



**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA**

**Citofilogenia do Clado ACPT (Subordem Cactineae,
Caryophyllales) e Caracterização citogenética de espécies
dos gêneros *Portulaca* L. e *Talinum* Doweld**

MARIA ANGÉLICA OLIVEIRA MARINHO

RECIFE-PE
2018

MARIA ANGÉLICA OLIVEIRA MARINHO

**Citofilogenia do Clado ACPT (Subordem Cactineae,
Caryophyllales) e Caracterização citogenética de espécies
dos gêneros *Portulaca* L. e *Talinum* Doweld**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação
em Botânica da Universidade Federal Rural de
Pernambuco como requisito parcial para
obtenção do Título de Doutor em Botânica.

Orientador:

Prof. Dr. Reginaldo de Carvalho

Coorientadores:

Prof. Dr. Luiz Gustavo Rodrigues Souza

Prof. Dr. Leonardo Pessoa Felix

RECIFE-PE

2018

Ficha catalográfica

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Sistema Integrado de Bibliotecas da UFRPE
Biblioteca Central, Recife-PE, Brasil

M338c

Marinho, Maria Angélica Oliveira
Citofilogenia do clado ACPT (Subordem Cactineae,
Caryophyllales) e caracterização citogenética de espécies dos
gêneros *Portulaca* L. e *Talinum* Doweld / Maria Angélica
Oliveira Marinho. – 2018.

85 f.: il.

Orientador: Reginaldo de Carvalho.

Coorientadores: Luiz Gustavo Rodrigues Souza, Leonardo
Pessoa Felix

Tese (Doutorado) – Universidade Federal Rural de
Pernambuco, Programa de Pós-Graduação em Botânica, Recife,
BR-PE, 2018.

Inclui referências e apêndice(s).

1. Displóidia 2. Evolução cariotípica 3. Poliploidia
4. Métodos filogenéticos comparativos 5. Número básico (x)
6. Clado ACPT 7. CMA/DAPI 8. Portulacaceae 9. Talinaceae
- I. Carvalho, Reginaldo de, orient. II. Souza, Luiz Gustavo
Rodrigues, coorient. III. Felix, Leonardo Pessoa, coorient.
- IV. Título

CDD 581

MARIA ANGÉLICA OLIVEIRA MARINHO

**Citofilia do Clado ACPT (Subordem Cactineae, Caryophyllales) e Caracterização
citogenética de espécies dos gêneros *Portulaca* L. e *Talinum* Doweld**

Orientador:

Prof. Dr. Reginaldo de Carvalho

Avaliadores:

Dra. Maria Betânia Melo de Oliveira – UFPE (Titular)

Dra. Andrea Pedrosa-Harand– UFPE (Titular)

Dr. Tiago Ribeiro Barros dos Santos – UFPE (Titular)

Dra. Ana Christina Brasileiro Vidal – UFPE (Titular)

Dr. Felipe Nollet Medeiros de Assis – UFRPE (Suplente)

Dr. Cícero Carlos de Almeida – UFAL (Suplente)

RECIFE-PE
2018

Dedicatória

A quem me deu a vida e me ensinou o valor do caráter,
A quem jamais deixou de me apoiar,
Sempre estarão comigo independente de qualquer coisa...

J. B. Marinho e M. S. Oliveira

Agradecimentos

Em primeiro lugar, agradeço à Deus por sempre abrir portas em minha vida e me fazer encherá-las, assim como me orientar e proteger.

Aos meus pais Maria do Socorro Oliveira e José Batista Marinho pela dedicação à minha educação, incentivo, carinho e afeto.

À minhas irmãs, Ana Raquel e Rebeca, pela amizade e acreditarem no meu potencial.

À Rafael N. M. Oliveira, pela apoio e acima de tudo, a amizade e companheirismo.

Amo todos vocês!!!

Enfim...

Muitas foram as pessoas e instituições que colaboraram, direta ou indiretamente, com a realização deste trabalho, a todas quero expressar aqui minha gratidão:

À Universidade Federal Rural de Pernambuco, ao Programa de Pós- Graduação em Botânica, ao Laboratório de Citogenética e Evolução Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco e a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior pela oportunidade de realizar este projeto.

Aos amigos e colegas de laboratório Genialdo, Vanessa, Silmar e Horace, pela amizade, ajuda nas coletas e tratamento dos materiais, entre outros.

Aos professore Drs. Reginaldo de Carvalho,. Prof. Dr. Luiz Gustavo Rodrigues Souza e Leonardo Felix pela credibilidade, constante incentivo, apoio, amizade e orientação na realização deste projeto.

Aos Professores do Curso de Pós-Graduação em Botânica, pela dedicação e formação.

À Kênia e Cynara pela eficiência e ajudas na secretaria da Pós-Graduação em Botânica da Universidade Federal Rural de Pernambuco.

Aos colegas da UFPE pela ajuda, ensinamentos e companheirismo, em especial: Tiago Ribeiro, Amália, Brena, Lucas, Yhandra, Mariana e Mariela.

Aos membros da banca Dras. Betânia, Andrea Pedrosa-Harand e Ana Christina Vidal e os Drs. Tiago Ribeiro, Felipe Nollet e Cícero de Almeida pelas sugestões e contribuições para melhorias desta tese, em especial Dr. Tiago.

A todos que de alguma maneira contribuíram para a realização deste trabalho.

Muito obrigada!

Sem obstáculos não se vive!
Devemos ter resiliência para vencer as etapas que aparecem.

Sumário

Lista de Figuras	ii
Lista de Tabelas.....	iii
Resumo.....	1
Abstract	2
1. Introdução.....	3
2. Revisão Bibliográfica	5
2.1 Clado ACPT	5
2.1.1 Portulacaceae	6
2.1.2 Cactaceae	7
2.1.3 Anacampserotaceae	8
2.1.4 Talinaceae.....	8
2.1.5 Montiaceae.....	8
2.2. Citogenética do clado ACPT.....	9
2.3. Citofilogenia.....	13
3. Referências Bibliográficas.....	15
Manuscrito I	22
Manuscrito II.....	55
Considerações Finais.....	73

Lista de Figuras

Manuscrito I

- Figura 1** Árvore filogenética Bayesiana do clado ACPT e Montiaceae (Cactineae) 44
baseado na combinação dos genes ndhF, matK e ITS.
- Figura 2** Árvore filogenética Bayesiana do clado APTC e Montiaceae (Cactineae) 45
baseado na combinação dos genes ndhF, matK e ITS.
- Figura 3** Modelo hipotético da Citofilogenia de Cactineae, com representação dos 46
números básicos ancestrais (dentro dos círculos) e observados atualmente
(x).
- Figura Suplementar 1** - Reconstrução do estado ancestral do número 53
cromossômico básico ancestral para as famílias Portulacaceae, Cactaceae,
Anacampserotaceae, Montiaceae e Talinaceae.

Manuscrito II

- Figura 1.** Coloração diferencial CMA/DAPI e FISH de espécies de Portulacaceae. 69
- Figura 2.** Coloração diferencial CMA/DAPI e FISH de espécies de Portulacaceae. 70
- Figura 3.** Coloração diferencial CMA/DAPI e FISH de espécies de Talinaceae. 71
- Figura 4.** Cariograma mostrando os possíveis pares em *Portulaca grandiflora* e o 76
padrão de RONS encontrado em *Portulaca*.

Lista de Tabelas

Manuscrito I

- Tabela 1.** Valores dos parâmetros de taxa e frequência dos quatro tipos de eventos possíveis, com uma probabilidade posterior (PP) > 0,5 no melhor modelo. 43
- Tabela Suplementar 1.** Número cromossômico e sequências das espécies usadas neste estudo. 47
- Tabela Suplementar 2.** Critérios de informação dos valores Akaike (AIC) e máxima verossimilhança (MV) para o conjunto de dados analisados pelo software ChromEvol na análise do clado ACPT e Montiaceae. 52

Manuscrito II

- Tabela 1.** Dados cariotípicos para as espécies de *Portulaca* e *Talinum* estudadas. 68

Abreviações

ACPT	Clado formado por Anacampserotaceae, Cactaceae, Portulacaceae e Talinaceae
ACP	Clado formado por Anacampserotaceae, Cactaceae e Portulacaceae
AIC	Akaike
ANAC	Clado formado por <i>Anacampseros</i> L., <i>Grahamia</i> Hook., <i>Talinopsis</i> A. Gray
APG	Angiosperm Phylogeny Group
CACT	Clado formado por Cactaceae
CMA	Cromomicina-
DAPI	4'-6'-Diamidino-2-Fenilindol
DNAr	DNA ribossomal
HC	heterocromatina constitutiva
MONT	Clado formado por <i>Phemeranthus</i> , <i>Cistanthe</i> Spach, <i>Lewisia</i> Pursh, e <i>Montia</i> L.
MV	Máxima Verossimilhança
<i>n</i>	número cromossômico haploide
<i>x</i>	número cromossômico básico

Resumo

As evidências filogenéticas moleculares, bem como as investigações morfológicas comparativas, permitiram propor uma classificação familiar revisada da subordem Cactineae, reconhecendo oito famílias monofiléticas. No entanto, indicam hipóteses controversas entre o relacionamento das famílias do clado ACPT (Anacampserotaceae, Cactaceae, Portulacaceae e Talinaceae). Para cada família parece existir um número cromossômico básico distinto, que ainda não foi testado do ponto de vista evolutivo e filogenético. Com o objetivo de contribuir para a caracterização citogenética no grupo e ajudar a entender a evolução dos números cromossômicos, foi realizada a citofilogenia (estudo de filogenia molecular combinada a dados citogenéticos) baseada no levantamento de números cromossômicos. Também foi realizada uma análise citomolecular de espécies de *Portulaca* e *Talinum* baseadas em características cromossômicas, como bandeamento e distribuição dos sítios de DNAr 5S e 35S. A análise de reconstrução de caracteres dos números haploides ancestrais sugeriu $n = 12$ para Cactineae, com distintos números básicos para cada família do clado ACPT: Cactaceae e Montiaceae ($x = 11$), Talinaceae ($x = 12$) e Anacampserotaceae e Portulacaceae ($x = 9$). A evolução cromossômica desta subordem se deu principalmente por eventos de displóidia descendente e poliploidia, e a baixa resolução filogenética entre as famílias do clado ACPT se deve a uma divergência familiar num curto espaço de tempo. As espécies de *Portulaca* e *Talinum* estudadas cariologicamente apresentaram cariótipos simétricos e cromossomos pequenos, com número cromossômico variando de $2n = 18$ a 54 em *Portulaca* e de $2n = 24$ a 72 em *Talinum*, com números cromossômicos básicos $x = 9$ e $x = 12$, respectivamente. Um par de satélites próximos ao centrômero foi observado na maioria das espécies *Portulaca* e na região terminal nas espécies de *Talinum* e *P. oleracea* silvestre, em todos os casos co-localizados com as regiões de DNAr 35S. Foi observada a presença de heteromorfismo em um par cromossômico em *P. grandiflora*. Além disso, bandas CMA⁺/DAPI⁻ proximais foram observadas nos cromossomos de *T. paniculatum*, *P. grandiflora* e *P. hirsutissima*. Os resultados confirmaram a existência de variação cito-molecular entre as subespécies de *Portulaca oleracea* que pode ser útil para a diferenciação das mesmas. A variedade cariotípica dentro de Portulacaceae e Talinaceae somada às análises citomoleculares de representantes de Cactaceae sugerem uma extensa plasticidade na fração repetitiva dos genomas da subordem Cactineae.

Palavra-Chave: Displóidia - Evolução cariotípica - Poliploidia - Métodos filogenéticos comparativos - Número básico (x)

Abstract

Molecular phylogenetic evidence, as well as comparative morphological investigations, allowed us to propose a revised family classification of the suborder Cactineae, recognizing eight monophyletic families. However, they indicate controversial hypotheses between the families of the ACPT clade (Anacampserotaceae, Cactaceae, Portulacaceae and Talinaceae). For each family there appears to be a distinct basic chromosome number, which has not yet been tested from an evolutionary and phylogenetic point of view. In order to contribute to the cytogenetic characterization in the group and to help understand the evolution of the chromosome numbers, a cytophilogenesis (a study of molecular phylogeny combined with cytogenetic data) was carried out based on chromosome numbers. A citomolecular analysis of *Portulaca* and *Talinum* species based on chromosomal characteristics, such as banding and distribution of rDNA sites 5S and 35S was also performed. The analysis of character reconstruction of ancestral haploid numbers suggested $n = 12$ for Cactineae, with different basic numbers for each family of the clade ACPT: Cactaceae and Montiaceae ($n = 11$), Talinaceae ($n = 12$) and Anacampserotaceae and Portulacaceae ($n = 9$). The chromosome evolution of this suborder was mainly due to events of descending dispoloidia and polyploidy, and the low phylogenetic resolution among the families of the ACPT clade was due to a family divergence within a short period of time. The species of *Portulaca* and *Talinum* studied cariologically presented symmetrical karyotypes and small chromosomes, with chromosomal numbers varying from $2n = 18$ to 54 in *Portulaca* and from $2n = 24$ to 72 in *Talinum*, with basic chromosome numbers $x = 9$ and $x = 12$, respectively. A pair of satellites close to the centromere were observed in most *Portulaca* species and in the terminal region in the *Talinum* and *P. oleracea* silvestre species, in all cases co-located with the rDNA regions 35S. It was observed the presence of heteromorphism in a chromosomal pair in *P. grandiflora*. In addition, CMA⁺/DAPI proximal bands were observed on the chromosomes of *T. paniculatum*, *P. grandiflora* and *P. hirsutissima*. The results confirmed the existence of cyto-molecular variation among the subspecies of *Portulaca oleracea*, which may be useful for their differentiation. The karyotype variety within Portulacaceae and Talinaceae added to the cyto-molecular analyzes of Cactaceae representatives suggest an extensive plasticity in the repetitive fraction of the genomes of the suborder Cactineae.

Key words: Dysploidy - Karyotype evolution - Polyploidy - Comparative phylogenetic methods - Basic number (x)

1. Introdução

A subordem Cactineae agrupa espécies de plantas adaptadas aos habitats xéricos e morfológicamente variáveis que são usadas na alimentação e forrageio, ornamentação e produção de fármacos e cosméticos (SCHÄFERHOFF et al., 2009). Apresentam distribuição principalmente em regiões tropicais e subtropicais no Oeste da América do Norte, América do Sul e África, com representantes na Europa e Ásia (NYFFELER; EGGLI, 2010). Dentro desta subordem, a família Portulacaceae (Subordem Cactineae - Caryophyllales) tradicionalmente incluía cerca de 30 gêneros e 500 espécies (COELHO; GIULIETTI, 2010). Muitos estudos foram realizados a fim de obter uma classificação satisfatória para esta família, o que levou a várias mudanças em sua classificação ao longo dos anos (por exemplo, HERSHKOVITZ; ZIMMER, 1997; APPLEQUIST; WALLACE, 2001; NYFFELER, 2007). A família se tornou recentemente monofilética devido a sua subdivisão em quatro famílias (Anacampserotaceae, Montiaceae, Portulacaceae e Talinaceae), permanecendo apenas *Portulaca* L. em Portulacaceae (NYFFELER; EGGLI, 2010).

Em Cactineae, diversos estudos relatam a formação de um grupo bem suportado nomeado clado ACPT, formado pelas famílias: Anacampserotaceae, Cactaceae, Portulacaceae e Talinaceae (NYFFELER, 2007). Apesar de Nyffeler e Egli (2010) resolverem 45 clados dentro da subordem Cactineae (= Portulacineae), mas não forneceram informações consistentes de relacionamento irmão no grupo ANAC (*Anacampseros* L., *Grahamia* Hook., *Talinopsis* A. Gray) e CACT (Cactaceae), nem para o monofiletismo de MONT (*Phemeranthus*, *Cistanthe* Spach, *Lewisia* Pursh, e *Montia* L.). Segundo Christenhusz et al. (2015), um grupo problemática em Caryophyllales envolve Cactaceae e Portulacaceae, que Nyffeler e Egli (2010) demonstrou ser parafilética para Portulacaceae. Entretanto Ocampo e Columbus (2012) mostraram o monofiletismo de *Portulaca*, ficando incertas as relações de ACPT. Para reduzir o número de famílias monogênicas neste clado, Cactaceae poderia ser expandida para incluir Anacampserotaceae e Portulacaceae, mas esta proposta foi altamente impopular em uma pesquisa on-line (CHRISTENHUSZ et al., 2015).

A subordem não tem sido muito explorado cariologicamente. A maioria das análises citogenéticas anteriores são restritas a contagem de cromossomos, com apenas algumas descrições cariomorfológicas e análises meióticas, havendo questões não resolvidas sobre sua evolução, exceto para Cactaceae. O clado ACPT apresenta famílias com elevada variabilidade cromossômica numérica, podendo ser encontrada espécie com $2n = 8$ (*P. suffrutescens* Engelm.), até $2n = 110$ (*Pereskiopsis porteri* (Brandege ex F.A.C. Weber) Britton & Rose) (CCDB, 2017).

Dentre os parâmetros citogenéticos, o número cromossômico é comumente utilizado nas análises citotaxonômicas e pode ser uma característica plesiomórfica de um grande clado ou recorrente em dois ou mais cladros. A maioria dos táxons de plantas exibe uma ampla variação no número de cromossomos, e uma investigação cuidadosa desta variação e outros dados cariológicos aliada a uma árvore filogenética bem estabelecida pode ser uma ferramenta poderosa para a compreensão dos mecanismos de evolução do cariótipo (GUERRA, 2008). A citofilogenia, por sua vez, investiga grupo de plantas e animais usando métodos de reconstrução por máxima parcimônia, máxima verossimilhança ou Bayesiana (ver por exemplo: SCHULTHEIS, 2001; HANSEN et al., 2006; WOOD et al., 2009; MAYROSE et al., 2010; CUSIMANO et al., 2012; GLICK; MAYROSE, 2014). O número cromossômico básico “*x*” corresponde ao número cromossômico monoploide que explica de forma mais parcimoniosa a variabilidade cromossômica de um grupo (PERUZZI, 2013). Provavelmente, o “*x*” deve apresentar uma relação clara com números básicos nos grupos mais próximos relacionados (GUERRA, 2000).

Além disso, por corar diferencialmente o cromossomo, sua fácil detecção e grande variabilidade, a heterocromatina constitutiva (HC) é um dos componentes cromossômicos que tem grande atenção dos citogeneticistas. Apesar de tradicionalmente ser vista como uma estrutura altamente estável que reprime a transcrição e a recombinação de elementos de DNA repetitivos, estudos recentes demonstraram que os domínios da HC também são altamente dinâmicos (WANG et al. 2016). A análise dos padrões de distribuição de bandas pode permitir verificar suas localizações em certas regiões cromossômicas, sugerindo que a HC tenha um propósito funcional (GUERRA, 2000). Ademais, a análise de outros parâmetros cariológicos juntamente com padrão de bandas, como a distribuição dos sítios de DNAr 5S e 45S, podem fornecer uma melhor visão da diversificação cariotípica e da similaridade citogenética entre espécies de um táxon, sendo uma importante e valiosa ferramenta para compreender as mudanças cromossômicas ocorridas durante a evolução (ver KENTON, 1991; LEE et al. 2005; MORAES et al., 2007; ZHANG; XIA, 2007).

Neste estudo foi realizada a reconstrução da filogenia de ACPT para associar e compreender os mecanismos de evolução cariotípica. Para isso, utilizamos a abordagem de Mayrose et al. (2010) para reconstruir números cromossômicos haploides ancestrais em famílias da subordem Cactineae (Caryophyllales), através de modelos probabilísticos em uma árvore filogenética. Somado a isso, com o intuito de dar subsídio a um melhor entendimento sobre as tendências evolutivas, também realizamos análises cariológicas mais aprofundadas como bandeamento cromossômico e FISH em Portulacaceae e na família basal ao clado, Talinaceae, combinados com os registros para Cactaceae existentes na literatura.

2. Revisão Bibliográfica

2.1 Clado ACPT

A subordem Cactineae (= Portulacineae) pertence a ordem Caryophyllales Juss. ex Bercht. & J. Presl e atualmente compreende ca. 2.000 espécies em 130 gêneros e oito famílias (Basellaceae, Cactaceae, Didiereaceae, Halophytaceae, Portulacaceae, Anacampserotaceae, Montiaceae e Talinaceae) distribuídas principalmente nas Américas, África e Austrália (OCAMPO; COLUMBUS, 2010). Um aspecto fascinante da evolução de Cactineae é sua adaptação aos habitats em que o acesso à água esteja severamente restrito. Além disso, apresenta uma diversidade morfológica e todas as três variantes fotossintéticas primárias, C3, C4 e metabolismo ácido das crassuláceas (CAM) (ver SAGE et al., 1999; GURALNICK; JACKSON, 2001; SAYED, 2001; GURALNICK et al., 2008). Por muitos anos, a circunscrição dentro desta subordem foi debatida, modificada, ajustada e hoje, com o avanço das técnicas moleculares, muitas descobertas foram feitas a respeito desta família.

Portulacaceae Juss. foi estabelecida pela primeira vez por Adanson (1763) e sua taxonomia foi mudada diversas vezes. A exemplo, ele incluiu na sua circunscrição 34 gêneros, que atualmente pertencem a mais de 20 famílias distintas (NYFFELER; EGGLI, 2010). Jussieu (1789) colocou Portulacaceae entre Cactaceae e Aizoaceae, e incluiu na família os gêneros *Claytonia* L., *Montia* L., *Portulaca* L. e *Talinum* Adans., além de alguns gêneros que atualmente estão circunscritos em diversas famílias, a exemplo: Aizoaceae, Caryophyllaceae, Turneraceae, entre outras. Posteriormente, Franz (1908), baseado em investigações comparativas da morfologia e anatomia, transferiu os gêneros de Basellaceae para Portulacaceae. Entretanto, Pax e Hoffmann (1934) os excluiu e os colocou em sua própria família. O sistema de classificação apresentado por Pax e Hoffman (1934) para Portulacaceae foi reproposto por McNeill (1974); enquanto Carolin (1987), com base em dados morfológicos, fez uma análise cladística da família, apresentando também uma chave de identificação para 29 gêneros. Mais tarde, Carolin (1993) apresentou uma proposta para classificação do grupo que foi usada até recentemente, baseando-se em suas análises anteriores. Para ele, a família compreende 30 gêneros e cerca de 450 espécies, caracterizadas morfológicamente pela presença de duas sépalas e cinco pétalas que murcham rapidamente, além de frutos capsulares consistindo, geralmente, de três carpelos fundidos.

Trabalhos independentes com estudos filogenéticos moleculares indicaram que Portulacaceae consiste de três linhagens distintas. Hershkovitz e Zimmer (1997) e Nyffeler (2007) incluíram a família Cactaceae, enquanto Applequist e Wallace (2003) incluíram Didiereaceae, e Hennion e Wagstaff (2007) incluíram Hectorellaceae. Além disso, Applequist

e Wallace (2001) fizeram uma análise filogenética, baseada em sequências de DNA plastidial *ndhF*, de representantes dos gêneros definidos por Thorne (1968), apoiando dois cladogramas principais: o primeiro incluindo *Portulaca*, *Anacampseros* e seus parentes, muito de *Talinum*, *Talinella* e Cactaceae; e o segundo, com baixo apoio, incluindo o restante dos gêneros de Portulacaceae, Basellaceae e Didiereaceae. Recentemente, Nyffeler e Eggerli (2010) propuseram a permanência apenas do gênero *Portulaca* L. para Portulacaceae e a subdividiu em quatro famílias: Anacampserotaceae Eggerli e Nyffeler, Montiaceae Raf, Portulacaceae Juss e Talinaceae Doweld, a partir de evidências moleculares (marcadores *matK* e *ndhF*), tornando a família monofilética. Esta divisão foi aceita nas APGs III e IV.

