5S rDNA changes in synthetic allopolyploids *Triticum* × *Aegilops*.** *Mol Biol* 2008, **42**(4):536-542.
187. Li L, Arumuganathan K: **Physical mapping of 45S and 5S rDNA on maize metaphase and sorted chromosomes by FISH.** *Hereditas* 2001, **134**(2):141-145.
188. Bennett ST, Leitch IJ, Bennett MD: **Chromosome identification and mapping in the grass *Zingeria biebersteiniana* (2n=4) using fluorochromes.** *Chromosome Res* 1995, **3**(2):101-108.
189. Murray BG, Friesen N, Heslop-Harrison JS: **Molecular cytogenetic analysis of *Podocarpus* and comparison with other gymnosperm species.** *Ann Bot* 2002, **89**(4):483-489.
190. Koo DH, Hur Y, Bang JW: **Variability of rDNA loci in dioecious *Rumex acetosa* L. detected by fluorescence in situ hybridization.** *Korean J Genet* 2004, **26**(1):9-13.
191. Mlinarec J, Papeš DA, Besendorfer V: **Ribosomal, telomeric and heterochromatin sequences localization in the karyotype of *Anemone hortensis*.** *Bot J Linn Soc* 2006, **150**(2):177-186.
192. Weiss-Schneeweiss H, Schneeweiss GM, Stuessy TF, Mabuchi T, Park JM, Jang CG, Sun BY: **Chromosomal stasis in diploids contrasts with genome restructuring in auto- and allopolyploid taxa of *Hepatica* (Ranunculaceae).** *New Phytol* 2007, **174**(3):669-682.
193. Lee WK, Choi HW, Koo DH, Kim SY, Bang JW: **Molecular cytogenetics of five *Pulsatilla* species to the 5S, 45S rDNA genes by fluorescence in situ hybridization.** *Korean J Genet* 2005, **27**(2):179-185.
194. Liao L, Xu L, Zhang D, Fang L, Deng H, Shi J, Li T: **Multiple hybridization origin of *Ranunculus cantoniensis* (4x): Evidence from trnL-F and ITS sequences and fluorescent in situ hybridization (FISH).** *Plant Syst Evol* 2008, **276**(1-2):31-37.
195. Takahashi C: **Physical mapping of rDNA sequences in four karyotypes of *Ranunculus silerifolius* (Ranunculaceae).** *J Plant Res* 2003, **116**(4):331-336.
196. Lim KY, Werlemark G, Matyasek R, Bringloe JB, Sieber V, El Mokadem H, Meynet J, Hemming J, Leitch AR, Roberts AV: **Evolutionary implications of permanent**

- odd polyploidy in the stable sexual, pentaploid of *Rosa canina* L.** *Heredity* 2005, **94**(5):501-506.
197. Akasaka M, Ueda Y, Koba T: **Karyotype analyses of five wild rose species belonging to septet A by fluorescence in situ hybridization.** *Chromosome Sci* 2002, **6**(1):17-26.
 198. Akasaka M, Ueda Y, Koba T: **Karyotype analysis of wild rose species belonging to septets B, C, and D by molecular cytogenetic method.** *Breeding Sci* 2003, **53**(2):177-182.
 199. Hamon P, Siljak-Yakovlev S, Srisuwan S, Robin O, Poncet V, Hamon S, De Kochko A: **Physical mapping of rDNA and heterochromatin in chromosomes of 16 *Coffea* species: A revised view of species differentiation.** *Chromosome Res* 2009, **17**(3):291-304.
 200. Barros-e-Silva AE: **Evolução do DNA satélite na subfamília Aurantioideae (Rutaceae).** Tese de Doutorado. Recife, Brasil: Universidade Federal de Pernambuco; 2007.
 201. Moraes AP, Soares Filho WS, Guerra M: **Karyotype diversity and the origin of grapefruit.** *Chromosome Res* 2007, **15**(1):115-121.
 202. Carvalho R, Soares Filho WS, Brasileiro-Vidal AC, Guerra M: **The relationships among lemons, limes and citron: A chromosomal comparison.** *Cytogenet Genome Res* 2005, **109**(1-3):276-282.
 203. Moraes AP, Lemos RR, Brasileiro-Vidal AC, Dos Santos Soares Filho W, Guerra M: **Chromosomal markers distinguish hybrids and non-hybrid accessions of mandarin.** *Cytogenet Genome Res* 2007, **119**(3-4):275-281.
 204. Brasileiro-Vidal AC, Dos Santos-Serejo JA, Soares Filho WDS, Guerra M: **A simple chromosomal marker can reliably distinguishes *Poncirus* from *Citrus* species.** *Genetica* 2007, **129**(3):273-279.
 205. Islam-Faridi MN, Nelson CD, DiFazio SP, Gunter LE, Tuskan GA: **Cytogenetic analysis of *Populus trichocarpa* - Ribosomal DNA, telomere repeat sequence, and marker-selected BACs.** *Cytogenet Genome Res* 2009, **125**(1):74-80.
 206. Urdampilleta JD, Ferrucci MS, Torezan JMD, Vanzela ALL: **Karyotype relationships among four South American species of *Urvillea* (Sapindaceae: Paullinieae).** *Plant Syst Evol* 2006, **258**(1-2):85-95.
 207. Datson PM, Murray BG: **Ribosomal DNA locus evolution in *Nemesia*: Transposition rather than structural rearrangement as the key mechanism?** *Chromosome Res* 2006, **14**(8):845-857.
 208. Kwon JK, Kim BD: **Localization of 5S and 25S rRNA genes on somatic and meiotic chromosomes in *Capsicum* species of chili pepper.** *Mol Cells* 2009, **27**(2):205-209.
 209. Park YK, Park KC, Park CH, Kim NS: **Chromosomal localization and sequence variation of 5S rRNA gene in five *Capsicum* species.** *Mol Cells* 2000, **10**(1):18-24.
 210. Fernandes T, Rego LNAA, Nardy M, Yuyama PM, Vanzela ALL: **Karyotype differentiation of four *Cestrum* species (Solanaceae) revealed by fluorescent chromosome banding and FISH.** *Genet Mol Biol* 2009, **32**(2):320-327.
 211. Fregonezi JN, Fernandes T, Torezan JMD, Vieira AOS, Vanzela ALL: **Karyotype differentiation of four *Cestrum* species (Solanaceae) based on the physical mapping of repetitive DNA.** *Genet Mol Biol* 2006, **29**(1):97-104.
 212. Rego LNAA, Da Silva CRM, Torezan JMD, Gaeta ML, Vanzela ALL: **Cytotaxonomical study in Brazilian species of *Solanum*, *Lycianthes* and *Vassobia* (Solanaceae).** *Plant Syst Evol* 2009, **279**(1-4):93-102.