Estudos moleculares mostram que dentro dessa subordem as famílias Talinaceae, Anacampserotaceae, Cactaceae e Portulacaceae estão relacionadas, formando um clado com suporte moderado a forte: o clado ACPT (HERSHKOVITZ; ZIMMER, 1997; APPLEQUIST; WALLACE, 2001; EDWARDS et al., 2005; APPLEQUIST et al., 2006; NYFFELER, 2007; NYFFELER; EGGLI, 2010; OCAMPO; COLUMBUS, 2010). Apesar deste forte suporte, não há sinapomorfias morfológicas ou anatômicas conhecidas para o clado ACPT, mas provavelmente, os tricomas nodais e cerdas sejam potencialmente uma sinapomorfia do clado compreendido por Anacampserotaceae, Cactaceae e Portulacaceae, clado ACP (OGBURN; EDWARDS, 2009). Apesar dos esforços para esclarecer os relacionamentos dentro da subordem, ainda permanece uma incerteza considerável sobre sua história evolutiva, nas relações entre as famílias do clado ACP e na politomia envolvendo Basellaceae, Didiereaceae e Halophytaceae. As relações familiares permanecem incertas apesar do uso de uma variedade de marcadores moleculares para a reconstrução filogenética, associada a comprimentos de ramos curtos internos, que foram relacionados a radiações rápidas (WHITFIELD; LOCKHART, 2007) cujos polimorfismos ancestrais persistem (DEGNAN; ROSENBERG, 2006, 2009).

2.1.1 Portulacaceae

O gênero *Portulaca*, único gênero da família na circunscrição atual, é amplamente distribuído em todo o mundo nos Neotrópicos, regiões tropicais e subtropicais da África e América, ocorrendo também algumas poucas espécies na Austrália, Europa e Ásia, muito raramente em climas temperados (NYFFELER; EGGLI, 2010). O número de espécies ainda é incerto devido à grande variabilidade morfológica no gênero e aos complexos taxonômicos registrados. Legrand (1962) reconheceu 62 espécies para as Américas, Willis (1966) aproximadamente 200, Geesink (1969) 40, Carolin (1993) e Eggerli e Ford-Werntz (2002) reconhecem em torno de 115 espécies. E hoje são circunscritas 116 espécies para o gênero

(NYFFELER; EGGLI, 2010). Legrand (1962) reconheceu 21 para o Brasil, mas recentemente Coelho e Zappi (2005) e Coelho e Giuliatt (2010) descreveram 13 espécies: *P. amilis*, *P. mucronata*, *P. oleracea*, *P. umbraticola*, *P. hirsutissima*, *P. minensis*, *P. elatior*, *P. halimoides*, *P. frieseana*, *P. werdermannii*, *P. hatschbachii*, *P. pilosa*, *P. grandiflora*. Mesmo com as espécies apresentando variação morfológica, este gênero é considerado monofilético nas recentes análises filogenéticas (APPLEQUIST; WALLACE, 2001).

O local de origem de *Portulaca* é incerto, embora Geesink (1969) sugeriu que a linhagem ancestral está localizada na Austrália, pois os membros do subgen. *Portulacella* (F. Muell.) D. Legrand encontrados nesta região apresentam características consideradas ancestrais, como a presença de inflorescência cimosa. O gênero *Portulaca* tem seu centro de diversidade no hemisfério norte, com ocorrência de poliploides, e tem seu centro de origem provavelmente no hemisfério sul, onde são encontrados os diploides (NYANANYO; MENSAH, 2004). Sage (2005) também apoiou a ideia de uma origem do hemisfério sul, mas reconheceu que a falta de conhecimento filogenético foi um impedimento para a hipótese em um lugar de origem mais específico.

Ocampo e Columbus (2012) forneceram uma hipótese das relações dentro de *Portulaca* através de dados moleculares (ITS, ndhF, trnT-psbD e ndhA). Apoiando fortemente a monofilia do gênero, e mostrando duas linhagens principais: o clado OL (composto de espécies de folhas opostas) distribuído na África, Ásia e Austrália, e o clado AL (composto por espécies alternadas para espécies sub-expostas), que é mais difundido e originado na Novo Mundo. Entretanto, espécies como *P. grandiflora*, *P. halimoides* e *P. oleracea* não foram monofiléticas.

2.1.2 Cactaceae

Cactaceae é uma família bem peculiar e facilmente reconhecível, devido às aréolas geralmente portadores de espinho, à suculência do tronco largo em conjunto com a falta de folhagem e a morfologia da flor envolvendo um pericarpo formado por tecido de haste. Possui espécies adaptadas a ambientes extremamente áridos e características como fotossíntese CAM (GIBSON; NOBEL, 1986). Entretanto, dentro do grupo há uma gama de variação nessas características e um alto nível de diversidade no hábito que dificultaram as relações filogenéticas genéricas pelos métodos tradicionais baseados em morfologia (MAUSETH, 2006; OCAMPO; COLUMBUS, 2010).

As cactáceas são melhor representadas no hemisfério do sul, embora com importantes centros de diversidade na América do Norte (BARTHLOTT; HUNT, 1993; HERSHKOVITZ, 1993), apresentam distribuição na América do Norte e do Sul, África, Madagascar, Sri Lanka e várias ilhas do Oceano Índico. As contagens para o número de espécies ainda não são claras,

com 126 gêneros e ca. 1900 espécies de acordo com Anderson (2001, 2005); ou com cerca de 124 gêneros e 1.438 espécies segundo Hunt (2006).

2.1.3 Anacampserotaceae

Anacampserotaceae foi estabelecida em 2010 por Nyffeler e Egli, e é uma família bastante peculiar, com espécies usadas na ornamentação. Apresenta três gêneros: *Anacampseros* L., *Grahamia* Hook, *Talinopsis* A. Gray, sendo estes dois últimos monoespecíficos. Tem distribuição restrita com o gênero *Anacampseros* encontrado basicamente no Sul da África e leste da Oceania, *Grahamia* endêmica da Argentina, e *Talinopsis* ocorrendo desde o Texas e Novo México (Estados Unidos) até o centro do México (NYFFELER; EGGLI, 2010). São facilmente reconhecidas pela combinação de frutos elaborados e sementes de cores claras.

2.1.4 Talinaceae

Também estabelecida em 2010 por Nyffeler e Egli, a família Talinaceae compreende atualmente três gêneros: *Amphipetalum* Bacigalupo (monotípico e endêmico para a Bolívia e Paraguai), *Talinella* Baill. (Endêmica de Madagascar) e *Talinum* (com cerca de 28 espécies, a maioria endêmica da África). Em análises subsequentes, sempre se mostra como um grupo monofilético (ver OCAMPO; COLUMBUS, 2010; HERNÁNDEZ-LEDESMA et al., 2015). Algumas das espécies tradicionalmente consideradas como membros de *Talinum* foram transferidas para *Phemeranthus* Raf. que atualmente é um gênero da família Montiaceae (HIRSKOVITZ; ZIMMER, 1997, APPLEQUIST; WALLACE, 2001, NYFFELER; EGGLI, 2010, OCAMPO; COLUMBUS, 2010).

Phemeranthus e *Talinum* diferem em suas folhas e frutos. No primeiro, as folhas são terete a semiteretes, com frutos de deiscência basipetal, enquanto no segundo as folhas são planas e as cápsulas com deiscência de acropétala, exceto para *T. lineare* (OCAMPO, 2012). Alguns autores consideram as brácteas membranosas de *Talinum* como estruturas homólogas das auréolas de Cactaceae e Didereaceae e tricomas de Anacampserotaceae e Portulacaceae (NYFFELER; EGGLI, 2010).

2.1.5 Montiaceae

Montiaceae não pertence ao clado ACPT, mas é a família mais basal da subordem Cactineae (HERSHKOVITZ; ZIMMER, 1997, APPLEQUIST; WALLACE, 2001, NYFFELER, 2007) e foi escolhida como grupo externo para análise do clado ACPT.

Assim como as cactáceas, Montiaceae também têm importantes centros de diversidade na América do Norte (BARTHLOTT; HUNT, 1993; HERSHKOVITZ, 1993). É sem dúvidas a família mais diversificada das demais dentro de Cactineae. Apresenta uma elevada complexidade e diversidade geográfica, ecológica, e morfológica, como por exemplo grande heterogeneidade na formas de crescimento e dos estados de vida relacionados (EGGLI; FORD-WERNTZ, 2002, NYFFELER et al., 2008). É notável a predominância de plantas herbáceas com suculência fracamente expressa, e algumas dificilmente podem ser chamadas de suculentas. Sua distribuição se remete a América do Norte e do Sul, do norte da Ásia ao norte da Europa, Austrália, Nova Zelândia (NYFFELER; EGGLI, 2010).

2.2. Citogenética do clado ACPT

Dentro do clado ACPT, a maioria das análises citogenéticas está restrita a contagem cromossômica, com apenas algumas descrições cariomorfológicas e análises meióticas, havendo lacunas sobre a evolução cariotípica do grupo e as relações entre suas famílias. O clado apresenta grande variabilidade cromossômica numérica, podendo ser encontrada espécie com $2n = 8$, como em *P. suffrutescens* Engelm. (MATTHEWS et al., 1994b) até $2n = 110$ em *Pereskiopsis porteri* (Brandege ex F.A.C. Weber) Britton & Rose (CCDB, 2017).

Em Montiaceae existe uma complexidade também com relação aos registros de contagens cromossômicas, que em uma mesma espécie pode apresentar mais de um registro, como em *Claytonia virginica* L., *C. sarmentosa*, *Montia fontana* e *Calandrinia grandiflora*. Curiosamente, *Claytonia* e *Montia* são dois gêneros irmãos (ver MILLER; CHAMBERS 2006), onde estas variações cromossômicas são mais aparentes. *Claytonia virginica* L., por exemplo, é endêmica do sudeste dos Estados Unidos da América (GBIF, 2016) e uma diversidade de contagens para números de cromossomos diferentes foram relatadas, inclusive entre indivíduos que crescem lado a lado (ROTHWELL; KUMP, 1965), revelando instabilidade e uma extensa série de disploidias em suas populações. Rothwell (1959) encontrou 17 números cromossômicos diferentes, sendo $2n = 16$ o que ocorre com maior frequência, e a presença de vários tipos de irregularidades meióticas, enquanto que Lewis (1962) constatou outros sete números de cromossomos para duas populações no leste central do Texas. Cerca de 60 números cromossômicos diferentes (de $2n = 12$ a $2n = 191$) foram registrados nesta espécie (STACE, 2000). Rothwell e Kump (1965) descrevem que as variações ao $2n = 16$ em *C. virginica* são derivados de $x = 8$ por perda e ganho de cromossomo.

Em Portulacaceae são conhecidos números cromossômicos para cerca de 21% das espécies, algumas com ocorrência de poliploides, como a *P. oleracea* L. ($2n = 18, 36, 45$ e 54), *P. grandiflora* Hook. ($2n = 18$ e 36) e *P. mundula* I. M. Johnst. ($2n = 8$ e 16). Para as contagens

realizadas até o momento, o número cromossômico do gênero varia de $2n = 8$ como em *P. suffrutescens* Engelm. (MATTHEWS et al., 1994) até $2n = 54$ em *P. oleracea* (XU et al., 1992). São sugeridos quatro possíveis números básicos para a família, $x = 4$ e $x = 9$ (MATTHEWS et al., 1994), $x = 10$ (TURNER 1994), ou $x = 25$ (BOUHARMONT, 1965).

Pouco se sabe sobre a evolução cariotípica de Talinaceae e Anacampserotaceae. Talinaceae tem apenas 28 espécies descritas, mas com dados de contagem cromossômica para apenas o gênero *Talinum* (4 ssp.). O mesmo ocorre com Anacampserotaceae que só tem registro para 11 das 36 espécies (ver Tabela 1).

Cactaceae é o grupo com maior disponibilidade de dados cromossômicos em Cactineae. A maioria dos estudos citológicos fornece contagens cromossômicas, demonstrando como número cromossômico básico $x = 11$ (por exemplo, ROSS 1981, PINKAVA et al. 1985, 1992, COTA; PHILBRICK 1994, COTA; WALLACE, 1995, BANDYOPADHYAY; SHARMA 2000, POWELL; WEEDIN 2001). Além disso, dados cariológicos vem sendo expandidos para esta família, como estudos de DNAr e bandas heterocromáticas. Apresenta espécies poliploides como *Thelocactus bicolor* com $2n = 4x = 44$ e *Pereskopsis* com $2n = 10x = 110$. Há registros de bandeamento com os fluorocromos CMA₃ e DAPI e hibridização *in situ* com sondas de DNAr 45S e 5S (ver LAS PEÑAS et al., 2008, 2009, 2011; CASTRO, 2012). Tel-Zur et al (2004) demonstrou que o número de sítios de DNAr 45S correspondia aos diversos níveis de ploidia observados em híbridos intergenéricos entre *Hylocereus* e *Selenicereus*. Las Peñas et al. (2008) identificou padrões distintos de bandas CMA/DAPI em seis espécies de *Pyrrhocactus* do oeste da Argentina e sugeriu que a quantidade e distribuição de heterocromatina nesse gênero é taxonomicamente informativa. Castro et al. (2016) observaram espécies da subfamília Opuntioideae e sugeriram que ela pode ser caracterizada por bandas heterocromáticas CMA+ proximal / intersticial em pelo menos um par cromossômico (com exceção de *Tacinga*) e que provavelmente a ausência de bandas heterocromáticas proximais podem ser uma sinapomorfia das linhagens basais de Cactaceae (subfamílias Pereskioideae e Maihuenioideae), indicando que os cariótipos com heterocromatina restrita à região terminal de um par cromossômico (DNAr 45S) representam um caráter plesiomórfico da família.

Abaixo é fornecida uma listagem dos principais números cromossômicos para os gêneros das espécies do clado ACPT e Montiaceae com registro na literatura (Tabela 1). Dados compilados do CCDB (2017).

Tabela 1 - Registros dos números cromossômicos das famílias do clado ACPT e Montiaceae. Dados do CCDB (2017). Entre parênteses o número de espécies e/ou citótipos com a respectiva contagem.

Anacampserotaceae

***Anacampseros* L.**

$2n = 18$ (18)

$2n = 36$ (8)

$2n = 54$ (3)

$2n = 72$ (1)

***Grahamia* Gillies ex Hook. & Arn.**

$2n = 18$ (1)

Cactaceae

***Acanthorhopsalis* (K. Schum.) Britton & Rose**

$2n = 22$ (1)

***Ancistrocactus* (K. Schum.) Britton & Rose**

$2n = 22$ (5)

***Ariocarpus* Scheidw.**

$2n = 22$ (1)

***Astrophytum* Lem.**

$2n = 22$ (4)

***Bergerocactus* Britton & Rose**

$2n = 22$ (1)

***Blossfeldia* Werderm.**

$2n = 33$ (1)

***Carnegiea* Britton & Rose**

$2n = 22$ (1)

***Cereus* Mill.**

$2n = 22$ (7)

$2n = 44$ (1)

***Chamaecereus* Britton & Rose**

$2n = 22$ (1)

***Cleistocactus* Lem.**

$2n = 22$ (1)

***Coryphantha* (Engelm.) Lem.**

$2n = 22$ (21)

$2n = 44$ (2)

***Cryptocereus* Alexander**

$2n = 22$ (1)

***Disocactus* Lindl.**

$2n = 22$ (11)

***Echinocactus* Link & Otto**

$2n = 22$ (3)

***Echinocereus* Engelm.**

$2n = 22$ (38)

$2n = 33$ (1)

$2n = 44$ (22)

$2n = 88$ (1)

***Echinofossulocactus* Lawr.**

$2n = 22$ (1)

***Echinomastus* Britton & Rose**

$2n = 22$ (3)

***Echinopsis* Zucc.**

$2n = 22$ (7)

***Epiphyllum* Haw.**

$2n = 22$ (3)

***Epithelantha* F.A.C. Weber ex Britton & Rose**

$2n = 22$ (2)

***Escobaria* Britton & Rose**

$2n = 22$ (1)

***Espostoa* Britton & Rose**

$2n = 22$ (1)

***Ferocactus* Britton & Rose**

$2n = 22$ (21)

***Frailea* Britton & Rose**

$2n = 22$ (1)

***Gymnocalycium* Pfeiff.**

$2n = 22$ (61)

$2n = 44$ (21)

$2n = 66$ (2)

***Hatiora* Britton & Rose**

$2n = 22$ (2)

***Hylocereus* (A. Berger) Britton & Rose**

$2n = 22$ (3)

***Lepismium* Pfeiff.**

$2n = 22$ (4)

***Lophocereus* (A. Berger) Britton & Rose**

$2n = 22$ (4)

***Machaerocereus* Britton & Rose**

$2n = 22$ (2)

***Maihuenia* (Phil. ex F.A.C. Weber) Phil. ex K. Schum.**

$2n = 22$ (2)

***Mammillaria* Haw.**

$2n = 22$ (83)

$2n = 44$ (9)

$2n = 66$ (2)

***Marniera* Backeb.**

$2n = 22$ (2)

***Melocactus* Link & Otto**

$2n = 22$ (9)

$2n = 44$ (16)

***Myrtgerocactus* Moran**

$2n = 33$ (1)

***Myrtillocactus* Console**

$2n = 22$ (3)

***Neolloydia* Britton & Rose**

$2n = 22$ (8)

$2n = 44$ (1)

***Neoporteria* Britton & Rose**

$2n = 22$ (1)

***Nopalea* Salm-Dyck**

$2n = 22$ (1)

***Nopalxochia* Britton & Rose**

$2n = 22$ (5)

***Notocactus* Backeb. & F.M. Knuth**

$2n = 22$ (1)

***Nyctocereus* (A. Berger) Britton & Rose**

$2n = 22$ (81)

***Opuntia* Mill.**

$2n = 33$ (8)

$2n = 44$ (40)

$2n = 55$ (2)

$2n = 66$ (40)

$2n = 77$ (1)

$2n = 88$ (10)

$2n = 105$ (2)

***Pachgerocereus* Moran**

$2n = 22$ (1)

$2n = 44$ (2)

***Pediocactus* Britton & Rose**

$2n = 22$ (3)

***Pelecypora* Ehrenb.**

$2n = 22$ (2)

***Pereskia* Mill.**

$2n = 22$ (5)

$2n = 44$ (11)

***Pereskiopsis* Britton & Rose**

$2n = 110$ (1)

***Pfeiffera* Salm-Dyck**

$2n = 22$ (1)

***Rathbunia* Britton & Rose**

$2n = 22$ (1)

***Rebutia* K. Schum.**

$2n = 22$ (3)

$2n = 44$ (2)

***Rhipsalidopsis* Britton & Rose**

$2n = 22$ (1)

***Rhipsalis* Gaertn.**

$2n = 22$ (37)

$2n = 44$ (1)

***Schlumbergera* Lem.**

$2n = 22$ (1)

***Sclerocactus* Britton & Rose**

$2n = 22$ (4)

***Selenicereus* (A. Berger) Britton & Rose**

$2n = 44$ (1)

***Stenocereus* (A. Berger) Riccob.**

$2n = 22$ (3)

***Strombocactus* Britton & Rose**

$2n = 22$ (2)

***Thelocactus* (K. Schum.) Britton & Rose**

$2n = 22$ (3)

$2n = 44$ (1)

***Turbiniarpus* (Backeb.) Buxb. & Backeb.**

$2n = 22$ (1)

***Zygocactus* K. Schum.**

$2n = 22$ (1)

Montiaceae

***Calandrinia* Kunth**

$2n = 20$ (1)

$2n = 22$ (2)

$2n = 24$ (3)

***Calyptridium* Nutt.**

$2n = 22$ (1)

***Claytonia* L.**

$2n = 28-33$ (1)

$2n = 16-17$ (1)

$2n = 23-24$ (1)

$2n = 10$ (2)

$2n = 12$ (8)

$2n = 14$ (1)

$2n = 16$ (8)

$2n = 17$ (1),

$2n = 18$ (1),

$2n = 20$ (1)

$2n = 22$ (2),

$2n = 24$ (4),

$2n = 25$ (1),

$2n = 30$ (3)

$2n = 32$ (2)

$2n = 36$ (3)

$2n = 40$ (1)

$2n = 48$ (2)

$2n = 60$ (2)

***Claytoniella* Jurtzev**

$2n = 60$ (1)

***Lewisia* Pursh**

$2n = 30$ (1)

Montia L.	$2n = 36$ (5)
$2n = 18$ (1)	$2n = 40$ (2)
$2n = 20$ (7)	$2n = 45$ (2)
$2n = 24$ (1)	$2n = 50$ (2)
$2n = 36$ (1)	$2n = 54$ (5)
Naiocrene (Torr. & A. Gray) Rydb.	$2n = 108$ (2)
$2n = 22$ (1)	
Neopaxia Ö. Nilsson	
$2n = 85$ (1)	
$2n = 94$ (2)	
$2n = 96$ (2)	
Portulacaceae	
Portulaca L.	
$2n = 8$ (3)	
$2n = 16$ (5)	
$2n = 18$ (11)	
	Talinaceae
	Talinum Doweld
	$2n = 24$ (3)
	$2n = 48$ (2)
	$2n = 72$ (1)
	Phemeranthus Raf
	$2n = 24$ (1)
	$2n = 24$ (1)

2.3. Citoflogenia

Normalmente, existe um número cromossômico característico para cada espécie e que pode ser conservado ou variar entre as espécies relacionadas taxonomicamente. Os exemplos de aumentos e diminuições durante a evolução e a especiação são bastante frequentes. Em Pinaceae, as 232 espécies analisadas cariologicamente distribuídas em 11 gêneros possuem $2n = 2x = 24$, exceto em *Pseudotsuga menziesii* ($2n = 26$) (KRUTOVSKY et al., 2004). Em Cactaceae o número cromossômico $2n = 22$ é o mais comum, enquanto que em *Portulaca* é $2n = 18$, podendo ser encontradas espécies com $2n = 8$ (CCDB, 2017). Exceções à constância do número cromossômico podem ser encontradas dentro de uma espécie, que apresenta citótipos, principalmente devido aos diferentes níveis de ploidia. Por exemplo, indivíduos de *Portulaca oleraceae* podem ser diploides ($2n = 2x = 19$), tetraploides ($2n = 4x = 36$), pentaploides ($2n = 5x = 45$), ou hexaploides ($2n = 4x = 54$) (CCDB, 2017). Os cromossomos evoluem, dentre outros, por eventos de fissão, fusão, duplicação e inserção, permitindo a evolução do tamanho e número cromossômico. Outra fonte de variação no número do cromossomo (e tamanho do genoma) é a presença de cromossomos B, ou supernumerários (JONES et al., 2008; JONES, 2012).

A partir das informações sobre o número cromossômico de um táxon, é frequentemente possível reconhecer o número cromossômico básico ancestral do grupo (x) e as diferentes linhas evolutivas que se estabeleceram a partir deste (GUERRA 2000a). Sem dúvidas, as conclusões evolutivas acerca do número básico ancestral muitas vezes foram desenhadas com muita rapidez, gerando algum mal-entendido (GUERRA, 2012). Embora exista uma certa confusão

na literatura, o número cromossômico básico “ x ” pode ser definido como o número cromossômico monoploide que explica de forma mais parcimoniosa a variabilidade cromossômica de um grupo (GUERRA, 2008; CUSIMANO et al. 2012; PERUZZI, 2013). Diferentemente do número básico x , foi sugerido o termo “ p ”, símbolo original usado por Langlet (1927), para definir o número cromossômico ancestral em um grupo monofilético (Peruzzi, 2013), mas não foi aceito por muitos citogeneticistas.