213. Lim KY, Kovarik A, Matyasek R, Chase MW, Knapp S, McCarthy E, Clarkson JJ, Leitch AR: **Comparative genomics and repetitive sequence divergence in the species of diploid *Nicotiana* section *Alatae***. *Plant J* 2006, **48**(6):907-919.
214. Dadejová M, Lim KY, Soucková-Skalická K, Matyášek R, Grandbastien MA, Leitch A, Kovařík A: **Transcription activity of rRNA genes correlates with a tendency towards intergenomic homogenization in *Nicotiana* allotetraploids**. *New Phytol* 2007, **174**(3):658-668.
215. Kovarik A, Dadejova M, Lim YK, Chase MW, Clarkson JJ, Knapp S, Leitch AR: **Evolution of rDNA in *Nicotiana* allopolyploids: A potential link between rDNA homogenization and epigenetics**. *Ann Bot* 2008, **101**(6):815-823.
216. Lim KY, Matyášek R, Lichtenstein CP, Leitch AR: **Molecular cytogenetic analyses and phylogenetic studies in the *Nicotiana* section *Tomentosae***. *Chromosoma* 2000, **109**(4):245-258.
217. Nakamura R, Kitamura S, Inoue M, Ohmido N, Fukui K: **Karyotype analysis of *Nicotiana kawakamii* Y. Ohashi using DAPI banding and rDNA FISH**. *Theor Appl Genet* 2001, **102**(6-7):810-814.
218. Clarkson JJ, Lim KY, Kovarik A, Chase MW, Knapp S, Leitch AR: **Long-term genome diploidization in allopolyploid *Nicotiana* section *Repandae* (Solanaceae)**. *New Phytol* 2005, **168**(1):241-252.
219. Lim KY, Matyasek R, Kovarik A, Fulnecek J, Leitch AR: **Molecular cytogenetics and tandem repeat sequence evolution in the allopolyploid *Nicotiana rustica* compared with diploid progenitors *N. paniculata* and *N. undulata***. *Cytogenet Genome Res* 2005, **109**(1-3):298-309.
220. Brasileiro-Vidal AC, Melo-Oliveira MB, Carvalheira GMG, Guerra M: **Different chromatin fractions of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) and related species**. *Micron* 2009, **40**(8):851-859.
221. Dong F, Song J, Naess SK, Helgeson JP, Gebhardt C, Jiang J: **Development and applications of a set of chromosome-specific cytogenetic DNA markers in potato**. *Theor Appl Genet* 2000, **101**(7):1001-1007.
222. Tagashira N, Kondo K: **Chromosome phylogeny of *Zamia* and *Ceratozamia* by means of Robertsonian changes detected by fluorescence in situ hybridization (FISH) technique of rDNA**. *Plant Syst Evol* 2001, **227**(3-4):145-155.

Tabela S2. Distribuição dos sítios de DNAr 5S por região cromossômica em cariótipos com sítio único ou sítios múltiplos

Sítios	No. de cariótipos	Total dos sítios nos dois braços*				
		p	ip	it	t	bt
Únicos	371	370	104	106	162	0
		49,9%	14,0%	14,3%	21,8%	0,0%
Múltiplos	311	549	248	374	528	12
		32,1%	14,5%	21,9%	30,9%	0,7%
Total	682	919	352	480	690	12
		37,5%	14,3%	19,6%	28,1%	0,5%

* p: sítios na região proximal e pericentroméricos; ip: intersticial-proximal; it: intersticial-terminal; t: terminal; bt: ocupando todo o braço

Tabela S3. Posições mais comuns para os sítios de DNAr 5S em 65 gêneros de angiospermas

Gênero	Posição mais frequente ^a	> 60% dos sítios na mesma região
<i>Aegilops</i>	t	
<i>Agave</i>	p	+
<i>Allium</i>	ip	
<i>Alnus</i>	t	+
<i>Aloe</i>	t	+
<i>Alstroemeria</i>	p	
<i>Arabidopsis</i>	p	+
<i>Arachis</i>	p	+
<i>Aristolochia</i>	t	+
<i>Artemisia</i>	t	+
<i>Avena</i>	it	
<i>Brachyscome</i>	p	+
<i>Brassica</i>	p	+
<i>Byblis</i>	p	+
<i>Caesalpinia</i>	it	+
<i>Callisia</i>	ip	+
<i>Capsicum</i>	t	+
<i>Cephalanthera</i>	t	+
<i>Cestrum</i>	p	+
<i>Citrus</i>	t	
<i>Clivia</i>	ip	+
<i>Coffea</i>	t;p	
<i>Daucus</i>	p	+
<i>Epimedium</i>	it	+
<i>Gossypium</i>	p	+
<i>Haplopappus</i>	t	
<i>Hepatica</i>	p	+
<i>Hordeum</i>	it	
<i>Hypochaeris</i>	p	+
<i>Ipheion</i>	it;p	
<i>Lachenalia</i>	p	
<i>Lactuca</i>	p	+
<i>Lathyrus</i>	t	
<i>Lens</i>	it;p	
<i>Leymus</i>	it	+
<i>Lilium</i>	p	+