A amplitude de variação de números cromossômicos pode levantar questões sobre o sentido evolutivo e frequência de rearranjos no genoma e como tais mudanças podem contribuir para a especiação (GUERRA, 2012). As análises de alterações cromossômicas combinadas com árvores filogenéticas revelaram que certas características cromossômicas são mais recorrentes do que se pensava anteriormente e que a interpretação dos dados cromossômicos deve ser apoiada por evidências citológicas mais precisas (DOBIGNY et al., 2004). A citofilogia nada mais é do que dados cromossômicos acoplados a uma inferência filogenética, o que permite inferir sobre a evolução cariotípica de um grupo.

Uma abordagem para estabelecer o número básico estatisticamente foi desenvolvida por Glick e Mayrose (2014) através do ChromEvol, que permite uma análise da mudança do número de cromossomos por meio de uma inferência probabilística robusta. Análises cladísticas foram realizadas por Arbo e Espert (2009) com base em caracteres morfológicos e números básicos de cromossomos em *Turnera* (Turneraceae), a fim de testar o monofiletismo de nove séries do gênero. Em *Portulaca*, Ocampo e Columbus (2012) investigaram a evolução do número cromossômico no gênero utilizando modelos probabilísticos a partir do número cromossômico, chegando a conclusão de que o número básico para o grupo é $x = 9$, e que a perda e ganho cromossômico e poliploidia foram os principais eventos envolvidos na sua evolução. Recentemente, Correia-da-Silva et al. (2014) estudaram 43 espécies do gênero Neotropical *Philodendron*, que é um grupo altamente diversificado da família Araceae, e determinaram o número básico primário do gênero, $n = 16$, a partir do qual os demais provavelmente são derivados. Além disso, fizeram análise da assimetria cariotípica, morfologia dos cromossomos e sugeriram a disploidia como evento predominante na evolução cariotípica do gênero. Enquanto que Mota et al. (2016) inferiu que o número cromossômico ancestral da família Asteraceae é $n = 9$ e que a evolução do seu número cromossômico haploide foi um processo muito dinâmico, com duplicações do genoma e disploidia descendente, sendo que as duplicações do genoma parecem ter ocorrido após a principal diversificação das tribos.

A citofilogia pode ajudar a entender o sentido da evolução cromossômica no clado ACPT, assim como a variabilidade dos números cromossômicos observadas no grupo.

3. Referências Bibliográficas

- ADANSON M. **Familles des plantes**, Paris: Vincent. 1763.vol. 2.
- ANDERSON E.F. **The cactus family**. Portland: Timber Press. 2001.
- ANDERSON E.F. **Das grosse Kakteen-Lexikon**. Stuttgart: Ulmer. 2005.
- APG III. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants. APG III. **Botanical Journal of the Linnean Society**. 2009. 161: 105–121
- APG IV (2016) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. **Botanical Journal of the Linnean Society** 181: 1–20.
- APPLEQUIST W.L., WAGNER W.L., ZIMMER E.A., NEPOKROEFF M. Molecular evidence resolving the systematic position of *Hectorella* (Portulacaceae). **Systematic Botany**. 2006. 31: 310–319.
- APPLEQUIST W.L., WALLACE R.S. Phylogeny of the Portulacaceae cohort based on *ndhF* sequence data. **Syst. Bot.** 2001. 26: 406–419.
- APPLEQUIST W.L.; WALLACE R.S. Expanded circumscription of *Didiereaceae* and its division into three subfamilies. **Adansonia ser** 2003. 25: 13–16.
- ARBO M.M., ESPERT S.M. Morphology, phylogeny and biogeography of *Turnera* L. (Turneraceae). **Taxon**. 2009. 58 (2): 457–467
- BANDYOPADHYAY B., SHARMA A. The use of multivariate analysis of karyotypes to determine relationships between species of *Opuntia*. **Caryologia**. 2000. 53: 121–126
- BARTHLOTT W.; HUNT D.R. Cactaceae. In *The families and genera of vascular plants 2*. Edited by K. 1993.
- BOUHARMONT J. Note sur la cytologie de quelques espèces de *Portulaca*. **Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique**. 1965. 98: 175–188.
- CAROLIN R.C. A review of the family Portulacaceae. **Austral. J. Bot.** 1987. 35: 383–412.
- CAROLIN R.C. Portulacaceae. in: KUBITZKI K., ROHWER J.G., BITTRICH, V. (eds.), **The families and genera of vascular plants, Flowering plants: Dicotyledons; Magnoliid, hamamelid and caryophyllid families**. Berlin: Springer 1993. (2): 544–555.
- CASTRO J.P. **Citotaxonomia de espécies de Cactaceae ocorrentes no nordeste do Brasil. Tese (Doutorado em Agronomia)** - Centro de Ciências Agrárias. Universidade Federal da Paraíba, Areia, 105f. 2012.
- CCDB- Chromosome Counts Database. Visualizado em 20/12/17. Disponível em: <http://ccdb.tau.ac.il/>

- CHRISTENHUSZ M.M.J.M., VORONTSOVA M.S., FAY M.F., CHASE M.M.W.. Results from an online survey of family delimitation in angiosperms and ferns: recommendations to the Angiosperm Phylogeny Group for thorny problems in plant classification. **Botanical Journal of the Linnean Society**. 2015
- COELHO A.A.O.P., GIULIETTI A.M. O gênero *Portulaca* L. (Portulacaceae) no Brasil. **Acta bot. bras.** 2010. 24(3): 655-670.
- COELHO, A. A. O. P.; ZAPPI, D. **Portulacaceae in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro**. Acesso em: 06 Abril de 2015. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB20627>>
- CORREIA-DA-SILVA M., VASCONCELOS S., SOARES M.L.C., MAYO S.J., BENKO-ISEPPON A.M. Chromosomal diversity in *Philodendron* (Araceae): taxonomic significance and a critical review. **Plant Syst Evol.** 2014. 300:1111–1122
- COTA J.H., PHILBRICK C.T. Chromosome number variation and polyploidy in the genus *Echinocereus* (Cactaceae). **Amer J Bot.** 1994. 81: 1054–1062
- COTA J.H., WALLACE R.S. Karyotypic studies in the *Echinocereus* (Cactaceae) and their taxonomic significance. **Caryologia.** 1995. 48: 105–122
- CUSIMANO N, SOUSA A, RENNER SS. 2012. Maximum likelihood inference implies a high, not a low, ancestral haploid chromosome number in Araceae, with a critique of the bias introduced by “x.” **Annals of Botany**, 109(4): 681–692.
- DEGNAN J.H., ROSENBERG N.A. Discordance of species trees with their most likely gene trees. **PLoS Genetics.** 2006. 2: e68.
- DEGNAN J H., ROSENBERG N A. Gene tree discordance, phylogenetic inference and the multispecies coalescent. **Trends in Ecology & Evolution.** 2009. 24 : 332 – 340.
- DOBIGNY G., DUCROZ J.F., ROBINSON T.J., VOLOBOUEV V. Cytogenetics and cladistics. **Syst Biol.** 2004. 53: 470–484.
- EDWARDS E.J., NYFFELER R., DONOGHUE M.J. Basal cactus phylogeny: Implications of *Pereskia* (Cactaceae) paraphyly for the transition to the cactus life form. **American Journal of Botany.** 2005 . 92 : 1177 – 1188.
- EGGLI, U. E.; FORD-WERNTZ, D. **Illustrated Handbook of Succulent Plants-Dicotyledons. Portulacaceae.** New York, Ed. Springer. 2002. P. 370-432.
- FELIX L.P., GUERRA M. Cytogenetics and cytotaxonomy of some Brazilian species of Cymbidioid orchids. **Genet Mol Biol.** 2000. 23: 957–978.
- FRANZ E. Beiträge zur Kenntnis der Portulacaceen und Basellaceen. **Bot. Jahrb. Syst.** 1908. 42 (97): 1–46.

- GBIF. 2016. Acessado em: 15 de dezembro de 2016. Disponível em:
<http://www.gbif.org/species/7785738>
- GEESINK R. An account of the genus *Portulaca* in Indo-Australia and the Pacific (Portulacaceae). **Blumea**. 1969 17: 275–301.
- GIBSON A.C., Nobel P.S. The Cactus Primer. Harvard University Press, Cambridge. 1986.
- GLICK L, MAYROSE I. ChromEvol: assessing the pattern of chromosome number evolution and the inference of polyploidy along a phylogeny. **Molecular Biology and Evolution**. 2014. 31(7): 1914–22.
- GUERRA M. **Chromosome number variation and evolution in monocots In: Monocots – Systematics and Evolution**. CSIRO, Melbourne, Austrália. 2000.
- GUERRA M. Chromosome numbers in plant cytotaxonomy: concepts and implications. Cytogenetic and Genome. **Research**, Basel. 2008. v. 120.
- GURALNICK L.J., CLINE A., SMITH M., SAGE R.F. Evolutionary physiology: The extent of C 4 and CAM photosynthesis in the genera *Anacampseros* and *Grahamia* of the Portulacaceae. **Journal of Experimental Botany** . 2008. 59: 1735 – 1742.
- GURALNICK L.J., JACKSON M. D. The occurrence and phylogenetics of Crassulacean acid metabolism in the Portulacaceae. **International Journal of Plant Sciences**. 2001. 162: 257 – 262.
- HANSEN A.K., GILBERT L.E., SIMPSON B.B., DOWNIE S.R., CERVI A.C., JANSEN R.K. Phylogenetic relationships and chromosome number evolution in *Passiflora*. **Systematic Botany**. 2006. 31: 138–150.
- HENNION F., WAGSTAFF S.J. Evolution and biogeography of *Lyallia* and *Hectorella* (Portulacaceae), geographically isolated sisters from the Southern Hemisphere. **Antarctic Science**. 2007. 19: 417-426.
- HERNÁNDEZ-LEDESMA et al. A taxonomic backbone for the global synthesis of species diversity in the angiosperm order Caryophyllales. Botanic Garden and Botanical Museum Berlin (BGBM). **Willdenowia**. 2015. 45(3):281-383.
- HERSHKOVITZ M.A. Revised circumscriptions and subgeneric taxonomies of *Calandrinia* and *Montiopsis* (Portulacaceae) with notes on phylogeny of the portulacaceous alliance. **Annals of the Missouri Botanical Garden**. 1993. 80: 333–365.
- HERSHKOVITZ M.A., ZIMMER E.A. On the evolutionary origins of the cacti. **Taxon**. 1997. 46: 217–242
- JONES N.R. B chromosomes in plants. **Plant Biosyst**. 2012. 146: 727–737.
- JONES R.N., VIEGAS W., HOUBEN A. A century of b chromosomes in plants: so what? **Ann. Bot.** 2008101, 767–775.

- JUSSIEU A.L. **Genera plantarum**. Paris: Herrisat & Barrois. 1789.
- KENTON A. Heterochromatin accumulation, disposition and diversity in *Gibasis karwinskyana* (Commelinaceae). **Chromosoma**. 1991. 100: 467-478.
- KRUTOVSKY K.V., TROGGIO M., BROWN G.R., JERMSTAD K.D., NEALE D.B. Comparative mapping in the Pinaceae. **Genetics**, 2004. 168, 447–461.
- LANGLET O. Beiträge zur Zytologie der Ranunculaceen. **Svensk Botanisk Tidskrift**. 1927. 21: 1–17.
- LAS PEÑAS M.L., BERNARDELLO G., KIESLING R. Karyotypes and fluorescent chromosome banding in *Pyrrhocactus* (Cactaceae). **Pl Syst Evol**. 2008. 272: 211–222.
- LAS PEÑAS, M.L.; KIESLING, R.; BERNARDELLO, G. Karyotype, Heterochromatin, and Physical Mapping of 5S and 18-5.8-26S rDNA Genes in *Setiechinopsis* (Cactaceae), an Argentine Endemic Genus. **Haseltonia**. 2011. 16: 83-90.
- LAS PEÑAS M.L., URDAMPILLETA J.D., BERNARDELLO G., FORNI-MARTINS E.R. Karyotypes, heterochromatin, and physical mapping of 18S-26S rDNA in Cactaceae. **Cytogenet. Genome Res**. 2009. 124: 72–80.
- LEE W.K., CHOI H.W., KOO D., KIM S.Y., BANG J.W. Molecular cytogenetics of five *Pulsatilla* species to the 5S, 45S rDNA genes by fluorescence in situ hybridization. **Korean Journal of Genetics**. 2005. 27: 179-185.
- LEGRAND C.D. Las especies americanas de *Portulaca*. **Anales Mus. Hist. Nat. Mont**. 1962. 7: 1–147
- LEWIS W.H. Aneusomy in aneuploid populations of *Claytonia virginica*. **Amer. Jour. Bot**. 1962. 49: 918-928.
- LOPES S.G.B.C., HO F.F.C. **Noções básicas de sistemática filogenética**. USP/ Univesp. Acessado em: 15 de maio de 2015. Disponível em: http://midia.atp.usp.br/impressos/lic/modulo03/diversidade_biolologica_filogenia_PLC0019/Bio_Filogenia_top04.pdf
- GUERRA M. Cytotaxonomy: The end of childhood, Plant Biosystems - **An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology: Official Journal of the Societa Botanica Italiana**, 2012. 146:3, 703-710
- MATTHEWS J.F., KETRON D.W., ZANE S.F. The seed surface morphology and cytology of six species of *Portulaca* (Portulacaceae). **Castanea**. 1994. 59, 331–337.
- MAUSETH J.D. Structure–function relationships in highly modified shoots of Cactaceae. **Ann. Bot. (Oxford)**. 2006. 98: 901–926.
- MAYROSE I., BARKER M.S., OTTO S.P. Probabilistic models of chromosome number evolution and the inference of polyploidy. **Syst Biol**. 2010. 59: 132–144.

- MCNEILL J. Synopsis of a revised classification of the Portulacaceae. **Taxon**. 1974. 23: 725–728.
- MILLER JM, CHAMBERS KL. Systematics of Claytonia (Portulacaceae). **Syst. Bot. Monogr.** 2006. 78: 1–236.
- MORAES A., SANTOS W., GUERRA M. Karyotype diversity and the origin of grapefruit **Chromosome Research**. 2007.15: 115-121.
- MOTA L., TORICES R.N., LOUREIRO J. The Evolution of Haploid Chromosome Numbers in the Sunflower Family. 2016. *Genome Biol. Evol.* 8(11):3516–3528.
- NYANANYO B.L., OLOWOKUDEJO J.D. Taxonomic studies in the genus *Talinum* (Portulacaceae) in Nigeria. **Willdenowia** 1986. 15: 455–463.
- NYANANYO B.L., MENSAH S.I. Distribution and origins of members of the Family Portulacaceae (Centrospermae). **J. Appl. Sci. Environ. Mgt.** 2004. 8 (2) 59 – 62.
- NYFFELER R. The closest relatives of cacti: insights from phylogenetic analyses of chloroplast and mitochondrial sequences with special emphasis on relationships in the tribe Anacampseroteae. **Am. J. Bot.** 2007. 94, 89–101.
- NYFFELER, R., EGGLI, U., OGBURN, M. & EDWARDS, E. 2008. Variations on a theme: Repeated evolution of succulent life forms in the Portulacaceae (Caryophyllales). **Haseltonia** 14: 26–36.
- NYFFELER R., EGGLI U. Disintegrating Portulacaceae: A new familial classification of the suborder Portulacineae (Caryophyllales) based on molecular and morphological data. **Taxon**. 2010. 59, 227–240.
- OCAMPO G. **Flora Del Valle de Tehuacán-Cuicatlán: Talinaceae Doweld**. Fascículo 103. Universidad Nacional Autónoma de México Instituto de Biología. Departamento de Botánica. 2012.
- OCAMPO G., COLUMBUS J.T. Molecular phylogenetics, historical biogeography, and chromosome number evolution in *Portulaca* (Portulacaceae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**. 2012. 63: 97 – 112.
- OGBURN R.M., EDWARDS E.J. Anatomical variation in Cactaceae and relatives: trait lability and evolutionary innovation. **Am. J. Bot.** 2009. 96, 391–408.
- PAX F., HOFFMANN K. Portulacaceae. in: Engler A., Harms H. (eds.), Die natürlichen Pflanzenfamilien., **Leipzig: Engelmann**. 1934. 2 (16): 234–262.
- PAX F., HOFFMAN K. **Portulacaceae**. In: ENGLER. A. PRANTL, R. (Eds.) Die natürlichen Pflanzenfamilien, ed. 2, Bd. 16C. Leipzig, 1934
- PERUZZI L. ‘x’ is not a bias, but a number with real biological significance. **Plant Biosystems**. 2013. 147: 1238– 1241.

- PINKAVA D.J., BAKER M.A., PARFITT B.D., MOHLENBROCK M.W., WORTHINGTON R.D. Chromosome numbers in some cacti of western North America-V. **Syst. Bot.** 1985. 10: 471–483.
- PINKAVA D.J., PARFITT B.D., BAKER M.A., WORTHINGTON RD. Chromosome numbers in some cacti of western North America---VI, with nomenclatural changes. **Madroño** 1992. 39(2): 98–113.
- POWELL A.M., WEEDIN J.F. Chromosome numbers in Chihuahuan Desert Cactaceae. III. Trans-Pecos Texas. **Amer J Bot** 2001. 88: 481–485
- ROSS R. Chromosome counts, cytology and reproduction in the Cactaceae. **Amer. J. Bot.** 1981. 68: 463–470.
- ROTHWELL N.V. Aneuploidy in *Claytonia virginica*. **American Journal of Botany** 1959. 46(5)
- ROTHWELL N.V., KUMP J.G. Chromosome numbers in populations of *Claytonia virginica* from the New York metropolitan area. **Amer. J. Bot.** 1965. 52: 403-407.
- SAGE R.F. Atmospheric CO₂, environmental stress, and the evolution of C₄ photosynthesis. In J. R. Ehleringer, T. E. Cerling, and M. D. Dearing [eds.], *A history of atmospheric CO₂ and its effects on plants, animals, and ecosystems*, **Springer**, New York, New York, USA. 2005. 185 – 213.
- SAGE R.F., LI M., MONSON R.K.. The taxonomic distribution of C₄ photosynthesis. In SAGE R.F., MONSON R.K [eds.], **C₄ plant biology**, Academic Press, San Diego, California, USA. 1999. 551 – 584.
- SAYED O.H. Crassulacean acid metabolism 1975 – 2000, a check list. **Photosynthetica**. 2001. 39: 339 – 352.
- SCHÄFERHOFF B., MÜLLER K.F., BORSCH T. Caryophyllales phylogenetics: disentangling Phytolaccaceae and Molluginaceae and description of Microteaceae as a new isolated family. Published By: **Botanic Garden and Botanical Museum Berlin (BGBM)**. 2009.39(2):209-228.
- SCHULTHEIS L.M. Systematics of *Downingia* (Campanulaceae) based on molecular sequence data: implications for floral and chromosome evolution. **Systematic Botany**. 2001. 26: 603–621.
- STACE C.A. Cytology and cytogenetics as a fundamental taxonomic resource for the 20th and 21st centuries. **Taxon**. 2000. 49 (Jubilee Series):451–477.
- THORNE R.F. Synopsis of a putative phylogenetic classification of flowering plants. **Aliso**. 1968. 6 (4): 57–66.

- TURNER B.L., Chromosome numbers and their phyletic interpretation. In: Behnke, H.D., Mabry, T. J. (Eds.), *Caryophyllales: Evolution and Systematics*. **Springer-Verlag**, Berlin, 1994. p. 27–43.
- WANG J., JIA S.T., JIA S. New Insights into the Regulation of Heterochromatin. 2016. 32 (5): 284–294.
- WHITFIELD J.B., LOCKHART P.J. Deciphering ancient rapid radiations. **Trends in Ecology & Evolution**. 2007. 22: 258 – 265.
- WILLIS J.C. **A dictionary of flowering plants and ferns**. 7^a ed. Cambridge, University Press. 1966.
- WOOD T.E., TAKEBAYASHI N., BARKER M.S., MAYROSE I., GREENSPOON P.B., RIESEBERG L.H. The frequency of polyploid speciation in vascular plants. **Proceedings of the National Academy of Sciences, USA**. 2009. 106: 13 875–13 879.
- XU B.S., WENG R.F., ZHANG M.Z. Chromosome numbers of Shanghai plants I. **Invest. Stud. Nat.** 1992. 12: 48–65.
- ZHANG X.H., XIA N.E. A karyomorphological study of the genera *Michelia* and *Manglietia* (Magnoliaceae). **Caryologia**. 2007. 60:1-2, 52-63.

Manuscrito I

Citofilogenia do clado ACPT: Um grupo bastante diversificado da subordem Cactineae, Caryophyllales

Artigo a ser enviado ao periódico: *Protoplasma*
Online ISSN: 1615-6102

Citofilogenia do clado ACPT:

Um grupo bastante diversificado da subordem Cactineae, Caryophyllales

MARIA ANGÉLICA OLIVEIRA MARINHO¹, GUSTAVO SOUZA², LEONARDO P.
FELIX³ e REGINALDO DE CARVALHO¹

¹*Programa de Pós-Graduação em Botânica, Departamento de Biologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Rua Dom Manoel de Medeiros, s/n, Dois Irmãos, Recife, 52171-900, Pernambuco, Brasil.*

²*Laboratório de Citogenética e Evolução de Plantas, Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco. Av. Professor 17 Moraes Rego s/n, Cidade Universitária, CEP: 50670-901, Recife, PE, Brasil.*

³*Departamento de Ciências Biológicas, Centro de Ciências Agrárias, Universidade Federal da Paraíba, Campus II, CEP: 58397-000, Areia, Paraíba, Brasil.*

Artigo a ser enviado ao periódico: *Protoplasma*
ISSN: 1615-6102 (electronic version)

Autor para correspondência: reginaldo.ufrpe@gmail.com

1 **Resumo**

2 O clado ACPT é a linhagem mais diversificada da subordem Cactineae. As relações entre suas
3 famílias ainda são incertas, com diferentes topologias sugeridas por análises filogenéticas com
4 diversas combinações de marcadores. Diferentes números básicos (x) foram sugeridos para cada
5 família e para a subordem, muitas vezes de forma contestável. A citofilogenia têm auxiliado na
6 compreensão das relações evolutivas de grupos filogeneticamente mal resolvidos, bem como
7 seus mecanismos de evolução cariotípica. Aqui foi analisada a evolução cariotípica em
8 representantes de Cactineae, com foco no clado ACPT, por meio da análise de número
9 cromossômico em um viés filogenético. A filogenia obtida mostrou uma topologia bem
10 resolvida e com suporte para a monofilia das cinco famílias. Embora seja conhecido número
11 cromossômico para menos de 30% das espécies de Cactineae, as análises revelaram uma
12 elevada variabilidade cariotípica, de $2n = 8$ até $2n = 110$. A análise de reconstrução de caracteres
13 dos números haploides ancestrais (n) sugeriu $n = 12$ para Cactineae, com distintos números
14 básicos para as família do clado ACPT: Cactaceae e Montiaceae ($n = 11$), Talinaceae ($n = 12$)
15 e Anacampserotaceae e Portulacaceae ($n = 9$). Talinaceae, Anacampserotaceae e Cactaceae se
16 apresentaram estáveis, enquanto que Portulaca e Montiaceae variáveis cariotipicamente. A
17 evolução cromossômica desse grupo se deu principalmente por eventos de disploidia
18 descendente e poliploidia. A baixa resolução filogenética entre as famílias do clado ACPT se
19 deve a uma divergência desse clado num curto espaço de tempo. Entretanto, cada uma dessas
20 família pode ser caracterizada por números cromossômicos básicos e eventos de evolução
21 cariotípica exclusivos.

22 **PALAVRA-CHAVE:** Anacampserotaceae - Cactaceae - Disploidia - Evolução cariotípica –
23 Métodos filogenéticos comparativos – Número básico (x) – Poliploidia - Portulacaceae -
24 Talinaceae

25

26 **Introdução**

27 A ordem Caryophyllales Juss. Ex Bercht. & J. Presl é uma das principais linhagens de
28 angiospermas, apresentando cerca de 12.500 espécies e incluindo muitas plantas suculentas,
29 halófitas, gipsófilas e carnívoras (algumas famílias) com adaptações a habitats extremos,
30 distribuídos principalmente nas Américas, África e Austrália (Hernández-Ledesma *et al.* 2015).
31 Com base em vários estudos sistemáticos moleculares, foi identificado um clado bem suportado
32 dentro desta ordem, a subordem Cactineae (= Portulacineae), que exibe uma diversidade de
33 espécies associada a habitats xéricos e características como tecido suculento e metabolismo
34 CAM (Nyffeler e Eggli 2010; Ocampo e Columbus 2010). Atualmente esta subordem
35 compreende cerca de 2.000 espécies distribuídas em 130 gêneros e oito famílias: Montiaceae,
36 Basellaceae, Didiereaceae, Halophytaceae, Talinaceae, Anacampserotaceae, Portulacaceae e
37 Cactaceae (Nyffeler e Eggli 2010; Christenhusz *et al.* 2015).

38 Em Cactineae se destaca um clado fortemente suportado denominado ACPT
39 (Anacampserotaceae, Cactaceae, Portulacaceae e Talinaceae), cujas relações internas ainda não
40 são claramente compreendidas (Applequist *et al.* 2006; Nyffeler 2007). O consenso, no entanto,
41 é que Talinaceae seja a primeira linhagem a divergir no clado ACPT, porém há controversas no
42 relacionamento ACP (Anacampserotaceae, Portulacaceae e Cactaceae) (Edwards *et al.* 2005,
43 Nyffeler 2007; Ogburn e Edwards 2009). Dentro deste clado a maioria das análises
44 citogenéticas é restrita a contagem cromossômica, com apenas algumas descrições
45 cariomorfológicas e análises meióticas, exceto para Cactaceae (ver Las Peñas *et al.* 2008, 2009,
46 2011, 2016, 2017; Castro *et al.* in press). O clado apresenta grande variabilidade cromossômica
47 numérica, podendo ser encontrada espécie com $2n = 8$, como em *P. suffrutescens* Engelm.
48 (MATTHEWS *et al.* 1994b) até $2n = 110$ em *Pereskiaopsis porteri* (Brandege ex F.A.C. Weber)
49 Britton & Rose (CCDB 2017). As relações cariotípicas entre suas famílias ainda apresentam
50 lacunas sobre a sua evolução, como por exemplo os eventos responsáveis pela diversificação
51 no número cromossômico.

52 A heterogeneidade morfológica de plantas está associada com a imensa diversidade
53 genética, que pode ser evidenciada, por exemplo, pela ampla variabilidade de números
54 cromossômicos observada nas Angiospermas (Lysák e Schubert 2013). O número
55 cromossômico ($2n$) é comumente utilizado nas análises citogenéticas comparativas e pode
56 constituir um caráter que surge independentemente em distintos clados (homoplasias), uma
57 novidade evolutiva restrita a um clado (sinapomorfia) ou a uma única espécie (autapomorfia).
58 Assim, a interpretação dos caracteres cromossômicos em um contexto filogenético através de
59 métodos de análise filogenética comparativa, denominado citofilogenia (Guerra comunicação
60 pessoal), tem utilizado diferentes algoritmos para o esclarecimento dos mecanismos envolvidos

61 na evolução cariotípica em diversos grupo de plantas (Mayrose et al. 2010; Glick e Mayrose
62 2014; Marinho 2014; Ribeiro et al. 2017). A amplitude de variação de números cromossômicos,
63 pode levantar questões sobre o sentido evolutivo e frequência de rearranjos no genoma e como
64 tais mudanças podem contribuir para a especiação (ver Guerra 2008, 2012), podendo ser uma
65 importante ferramenta para auxiliar na circunscrição de grupos filogeneticamente mal
66 resolvidos.

67 O número cromossômico básico (x) pode ser definido como o número cromossômico
68 monoploide que explica de forma mais parcimoniosa a variabilidade cromossômica de um
69 grupo (revisado por Guerra 2000, 2008, 2012; Mayrose *et al.* 2014). Ele é usado também para
70 inferir o nível de ploidia de uma linhagem quando seu número cromossômico for maior que um
71 coeficiente encontrado comparado com o número base (Mayrose *et al.* 2014). Existem diversos
72 software que podem testar probabilisticamente a evolução do número cromossômico com uma
73 abordagem filogenética. Dentre eles, o Mesquite foi projetado para ajudar os pesquisadores a
74 organizar e analisar dados comparativos sobre organismos para estudar a biologia evolutiva
75 (Maddison e Maddison 2014), podendo ser usado para comparar a dados cariológicos entre
76 grupos relacionados. Recentemente, modelos probabilísticos foram propostos para descrever a
77 evolução do número cromossômico em uma árvore filogenética, através do ChromEvol
78 (Mayrose *et al.* 2010; Glick e Mayrose *et al.* 2014). Esse algoritmo estima a frequência de
79 quatro eventos: ganho (disploidia ascendente), perda cromossômica (disploidia descendente),
80 poliploidização e demipoliploidização em nós ancestrais.

81 A busca pela delimitação das relações filogenéticas do clado ACPT levanta questões
82 interessantes do ponto de vista da evolução cariotípica no grupo. No presente trabalho foram
83 utilizados modelos probabilísticos de reconstrução de números cromossômicos ancestrais para
84 analisar a evolução cariotípica em famílias da subordem Cactineae (Caryophyllales). Visando
85 responder três pontos: (1) Quais são os números cromossômicos básicos (x) das famílias
86 Anacampserotaceae, Cactaceae, Portulacaceae e Talinaceae? (2) Quais são as relações
87 filogenéticas entre as famílias do clado ACPT? (3) Quais são os principais mecanismos
88 envolvidos na evolução do cariótipo da subordem Cactineae?

89

90 **Material e Métodos**

91 **Amostragem dos táxons**

92 Foram levantados dados cariotípicos e moleculares de representantes da subordem
93 Cactineae. Os dados citogenéticos foram obtidos a partir de registros anteriores, disponíveis na
94 literatura e em banco de dados online (Bennett, 1998; <http://ccdb.tau.ac.il/> e
95 <http://mobot.mobot.org/W3T/Search/ipcn.html>) e conferidos. Ao todo, a análise

96 citofilogenética incluiu 110 espécies de Cactineae distribuídas entre as famílias: Portulacaceae
97 (11 spp.), Anacampserotaceae (11 spp.), Cactaceae (50 spp., circunscritas em 43 gêneros),
98 Montiaceae (25 spp.) e Talinaceae (4 spp.) (Tabela Suplementar 1). Para a filogenia de
99 Cactaceae foi selecionado apenas um representante de cada gênero, aleatoriamente, com
100 disponibilidade do número cromossômico. Nos casos de variação cromossômica numérica
101 intraespecífica foi plotado o $2n$ mais frequente, e, nos casos de mais de uma contagem terem a
102 mesma frequência, optamos pelo menor número de cromossomos (Mayrose *et al.* 2010).

103

104 **Análise filogenética**

105 A análise filogenética foi baseada em sequências plastidiais *ndhF* e *matK*, e nuclear ITS,
106 obtidas de 110 espécies de Cactineae com números cromossômicos previamente registrados na
107 literatura. Todas as sequências para os três loci analisados foram obtidos do GenBank (Tabela
108 Suplementar 1). As sequências resultantes de cada região foram alinhadas com o algoritmo
109 ClustalW (Thompson *et al.*, 1994) no software Geneious v. 7.1.7 (<http://www.geneious.com/>,
110 Kearse *et al.*, 2012) e ajustadas manualmente. Posteriormente, as regiões foram concatenadas
111 em uma única supermatriz e essa foi usada para a inferência Bayesiana (IB). O modelo mais
112 adequado da evolução sequencial para cada região foi determinada utilizando o critério de
113 informação de Akaike (AIC) como implementado no programa jModelTest 0.1.1 (Posada
114 2008). O modelo evolucionário para o alinhamento concatenado foi GTR. A busca da inferência
115 Bayesiana foi realizada utilizando o Mr.Bayes v3.1.2 (Ronquist e Huelsenbeck 2003) sob um
116 modelo particionado implementado no Geneious. A análise foi realizada por duas corridas
117 independentes e para 10.000.000 gerações de amostragem a cada 1.000 árvores. O primeiro-
118 quarto das árvores amostradas foi descartado (burn-in). As árvores subsequentes foram retidas
119 e as probabilidades posteriores (*pp*) foram estimadas pela construção de uma árvore de
120 consenso de maioria. As árvores foram visualizada utilizando FigTree v1.3.1 (Rambaut 2009).

121

122 **Reconstrução de caracteres ancestrais**

123 Foram reconstruídos os números haploides ancestrais (*n*) e números básicos ancestrais (*x*)
124 para o clado ACPT e Montiaceae como grupo externo por meio de dois métodos: 1. Através de
125 modelos probabilísticos de máxima verossimilhança baseados no número haploide e
126 mecanismos associados às mudanças de número cromossômico (análise do ChromEvol); e 2.
127 Por meio da análise de máxima verossimilhança utilizando o modelo Markov k-state one-
128 parameter (Mk1), no qual todas as mudanças tem igual probabilidade (Mesquite analysis).

129 A evolução cariotípica do clado ACPT foi estudada usando o programa ChromEvol
130 versão 1.2 (Mayrose *et al.*, 2010), que emprega uma estimativa de máxima verossimilhança
131 (MVE), para reconstruir os números cromossômicos ancestrais a partir de modelos

132 probabilísticos de evolução cariotípica (Glick e Mayrose, 2014). Estes modelos foram
133 relacionados com nossos dados, cada um com 10.000 simulações, e o modelo ideal foi
134 selecionado usando o critério de informação de Akaike (AIC) (Akaike 1974). O modelo
135 indicado pelo ChromEvol com menor AIC incluiu a demi-poliploidia, entretanto foram
136 analisadas todos os modelos possíveis e excluídos as opções de demi-poliploidia.

137 A análise da reconstrução ancestral de caracteres também foi realizada para número
138 cromossômico básico (x) por meio do software Mesquite v.2.73 (MV) (Maddison e Maddison,
139 2014), com intuito de entender os estados ancestrais de números cromossômicos no grupo. A
140 árvore Bayesiana foi implementada no formato NEXUS e posteriormente usada como *input* no
141 software Mesquite para a construção da matriz de dados. Nove estados de caráter para x foram
142 representados como dados categórico: $x = 4, x = 5, x = 6, x = 7, x = 8, x = 9, x = 10, x = 11, x =$
143 12.

144

145 **Resultados**

146 **Relações filogenéticas no clado ACPT**

147 Cinco cladogramas fortemente suportados, correspondendo às cinco famílias analisadas, foram
148 observados (Fig. 1). A topologia da árvore constituiu-se de um clado formado por Talinaceae,
149 Anacampserotaceae, Portulacaceae e Cactaceae (clado ACPT), irmão do clado Montiaceae,
150 com alto suporte estatístico ($pp = 1.00$). Talinaceae correspondeu à primeira linhagem a divergir
151 do clado ACPT ($pp = 1.00$), restando o clado APC também com alto suporte estatístico ($pp =$
152 1.00) (Fig. 1).

153 Em Montiaceae, o gênero *Claytonia* também se manteve monofilético ($pp = 1.00$). A
154 família Portulacaceae (formada unicamente pelo gênero *Portulaca* sensu Nyffeler e Egli,
155 2010) se manteve como grupo-irmão de Anacampserotaceae (Fig. 1), com baixo suporte ($pp =$
156 0,82). As espécies do gênero *Portulaca* formaram um clado bem suportado ($pp = 1.00$), sendo
157 *P. quadrifida* a primeira espécie divergente ($pp = 1.00$), seguido pelo clado *P. umbraticola* (pp
158 = 0.92). Os cladogramas de Portulacaceae foram congruentes com os subclados propostos por
159 Ocampo e Columbus (2012). O clado OL (Opposite Leave, caracterizado por espécies com
160 folhas opostas, restritas ao Velho Mundo, com exceção de *Portulaca quadrifida*) está
161 representado na árvore por *P. quadrifida*, enquanto as demais espécies formam o grande clado
162 AL (Alternative Leave, determinado pelas espécies com folhas de alternas a subopostas), que
163 pode ser subdividido em Umbraticola ($pp = 1.00$), Oleraceae ($pp = 1.00$) e Pilosa ($pp = 1.00$).

164

165 **Reconstrução do número cromossômico básico ancestral em Cactineae**

166 As espécies da subordem Cactineae apresentaram diversidade no número cromossômico,
167 variando desde $2n = 8$ em espécies como *Portulaca mundula* e *P. suffrutescens* a $2n = 110$ em

168 *Pereskia porteri* (Tabela Suplementar 1). Dentro das famílias os cariótipos também são
169 bastante diversos: em Anacampserotaceae de $2n = 18$ a 54, em Cactaceae de $2n = 22$ a 110, em
170 Portulacaceae de $2n = 8$ a 54, em Talinaceae de $2n = 24$ a 48, e Montiaceae de $2n = 12$ a 84,
171 com presença de poliploides em todas as famílias, mas com predomínio de números diploides.
172 Apesar disso, a citofilogenia de Cactineae mostrou a constância cariotípica com relação ao
173 número cromossômico básico em três famílias: Talinaceae ($x = 12$) com frequência de $2n = 24$,
174 Cactaceae ($x = 11$) com a maioria igual $2n = 22$ e Anacampserotaceae ($x = 9$) com predomínio
175 de $2n = 18$. Contudo, Montiaceae e Portulacaceae apresentaram variação nos números
176 cromossômicos básicos em comparação às demais famílias (Tabela Suplementar 1, Fig. 2).

177 O modelo do ChromEvol para a reconstrução de caracteres usado foi o que leva em
178 consideração taxas iguais para a poliploidia, ganhos e perdas cromossômicas (disploidias)
179 (Mayrose *et al.*, 2010, Tabela 1). Os números cromossômicos ancestrais inferidos por MV
180 (software Mesquite) são apresentados nas Figuras 3 e Suplementar 1.

181 Os dados da análise nas duas abordagens (MV e MVE) mostram que o clado ACPT
182 apresenta número cromossômico haploide ancestral $n = 12$. Esse número se manteve
183 conservado em Talinaceae. Os números cromossômicos básicos para os nós ancestrais também
184 foram similares para as famílias (Figura 3): Cactaceae ($x = 11$), Talinaceae ($x = 12$),
185 Anacampserotaceae ($x = 9$), Portulacaceae ($x = 9$) e Montiaceae ($x = 11$). Portulacaceae e
186 Montiaceae apresentaram muitos eventos de mudanças de números cromossômicos. Em
187 Portulacaceae, o número e tipos de eventos cariotípicos são variados dentro dos seus pequenos
188 clados, com 12 eventos de perda cromossômica, 1,6 de ganho e 4,2 de duplicação. Assim como
189 nos gêneros de Montiaceae, com 25,5 eventos de perda cromossômica, 4,5 de ganho e 7,7 de
190 duplicação. Os registros para $x = 4$ e $x = 10$ em *Portulaca* são derivados de um ancestral com
191 $n = 4$ e 10, derivados de um ancestral de $n = 9$, como mostra o ChromEvol e o MV. Esses
192 resultados estão sumarizados em um modelo de evolução cariotípica de Cactineae, com
193 representação dos números básicos ancestrais para cada linhagem (Figura 3).

194

195 **Discussão**

196 **Relações Evolutivas em Cactineae**

197 Uma topologia bem resolvida para as famílias do clado ACPT (Talinaceae,
198 Anacampserotaceae, Portulacaceae e Cactaceae) e Montiaceae foi obtida na presente análise,
199 assim como o suporte para a monofilia das cinco famílias, corroborando filogenias anteriores
200 (Applequist *et al.*, 2006; Nyffeler, 2007; Nyffeler e Eggli, 2010). Diversas relações foram
201 inferidas para o clado ACPT. Para as relações intrafamiliares há hipóteses baseadas em dados
202 morfológicos (ver Carolin 1987; Hershkovitz 1993) e dados filogenéticos (ver Hershkovitz e

203 Zimmer 1997; Applequist e Wallace 2001; Applequist *et al.* 2006; Nyffeler 2007; Nyffeler e
204 Eggli 2010; Ocampo e Columbus 2010). Entretanto, devido ao baixo suporte para o clado ACP,
205 as hipóteses de relacionamento são conflitantes (Hershkovitz e Zimmer, 1997; Applequist e
206 Wallace, 2001; Edwards *et al.*, 2005; Applequist *et al.*, 2006; Nyffeler, 2007; Nyffeler e Eggli,
207 2010; Ocampo e Columbus, 2010), mas todos apoiam *Talinum* como basal a esse clado.

208 Nossos dados confirmaram esse posicionamento basal para Talinaceae e revelaram A +
209 P como grupo-irmão de Cactaceae com um suporte de $pp= 0,82$, concordando com Applequist
210 e Wallace (2001) que se basearam em sequências de *ndhF*. Características como frutos com
211 forma de cápsula, deiscentes por válvulas terminais são observados nestas três famílias,
212 podendo representar uma sinapomorfia (Barthlott e Hunt 1993; Eggli 1997). Além disso, a
213 morfologia dos tricomas axilares pode ajudar a entender esse relacionamento, sendo bi ou
214 oligossériadas em Anacampseroteae + Portulacaceae, e principalmente unisseriados em
215 Cactaceae (Stevens, 2001). Uma relação grupo-irmã entre Anacampseroteae e *Portulaca* foi
216 argumentada com base na ausência de fibras no córtex-tronco e um número cromossômico
217 básico $x = 8$ ou $x = 9$ (Gerbaulet 1992). Nossos resultados apoiam $x = 9$ como uma sinapomorfia
218 de A + P. A falta de resolução no clado ACP sugere que a divergência entre essas linhagens
219 tenha se dado em um curto espaço de tempo (Anacampseroteae: 11,4 Myr., Portulacaceae: 9,6
220 Myr. e Cactaceae: 10 Myr.), sem que tenha havido oportunidade para o acúmulo de uma forte
221 diferenciação molecular (Ocampo e Columbus, 2010).

222

223 **Evolução Cariotípica do Clado ACPT**

224 Poliploides naturais (como triploides) podem se originar espontaneamente (Manton 1937;
225 Olowokudejo 1980; Dannemann 2000). Estes eventos certamente estiveram presentes na
226 evolução de Cactineae. Os melhores modelos indicados pelo ChromEvol incluíram a demi-
227 poliploidia (Tabela Suplementar 2). Isso significaria que $2n = 18$ seria $x = 6$ (triploide) e não x
228 $= 9$ (diploide). Entretanto, a abundância de demiduplicação registrada é possivelmente
229 equivocada, pois não condiz com células em meiose registradas para a maioria das *Portulacas*
230 naturais, com presença apenas de bivalentes (ver Cooper 1935; Steiner 1944; Sharma *et al.*
231 1956; Bouharmont 1965; Matthews *et al.* 1994). Um paradoxo, já que a tri e pentaploidia é
232 improvavelmente mantida em uma espécie sexual, devido a esterilidade e/ou alta taxa de
233 infertilidade (Dawe 1998). Deste modo, apesar de aparecer nas análises estatísticas MVE, todos
234 os modelos que incluíram eventos de demi-poliploidização foram excluídos.

235 Os números haploides ancestrais (n) e os números básicos prováveis (x) para as famílias
236 do clado ACPT foram inferidos pela primeira vez utilizando uma abordagem estatística: em
237 Talinaceae (n e $x = 12$), Anacampserotaceae (n e $x = 9$) e Montiaceae ($n = 11$ e $x = 11$, com

238 derivações $x = 5, 6, 7, 8$ e 9 , sendo $x = 6$ o mais comum). Durante sua evolução, a subordem
239 Cactineae sofreu vários eventos de reorganização cromossômica, originando a diversificação
240 de números cromossômicos observada, especialmente Montiaceae e Portulacaceae que
241 apresentaram maior diversidade de números.

242 Em um contexto geral, o evento mais predominante foi a fusão, 82,6 eventos. O evento
243 de fissão cêntrica foi pouco frequente, 7,7 eventos. Os eventos de poliploidização ocorreram
244 26,4 vezes, com maior predominância em Cactaceae. As disploidias são o mecanismo genético
245 mais comum ao longo da evolução dessa subordem, principalmente em Montiaceae e
246 Portulacaceae. A maioria dos estudos anteriores considera a redução de número de
247 cromossomos como a principal tendência de mudança disploide no número de cromossomos
248 em angiospermas (Jones 1977). Mais recentemente, resultados obtidos por Cusimano *et al.*
249 (2012) para Araceae, por Pellicer *et al.* (2014) para Melanthiaceae e por Chacón *et al.* (2014)
250 para Colchicaceae apoiam este fato. As únicas famílias que não mostraram registros para
251 disploidia, neste estudo, foram Talinaceae e Anacampserotaceae, que apresentaram apenas
252 evento de duplicação, talvez pela baixa amostragem de espécies para estas famílias utilizadas
253 nas análises.

254 Os eventos de disploidia, quando presentes, foram distribuídos próximos às pontas das
255 árvores. A disploidia, segundo Escudero *et al.* (2014), está distribuída igualmente de forma
256 precoce e tardia nas filogenias, concordando com a hipótese de que os eventos de fusão e fissão
257 são neutros em relação aos processos de diversificação de longo prazo, não influenciando
258 substancialmente os processos de especiação e extinção, por elas não necessariamente
259 implicarem em mudanças no conteúdo de DNA, mas apenas nos rearranjos estruturais do
260 genoma. Em nosso caso, no entanto, como pode ser visto em Montiaceae e Portulacaceae, a
261 disploidia foi responsável por processos de especiação.

262 A poliploidia foi outro evento provável na evolução de diferentes linhagens de Cactineae.
263 É possível encontrar espécies poliploides para um terço do material estudado, valor razoável
264 para a amostra. As análises realizadas por co-ocorrência de disploidia e poliploidia são descritas
265 como as alterações cariotípicas mais frequentes em 15 clados de angiospermas, remontando a
266 importância desses eventos e sua participação na evolução do número de cromossomos das
267 angiospermas (Escudero *et al.* 2014). A maioria das duplicações reconstruídas foi observada
268 principalmente para as pontas das árvores, este mesmo modelo pode ser observado em Araceae
269 (Cusimano *et al.*, 2012) e Melanthiaceae (Pellicer *et al.*, 2014). Há duas hipóteses prováveis
270 para isto: 1. As linhagens poliploides recém-formadas geralmente falham para persistir e se
271 adaptar, mas permanecendo a possibilidade do potencial genômico aprimorado desses
272 poliploides, e o sucesso evolutivo a longo prazo persiste (Mayrose *et al.*, 2011); 2. A

273 amostragem das informações cariológicas disponíveis é baixa., já que a poliploidia tem uma
274 grande função na evolução e especiação (Soltis e Soltis, 2000; Soltis *et al.*, 2014).

275 Além disso, as espécies geradas pela poliploidia podem estar presentes em proporções
276 mais elevadas em ambientes hostis e instáveis (Dynesius e Jansson, 2000). É o que pode ter
277 ocorrido em espécies poliploides encontradas em ilhas vulcânicas como *Portulaca lutea* ($2n =$
278 40) Sol. ex G. Forster e *P. molokiniensis* ($2n = 40$) Hobdy no Hawaii (Kim e Carr, 1990) e nas
279 áreas áridas do continente africano como *P. kermesina* ($2n = 108$) e *P. centrali-africana* ($2n =$
280 108) (Bouharmont, 1965).

281 Os dados da análise MV e MVE mostram que o clado ACPT deriva do número
282 cromossômico haploide ancestral $n = 12$. Hunziker *et al.* (2000) sugeriram 12 como número
283 básico ancestral para Halophytaceae. Além disso, representantes de Basellaceae e Didiereaceae
284 apresentam muitos representantes com $x = 12$. Estas famílias são basais ao clado ACPT
285 (Nyffeler, 2007, Nyffeler e Eggli, 2010), entretanto elas apresentam escassez de registro do
286 número cromossômico. Esse número cromossômico básico também persistiu em Talinaceae,
287 apoiando o número básico $x = 12$ para a subordem Cactineae.