<i>Linum</i>	it	+
<i>Lolium</i>	p	+
<i>Lotus</i>	p	+
<i>Medicago</i>	ip;p	
<i>Nicotiana</i>	t;p	
<i>Nothoscordum</i>	p	
<i>Oryza</i>	p	+
<i>Paspalum</i>	p	+
<i>Passiflora</i>	it	+
<i>Phaseolus</i>	ip;p	
<i>Plantago</i>	ip	
<i>Poncirus</i>	p	
<i>Pulsatilla</i>	t	
<i>Quercus</i>	p	+
<i>Ranunculus</i>	it;ip	
<i>Raphanus</i>	p	+
<i>Ribes</i>	it	
<i>Rosa</i>	p	+
<i>Saccharum</i>	ip	
<i>Secale</i>	t;it	
<i>Silene</i>	it	
<i>Solanum</i>	p	+
<i>Spondias</i>	p	+
<i>Tragopogon</i>	t	+
<i>Trifolium</i>	p	+
<i>Tripogandra</i>	it	+
<i>Triticum</i>	t	+
<i>Vicia</i>	p	
<i>Xeranthemum</i>	t	

a: p, região proximal; ip, intersticial-proximal; it, intersticial-terminal; t, terminal

Tabela S4. Variação intra-específica no número e posição dos sítios de DNAr 5S entre 79 citótipos diploides de 32 espécies de angiospermas

Espécie	Nº de citótipos	Sem variação	Com variação em número e posição	Com variação só em número	Com variação só em posição
<i>Aegilops sharonensis</i>	3			+	
<i>Aegilops speltoides</i>	3	+			
<i>Aegilops umbellulata</i>	2	+			
<i>Alstroemeria aurea</i>	2				+
<i>Arabidopsis thaliana</i>	2			+	
<i>Arachis batizocoi</i>	2		+		
<i>Arachis williamsii</i>	2	+			
<i>Artemisia tridentata</i>	2			+	
<i>Avena strigosa</i>	2	+			
<i>Brachyscome dichromosomatica</i>	4	+			
<i>Brachyscome lineariloba</i>	3		+		
<i>Brassica cretica</i>	2	+			
<i>Byblis rorida</i>	2			+	
<i>Capsicum annuum</i>	2	+			
<i>Capsicum frutescens</i>	2	+			
<i>Cucumis sativus</i>	2	+			
<i>Hepatica asiatica</i>	2	+			
<i>Hordeum chilense</i>	2		+		
<i>Hordeum vulgare</i>	2			+	
<i>Lens tomentosus</i>	3	+			
<i>Lolium rigidum</i>	7				+
<i>Lotus japonicus</i>	2	+			
<i>Nicotiana kawakamii</i>	2	+			
<i>Phaseolus lunatus</i>	2			+	
<i>Phaseolus vulgaris</i>	4	+			
<i>Poncirus trifoliata</i>	3		+		
<i>Ranunculus silerifolius</i>	2				+
<i>Raphanus sativus</i>	2	+			
<i>Rumex acetosa</i>	2	+			
<i>Scilla scilloides</i>	2			+	
<i>Trifolium nigrescens</i>	3	+			
<i>Vicia benghalensis</i>	2	+			
Total		18	4	7	3

Tabela S5. Instabilidade na posição dos sítios únicos de DNAr 5S entre 298 cariótipos diploides de 51 gêneros