288 A diversidade cariotípica de Montiaceae, com $2n = 10, 12, 16, 18, 20, 22, 24, 30, 32$ e 84 ,
289 deve ter surgido por uma série de eventos de fusão, com poliploidizações pontuais ($n = 12 \rightarrow n$
290 $= 11 \rightarrow n = 8 \rightarrow n = 7$ e $n = 6$). O $x = 11$ em se manteve presente na linhagem de gêneros basais
291 (Cistanthe, Calandrinia e Montiopsis) dessa família. Essa sucessão de dispoloidização observada
292 ao longo dos ramos pode talvez ter relação com a complexidade e diversidade (geográfica,
293 ecológica, e morfológica) desta família (Eggli e Ford-Werntz, 2002, Nyffeler *et al.*, 2008).

294 Anacampserotaceae é uma família bastante peculiar, com *Grahamia* endêmica da
295 Argentina, e *Talinopsis* ocorrendo desde o Texas e Novo México (Estados Unidos) até o centro
296 do México (Nyffeler e Eggli, 2010). O gênero *Anacampseros* é encontrado basicamente no Sul
297 da África e leste da Oceania e *Grahamia* é endêmica da Argentina (Nyffeler e Eggli, 2010).
298 Episódios de poliploidização são frequentes para a família, de tetraploides a hexaploides, todos
299 derivados de $x = 9$. O número haploide ancestral relatado para Anacampserotaceae e sua
300 provável irmã Portulacaceae foi $n = 9$ (dados MV e MVE), considerado primitivo nos gêneros
301 *Grahamia* e *Portulaca* (Bernardello, 1989; Gerbaulet, 1992).

302 Eventos de poliploidização, fissão e fusão cromossômica foram responsáveis pela
303 alteração de número de cromossomos em *Portulaca*, concordando com Ocampo e Columbus
304 (2012), exceto para a demiduplicação. Os números de diploides e poliploides são sempre
305 múltiplos de 9, 8 e 10, permitindo as primeiras interpretações para o seu número ancestral (ver
306 Matthews *et al.* 1994, Turner 1994, Bouharmont 1965). Os registros para $x = 4$ e $x = 10$ em
307 *Portulaca* são derivados de um ancestral com $n = 4$ e 10 , respectivamente, provenientes de um

308 ancestral de $n = 9$, como mostra o ChromEvol e o MV. Estes números básicos são pontuais em
309 pequenos clados do gênero, apontando-os como estados mais recentes do gênero. Um pequeno
310 clado com *P. molokiniensis* e *P. lutea* (endêmicas havaianas), $x = 10$; outro clado com *P.*
311 *suffrutenses*, *P. mundula* (endêmicas da América do Norte) e *P. pilosa* (com ampla
312 distribuição), $x = 4$; além disso *P. foliosa* (endêmica da África) também apresentou $x = 4$. Em
313 Steiner (1944), é possível perceber que os cromossomos das espécies com $x = 4$ são bem maiores
314 em relação as com $x = 9$, até mesmo duas vezes maiores, inferindo uma possível fusão em
315 cromossomos de uma espécie ancestral com $x = 9$ para $x = 4$. A ocorrência de mudanças
316 cromossômicas é observada, na maioria das vezes, em espécies endêmicas e que se
317 diversificaram recentemente (ver Ocampo e Columbus, 2012), de forma independente nestes
318 subclados (Fig. 3). É certo que estes números básicos derivados, $x = 4$ e 10, são responsáveis
319 pelos números haploides ancestrais $n = 5$ com maior probabilidade encontrados na árvore.
320 Entretanto, apesar da baixa probabilidade, provavelmente o n ancestral seria $n = 9$, já que a
321 maioria dos representantes deste gênero são múltiplos de $x = 9$ e os dados do MV corroboram
322 esta informação.

323 O número cromossômico básico $x = 11$ de Cactaceae já foi sugerido por diversos autores
324 (Majure et al. 2012; Castro et al. 2013; Moreno et al. 2015) e testado estatisticamente por Castro
325 et al. (submetido), revelando que o principal mecanismo envolvido na evolução da família foi
326 a poliploidia, seguido da fusão e fissão, assim como encontrado no presente trabalho. O $x = 11$
327 possivelmente derivou de um número haploide ancestral $n = 12$, assim como observado por
328 Turner (1994). Provavelmente o clado ACPT é muito recente, cerca de 15.2 milhões de anos
329 (ver Ocampo e Columbus, 2010), com Cactaceae como ultimogênito (Gibson e Nobel, 1986;
330 Mauseth, 1990), o que pode explicar a estabilidade do $x = 11$ nas linhagens desta família, que
331 poderão se diversificar cariotipicamente, como está acontecendo com Portulacaceae, que vem
332 apresentando modificações cariológicas mais recentes, normalmente em espécies endêmicas.
333 Segundo Levin e Wilson (1976), diferenças no tempo de geração podem contribuir para
334 diferenças nas taxas de evolução cromossômica e especiação, uma vez que cada geração
335 representa uma oportunidade para a seleção ou deriva aleatória, hipótese que deve ser testada
336 nas angiospermas.

337 Aqui, mostramos que as análises combinadas de número cromossômico e filogenia são
338 importantes para entender a evolução de grupos de plantas, sugerindo os possíveis mecanismos
339 da evolução cromossômica de Cactineae. A citofilogenia de Cactineae mostra a estabilidade
340 com relação ao número cromossômico básico de Talinaceae ($x = 12$), Cactaceae ($x = 11$) e
341 Anacampserotaceae ($x = 9$). Os citótipos neopoliploides destas taxa parecem ser provenientes
342 de múltiplos dos números básicos. Apesar de ter divergido num curto espaço de tempo entre as

343 linhagens do clado ACPT (Ocampo e Columbus, 2010), observa-se uma variação
344 cromossômica que permite reconhecer cada linhagem individualmente. Assim, essas
345 sinapomorfias cariotípicas demonstram a importância de análises do número cromossômico
346 como apoio para melhorar o entendimento de grupos filogeneticamente complexos.

347

348 **AGRADECIMENTOS**

349 Agradecemos agência de fomento brasileira, Coordenação de Aperfeiçoamento de
350 Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo apoio.

351

352 **REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS**

353 Akaike HA (1974) New look at the statistical model identification. IEEE Transactions on
354 Automatic Control., Boston 19 (6): 716-723.

355 APG III (2009) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders
356 and families of flowering plants. APG III. Botanical Journal of the Linnean Society 161:
357 105–121

358 APG IV (2016) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders
359 and families of flowering plants: APG IV. Botanical Journal of the Linnean Society 181:
360 1–20.

361 Applequist WL, Wagner WL, Zimmer EA, Nepokroeff M (2006) Molecular evidence resolving
362 the systematic position of *Hectorella* (Portulacaceae). Systematic Botany 31: 310–319.

363 Applequist WL, Wallace RS (2001) Phylogeny of the Portulacaceous Cohort Based on ndhF
364 Sequence Data. Systematic Botany 26(2): 406-419.

365 ARP GK (1973) In IOPB chromosome number reports XXXIX. Taxon 22: 115-118.

366 Assis JGA, Oliveira ALPC, Resende SV, Senra JFV, Machado M (2003) Chromosome
367 numbers in Brazilian *Melocactus* (Cactaceae). Bradleya 21/2003: 1–6.

368 Baker MA, Pinkava DJ (1987) A cytological and morphometric analysis of a triploid apomict,
369 *Opuntia x kelvinensis* (subgenus *Cylindropuntia*, Cactaceae). Brittonia 39(3): 387–401.

370 Baltisberger M, Voelger M (2006) *Sternbergia sicula*. In: Marhold, K. (ed.), IAPT/IOPB
371 chromosome data 1. Taxon 55: 444, E2, <http://www.iopb.org>

372 Baquar SR (1986) Cytotaxonomic studies of the family Portulacaceae from Nigeria. Kromosomo
373 41: 1255–1262.

374 Barthlott W, Hunt DR (1993) Cactaceae. In The families and genera of vascular plants 2. Edited
375 by K.

376 Bennett MD (1998) Plant genome values: how much do we know? Proceedings of the National
377 Academy of Sciences, USA 95: 2011–2016

- 378 Bernardello LM (1989) The chromosomes of *Grahamia* (Portulacaceae). *Pl. Syst. Evol.* 163:
379 127–131.
- 380 Bouharmont J (1965) Note sur la cytologie de quelques espèces de *Portulaca*. *Bull. Soc. Roy.*
381 *Bot. Belgique.* 98: 175–188.
- 382 Carolin R (1987) A Review of the Family Portulacaceae. *Australian Journal of Botany* 35: 383-
383 412.
- 384 Castro JP, Souza LGR, Alves LF, Silva AEB, Guerra M, Felix LP (2013) Cactaceae In: K.
385 Marhold [ed.], IAPT/IOPB chromosome data 15. *Taxon* 62: 1073–1083.
- 386 Chacón J, Cusimano N, Renner SS (2014) The evolution of Colchicaceae, with a focus on
387 chromosome numbers. *Systematic Botany*, 39(2), 415–427.
- 388 Chambers KL, Green D, Potampa S, McMahan L (1998) IOPB chromosome data 13. *Newslett.*
389 *Int. Organ. Pl. Biosyst. (Oslo)* 29: 18–22.
- 390 Chen RY, Song WQ, Li XL, Li MX, Liang GL, Chen CB (2003) Chromosome Atlas of Major
391 Economic Plants Genome in China, Vol. 3, Chromosome Atlas of Garden Flowering Plants
392 in China. Science Press, Beijing. Cistanthe Spach
- 393 Christenhusz MMJM, Vorontsova MS, Fay MF, Chase MMW (2015) Results from an online
394 survey of family delimitation in angiosperms and ferns: recommendations to the
395 Angiosperm Phylogeny Group for thorny problems in plant classification. *Botanical*
396 *Journal of the Linnean Society*, n/a–n/a. <http://doi.org/10.1111/boj.12285>
- 397 Cooper DC (1935) Microsporogenesis and the development of the male gametophyte in
398 *Portulacaoleracea*. *Amer. J. Bot.*, 22: 453-57.
- 399 Cusimano N, Sousa A, Renner SS (2012) Maximum likelihood inference implies a high, not a
400 low, ancestral haploid chromosome number in Araceae, with a critique of the bias
401 introduced by “x.” *Annals of Botany*, 109(4): 681–692.
- 402 Dannemann A (2000) Der Einfluss von Fragmentierung und Populationsgrösse auf die
403 genetische Variation auf Fitness von seltenen Pflanzenarten am Beispiel von *Biscutella*
404 *laevigata* (Brassicaceae). *Dissertationes Botanicae*, 330, 1–151.
- 405 Darlington CD, Wylie AP (1956) Chromosome atlas of flowering plants. Chromosome atlas of
406 flowering plants.. George Allen and Unwin Ltd., London, UK
- 407 Das AB (2006) Karyotype analysis and in situ nuclear DNA content in seven species of
408 *Echinopsis* Zucc. Of the family Cactaceae. *Cytologia* 71(1): 75–79.
- 409 Das AB, Mohanty S, Das P (1998a) Interspecific variation in nuclear DNA content and
410 chromosome analysis in *Melocactus*. *Cytologia* 63: 239–247.

- 411 Das AB, Mohanty S, Das P (1998b) Interspecific variation of nuclear DNA and structural
412 changes in meiotic and mitotic chromosome in some species of *Mammillaria* (Cactaceae).
413 *Caryologia* 51: 289–301.
- 414 Das AB, Mohanty S, Das P (2000) Cytophotometric estimation of 4C DNA content and
415 chromosome analysis in four species of *Astrophytum* Lem. of the family Cactaceae.
416 *Cytologia* 65: 135–139.
- 417 Dawe RK (1998) Meiotic chromosome organization and segregation in plants. *Annual Review*
418 *of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 49: 371–395.
- 419 Dawson MI, Beuzenberg EJ (2000) Contributions to a chromosome atlas of the New Zealand
420 flora. *New Zealand J. Bot.* 38: 1–24.
- 421 De Nordenflycht G (1981) In *Chromosome number reports LXXII*. *Taxon* 30: 696–697.
- 422 Doyle JJ, Doyle JL (1988) Natural interspecific hybridization in eastern North American
423 *Claytonia*. *Amer. J. Bot.* 75: 1238–1246.
- 424 Dynesius M, Jansson R (2000) Evolutionary consequences of changes in species geographical
425 distributions driven by Milankovitch climate oscillations. *Proceedings of the National*
426 *Academy of Sciences USA* 97:9115–9120.
- 427 Edwards EJ, Nyffeler R, Donoghue MJ (2005) Basal cactus phylogeny: Implications of
428 *Pereskia* (Cactaceae) paraphyly for the transition to the cactus life form. *American Journal*
429 *of Botany.* 92 : 1177 – 1188.
- 430 Eggli U (1997) A synopsis of woody Portulacaceae in northern Madagascar. *Adansonia* 17:
431 149–158.
- 432 Eggli UE, Ford-Werntz D (2002) *Illustrated Handbook of Succulent Plants- Dicotyledons.*
433 *Portulacaceae.* New York, Ed. Springer. P. 370-432.
- 434 Escudero M, Martín-Bravo S, Mayrose I, Fernández-Mazuecos M, Fiz-Palacios O, Hipp AL,
435 Pimentel M, Jiménez-Mejías P, Valcárcel V, Vargas P, Luceño M (2014) Karyotypic
436 changes through dysploidy persist longer over evolutionary time than polyploid changes.
437 *PloS One*, 9(1).
- 438 Gadella TWJ, Kliphuis E, Naber J (1979) Chromosome numbers in the tribe Rhipsalinae
439 (Cactaceae). *Bot. Not.* 132:294.
- 440 Gerbault M (1992) Die Gattung *Anacampseros* L. (Portulacaceae). I. Untersuchungen zur
441 Systematik. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und*
442 *Pflanzengeographie* 113: 477–564.
- 443 Gibson AC, Nobel PS (1986) *The Cactus Primer.* Harvard University Press, Cambridge.
- 444 Gill BS, Goyal V (1984) Cytology of some members of Cactaceae. *Cell Chromosome Res.* 7:
445 58–60.

- 446 Glick L, Mayrose I (2014) ChromEvol: assessing the pattern of chromosome number evolution
447 and the inference of polyploidy along a phylogeny. *Molecular Biology and Evolution*
448 31(7): 1914–22.
- 449 Guerra M (2000) Chromosome number variation and evolution in monocots. In Wilson, K.L.,
450 Morrison, D.A. (Eds.): *Monocots – Systematics and Evolution – Vol.1 – Proceedings of*
451 *the Second International Conference on the Comparative Biology of the Monocots*, pp.125-
452 134.
- 453 Guerra M (2008) Chromosome numbers in plant cytotaxonomy: concepts and implications.
454 *Cytogenetic and Genome Research* 120: 339–350.
- 455 Guerra, M (2012) Cytotaxonomy: the end of childhood. *Plant Biosystems-An International*
456 *Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, 146(3), 703-710.
- 457 Hernández-Ledesma et al. (2015) A taxonomic backbone for the global synthesis of species
458 diversity in the angiosperm order Caryophyllales. *Botanic Garden and Botanical Museum*
459 *Berlin (BGBM).Willdenowia*. 45(3):281-383.
- 460 Hershkovitz MA (1993) Revised circumscriptions and subgeneric taxonomies of *Calandrinia*
461 and *Montiopsis* (Portulacaceae) with notes on phylogeny of the portulacaceous alliance.
462 *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 333–365.
- 463 Hershkovitz MA, Zimmer EA (1997) On the evolutionary origins of the cacti. *Taxon* 46: 217–
464 232.
- 465 Hunziker JH, Pozner R, Escobar A (2000) Chromosome number in *Halophytum ameghinoi*
466 (Halophytaceae). *Plant Syst Evol* 221:125– 127
- 467 Jones SB (1977) Vernonieae - systematic review. In: *The Biology and Chemistry of the*
468 *Compositae* (Heywood, V.H., Harborne, J.B. and Turner, B.L., eds.). Vol. 1. Academic
469 Press, London.
- 470 Kearse M, Moir R, Wilson A, Stones-Havas S, Cheung M, Sturrock S, Buxton S, Cooper A,
471 Markowitz S, Duran C, Thierer T, Ashton B, Meintjes P, Drummond A (2012) Geneious
472 Basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and
473 analysis of sequence data. *Bioinformatics* 28(12):1647-1649.
- 474 Kim I, Carr GD (1990) Cytogenetics and hybridization of *Portulaca* in Hawaii. *Syst. Bot.* 15:
475 370–377.
- 476 Krogulevich RE (1978) Kariologicheskiy analiz vidov flory Vostochnogo Sajana. V *Flora*
477 *Pribajkal'ja*. 19–48. Nauka, Novosibirsk.
- 478 Lambrou M, Till W (1993) Zur Karyologie der Gattung *Gymnocalycium*. *Arbeitsgr.*
479 *Gymnocalycium* 6(1): 85–88.

- 480 Las Peñas ML, Oakley L, Moreno NC, Bernardello G (2017) Taxonomic and cytogenetic
481 studies in *Opuntia* ser. *Armatae* (Cactaceae). *Botany*, 95: 101–120.
- 482 Las Peñas ML, Santiñaque F, López-Carro B, Stiefkens L (2016) Estudios citogenéticos y de
483 contenido de ADN en *Brasiliopuntia schulzii* (Cactaceae) Cytogenetic studies and DNA
484 content in *Brasiliopuntia schulzii* (Cactaceae). *Gayana Bot.*, 73(2):414-420.
- 485 Las Peñas ML, Urdampilleta JD, Bernardello G, Forni-Martins ER (2009) Karyotypes,
486 heterochromatin, and physical mapping of 18S-26S rDNA in Cactaceae. *Cytogenet*
487 *Genome.*;124:72–80
- 488 Las Peñas, M.L., Bernardello, G., and Kiesling, R (2008) Karyotypes and fluorescent
489 chromosome banding in *Pyrrhocactus* (Cactaceae). *Pl. Syst. Evol.* 272(1–4): 211–222.
- 490 Las Peñas, M.L., Kiesling, R., and Bernardello, G (2011) Karyotype, heterochromatin, and
491 physical mapping of 5S and 18- 5.8-26S rDNA genes in *Setiechinopsis* (Cactaceae), an
492 Argentine endemic genus. *Haseltonia*, 16(1): 83–90.
- 493 Las Peñas, M.L., Urdampilleta, J.D., López-Carro, B., Santiñaque, F., Kiesling, R., and
494 Bernardello, G (2014) Classical and molecular cytogenetics and DNA content in
495 *Maihuenia* and *Pereskia* (Cactaceae). *Pl. Syst. Evol.* 300(3): 549–558.
- 496 Leuenberger BE (1997) *Maihuenia* - monograph of a Patagonian genus of Cactaceae. *Bot.*
497 *Jahrb. Syst.* 119(1): 1–92.
- 498 Levin DA, Wilson AC (1976) Rates of evolution in seed plants: Net increase in diversity of
499 chromosome numbers and species numbers through time. *Proceedings of the National*
500 *Academy of Sciences of the United States of America* 73:2086–2090.
- 501 Lichtenzweig J, Abbo S, Nerd A, Tel-Zur N, Mizrahi Y (2000) Cytology and mating systems in
502 the climbing cacti *Hylocereus* and *Selenicereus*. *Amer. J. Bot.* 87(7): 1058–1065.
- 503 Lysák MA, Schubert I. (2013) Mechanisms of Chromosome Rearrangements. In J. Greilhuber,
504 J. Dolezel, e J. F. Wendel (Eds.), *Plant Genome Diversity: Physical Structure, Behaviour*
505 *and Evolution of Plant Genomes.* 2: 137–147.
- 506 Maddison WP, Maddison MDR (2014) Mesquite: a modular system for evolutionary analysis.
507 Version 3.01. Available at: <http://mesquiteproject.org> [acessad 1 julho 2016].
- 508 Majure LC, Judd WS, Soltis PS, Soltis DE (2012) Cytogeography of the *Humifusa* clade of
509 *Opuntia* s.s. Mill. 1754 (Cactaceae, Opuntioideae, Opuntieae): correlations with
510 pleistocene refugia and morphological traits in a polyploid complex. *Comparative*
511 *Cytogenetics* 6: 53–77.
- 512 Manton I (1937) The problem of *Biscutella laevigata* L. II. The evidence from meiosis. *Annals*
513 *of Botany*, 51, 439–465.

- 514 Marinho RC, Mendes-Rodrigues C, Bonetti AM, Oliveira PE (2014) Pollen and stomata
515 morphometrics and polyploidy in *Eriotheca* (Malvaceae-Bombacoideae). *Plant Biology* 16:
516 508 – 511.
- 517 Matthew JF, Ketron DW, Zane SF (1994) The seed surface morphology and cytology of six
518 species of *Portulaca* (Portulacaceae). *Castanea*. 59(4): 331–337.
- 519 Matthews JF, Ketron DW (1991a) The cytotaxonomy of *Portulaca*. *ASB Bull.* 38: 106.
- 520 Matthews JF, Ketron DW (1991b) Two new combinations in *Portulaca* (Portulacaceae).
521 *Castanea* 56(4): 304–305.
- 522 Matthews JF, Ketron DW (1992) The reevaluation of *Portulaca pilosa* L. and *P. mundula*
523 Johnston. *ASB Bull.* 39: 77–78.
- 524 Mauseth JD (1990) Continental drift, climate, and the evolution of cacti. *Cactus and Succulent*
525 *Journal* 62: 302 – 308 .
- 526 Mayrose I, Barker MS, Otto SP (2010) Probabilistic models of chromosome number evolution
527 and the inference of polyploidy. *Syst Biol* 59: 132–144.
- 528 Mayrose I, Zhan SH, Rothfels CJ, Magnuson-Ford K, Barker MS, Rieseberg LH, Otto SP
529 (2011) Recently formed polyploid plants diversify at lower rates. *Science*, 333.
- 530 Miller J, Chambers KL, Fellows CE. 1984. Cytogeographic patterns and relationships in the
531 *Claytonia sibirica* complex (Portulacaceae). *Syst. Bot.* 9: 266–271. Mayrose I, Barker MS,
532 Otto SP (2010) Probabilistic models of chromosome number evolution and the inference
533 of polyploidy. *Systematic Biology*, 59(2), 132–144.
- 534 Miller JM (1976) Variation in populations of *Claytonia perfoliata* (Portulacaceae). *Syst. Bot.* 1:
535 20–34.
- 536 Miller JM (1984) Chromosome numbers and cytogeographic patterns in *Claytonia perfoliata*
537 and *C. parviflora* (Portulacaceae). *Madroño* 31: 60–61.
- 538 Miller JM, Chambers KL (1977) Chromosome number and relationships of *Claytonia saxosa*
539 and *C. arenicola* (Portulacaceae). *Madroño* 24: 62–63.
- 540 Miller JM, Chambers KL (1993) Nomenclatural changes and new taxa in *Claytonia*
541 (Portulacaceae) in western North America. *Novon* 3(3): 268–273.
- 542 Moreno NC, Amarilla LD, Las Peñas ML, Bernardello G (2015) Molecular cytogenetic insights
543 into the evolution of the epiphytic genus *Lepismium* (Cactaceae) and related genera.
544 *Botanical Journal of the Linnean Society* 177: 263–277.
- 545 Nyananyo BL (1986) Chromosome Number Reports 93. *Taxon* 35: 902–903.
- 546 Nyananyo BL, Olowokudejo JD (1986) Taxonomic studies in the genus *Talinum*
547 (Portulacaceae) in Nigeria. *Willdenowia* 15: 455–463.