Gênero	Posição dos sítios variável	Var. só de braço crom. ^a	Número de espécies total/ número de espécies por posição e número cromossômico / número cromossômico e posição dos sítios de DNAr 5S ^b
<i>Achyrocline</i>			2/2n=28 p
<i>Aegilops</i>			3/2n=14 it
<i>Allium</i>			3/2n=16 ip
<i>Aloe</i>			10/2n=14 t
<i>Arachis</i>	+		22/20: 2n=20 p ; 2: 2n=20 it
<i>Aristolochia</i>		+	6/2n=14 t
<i>Brachyscome</i>			5/4: 2n=4 p ; 1: 2n=6 p
<i>Brassica</i>		+	4/1: 2n=16 p ; 3: 2n=18 p
<i>Byblis</i>			2/2n=16 p
<i>Callisia</i>		+	7/ 3: 2n=12 ip ; 3: 2n=14 ip ; 1: 2n=16 ip
<i>Capsicum</i>			7/2n=24 t
<i>Cestrum</i>			8/2n=16 p
<i>Citrus</i>	+		4/2: 2n=18 it ; 2: 2n=18 t
<i>Clivia</i>			4/2n=22 ip
<i>Cucumis</i>			2/2n=14 ip
<i>Daucus</i>	+		9/ 2: 2n=18 p ; 2: 2n=20 p; 2: 2n=20 ip ; 2: 2n=22 p; 1: 2n=22 t
<i>Dendranthema</i>			2/2n=18 ip
<i>Epimedium</i>			12/2n=12 it
<i>Gossypium</i>			4/2n=26 p
<i>Grindelia</i>			2/2n=12 p
<i>Haplopappus</i>			2/2n=10 t
<i>Hepatica</i>			6/2n=14 p
<i>Hordeum</i>	+		8/ 3: 2n=14 p ; 1: 2n=14 ip ; 2: 2n=14 it ; 2: 2n=14 t
<i>Hypochaeris</i>	+		27/ 18: 2n=8 p ; 3: 2n=8 ip ; 4: 2n=8 it ; 1: 2n=10 p ; 1: 2n=12 p
<i>Ipheion</i>			2/1: 2n=12 it ; 1: 2n=14 it
<i>Juniperus</i>			2/2n=22 p
<i>Lachenalia</i>	+		11/ 1: 2n=14 p ; 1: 2n=14 ip ; 4: 2n=14 t ; 5: 2n=16 p
<i>Lactuca</i>			4/2n=18 p
<i>Larix</i>			4/2n=24 t
<i>Lilium</i>	+		5/4: 2n=24 p ; 1: 2n=24 it
<i>Lolium</i>	+		12/10: 2n=14 p ; 2: 2n=14 ip
<i>Lotus</i>			4/2n=12 p
<i>Nicotiana</i>	+		16/ 4: 2n=18 it ; 2: 2n=20 it ;4: 2n=24 p ; 3: 2n=24 ip ; 2: 2n=24 t
<i>Nothoscordum</i>	+		8/ 1: 2n=8 p ; 2: 2n=10 p ; 3: 2n=10 it ; 2: 2n=10 t
<i>Oryza</i>		+	4/2n=24 p

<i>Paspalum</i>		3/2n=20 p
<i>Passiflora</i>		3/2n=18 it
<i>Picea</i>	+	4/2n=24 ip
<i>Plantago</i>		2/1: 2n=8 ip ; 1: 2n=12 ip
<i>Quercus</i>	+	5/2n=24 p
<i>Ranunculus</i>	+	4/1: 2n=16 p ; 3: 2n=16 ip
<i>Rosa</i>		4/2n=14 p
<i>Silene</i>		3/2n=24 ip
<i>Solanum</i>	+	9/ 7: 2n=24 p ; 1: 2n=24 ip ; 1: 2n=24 t
<i>Theobroma</i>		2/2n=20 p
<i>Tragopogon</i>		2/2n=12 t
<i>Trifolium</i>	+	5/ 1: 2n=14 p; 4: 2n=16 p
<i>Vasconcellea</i>		2/2n=18 ip
<i>Vicia</i>	+	8/ 1: 2n=12 it ; 3: 2n=12 t ; 1: 2n=14 ip ; 2: 2n=14 it ; 1: 2n=14 t
<i>Xeranthemum</i>	+	2/ 1: 2n=12 ip ; 1: 2n=14 p
<i>Zamia</i>	+	8/ 4: 2n=16 t ; 3: 2n=18 t ; 1: 2n=23 t
Total	14 (27,5%)	

a: quando a variação foi apenas de braço cromossômica não foi considerada

b: p, proximal; ip: intersticial-proximal; it, intersticial-terminal; t: terminal

Tabela S6. Variação do número de sítios de DNAr 5S em 83 gêneros

Gênero	Nº de cariótipos	Com variação	Número de sítios
<i>Achyrocline</i>	2		2
<i>Aegilops</i>	16	+	2 - 6
<i>Allium</i>	5	+	2 - 6
<i>Aloe</i>	10		2
<i>Alstroemeria</i>	6	+	6 - 20
<i>Arabidopsis</i>	3	+	2 - 6
<i>Arachis</i>	25	+	2 - 6
<i>Aristolochia</i>	7		2
<i>Artemisia</i>	16	+	2 - 9
<i>Avena</i>	5		4
<i>Betula</i>	2	+	2 - 4
<i>Brachypodium</i>	9		2
<i>Brachyscome</i>	10	+	2 - 8
<i>Brassica</i>	12	+	2 - 10
<i>Byblis</i>	4	+	2 - 4
<i>Callisia</i>	7		2
<i>Capsicum</i>	7		2
<i>Cestrum</i>	8		2
<i>Citrus</i>	5	+	2 - 5
<i>Clivia</i>	4		2
<i>Coffea</i>	10	+	2 - 4
<i>Cucumis</i>	2		2
<i>Daucus</i>	9		2
<i>Dendranthema</i>	4		2
<i>Dendrobium</i>	3		2
<i>Epimedium</i>	14	+	2 - 4
<i>Gossypium</i>	4		2
<i>Grindelia</i>	2		2
<i>Haplopappus</i>	3	+	2 - 6
<i>Hepatica</i>	6		2
<i>Hordeum</i>	19	+	2 - 8
<i>Humulus</i>	2	+	2 - 4
<i>Hypochaeris</i>	28		2
<i>Ipheion</i>	2		2
<i>Ipomoea</i>	5		2
<i>Juniperus</i>	2		2
<i>Lachenalia</i>	12	+	2 - 4
<i>Lactuca</i>	4		2
<i>Larix</i>	4		2
<i>Lathyrus</i>	7	+	4 - 6
<i>Lens</i>	8		4