- 548 Nyffeler R (2007) The Closest Relatives of Cacti: Insights from Phylo- genetic Analyses of
549 Chloroplast and Mitochondrial Sequences with Special Emphasis on Relationships in the
550 Tribe Anacamseroteae. *American Journal of Botany* 94: 89-101.
- 551 Nyffeler R, Eggli U (2010) Disintegrating portulacaceae: A new familial classification of the
552 suborder portulacineae (Caryophyllales) based on molecular and morphological data.
553 *Taxon* 59(1): 227–240.
- 554 Nyffeler R, Eggli U, Ogburn M, Edwards E (2008) Variations on a theme: Repeated evolution
555 of succulent life forms in the Portulacineae (Caryophyllales). *Haseltonia* 14: 26–36.
- 556 Ocampo G, Columbus JT (2010) Molecular Phylogenetics of Suborder Cactineae
557 (Caryophyllales), Including Insights into Photosynthetic Diversification and Historical
558 Biogeography. *American Journal of Botany* 97: 1827-1847.
- 559 Ocampo G, Columbus JT (2012) Molecular phylogenetics, historical biogeography, and
560 chromosome number evolution of *Portulaca* (Portulacaceae). *Molecular Phylogenetics and*
561 *Evolution* 63(1), 97–112.
- 562 Ogburn RM, Edwards ETJ (2009) Anatomical variation in Cactaceae and relatives: trait lability
563 and evolutionary innovation. *Am. J. Bot.* 96, 391–408.
- 564 Ornduff R. Index to plant chromosome numbers for 1965. *Regnum Vegetabile* 50.
- 565 Pankin (2005) Karyological analysis of some epiphytic cactus species in the tribes Rhipsalideae
566 and Hylocereae. *Bjulleten' Glavnogo Botanic|5eskogo Sada* 189: 136–150.
- 567 Peev D (1975) Genus *Veronica* in Bulgaria-Some new taxa and chromosome numbers.
568 *Phytologija (Sofia)* 2: 42–56.
- 569 Pellicer J, Kelly LJ, Leitch IJ, Zomlefer WB, Fay MF (2014) A universe of dwarfs and giants:
570 genome size and chromosome evolution in the monocot family Melanthiaceae. *The New*
571 *Phytologist*, 201(4): 1484–1497.
- 572 Pinkava DJ, Baker MA, Parfitt BD, Mohlenbrock MW, Worthington RD (1985) Chromosome
573 numbers in some cacti of western North America-V. *Syst. Bot.* 10: 471–483.
- 574 Pinkava DJ, Keil DJ (1977) Chromosome counts of Compositae from the United States and
575 Mexico. *Amer. J. Bot.* 64: 680–686.
- 576 Pinkava DJ, Keil DJ McGill L A (1976) In IOPB chromosome number reports LIII. *Taxon* 25:
577 483–500.
- 578 Pinkava DJ, McGill LA, Reeves T (1977) Chromosome numbers in some cacti of western North
579 America---III. *Bull. Torrey Bot. Club* 104: 105–110.
- 580 Pinkava DJ, Parfitt BD (1982) Chromosome numbers in some cacti of western North America
581 IV. *Bull Torrey Bot. Club.* 109: 121–128.

- 582 Pinkava DJ, Parfitt BD, Baker MA, Worthington RD (1992) Chromosome numbers in some
583 cacti of western North America---VI, with nomenclatural changes. *Madroño* 39(2): 98–
584 113.
- 585 Pinkava DJ, Rebman JP, Baker MA (1998) Chromosome numbers in some cacti of western
586 North America-VII. *Haseltonia* 6: 32–41.
- 587 Posada D (2008) jModelTest: phylogenetic model averaging. *Mol Biol Evol* 25:1253-1256.
- 588 Powell AM, Weedin JF (2005) Documented chromosome numbers 2005: 2. Counts from
589 western Texas, mostly trans-Pecos cacti. *Sida* 21(3): 1665–1668.
- 590 Probatova (2006) Further chromosome studies on vascular plant species from Sakhalin,
591 Moneron and Kurile Islands. *Biodivers. Biogeogr. Kuril Islands Sakhalin* 2: 93–110.
- 592 Rambaut A (2009) FigTree v1. 3.1: Tree figure drawing tool.
593 <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree>
- 594 Reyes-Valdés MH, Gómez-Martínez M, García-Osuna HT (2000) Número cromosómico y
595 apareamiento meiótico en *Turbinicarpus valdezianus* (Möller) Glass e Foster (Cactaceae).
596 *Acta Bot. Mex.* 53: 17–25.
- 597 Ribeiro T; Buddenhagen CE, Thomas WW; Souza G, Pedrosa-Harand A (2017) Are
598 holocentrics doomed to change? Limited chromosome number variation in *Rhynchospora*
599 Vahl (Cyperaceae). *Protoplasma*, 255(1): 263-272.
- 600 Ronquist F, Huelsenbeck JP. 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed
601 models. *Bioinformatics* 19:1572–1574.
- 602 Ross R (1981). Chromosome counts, cytology and reproduction in the Cactaceae. *Amer. J. Bot.*
603 68: 463–470.
- 604 Sharma AK, Bhattacharyya NK (1956) Cytogenetics of some members of Portulacaceae and
605 related families, *Caryologia: International Journal of Cytology, Cytosystematics and*
606 *Cytogenetics*, 8:2, 257-274,
- 607 Sokolovskaya AP, Probatova NS (1985) Chromosome numbers in the vascular plants from the
608 Primorye territory, Kamchatka, region, Amur valley and Sakhalin. *Bot. Zhurn. SSSR*
609 70(7): 997–999.
- 610 Soltis DE, Visger CJ, Soltis PS (2014) The polyploidy revolution then... and now: Stebbins
611 revisited. *American Journal of Botany*, 101(7), 1057–1078.
- 612 Soltis PS, Soltis DE (2000) The role of genetic and genomic attributes in the success of
613 polyploids. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of*
614 *America* 97(13): 7051–7057.
- 615 Steiner E (1944) Cytogenetic Studies On *Talinum* And *Portulaca*. *Bot. Gaz.*, 105: 374-379

- 616 Stevens PF (2001) Angiosperm phylogeny website, version 12. Acessado em: julho de 2016.
617 Disponível em: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>
- 618 Sumarani GO, Kuriachan P (1999) Cytogenetics and breeding system in the horticultural
619 accessions of *Portulaca oleracea*. J. Cytol. Genet. 34(1): 9–13.
- 620 Swanson JR, Kelley WA (1987) *Claytonia palustris* (Portulacaceae), a new species from
621 California. Madroño 34: 155–161.
- 622 Thompson JD, Higgins DG, Gibson TJ (1994) CLUSTAL W: improving the sensitivity of
623 progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position specific
624 gap penalties and weight matrix choice. Nucleic Acids Res 22:4673–4680.
- 625 Thompson M, Kinnach M (1993) The genus *Disocactus*. Haseltonia 1: 95–139.
- 626 Trivedi RN, Singh SN (1992) Cytological studies in some medicinal plants of Portulacaceae.
627 Proc. Indian Sci. Congr. Assoc. 79 (3:VIII): 132–133.
- 628 Turner BL (1994) Chromosome numbers and their phyletic interpretation. In: Behnke, H.D.,
629 Mabry, T. J. (Eds.), Caryophyllales: Evolution and Systematics. Springer-Verlag, Berlin,
630 p. 27–43.
- 631 Ward DE, Spellenberg rw. 1982. In: IOPB chromosome number reports LXXV. Taxon 31: 364.
- 632 Weedin JF, Powell AM, Kollé DO (1989) Chromosome numbers in Chihuahuan Desert
633 Cactaceae. II. Trans-Pecos Texas. S. W. Naturalist 34: 160–164.
- 634 Weedin JF, Powell AM. 1978. Chromosome numbers in Chihuahuan desert Cactaceae. Trans-
635 Pecos Texas. Amer. J. Bot. 65: 531–537.
- 636 Wentworth JE, Bailey JP, Gornall RJ (1991) Contributions to a cytological catalogue of the
637 British and Irish flora, 1. Watsonia 18: 415–417.
- 638 Xu BS, WengRF, Zhang MZ (1992) Chromosome numbers of Shanghai plants I. Invest. Stud.
639 Nat. 12: 48–65.
- 640 Zhukova PG (1980) Chromosome numbers of some Southern Chukotka plant species. Bot.
641 Zhurn. 65 (1): 51–59.
- 642 Zhukova PG (1982) Chromosome numbers of some plant species of north-eastern Asia. Bot.
643 Zhurn. SSSR 67 (3): 360–365.
- 644

645 APÊNDICE

646 **Tabelas**

647

Tabela 1. Valores dos parâmetros de taxa e frequência dos quatro tipos de eventos possíveis, com uma probabilidade posterior (PP) > 0,5 no melhor modelo.

Amostra	Melhor Modelo	Eventos inferidos com PP > 0.5			
		Ganho (λ)	Perda (δ)	Duplicação(ρ)	Demiduplicação (μ)
124	Sem demipoliploidia	7,7 (6,6%)	82,6 (70,1%)	26,4 (22,2%)	0 (0%)

648

649

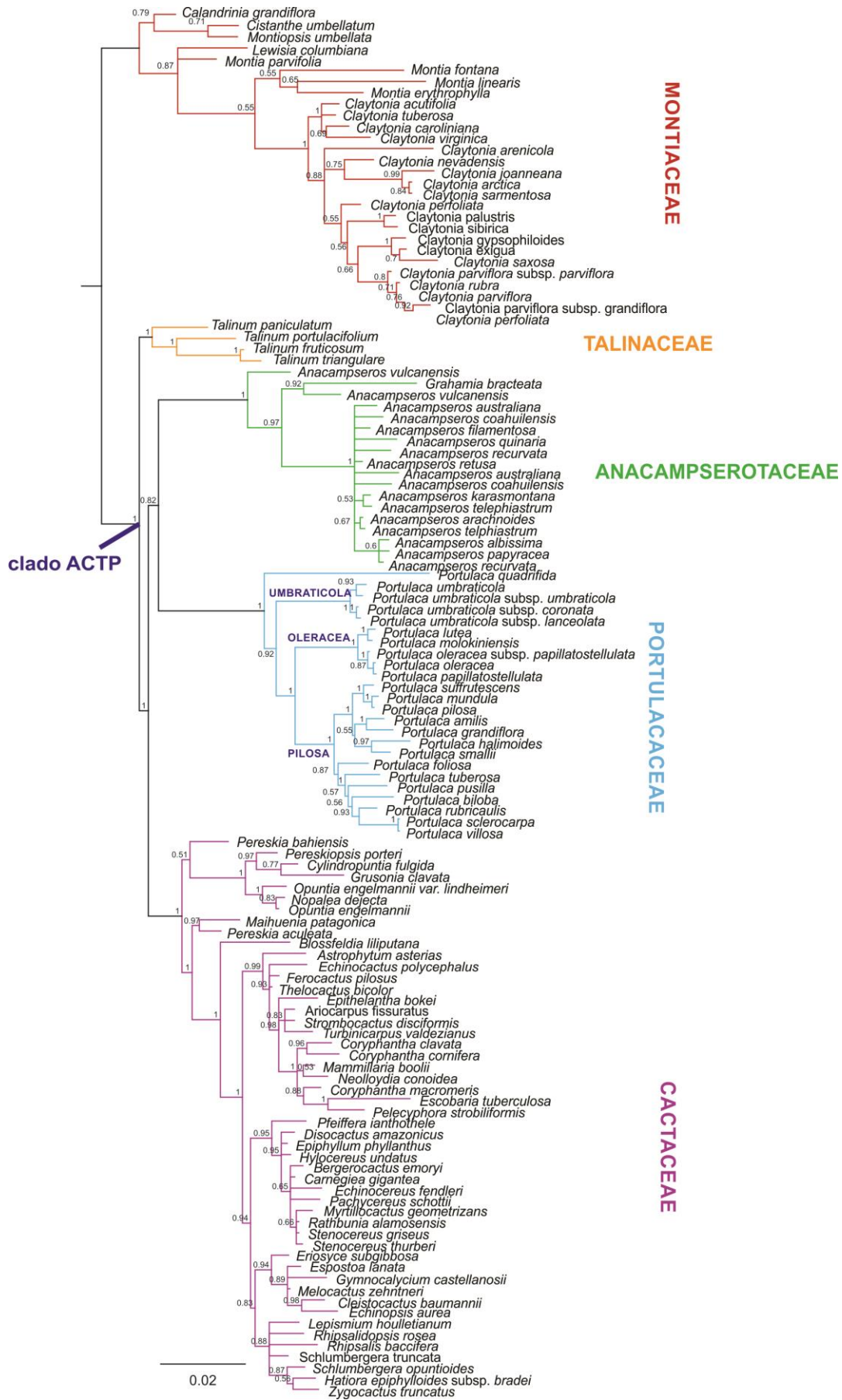


Figura 1 Árvore filogenética Bayesiana do clado ACPT e Montiaceae (Cactineae) baseado na combinação dos genes ndhF, matK e ITS. Os valores para as probabilidades posteriores encontram-se próximos aos nós.

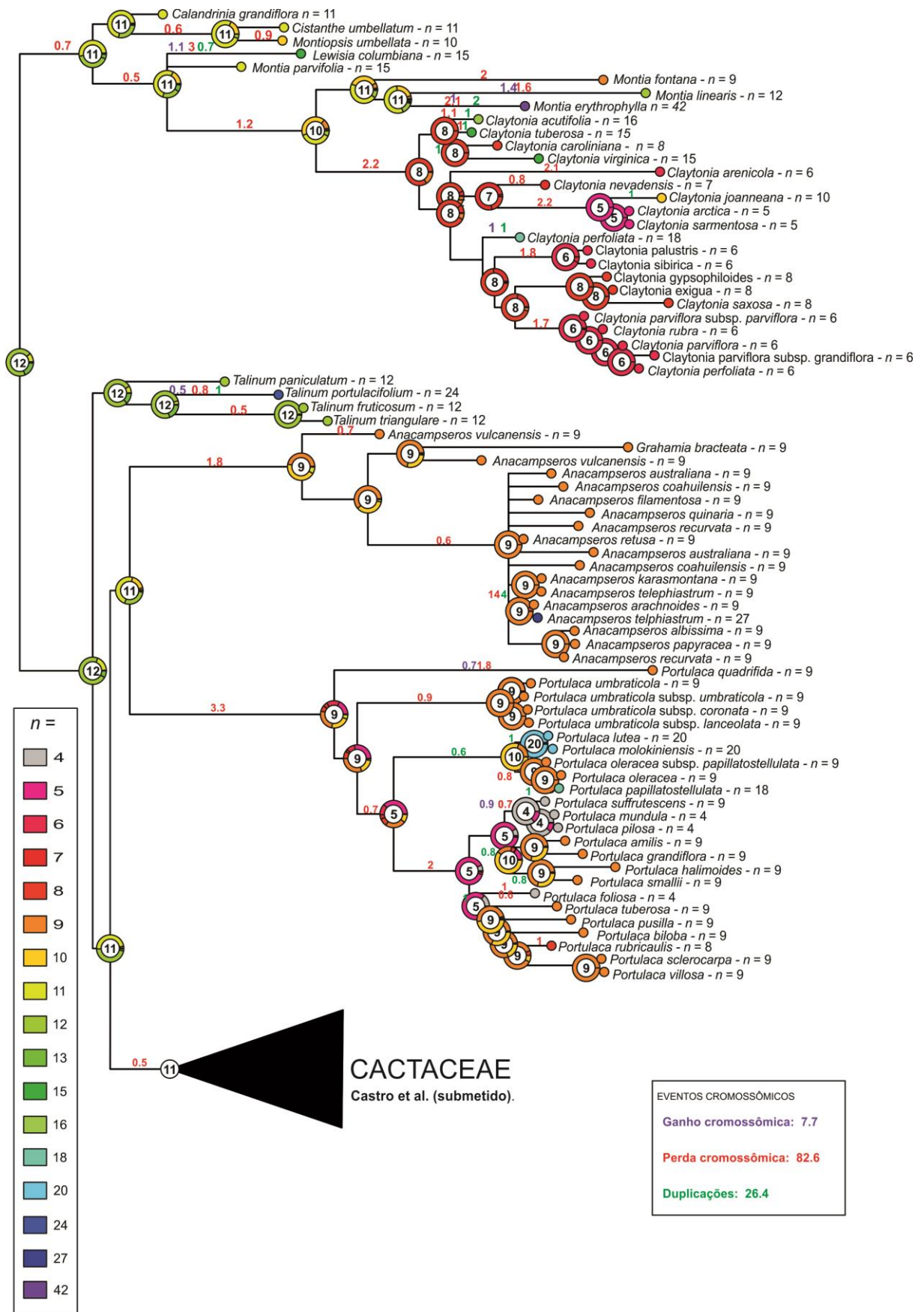


Figura 2 Reconstrução do número cromossômico ancestral com inferências do ChromEvol (Mayrose *et al.* 2010) para as famílias Montiaceae, Talinaceae, Anacampserotaceae, Portulacaceae e Cactaceae. Números haploides ancestralmente inferidos (*n*) são exibidos em um gráfico circular em cada nó, representando a probabilidade de um determinado número haploide e seu possível número básico ancestral. Eventos inferidos com uma probabilidade exp. > 0,5.

652

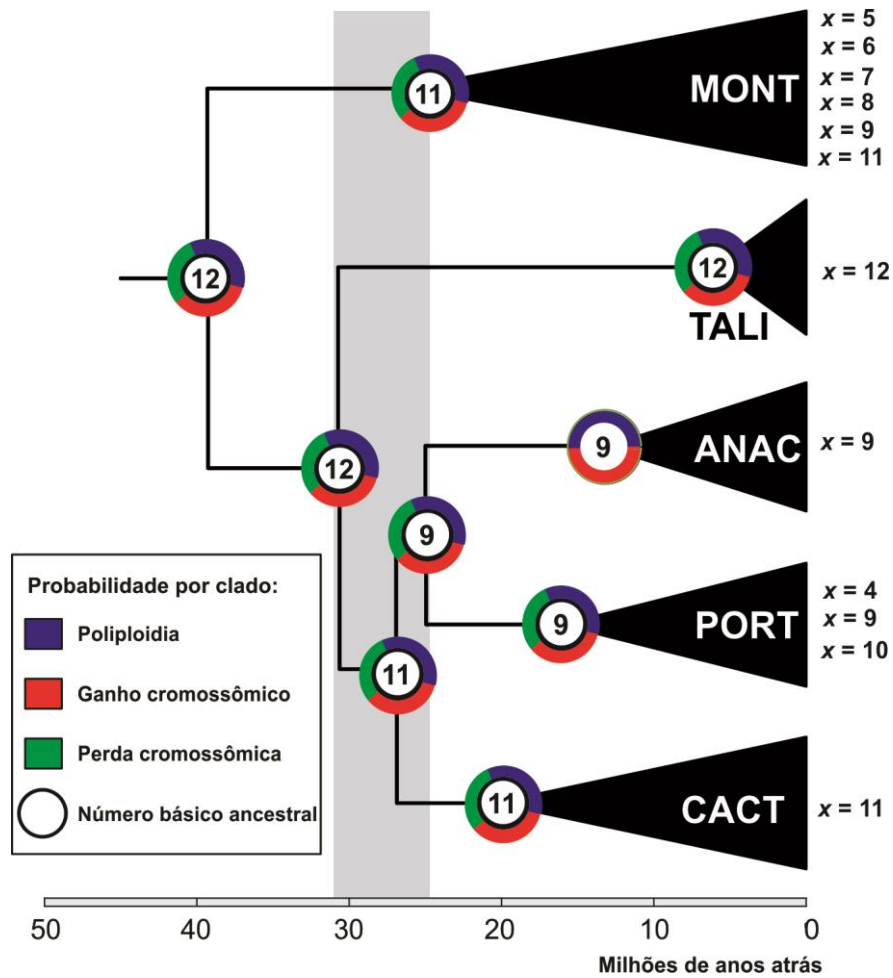


Figura 3 Modelo hipotético da Citofilogia de Cactineae, com representação dos números básicos ancestrais (dentro dos círculos) e observados atualmente (x). A presença e/ou ausência de eventos cromossômicos é representada pelas cores nos círculos (azul: poliploidia, vermelho: ganho cromossômico e verde: perda cromossômica). O número básico ancestral inferido foi baseado no ChromEvol e Mesquite inserido no centro dos círculos nos nós da árvore. MONT: Montiaceae, TALI: Talinaceae, ANAC: Anacamperotaceae, PORT: Portulacaceae, CACT: Cactaceae. Faixa cinza representa o tempo de divergência entre as linhagens do clado ACPT segundo Ocampo e Columbus (2010).