<i>Lilium</i>	7	+	2 - 14
<i>Linum</i>	4		4
<i>Lolium</i>	12		2
<i>Lotus</i>	4		2
<i>Lupinus</i>	2	+	2 - 8
<i>Maxillaria</i>	4	+	2 - 4
<i>Medicago</i>	2		4
<i>Musa</i>	5	+	4 - 8
<i>Nemesia</i>	4		4
<i>Nicotiana</i>	20	+	2 - 6
<i>Nothoscordum</i>	13	+	2 - 8
<i>Oryza</i>	9		2
<i>Paspalum</i>	3		2
<i>Passiflora</i>	16		2
<i>Phaseolus</i>	13	+	2 - 6
<i>Picea</i>	16	+	2 - 4
<i>Pinus</i>	16	+	2 - 8
<i>Plantago</i>	5	+	2 - 4
<i>Poncirus</i>	3	+	6 - 7
<i>Psathyrostachys</i>	2	+	2 - 4
<i>Pulsatilla</i>	5	+	3 - 6
<i>Quercus</i>	5		2
<i>Ranunculus</i>	4		2
<i>Raphanus</i>	2		4
<i>Ribes</i>	3	+	2 - 4
<i>Rosa</i>	9	+	2 - 4
<i>Rumex</i>	2		4
<i>Scilla</i>	2	+	2 - 4
<i>Secale</i>	3	+	4 - 6
<i>Silene</i>	6	+	2 - 8
<i>Sinapis</i>	3		4
<i>Solanum</i>	23	+	2 - 4
<i>Theobroma</i>	2		2
<i>Torenia</i>	2	+	2 - 6
<i>Tragopogon</i>	3	+	2 - 4
<i>Trifolium</i>	9	+	2 - 6
<i>Urvillea</i>	3	+	2 - 4
<i>Vasconcellea</i>	2		2
<i>Vicia</i>	29	+	2 - 4
<i>Vigna</i>	2		4
<i>Xeranthemum</i>	3	+	2 - 4
<i>Zamia</i>	8		2
Total	603	43 (51,8%)	

Tabela S7. Variação do número de sítios de DNAr 5S por complemento monoploide entre citótipos com diferentes níveis de ploidia em 21 espécies (47 cariótipos)

Espécie	No. de citótipos analisados			Número de sítios por complemento monoploide			Comparações de SCM em relação ao diploide	
	2x	4x	6x	2x	4x	6x	4x	6x
<i>Artemisia bigelovii</i>	1	1		2,0	2,0		=	
<i>Artemisia nova</i>	1	1		3,0	3,0		=	
<i>Artemisia tridentata</i>	2	1		1,0; 3,0	3,0		=	
<i>Artemisia tripartita</i>	1	1		3,0	3,0		=	
<i>Brachypodium pinnatum</i>	2	1		1,0	1,0		=	
<i>Byblis filifolia</i>	1	1		2,0	2,0		=	
<i>Caesalpinia ferrea</i>	1	1	1	1,0	1,0	1,0	=	=
<i>Hepatica nobilis</i>	1	1		1,0	1,0		=	
<i>Hordeum brachyantherum</i>	1	1		2,0	1,5		<	
<i>Hordeum brevisubulatum</i>	1	1		1,0	1,3		>	
<i>Hordeum murinum</i>	1	1		1,0	1,5		>	
<i>Hypochaeris incana</i>	1	1		1,0	1,0		=	
<i>Ipheion uniflorum</i>	1	1		1,0	1,0		=	
<i>Ipomoea trifida</i>	1	1		1,0	1,0		=	
<i>Juniperus chinensis</i>	1	1		1,0	1,0		=	
<i>Medicago sativa</i>	1	1		2,0	2,0		=	
<i>Paspalum quadrifarium</i>	1	1		1,0	1,0		=	
<i>Passiflora misera</i>	1		1	1,0		1,0		=
<i>Raphanus sativus</i>	2	1		2,0	2,0		=	
<i>Sinapis alba</i>	2	1		2,0	2,0		=	
<i>Vicia amoena</i>	1	1		2,0	2,5		>	
Total	25	20	2					

a, =: igual ao diploide; <: menor ao diploide; >: maior que o diploide; * Espécie com diferentes números de sítios nos citótipos diploides, sendo um deles igual ao do poliploide

Tabela S8. Variação do número médio de sítios de DNAr 5S por complemento monoploide (SCM) entre cariótipos com diferentes níveis de ploidia de 46 gêneros

Gênero	Número de cariótipos analisados por nível de ploidia						Média de SCM						Comparações de SCM em relação aos diploides*				
	2x	3x	4x	5x	6x	8x	2x	3x	4x	5x	6x	8x	3x	4x	5x	6x	8x
<i>Aegilops</i>	16		8		1		1,9		1,9		2,3			>		>	
<i>Agave</i>	1	1	1	1	1		1,0	1,0	1,0	1,0	1,0		=	=	=	=	
<i>Allium</i>	5		1				1,6		2,0					>			
<i>Aloe</i>	10		2		1		1,0		1,0		1,0			=		=	
<i>Arabidopsis</i>	3		1				2,0		3,0					>			
<i>Arachis</i>	25		2				1,2		1,0					<			
<i>Aristolochia</i>	7				2		1,0				0,5					<	
<i>Artemisia</i>	16		8				2,5		2,3					<			
<i>Avena</i>	5		4		1		2,0		1,9		2,0			<		=	
<i>Brachypodium</i>	9		3				1,0		1,2					>			
<i>Brassica</i>	12		8				2,1		2,4					>			
<i>Byblis</i>	4		3				1,4		2,5					>			
<i>Caesalpinia</i>	1		1		1		1,0		1,0		1,0			=		=	
<i>Callisia</i>	7		1				1,0		0,5					<			
<i>Carpinus</i>	1					1	2,0					1,0					<
<i>Centaurea</i>	1		1				2,0		2,0					=			
<i>Dasypyrum</i>	1		1				1,0		1,0					=			
<i>Daucus</i>	9		1				1,0		0,5					<			
<i>Dendranthema</i>	4		3		1		1,0		1,0		1,3			=		>	
<i>Diplotaxis</i>	1		1				2,0		1,5					<			
<i>Emilia</i>	1		1				1,0		1,0					=			
<i>Hepatica</i>	6		3				1,0		0,8					<			
<i>Hordeum</i>	19		8		3		1,8		1,4		1,4			<		<	
<i>Hypochaeris</i>	28		3				1,0		1,0					=			
<i>Ipheion</i>	2		2				1,0		1,0					=			