653

654

655 MATERIAL SUPLEMENTAR

656

657 Tabelas Suplementares

658

Tabela Suplementar 1. Número cromossômico e regiões genômicas das espécies usadas neste estudo. 2n= número cromossômico diploide

Táxon	2n	Referências	Número de acessos do GenBank		
			<i>ndhF</i>	<i>matK</i>	ITS
PORTULACACEAE Juss.					
<i>Portulaca</i> L.					
<i>Portulaca amilis</i> Speg.	18	Matthews, Ketron & Zane (1994)	JF508674	HQ620886	JF508528
<i>Portulaca biloba</i> Urb.	18	Matthews & Ketron (1991)	JF508680	-	JF508533
<i>Portulaca foliosa</i> Ker Gawl.	8	Ornduff (1965)	JF508693	-	JF508546
<i>Portulaca grandiflora</i> Hook.	18	Kim & Carr (1990)	JF508697	EU834751	JF508550
<i>Portulaca halimoides</i> L.	18	Matthews, Ketron & Zane (1994)	JF508699	-	JF508553
<i>Portulaca lutea</i> var. <i>howellii</i> D. Legrand	40	Kim & Carr (1990)	JF508705	-	JF508558
<i>Portulaca molokiniensis</i> Hobdy	40	Kim & Carr (1990)	JF508709	-	JF508562
<i>Portulaca mundula</i> I.M. Johnst.	8	Matthews & Ketron (1992)	AF194855	-	-
<i>Portulaca oleracea</i> L.	18	Sumarani & Kuriachan (1999)	HQ843283	HQ620836	KM051437
<i>Portulaca papillatostellulata</i> (Danin & H.G.Baker)	45	Santa Barbara & Lagasalia (1994)	JF508723	-	JF508576
<i>Portulaca pilosa</i> L.	8	Kim (1993)	JF508733	KJ773040	JF508586
<i>Portulaca pusilla</i> Kunth	18	Darlington & Wylie (1956)	JF508734	-	JF508587
<i>Portulaca quadrifida</i> L.	18	Trivedi & Singh (1992)	JF508736	KR734895	JF508589
<i>Portulaca rubricaulis</i> Kunth	16	Matthews, Ketron & Zane (1994)	JF508739	-	JF508592
<i>Portulaca sclerocarpa</i> A. Gray	18	Kim & Carr (1990)	JF508741	-	JF508594
<i>Portulaca smallii</i> P. Wilson	18	Matthews, Ketron & Zane (1994)	JF508742	-	JF508595
<i>Portulaca suffrutescens</i> Engelm.	8	Matthews, Ketron & Zane (1994)	JF508744	-	JF508597
<i>Portulaca tuberosa</i> Roxb.	18	Darlington & Wylie (1956)	JF508746	-	JF508599
<i>Portulaca umbraticola</i> Kunth	18	Matthews & Ketron (1991)	JF508747	-	JF508600
<i>P. umbraticola</i> subsp. <i>Coronat</i> (Small) J.F. Matthews & Ketron	18	Matthews & Ketron (1991)	JF508748	-	-
<i>P. umbraticola</i> subsp. <i>umbraticola</i>	36	Matthews & Ketron (1991)	JF508750	-	-
<i>Portulaca umbraticola</i> subsp. <i>Lanceolata</i>	54	Matthews & Ketron (1991)	JF508749	-	-
<i>Portulaca villosa</i> Cham.	18	Kim & Carr (1990)	JF508751	-	JF508604
ANACAMPSEROTACEAE Egli & Nyffeler					
<i>Anacampseros</i> L.					
<i>Anacampseros albissima</i> Marloth	27	Nyananyo (1986)	-	DQ855856	-
<i>Anacampseros australiana</i> J.M. Black	18	Gerbaulet (1992)	-	-	L78013
<i>Anacampseros australiana</i> (= <i>Grahamia australiana</i> (J.M.Black) G.D.Rowley.)	18	Gerbaulet (1992)	-	DQ855855	-
<i>Anacampseros coahuilensis</i> (S.Watson) Egli & Nyffeler (= <i>Talinaria palmeri</i> Brandege)	18	Gerbaulet (1992)	-	-	L78052
<i>Anacampseros coahuilensis</i> (S.Watson) Egli & Nyffeler (= <i>Grahamia coahuilensis</i> (S.Watson) G.D.Rowley)	18	Gerbaulet (1992)	-	AY875374	-
<i>Anacampseros filamentosa</i> (Haw.) Sims	18	Gerbaulet (1992)	-	HQ620847	-
<i>Anacampseros karasmontana</i> Dinter	18	Gerbaulet (1992)	DQ855872	DQ855859	-
<i>Anacampseros papyracea</i> (E.Mey. ex Fenzl) G.D.Rowley	18	Gerbaulet (1992)	-	DQ855857	-
<i>Anacampseros quinaria</i> E.Mey. ex Fenzl	36	Gerbaulet (1992)	-	-	L78012
<i>Anacampseros recurvata</i> Schönland	18	Gerbaulet (1992)	-	-	L78014

Citofilogenia do clado ACPT:
Um grupo bastante diversificado da subordem Cactineae, Caryophyllales

<i>Anacampseros recurvata</i> Schönland (= <i>Avonia recurvata</i> G.D.Rowley)	18	Gerbaulet (1992)	-	DQ855858	-
<i>Anacampseros retusa</i> Poelln.	18	Gerbaulet (1992)	AF194833	-	-
<i>Anacampseros retusa</i> Poelln. (= <i>Anacampseros arachnoides grandiflora</i> Sond)	18	Gerbaulet (1992)	-	HQ620845	-
<i>Anacampseros telephiastrum</i> DC.	54	Gerbaulet (1992)	DQ855875	-	-
<i>Anacampseros telephiastrum</i> DC.	18	Gerbaulet (1992)	-	AY875373	-
<i>Anacampseros vulcanensis</i> Añon (= <i>Xenia vulcanensis</i> (Añon) Gerbaulet)	18	Gerbaulet (1992)	-	-	L78060
<i>Anacampseros vulcanensis</i> Añon (= <i>Grahamia vulcanensis</i> (Añon) G.D.Rowley)	18		-	DQ855852	-
<i>Grahamia</i> Hook.					
<i>Grahamia bracteata</i> Gillies ex Hook. & Arn.	18	Bernardello (1989)	AF194846	AY015273	L78028
TALINACEAE Doweld					
<i>Talinum</i> Adanson.					
<i>Talinum paniculatum</i> (Jacq.) Gaertn.	24	Xu, Weng & Zhang (1992)	JF508755	AY015274	JF508608
<i>Talinum portulacifolium</i> (Forssk.) Asch. ex Schweinf.	48	Baquer (1986)	DQ855869	DQ855847	L78057
<i>Talinum triangulare</i> (Jacq.) Willd.	24	Nyananyo & Olowokudejo (1986)	AF206713	DQ855844	-
<i>Talinum fruticosum</i> (L.) Juss.	24	Nyananyo & Olowokudejo (1986)	DQ855865	-	KJ380908
MONTIACEAE Raf.					
<i>Calandrinia</i> Kunth					
<i>Calandrinia grandiflora</i> Lindl.	22	Nyananyo (1986)	-	JX456302	-
<i>Cistanthe</i>					
<i>Cistanthe umbellatum</i> (Torr.) Greene	44		AF194840	-	-
<i>Claytonia</i> L.					
<i>Claytonia acutifolia</i> Pall. ex Willd.	32	Sokolovskaya & Probatova (1985)	-	AY764097	-
<i>Claytonia arctica</i> Adams	10	Zhukova (1982)	-	AY764096	-
<i>Claytonia arenicola</i> L.F. Hend.	12	Miller & Chambers (1977)	-	AY764088	-
<i>Claytonia caroliniana</i> Michx.	16	Doyle & Doyle (1988)	-	AY764098	-
<i>Claytonia exigua</i> subsp. <i>Exigua</i>	16	Miller & Chambers (2006)	JX456309	AY764089	-
<i>Claytonia gypsophiloides</i> Fisch. & C.A. Mey.		Miller & Chambers (2006)	-	AY764090	-
<i>Claytonia joanneana</i> Roem. & Schult.	20	Krogulevich (1978)	-	AY764101	-
<i>Claytonia nevadensis</i> S. Watson	14	Swanson & Kelley (1987)	-	AY764104	-
<i>Claytonia palustris</i> Swanson & Kelley	12	Swanson & Kelley (1987)	-	AY764106	-
<i>Claytonia parviflora</i> John M. Miller & K.L. Chamber	12	Miller & Chambers (1993)	-	JX456276	-
<i>Claytonia parviflora</i> subsp. <i>grandifloras</i>	12	Miller & Chambers (1993)	-	AY764092	-
<i>Claytonia parviflora</i> subsp. <i>parviflora</i>	12	Miller & Chambers (2006)	-	AY764093	-
<i>Claytonia perfoliata</i> Donn ex Willd.	12	Miller (1984)	-	AY764091	-
<i>Claytonia rubra</i> (Howell) Tidestr.	12	Miller (1976)	-	JX456275	-
<i>Claytonia sarmentosa</i> C.A. Mey.	10	Zhukova (1982)	-	AY764107	-
<i>Claytonia saxosa</i> Brandege	16	Miller & Chambers (1977)	-	AY764094	-
<i>Claytonia sibirica</i> L.	12	Miller, Chambers & Fellows (1984)	JX456310	JX456286	-
<i>Claytonia tuberosa</i> Pall. ex Willd.	30	Zhukova (1980)	-	AY764111	-
<i>Claytonia virginica</i> L.	16	Doyle & Doyle (1988)	AF194856	AY764113	-
<i>Lewisia</i> Pursh					
<i>Lewisia columbiana</i> subsp. <i>rupicola</i> (English) R.S. Ferris	30	Chambers, Green, Potampa & McMahan (1998)	-	AY764126	-
<i>Montia</i> L.					
<i>Montia erythrophylla</i> Heenan	88	Dawson & Beuzenberg (2000)	-	AY764123	-
<i>Montia fontana</i> L.	20	Probatova (2006)	-	AY764118	-

<i>Montia linearis</i> (Douglas ex Hook.) Greene	24	Ward & Spellenberg (1982)	JX456333	AY764116	-
<i>Montia perfoliata</i> (Donn ex Willd.) Howell	36	Wentworth, Bailey & Gornall (1991)	AF194831	-	GQ497578
<i>Montia parvifolia</i> (Moc. ex DC.) Rydb.	22	Chambers, Green, Potampa & McMahan (1998)	-	-	L78034
Montiopsis Kuntze					
<i>Montiopsis umbellata</i> (Ruiz & Pav.) D.I.Ford	20	Nyananyo (1986)	-	JX456299	-
CACTACEAE Juss.					
Ariocarpus Scheidw.					
<i>Ariocarpus fissuratus</i> var. <i>fissuratus</i>	22	Weedin & Powell (1978)	-	FN997557	-
Astrophytum Lem.					
<i>Astrophytum asterias</i> (Zucc.) Lem.	22	Das, Mohanty & Das (2000)	-	KC776968	-
Bergerocactus Britton & Rose					
<i>Bergerocactus emoryi</i> (Engelm.) Britton & Rose	44	Pinkava, Rebman & Baker (1998)	-	HM041654	-
Blossfeldia Werderm.					
<i>Blossfeldia liliputana</i> Werderm.	66	Ross (1981)	-	AY015284	-
Carnegiea Britton & Rose					
<i>Carnegiea gigantea</i> (Engelm.) Britton & Rose	22	Pinkava, Parfitt, Baker & Worthington (1992)	-	KT164775	-
Cleistocactus Lem.					
<i>Cleistocactus baumannii</i> (Lem.) Lem.	22	Ross (1981)	-	JX683877	-
Coryphantha (Engelm.) Lem.					
<i>Coryphantha clavata</i> (Scheidw.) Backeb.	22	Pinkava & Parfitt (1982)	-	FN997006	-
<i>Coryphantha cornifera</i> var. <i>echinus</i> (Engelm.) L.D. Benson	22	Ross (1981)	-	FN997568	-
<i>Coryphantha macromeris</i> var. <i>macromeris</i>	22	Weedin & Powell (1978)	-	FN997086	-
Cylindropuntia (Engelm.) F.M.Knuth					
<i>Cylindropuntia fulgida</i> (Engelm.) F.M.Knuth	22	Baker & Pinkava (1987)	-	FN997453	HQ872578
Disocactus Lindl.					
<i>Disocactus amazonicus</i> (K. Schum.) D.R. Hunt	22	Thompson (1993)	-	AY015312	-
Echinocactus Link & Otto					
<i>Echinocactus polycephalus</i> Engelm. & J.M. Bigelow	22	Pinkava & Keil (1977)	-	FN997389	-
Echinocereus Engelm.					
<i>Echinocereus fendleri</i> var. <i>fendleri</i>	22	Pinkava, Parfitt, Baker & Worthington (1992)	-	FN997566	-
Echinopsis Zucc.					
<i>Echinopsis aurea</i> Britton & Rose	22	Das (2006)	-	FN669743	-
Epiphyllum Haw.					
<i>Epiphyllum phyllanthus</i> (L.) Haw.	22	Peev (1976)	-	HM041690	-
Epithelantha F.A.C. Weber ex Britton & Rose					
<i>Epithelantha bokei</i> L.D. Benson	22	Ross (1981)	-	FN997195	-
Eriosyce Phil.					
<i>Eriosyce subgibbosa</i> (Haw.) Katt.	22	De Nordenflycht (1981)	-	AY015338	-
Escobaria Britton & Rose					
<i>Escobaria tuberculosa</i> (Engelm.) Britton & Rose	22	Ross (1981)	-	FN997185	-
Espostoa Britton & Rose					
<i>Espostoa lanata</i> (Kunth) Britton & Rose	22	Gill & Goyal (1984)	-	JX683863	-
Ferocactus Britton & Rose					
<i>Ferocactus pilosus</i> (Galeotti) Werderm.	22	Pinkava & Parfitt (1982)	-	FN997133	-
Gymnocalycium Pfeiff.					
<i>Gymnocalycium castellanii</i> Backeb.	22	Lambrou & Till (1993)	-	FR821508	-

Hatiora Britton & Rose

Hatiora epiphylloides subsp. *bradei* - FN669689 -

Hylocereus (A. Berger) Britton & Rose

Hylocereus undatus (Haw.) Britton & Rose 22 Lichtenzweig, Abbo, Nerd, Tel-Zur & Mizrahi (2000) - HM041709 -

Lepismium Pfeiff.

Lepismium cruciforme fo. *myosurus* (Salm-Dyck ex DC.) Supplie 22 Peev (1976) - FN669662 HQ727787

Lophocereus (A. Berger) Britton & Rose

Lophocereus schottii (Engelm.) Britton & Rose 22 Pinkava, Parfitt, Baker & Worthington (1992) FN997460 -

Maihuenia (Phil. ex F.A.C. Weber) Phil. ex K. Schum.

Maihuenia patagonica (Phil.) Britton & Rose 22 Leuenberger (1997) DQ855877 HM041712 L78031

Mammillaria Haw.

Mammillaria boolii G.E. Linds. 22 Das, Mohanty & Das (1998) - FN997340 -

Melocactus Link & Otto

Melocactus zehntneri (Britton & Rose) Luetzelb. 22 Assis, Oliveira, Resende, Senra & Machado. (2003) - JX683849 -

Myrtillocactus Console

Myrtillocactus geometrizans (Mart. ex Pfeiff.) Console 22 Ross (1981) - FN997236 -

Neolloydia Britton & Rose

Neolloydia conoidea (DC.) Britton & Rose 22 Weedin & Powell (1978) - HM041727 -

Nopalea Salm-Dyck

Nopalea dejecta (Salm-Dyck) Salm-Dyck 22 Pinkava, Keil & McGill (1976) JF787326 HM041730 JF786893

Opuntia Mill.

Opuntia engelmannii var. *engelmannii* 66 Pinkava, Parfitt, Baker & Worthington (1992) JF787373 FN997517 -

Opuntia engelmannii var. *lindheimeri* (Engelm.) B.D. Parfitt & Pinkava 66 Powell & Weedin (2005) JF787374 - JF786939

Pelecyphora Ehrenb.

Pelecyphora strobiliformis (Werd.) Fric & Schelle 22 Ross (1981) - FN997178 -

Pereskia Mill.

Pereskia aculeata Mill. 22 ARP (1973) AF194852 FN997387 JF508526

Pereskia bahiensis Gürke 44 Baltisberger & Voelger (2006) - AY875351 HQ727803

Pereskopsis Britton & Rose

Pereskopsis porteri (Brandege ex F.A.C. Weber) Britton & Rose 110 Pinkava, Baker, Parfitt, Mohlenbrock & Worthington (1985) - FN997052 L78037

Pfeiffera Salm-Dyck

Pfeiffera ianthothele (Monv.) F.A.C. Weber 22 Peev (1976) - FR716765 HQ727806

Rathbunia Britton & Rose

Rathbunia alamosensis (J.M. Coult.) Britton & Rose 22 Pinkava, McGill & Reeves (1977) - FN997117 -

Rhipsalidopsis Britton & Rose

Rhipsalidopsis rosea (Lagerh.) Britton & Rose 22 Peev (1975) - FN669697 -

Rhipsalis Gaertn.

Rhipsalis shaferi Britton & Rose 22 Gadella, Kliphuis & Naber (1979) - FN995678 -

Rhipsalis baccifera (J.S. Muell.) Stearn 22 Peev (1976) FN997412 KM886566

Schlumbergera Lem.

Schlumbergera opuntoides (Loefgr. & Dusén) D.R. Hunt 22 Peev (1976) - FN669688 HQ727801

Schlumbergera truncate (Haw.) Moran 22 Chen, Song, Li, Li, Liang & Chen (2003). - - HQ727797

Stenocereus (A. Berger) Riccob.

Stenocereus griseus (Haw.) Buxb. 22 Pinkava & Parfitt (1982) - FN997547 -

Stenocereus thurberi (Engelm.) Buxb. 22 Pinkava & Parfitt (1982) - FN997524 -

***Strombocactus* Britton & Rose**

Strombocactus disciformis (DC.) Britton & Rose 22 Ross (1981) - HM041782 -

***Thelocactus* (K. Schum.) Britton & Rose**

Thelocactus bicolor var. *bicolor* 22 Weedin, Powell & Kolle (1989) - FN997189 -

***Turbinicarpus* (Backeb.) Buxb. & Backeb.**

Turbinicarpus valdezianus (Møller) Glass & R.A. Foster 22 Reyes-Valdés, Gómez-Martínez & García-Osuna (2000) - FN997041 -

***Zygocactus* K. Schum.**

Zygocactus truncatus (Haw.) K. Schum. 22 Chen, Song, Li, Li, Liang & Chen (2003). - FN669765 -

659

660

Tabela Suplementar 2. Critérios de informação dos valores Akaike (AIC) e máxima verossimilhança (MV) para o conjunto de dados analisados pelo software ChromEvol na análise do clado ACPT e Montiaceae.

Modelo	Log-likelihood	AIC
M1: CONST_RATE	-280.6	567.1
M2: CONST_RATE_DEMI	-220.5	447.1*
M3: CONST_RATE_DEMI_EST	-220.7	449.4
M4: CONST_RATE_NO_DUPL	-405.3	814.6
M5: LINEAR_RATE	-271.5	553
M6: LINEAR_RATE_DEMI	-221.5	453
M7: LINEAR_RATE_DEMI_EST	-220.4	452.9
M8: LINEAR_RATE_NO_DUPL	-378.	765.3

* Melhor valor de AIC indicados pelo ChromEvol.

661

662

663 Figuras Suplementares

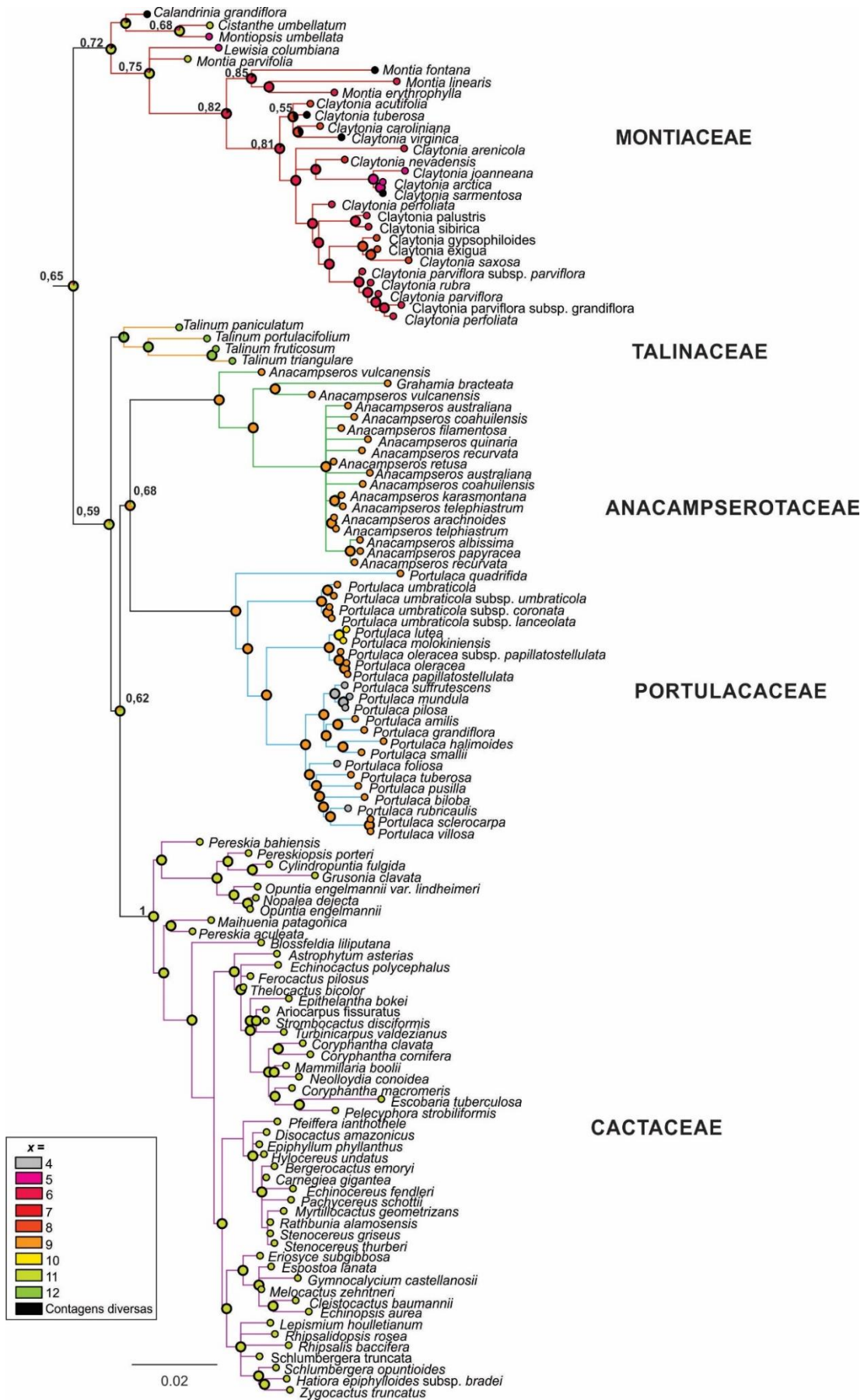


Figura Suplementar 1 - Reconstrução do estado ancestral do número cromossômico básico ancestral para as famílias Portulacaceae, Cactaceae, Anacampserotaceae, Montiaceae e Talinaceae. O modelo de reconstrução usado foi a máxima verossimilhança no modelo Markov k-state de um parâmetro (Mk1) no software Mesquite. A reconstrução do

estado ancestral foi estimada usando a topologia de 50% da regra da maioria obtida pela análise bayesiana. As probabilidades posteriores bayesianas são mostradas acima dos ramos. Os números cromossômicos básicos observados (x) são representados por cores diferentes. As espécies com diversas contagens cromossômicas são indicadas pela cor preta. As cores das linhas indicam as famílias de acordo com os clados da Figura 1.

664

665

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19

Manuscrito II

Citotaxonomia dos gêneros *Portulaca* L. e *Talinum* Doweld (Cactineae)

Artigo a ser enviado ao periódico: *Systematic Botany*
Online ISSN: 0363-6445/1095-8339

1 **Marinho et al.: Citotaxonomia de *Portulaca* e *Talinum***

2
3 **Citotaxonomia dos gêneros *Portulaca* L. e *Talinum* Doweld (Cactineae)**

4 Maria Angélica Oliveira Marinho¹, Gustavo Souza², Leonardo Pessoa Felix³ e Reginaldo de
5 Carvalho¹

6
7 ¹Programa de Pós-Graduação em Botânica, Departamento de Biologia, Universidade Federal
8 Rural de Pernambuco, Rua Dom Manoel de Medeiros, s/n, Dois Irmãos, Recife, 52171-900,
9 Pernambuco, Brasil. E-mail: reginaldo.ufrpe@gmail.com

10 ²Laboratório de Citogenética e Evolução de Plantas, Departamento de Botânica, Universidade
11 Federal de Pernambuco. Av. Professor 17 Moraes Rego s/n, Cidade Universitária, CEP:
12 50670-901, Recife, PE, Brasil. E-mail: lgrsouza@hotmail.com

13 ³Departamento de Ciências Biológicas, Centro de Ciências Agrárias, Universidade Federal da
14 Paraíba, Campus II, CEP: 58397-000, Areia, Paraíba, Brasil. E-mail: lpfelix2@gmail.com

15
16 Artigo a ser enviado ao periódico: *Systematic Botany* (INSS: 0363-6445)

17
18 **Autor para correspondência:** reginaldo.ufrpe@gmail.com

19
20
21 **RESUMO**

22 Os gêneros *Portulaca* e *Talinum* apresentam distribuição cosmopolita, compreendendo
23 plantas de importância etno-medicinal e ornamental. Por muito tempo esses gêneros
24 pertenceram a família Portulacaceae e eram diferenciadas principalmente pela posição do
25 ovário. Embora sejam conhecidos números cromossômicos para algumas de suas espécies,
26 pouco se sabe sobre a distribuição da heterocromatina ou distribuição dos sítios de DNAr. No
27 presente trabalho foram estudados os padrões de distribuição de bandas CMA e DAPI e a
28 localização dos sítios de DNAr 5S e 35S por hibridização *in situ* fluorescente (FISH) em
29 espécies de *Portulaca* e *Talinum* visando contribuir na caracterização cariotípica desses
30 grupos. Os números cromossômicos variaram de $2n = 24$ em *Portulaca* a $2n = 72$ em
31 *Talinum*, com números cromossômicos básicos $x = 9$ e $x = 12$, respectivamente. Todas as
32 espécies apresentaram cariótipos simétricos e cromossomos pequenos. Um par de satélites,
33 localizados próximos ao centrômero, foi observado em *P. oleracea* acesso 2, *P. grandiflora*,
34 *P. mucronata*, *P. umbraticola*, *P. halimoides*, *P. elatior* e *P. hirsutissima*; e na região terminal
35 das espécies de *Talinum* e *P. oleracea* acesso 1, todos associados a uma banda CMA⁺/DAPI e

36 co-localizados com sítios de DNAr 35S. Além disso, bandas CMA⁺/DAPI⁻ proximais foram
37 observadas nos cromossomos de *T. paniculatum*, *P. grandiflora* e *P. hirsutissima*. Os
38 resultados confirmaram a existência de variação cito-molecular entre as subespécies de
39 *Portulaca oleracea* que podem útil para a diferenciação das mesmas. Esses dados revelam
40 que há uma grande diversidade cariotípica dentro de Portulacaceae e Talinaceae, o que
41 somado às análises citomoleculares de representantes de Cactaceae sugere uma extensa
42 plasticidade na fração repetitiva dos genomas da subordem Cactineae.