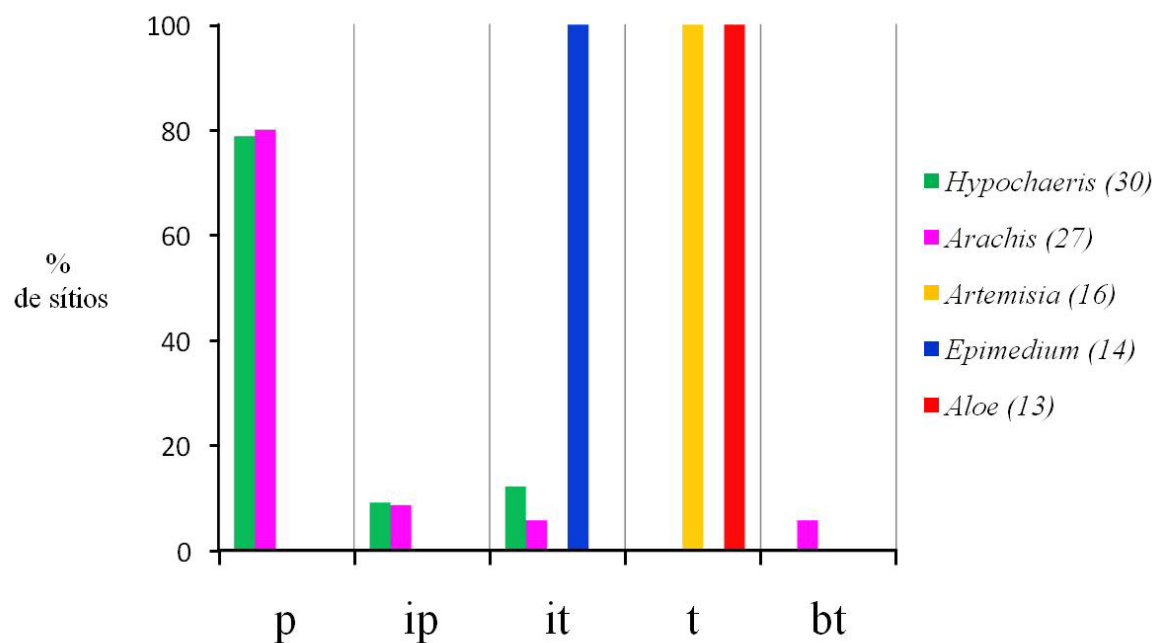
<i>Ipomoea</i>	5	2	2	1,0	1,0	1,0	=	=
<i>Iris</i>	1	6	2	2,0	1,6	1,5	<	<
<i>Juniperus</i>	2	1		1,0	1,0		=	
<i>Linum</i>	4	2		2,0	2,0		=	
<i>Medicago</i>	2	1		2,0	2,0		=	
<i>Miscanthus</i>	1	1		1,0	1,0		=	
<i>Nicotiana</i>	20	8		1,3	0,6		<	
<i>Nothoscordum</i>	13	10		1,6	1,9		>	
<i>Oryza</i>	9	1		1,0	0,5		<	
<i>Paspalum</i>	3	3		1,0	1,0		=	
<i>Passiflora</i>	16	4	1	1,0	0,8	1,0	<	=
<i>Pimpinella</i>	1	1		1,0	2,0		>	
<i>Plantago</i>	5	2		1,6	0,5		<	
<i>Ranunculus</i>	4	1		1,0	1,0		=	
<i>Raphanus</i>	2	1		2,0	2,0		=	
<i>Rosa</i>	9		1	1,3		1,6		>
<i>Sinapis</i>	3	1		2,0	2,0		=	
<i>Trifolium</i>	9	2	1	1,4	1,0	1,0	<	<
<i>Tripogandra</i>	1		1	1,0		1,0		=
<i>Triticum</i>	1	2		2,0	1,8		<	
<i>Vicia</i>	29	1		1,4	2,5		>	
Total	334	1	117	2	18	2		

* =: SCM igual ao(s) diploide, <: diminuição de SCM, >: Aumento de SCM.

Tabela S9. Variação intra-específica entre citótipos com diferentes níveis de ploidia na posição dos sítios de DNAr 5S em 16 espécies

Espécie	Número de citótipos analisados			Posições diferentes nos poliploides, em relação aos diploides	
	2x	4x	6x	4x	6x
<i>Artemisia bigelovii</i>	1	1			
<i>Artemisia nova</i>	1	1			
<i>Artemisia tridentata</i>	2	1			
<i>Artemisia tripartita</i>	1	1			
<i>Byblis filifolia</i>	1	1		+	
<i>Caesalpinia ferrea</i>	1	1	1		
<i>Hepatica nobilis</i>	1	1			
<i>Hordeum brachyantherum</i>	1	1			
<i>Hordeum brevisubulatum</i>	1	1			
<i>Hordeum murinum</i>	1	1		+	
<i>Hypochaeris incana</i>	1	1			
<i>Ipheion uniflorum</i>	1	1			
<i>Juniperus chinensis</i>	1	1			
<i>Medicago sativa</i>	1	1			
<i>Raphanus sativus</i>	2	1			
<i>Vicia amoena</i>	1	1		+	
Total	18	16	1		

Figura S1. Distribuição dos sítios de DNAr 5S ao longo do braço cromossômico em cinco gêneros com mais de 60% dos sítios na mesma região cromossômica. p, proximais; ip, intersticial-proximal; it, intersticial-terminal; t, terminal. Número de cariótipos amostrados de cada gênero indicado entre parêntesis



Anexo

Normas da revista BMC Plant Biology (primeira página)
<http://www.biomedcentral.com/bmcplantbiol/ifora/#hltext>

Preparing main manuscript text

File formats

The following word processor file formats are acceptable for the main manuscript document:

- Microsoft Word (.doc)
- Rich text format (RTF)
- Portable document format (PDF)
- TeX/LaTeX (use BioMed Central's TeX template)
- DeVice Independent format (DVI)
- Publicon Document (NB)

Users of other word processing packages should save or convert their files to RTF before uploading. Many free tools are available which ease this process.

TeX/LaTeX users: We recommend using BioMed Central's TeX template and BibTeX stylefile. If you use this standard format, you can submit your manuscript in TeX format (after you submit your TEX file, you will be prompted to submit your BBL file). If you have used another template for your manuscript, or if you do not wish to use BibTeX, then please submit your manuscript as a DVI file. We do not recommend converting to RTF.

Note that figures must be submitted as separate image files, not as part of the submitted DOC/ PDF/TEX/DVI file.

Article types

When submitting your manuscript, you will be asked to assign one of the following types to your article:

Research article

Database

Methodology article

Software

Please read the descriptions of each of the article types, choose which is appropriate for your article and structure it accordingly. If in doubt, your manuscript should be classified as a Research article, the structure for which is described below.

6. CONCLUSÕES

- A análise da distribuição dos sítios de DNAr 45S detectados por FISH em 833 espécies de angiospermas e gimnospermas revelou que o número médio de sítios foi menor nas angiospermas, o que concorda com seu menor tamanho genômico. Nesse grupo a maioria das espécies possui apenas um sítio de DNAr 45S por complemento monoploide (sítio único). Isto parece indicar uma maior pressão para a redução do número de sítios e diploidização nas angiospermas. As gimnospermas, por outro lado, tendem a apresentar sítios múltiplos.
- Uma análise similar para o DNAr 5S em 749 espécies de angiospermas e gimnospermas não revelou diferenças significativas no número de sítios de DNAr 5S. Nas angiospermas a maioria das espécies possui apenas um sítio de DNAr 5S por complemento monoploide. Nas gimnospermas foram observados números similares de cariótipos com apenas um (21) ou dois sítios (26), enquanto uma minoria apresentou mais que dois sítios (3).
- A maioria dos sítios de DNAr 45S se localiza no braço curto (70%) e na região terminal (44% sem incluir os bt e 58% incluindo os bt). O padrão de distribuição terminal parece ser independente da presença de centrômero, uma vez que nas espécies com cromossomos holocinéticos, a frequência de sítios terminais é ainda mais alta, e poderia estar relacionado à organização dos telômeros ao redor do nucléolo, observada em *Arabidopsis*.
- A maioria dos sítios de DNAr 5S se localiza no braço curto (59%) e na região proximal, especialmente em cariótipos com sítios únicos. Na maioria de famílias e gêneros analisados os sítios ocorrem na posição proximal e em segundo lugar na região terminal. Essa distribuição parece similar à de DNAs satélites proximais ou subteloméricos, cujas unidades de repetição também estão organizadas em tandem.
- Uma parte dos sítios de DNAr 45S (14%) ocupou todo braço curto dos acrocêntricos. Estes sítios podem ter sido gerados inicialmente como sítios terminais de telocêntricos, surgidos por fissão cêntrica ou por eventual encurtamento do braço curto contendo uma RON terminal.
- Os padrões de distribuição dos sítios de DNAr 45S podem ser conservados em algumas famílias e variáveis em outras, e esta variação aparentemente independe de outras características perceptíveis cariologicamente.
- Espécies com sítios múltiplos de DNAr 45S têm tendência à equilocalização. A equilocalização dos sítios múltiplos de DNAr 45S parece ser independente da configuração de Rabl na intérfase, uma vez que espécies com e sem essa orientação (incluindo cromossomos holocinéticos) apresentam sítios em posições equilocais.

- A maioria das espécies e gêneros apresenta estabilidade na posição de sítios de DNAr 5S e de DNAr 45S.
- Cerca de metade das espécies e gêneros apresentam estabilidade no número de sítios de DNAr 5S, enquanto para o DNAr 45S foi observada uma maior estabilidade.
- Cariótipos com diferentes níveis de ploidia de um mesmo gênero revelam uma tendência nos poliploides (de origem relativamente recente) à diminuição do número de sítios de DNAr 45S por complemento monoploide.
- Para o DNAr 5S existe tendência à conservação do número de sítios de DNAr 5S dentro de espécies e a conservar (46%) ou diminuir (39%) o número de sítios dentro de gêneros. Além disso, na maioria das espécies a posição dos sítios nos poliploides é estável em relação aos diploides.
- A frequência de cariótipos com sítios de DNAr 5S e 45S no mesmo cromossomo é aleatória, e a proximidade desses sítios não é resultado da ação da seleção positiva, mas apenas uma consequência de sua distribuição preferencial nos braços curtos.

7. RESUMO

Os genes de RNA ribossomal apresentam várias peculiaridades, destacando-se o fato de serem bem conservados entre as espécies e ocorrerem em arranjos em tandem com centenas a milhares de cópias. Essas características permitiram que esses genes fossem localizados por meio da FISH nos cromossomos metafásicos de um grande número de espécies. Alguns estudos prévios sugeriram que esses sítios teriam localização preferencial no cromossomo. O presente trabalho teve por objetivo analisar a distribuição desses genes nos cromossomos de uma ampla amostra de cariótipos, verificar se existe alguma tendência à distribuição não - casual, e avaliar se determinadas características cromossômicas ou cariotípicas poderiam influenciar esses padrões. Para isso, foi construída uma base de dados a partir da literatura, contendo informações de 1002 cariótipos de 53 famílias de angiospermas e quatro de gimnospermas. Entre as características analisadas estão a posição e o número de sítios de DNAr 5S e 45S, e diversas características do cariótipo, tais como morfologia e tamanho cromossômico. Nos cariótipos de angiospermas o número mais frequente de sítios de DNAr 5S e 45S foi um por complemento haploide, sendo que o número médio foi maior para o DNAr 45S. A análise da posição desses sítios revelou uma frequência de sítios no braço curto maior que a esperada. Além disso, os sítios de DNAr 45S foram observados preferencialmente em regiões cromossômicas terminais. Curiosamente, os sítios de DNAr 45S que ocorreram nos cromossomos acrocêntricos geralmente ocuparam todo o braço curto, sugerindo que seu surgimento poderia estar relacionado ao menos em parte, a rearranjos cromossômicos que geram acrocêntricos. A posição terminal dos sítios de DNAr 45S pode ser vantajosa por evitar rearranjos deletérios causados por recombinação entre sítios de diferentes cromossomos ou relacionada à organização cromossômica em intérfase. Por outro lado, o DNAr 5S ocupa geralmente a posição proximal, especialmente em cariótipos com sítios únicos, e ocorrem tanto na região proximal como na terminal para cariótipos com sítios múltiplos. Essa distribuição é similar à de DNA satélites organizados em tandem que ocorrem preferencialmente na região proximal e subtelomérica. A análise da variação intra-específica entre diplóides revelou que a posição dos sítios de DNAr 5S e 45S varia menos que o número de sítios e uma análise entre diplóides e poliplóides mostrou que há uma tendência à conservação do número de sítios de DNAr 5S e 45S por complemento monoploide. Entretanto, comparando-se cariótipos do mesmo gênero, observa-se nos poliplóides uma tendência a apresentarem um número menor que o esperado de sítios de DNAr 45S com base nos diploides. Essa redução pode estar relacionada ao processo de ‘diploidização’ comum em

poliploides. Por último, embora em muitos gêneros sejam encontradas espécies que apresentam os dois sítios (5S, 45S) no mesmo cromossomo, foi observado que a frequência desse arranjo não difere do esperado. Portanto, o presente trabalho revela que os padrões de distribuição dessas duas sequências repetidas em tandem são diferentes, tendo o DNAr 45S maiores restrições em relação a sua posição e maior facilidade de dispersão.

PALAVRAS-CHAVE: DNAr 5S, DNAr 45S, FISH, plantas, citogenética, ligação

8. ABSTRACT

The ribosomal RNA genes have several peculiarities, especially, the fact that they are well conserved between species and occur in tandem arrays with hundreds to thousands of copies. These characteristics allowed the detection of these genes by FISH on metaphase chromosomes of a large number of species. Some previous studies suggested that these sites could have a preferential position on chromosomes. This study aimed to examine the distribution of these genes in the chromosomes of a large sample of karyotypes, in order to assess if there is a trend for a non-random distribution and whether certain chromosomal or karyotype characteristics could influence those patterns. A database, with information of 1002 karyotypes of 53 families of angiosperms and four of gymnosperms, including several karyotype features, such as chromosomes size and morphology and containing information regarding the position and number of 5S and 45S rDNA sites was built from the literature. In angiosperms, most karyotypes showed only one site of 5S and/or 45S rDNA per haploid complement. The analysis of the position of these sites showed a greater than expected frequency of sites on the short arm. In addition, the 45S rDNA sites were observed preferably in terminal chromosomal regions. Interestingly, 45S rDNA sites that occurred in acrocentrics usually occupied the entire short arm, suggesting that its appearance could be related to chromosomal rearrangements that generate acrocentrics, at least in some karyotypes. The terminal position of the 45S rDNA sites could be advantageous for preventing deleterious rearrangements caused by recombination between sites of different chromosomes or related to the interphase chromosome organization. On the other hand, the 5S rDNA generally occupies the proximal position, especially in karyotypes with a single site, and occurs both in the proximal and terminal regions in karyotypes with multiples sites. This distribution is similar to that of satellite DNAs, which are organized in tandem and occur preferentially in proximal and subtelomeric regions. Analysis of intraspecific variation between diploids revealed that the 5S and 45S rDNA sites varies less in position than in the number of sites, and an analysis of diploids and polyploids showed that there is a trend to conserve the number of 5S and 45S rDNA sites by monoploid complement. However, when comparing species of the same genus, a tendency in the polyploids to present a lower than expected number of 45S rDNA sites is observed, which may be related to the process of diploidization, commonly found in polyploids. Finally, although in many genera there were species with both sites (5S, 45S) on the same chromosome, it was observed that the frequency of this arrangement does not differ from expected. Therefore, this study shows that the distribution

patterns from these two sequences repeated in tandem are different, and that the 45S rDNA cluster showed greater restrictions concerning its position and greater chance of dispersion.

KEYWORDS: 5S rDNA, 45S rDNA, FISH, plants, cytogenetics, linkage