43

44 **PALAVRAS-CHAVE:** clado ACPT, CMA/DAPI, Portulacaceae, Talinaceae

45

46 A subordem Cactineae atualmente é constituída por oito famílias com grande
47 representação no hemisfério sul (Nyffeler e Eggli 2010), o que sugere ter como centro de
48 origem a América do Sul (Applequist e Wallace 2001). Dentro desta subordem existe o clado
49 ACPT, que é um grupo monofilético com forte apoio na filogenia molecular da subordem,
50 constituído pelas famílias Anacampserotaceae, Cactaceae, Portulacaceae e Talinaceae (ver
51 Applequist e Wallace 2001; Applequist et al. 2006; Nyffeler 2007; Brockington et al. 2009;
52 Nyffeler 2007; Nyffeler e Eggli 2010, Marinho et al. dados não publicados).

53

54 De forma geral, o clado ACPT apresenta grande diversidade de número cromossômico
55 entre suas famílias, com variação de $2n = 8$ a 110 cromossomos, com presença de poliploides
56 em todas as famílias e evolução cariotípica principalmente relacionada a displóidia
57 descendente e duplicações (Marinho et al. dados não publicados). Pouco é sabido sobre a
58 distribuição de heterocromatina ou sítios de DNAr em representantes do clado ACPT, com
59 exceção de Cactaceae (ver Las Peñas et al. 2009; Las Peñas et al. 2016; Las Peñas et al. 2017;
60 Castro et al. 2016). O número de sítios de DNAr 35S nessa família é estável, com dois pares
61 terminais por conjunto monoploide. Por outro lado, os DNAr 5S foram mais variáveis em
62 número e localização (Castro et al. 2016). Essa variabilidade cito-molecular contrasta com
63 uma estabilidade cariotípica numérica em Cactaceae, uma vez que a maioria das espécies
64 apresenta $2n = 22$ (Las Peñas et al. 2009; Las Peñas et al. 2016; Las Peñas et al. 2017; Castro
65 et al. 2016; Marinho et al. dados não publicados). Dessa forma, se pressupõe que a
66 diversificação cito-molecular poderia ser ainda maior nas famílias do clado ACPT que

67

68 Portulacaceae, uma família monogenérica (*Portulaca* L.) com cerca de 106 espécies se
69 destaca no clado ACPT por apresentar uma elevada variabilidade de números cromossômicos
70 (Ocampo e Columbus 2012; Marinho et al. dados não publicados). Já Talinaceae inclui três
gêneros e 36 espécies. Os gêneros *Portulaca* e *Talinum* compreendem plantas conhecidas por

71 sua importância etno-medicinal, sendo algumas ervas daninhas pantropicais (Nyffeler e Eggli
72 2010). Por muito tempo pertenceram à família Portulacaceae e eram diferenciadas
73 principalmente pelo tipo de ovário, súpero em *Portulaca* e ínfero em *Talinum* (Nyffeler e
74 Eggli 2010). São conhecidos números cromossômicos para cerca de 17% das espécies em
75 *Portulaca* e 11% de *Talinum* Doweld (Marinho et al. dados não publicados). Em *Talinum*, o
76 número cromossômico varia de $2n = 24$ a 72, sendo $2n = 24$ o mais comum, enquanto que em
77 *Portulaca* $2n$ varia de 8 a 108 cromossomos, sendo $2n = 18$, o mais frequente (CCDB 2017).

78 Os cromossomos, em geral, são bastante pequenos, e mesmo nos cariótipos de número
79 reduzido, a morfologia similar dificulta a distinção de pares e uma melhor caracterização
80 cariotípica. Técnicas como a coloração diferencial com os fluorocromos 4',6-diamidino-2-
81 fenilindol (DAPI) e Cromomicina (CMA) podem ajudar a esclarecer relações evolutivas,
82 auxiliando na interpretação de filogenias moleculares (D'Emerico e Pignone 1998; De Melo
83 et al. 2001; Castro et al. 2016; Marinho et al. 2016). Enquanto que a combinação desta técnica
84 com a técnica de FISH (hibridização *in situ* fluorescente) possibilitou caracterizar melhor os
85 cromossomos de várias taxa, permitindo identificar mudanças cromossômicas ocorridas
86 durante a evolução dos grupos (Kwiatk et al. 2013; Costa et al. 2006; Danilova et al. 2017).

87 Apesar de análises filogenéticas recentes tornarem o clado ACPT monofilético, as
88 relações entre as famílias ainda é pouco resolvida, faltando caracteres que delimitem melhor o
89 relacionamento entre elas. Desta forma, o presente trabalho se propõe a contribuir para um
90 melhor entendimento da evolução cariotípica no clado ACPT, através da análise da
91 heterocromatina e da posição dos sítios de DNA ribossomal 5S e 35S de representantes das
92 famílias Portulacaceae e Talinaceae.

93

94

MATERIAL E MÉTODOS

95 **Amostragem dos Táxons e Coleta e identificação do material vegetal** - Foram analisadas
96 seis espécies das famílias Portulacaceae (gênero *Portulaca*) e duas de Talinaceae (gênero
97 *Talinum*), coletadas no Brasil. Exsicatas foram depositadas nos Herbários PEUFR
98 (Departamento de Botânica, Universidade Federal Rural de Pernambuco), e UFPB (Tabela 1).

99

100 **Pré-tratamento e fixação do material** - As raízes coletadas de plantas em jarros e plântulas
101 germinadas em placas de Petri foram pré-tratadas com 0,002M 8-hidroxiquinoleína (8HQ),
102 por até 4 horas à 16 °C. Em seguida, o material foi fixado numa solução Carnoy (álcool
103 metílico e ácido acético glacial, 3:1) por 24 horas em temperatura ambiente, e posteriormente
104 armazenado a -20 °C nesta mesma solução, até o momento da análise.

105

106 **Preparação citológica** - A preparação do cromossomos mitóticos seguiu o protocolo descrito
 107 por Ruban et al. (2014), com adaptações. Resumidamente, as pontas de raízes foram tratadas
 108 com uma mistura enzimática contendo celulase 2% e pectinase 20% (Sigma) por até 3 horas a
 109 37°C, duas a três pontas por lâmina. Foram lavadas com ácido acético 60% e fragmentadas
 110 em pedaços menores com a ajuda de agulhas. Cerca de 15 µl de ácido acético 60% foram
 111 pingadas sobre o tecido macerado, permitindo que as células ficassem livres e suspensas. As
 112 lâminas foram levadas a uma chapa aquecida a 45°C para secagem. Durante este processo o
 113 material foi espalhado a medida que secava com auxílio de uma agulha envergada a 90°. Após
 114 a secagem, o material foi incubado em ácido acético 60% durante 5 min e depois em álcool
 115 100% por 10 min. As lâminas foram envelhecidas por dois dias a temperatura ambiente.

116

117 **Coloração CMA/DAPI** - As melhores lâminas foram coradas com 10 µL de CMA₃
 118 (Cromomicina A - 0,1 mg/ml) por 1 hora e montadas com 10 µL de DAPI (4'-6'-Diamidino-
 119 2-Fenilindol - 1 µg /ml) em glicerol. Antes da observação as lâminas permaneceram
 120 guardadas por três dias em temperatura ambiente em câmara escura (Souza et al. 2009).

121

122 **Hibridização fluorescente *in situ*** - As sondas para DNAr 5S (D2, um fragmento de 400 pb
 123 contendo duas unidades de repetição de *Lotus japonicus* (Regel) K. Larsen; Pedrosa et al.
 124 2002) e DNAr 35S (plasmídeo pTa71, contendo uma unidade de repetição do DNAr 18S-
 125 5,8S-26S; Gerlach e Bedbrook 1979) foram obtidas por miniprep com o Qiagen Mini Prep Kit
 126 e marcados com Cy3-dUTP (GE) e digoxigenina-11-dUTP (Roche), respectivamente. Ambas
 127 as marcações foram feitas por *nick translation* (Roche e Invitrogen). O pré-tratamento de
 128 lâminas com 76% de estrigência, a mistura de hibridização e a desnaturação da sonda
 129 seguiram Fonsêca et al. (2010).

130

131 **Captura de imagens** - As melhores células foram capturadas com câmera digital Cohu
 132 acoplada a um microscópio Leica DMLB. O brilho e contraste das imagens foram melhorados
 133 no programa CorelDraw Graphics Suite X5. Para a contagem dos cromossomos foram
 134 analisadas cinco células com bom espalhamento cromossômico por espécie.

135

136

RESULTADOS

137

138

139

140

Sete espécies de *Portulaca* L. (Portulacaceae Juss.) e duas de *Talinum* Adans
 (Talinaceae Doweld) foram analisadas. Os números cromossômicos foram descritos pela
 primeira vez para *P. mucronata* ($2n = 36$), *P. elatior* ($2n = 18$) e *P. hirsutissima* ($2n = 54$),
 além de novos citótipos para *T. paniculatum* ($2n = 4x = 48$) e *T. fruticosum* ($2n = 7x = 84$). A

141 análise dos cromossomos corados com CMA/DAPI revelou a presença de um número
 142 variável de bandas proximais e terminais na maioria das espécies. Menos frequentemente,
 143 algumas bandas intercalares também foram observadas. (Tabela 1).

144 Em *Portulaca*, apesar da variação cromossômica de $2n = 18$ a $2n = 54$, todas com $x = 9$
 145 (Tabela 1), os cariótipos de todas as espécies analisadas apresentaram cromossomos
 146 pequenos, de meta a submetacêntricos, com uma banda CMA⁺ proximal forte no braço curto
 147 de um par de cromossomos submetacêntrico, co-localizada com o sítio de DNAr 35S (Figura
 148 1 e 2), exceto em *P. oleracea* selvagem, cujo par de bandas foi terminal (Fig. 2^a e a'). Em *P.*
 149 *grandiflora*, observou-se heteromorfismo em um dos pares cromossômicos, quanto à presença
 150 de sítios de DNAr 5S e 35S (Figuras 1b' e 4).

151 Os sítios de DNAr 5S variaram de um par nos diploides, 2 a 3 pares entre as espécies
 152 poliploides de *Portulaca*. *Portulaca grandiflora* fugiu ao padrão, apresentando bandas
 153 centroméricas em 15 cromossomos, coincidindo com sinais de DNAr 5S. *Portulaca*
 154 *hirtissima* também apresentou presença de bandas DAPI- na região proximal de todos os
 155 cromossomos. O número cromossômico e de bandas CMA⁺ entre os acessos cultivados e
 156 nativos de *P. oleracea* também mostrou-se bastante variável. Enquanto nas cultivares ($2n =$
 157 18), apenas um par de bandas proximais foi encontrado, nas nativas (com $2n = 45$), cinco
 158 pares com bandas terminais foram observados.

159 Em *Talinum*, a variação cromossômica foi de $2n = 48$, tetraploide, a $2n = 84$
 160 heptaploide (Tabela 1 e Figura 3). Os cariótipos tetraploide das duas espécies, *T. fruticosum* e
 161 *T. paniculatum* foram semelhantes quanto à morfologia cromossômica, com cromossomos de
 162 meta a submetacêntricos, tamanhos pequenos e simétricos. Entretanto, apesar das espécies
 163 apresentarem o mesmo número cromossômico, as bandas cromossômicas CMA⁺ mostraram
 164 variação, com seis (quatro terminais e duas proximais) e 52 (quatro terminais e 48
 165 pericentroméricas) blocos heterocromáticos em *T. fruticosum* e *T. paniculatum*,
 166 respectivamente. No citótipo heptaploide de *T. fruticosum* foram observadas 10 bandas de
 167 CMA⁺, oito terminais e quatro pericentromérica. Também se mostraram diferentes os sítios de
 168 DNAr 5S e 35S. Para o sítio de DNAr 5S, em *T. fruticosum* foi observado dois intersticiais e
 169 dois terminais no tetraploide, enquanto dois terminais e quatro pericentromérico no
 170 heptaploide e dois pericentroméricos em *T. paniculatum*. Para o sítio de DNAr 35S, em *T.*
 171 *fruticosum* foi observado oito terminais e dois pericentromérico no heptaploide e dois
 172 terminais em *T. paniculatum*

173 A Tabela 1 sumariza os dados por espécie dos números cromossômicos, números
 174 básicos, níveis de ploidia, número e localização de bandas CMA/DAPI, e número e

175 localização de sinais de DNAr 5S e 35S. Esses parâmetros cariotípicos variaram entre
176 espécies do mesmo gênero.

177

178

DISCUSSÃO

179

180

181

182

183

184

185

Nossos dados revelam que a diversidade cito-molecular observada em *Talinum* e *Portulaca*, também relatada em Cactaceae (Las Peñas et al. 2009, 2016, 2017; Castro et al. 2016), pode constituir uma característica da subordem Cactineae. Considerando, dados de morfologia cromossômica dessas três famílias, pode-se afirmar que a evolução do clado ACPT não é acompanhada por grandes reestruturações na simetria do cariótipo. Entretanto a fração repetitiva do genoma, representada aqui pelas bandas heterocromáticas e sítios de DNAr, é polimórfica.

186

187

188

189

190

191

192

193

194

195

196

197

198

199

200

Ao contrário de Cactaceae e *Talinum*, que apresentam o número cromossômico básico conservado $x = 11$ e $x = 12$, respectivamente, *Portulaca* é caracterizada pela variabilidade numérica dos cromossomos, $2n = 8$ a 110 (Bernardello 1987; Gerbault 1992; Ocampo e Columbus 2012), e presença de números básicos derivados, $x = 4$ e $x = 10$, provenientes da número básico ancestral $x = 9$ (Marinho et al. dados não publicado). Cerca de 65% das espécies de *Portulaca* e *Talinum* com registro cromossômico são poliploides, o que sugere que a poliploidia tenha um papel importante na evolução desses gêneros (Marinho et al. dados não publicados). Notavelmente, os poliploides de *Portulaca* possuem o comportamento meiótico típico de um diploide (ver Kim e Carr 1990). Isso pode ser devido ao processo de diploidização, que é um processo adaptativo dos cariótipos durante a evolução e pode ser a melhor explicação para o sucesso de algumas populações poliploides na natureza (Singh 1993; Wolfe 2001; Feldman e Avraham 2009; Hufton e Panopoulou 2009; Conant et al. 2014). Esse mecanismo de diploidização pode ter ocorrido nos poliploides desses gêneros, resultando aqui num baixo número de sítios de DNAr nas amostras com altos níveis de ploidia.

201

202

203

204

205

206

207

208

209

A localização diferencial dos sítios de DNAr 35S em *Portulaca* (proximal) e *Talinum* (terminal) também foi descrita em outros grupos de plantas e usadas como marcadores citológicos para diferenciar grupos estreitamente relacionadas, como nos gêneros *Arachis* (Fernandez e Krapovickas 1994), *Citrus* (Guerra et al. 1997) e *Manihot* (Carvalho e Guerra 2002). De acordo com Guerra (2000), a maioria das espécies tem no mínimo um par de bandas CMA⁺/DAPI⁻ que estão associadas a RONS. Em geral esse padrão é conservado em angiospermas (Guerra 2000, Blanco et al. 2012, Moreno et al. 2012; Roa e Guerra 2012), mas podem variar sua posição no cromossomo. Em Cactaceae foram observados sítios de DNAr 35S terminais (Las Peñas et al. 2008, 2011, 2014), assim como observado em Talinaceae, o

210 que sugere esse seja o padrão plesiomórfico e que tenha havido uma mudança na posição das
211 RONS no ancestral de Portulacaceae.

212 *Portulaca oleracea* faz parte de um complexo poliploide com plasticidade morfológica
213 e é sem dúvida a espécie mais estudada da família Portulacaceae (Danin e Baker 1978).
214 Caracteres vegetativos, como forma e tamanho da folha e o hábito de crescimento, foram
215 considerados pouco relevantes para a classificação taxonômica, exceto para os taxa cultivados
216 (Danin e Bagella 2012). Normalmente seus representantes são identificadas pelas
217 características das sementes (Baker e Baker 1978). Essa complexidade pode estar relacionada
218 a uma diversidade nos níveis de ploidia, indo desde diploides a hexaploides (Walter et al.
219 2015). Ocampo e Columbus (2012) reconstruíram árvores nucleares combinadas com DNA
220 ribossômico e de DNA plastidial em *Portulaca* que suportaram a monofilia do complexo. O
221 indivíduo pentaploide analisado (acesso 1) apresentou um número de bandas CMA+
222 proporcional ao seu nível de ploidia com relação ao diploide, o que sugere que seja um
223 neopoliploide. Os poliploides desse grupo apresentam maior distribuição geográfica e
224 plasticidade ecológica, enquanto que os diploides são, normalmente, ornamentais e mais
225 sensíveis (Danin e Baker 1978).

226 O padrão de bandas heterocromáticas de *Talinum paniculatum* divergiu claramente das
227 demais espécies estudadas, com presença de bandas CMA⁺ proximais em todos os
228 cromossomos. A presença de heterocromatina proximal foi observada ainda em *P.*
229 *hirsutissima* e *P. grandiflora*, e em algumas espécies de Cactaceae (Castro et al. 2016), o que
230 sugere que essa característica seja homoplásica. No gênero *Pilosocereus*, a espécie *P.*
231 *gounellei* ($2n = 22$) mostrou duas bandas terminais e 20 proximais enquanto que outras
232 espécies deste gênero apresentaram números bem menores, como *P. chrysostele* ($2n = 22$)
233 com duas terminais, *P. pachycladus* ($2n = 44$) com quatro terminais e um citótipo ($2n = 22$)
234 com duas terminais, e *P. pentaedrophorus* ($2n = 22$) com duas terminais e seis proximais,
235 outro caso similar foi relatado para o gênero *Melocactus* ($2n = 44$), com quatro bandas
236 terminais e 44 proximais em todos os cromossomos (Castro et al. 2016).

237 Diversos estudos mostraram que os padrões de DNAr 35S são mais polimórficos do
238 que os do DNAr 5S (ver por exemplo: Hanson et al. 1996; Moscone et al. 1999; Mishima et
239 al. 2002; Ksiazczyk et al, 2010; Sousa et al, 2011; Roa e Guerra 2012). Entretanto, um padrão
240 inverso é observado em *Portulaca* e Cactaceae. Esses sinais ocorreram nas po al., sições
241 proximais em *Portulaca grandiflora*, que são *hotspots* para pontos de interrupção
242 cromossômicos e também são enriquecidas por elementos de transposição (ETs)
243 (Linardopoulou et al. 2005; Slotkin e Martienssen 2007). Em *Paphiopedilum*, Lan e Albert
244 (2011) sugere que o padrão de sítios de DNAr que se repete em locais ectópicos no genoma

245 pode ser o resultado de atividade de ETs ou talvez incorporação de segmentos de matriz em
 246 pontos como parte da união final não homóloga durante o reparo do DNA. Para eles, o que
 247 realmente se observa são *arrays* de DNAr inteiros e ativos transportados dentro dos genomas
 248 por retroelementos, levando, à uma falsa interpretação. Esse padrão de alta variabilidade no
 249 número e localização de sítios de DNAr 5S também já foi relatado para seções de
 250 *Paphiopedilum* (Lan e Albert 2011), *Alstroemeria* (Baeza et al. 2007), em *Tulipa* (Mizuochi
 251 et al. 2007) e em *Iris* (Martinez et al. 2010), todas espécies cultivadas. Um heteromorfismo
 252 similar foi relatado para espécies de Cactaceae, como *Pereskia grandiflora* e *P. aculeata*
 253 (Castro et al. 2016).

254

255

AGRADECIMENTOS

256 Agradecemos agência de fomento brasileira, Coordenação de Aperfeiçoamento de
 257 Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo apoio.

258

259

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- 260 Applequist, W.L., W.L. Wagner, E. A. Zimmer, M. Nepokroeff. 2006. Molecular evidence
 261 resolving the systematic position of *Hectorella* (Portulacaceae). *Systematic Botany* 31:
 262 310–319.
- 263 Baeza, C., O. Schrader, H. Budahn. 2007. Characterization of geographically isolated
 264 accessions in five *Alstroemeria* L. species (Chile) using FISH of tandemly repeated DNA
 265 sequences and RAPD analysis. *Plant Syst Evol*, 269(1-2):1-14.
- 266 Baker, I., H. G. Baker. 1978. Cyto geography and taxonomy of the *Portulaca oleracea* L.
 267 Polyploid Complex. *Israel Journal of Botany*.
- 268 Barthlott, W., D. R. Hunt. 1993. Cactaceae. In *The families and genera of vascular plants* 2.
 269 *Edited by K.*
- 270 Bernardello, L. M. 1989. The chromosomes of *Grahamia* (Portulacaceae). *Plant. Syst. Evol.*
 271 163: 127–131.
- 272 Blanco, S., M. L. Las Peñas, G. Bernardello, L. Stiefkens. Mapeo de genes ribosômicos y
 273 heterocromatina en seis especies de *Lycium* de Sudamérica (Solanaceae). *Boletín de la*
 274 *Sociedad Argentina de Botánica* 2012. 47: 389-399.
- 275 Brockington, S., R. Alexandre, J. Ramdial, M. Moore, S. Crawley, A. Dhingra, K. Hilu, P.
 276 Soltis, D. Soltis. 2009. Phylogeny of the Caryophyllales sensu lato: revisiting hypotheses
 277 on pollination biology and perianth differentiation in the core Caryophyllales. *International*
 278 *Journal of Plant Science*. 170: 627–643.

- 279 Carvalho, C. R.; L. S. Saraiva. 1993. An air drying technique for maize chromosomes without
280 enzymatic maceration. *Biotechnic e Histochemistry*, v.68, p.142-145.
- 281 Carvalho, R.; M. Guerra. 2002. Cytogenetics of *Manihot esculenta* Crantz (cassava) and eight
282 related species. *Hereditas*, v.136, p. 159-168.
- 283 Castro, J. P., E. Medeiros-Neto, G. Souza, L. I. F. Alves, F. R. C. Batista, L. P. Felix. CMA
284 band variability and physical mapping of 5S and 45S rDNA sites in Brazilian Cactaceae:
285 Pereskioideae and Opuntioideae. *Revista Brasileira de Botânica (Impresso)*, v. 38, p. 1-
286 10, 2016.
- 287 CCDB- Chromosome Counts Database. Visualizado em 20/12/17. Disponível em:
288 <http://ccdb.tau.ac.il/>
- 289 Conant, GC, J. A. Birchler, J. C. Pires. 2014. Dosage, duplication, and diploidization: clarifying
290 the interplay of multiple models for duplicate gene evolution over time. *Current Opinion*
291 *in Plant Biology*, 19: 91–98.
- 292 Costa, JY, E. R. Forni-Martins, A. L. L. Vanzela. 2006. Karyotype characterization of five
293 Brazilian species of *Echinodorus* (Alismataceae) with chromosomal banding and 45S
294 rDNA FISH. *Plant Systematics and Evolution*. 257: 119–127.
- 295 Danin, A., I. Baker, H. G. Baker. 1978. Cyto geography and tax- onomy of the *Portulaca*
296 *oleracea* L. polyploid complex. *Israel J Bot* 27:171–211.
- 297 D’Emerico, S., D. Pignone. 1998. Chromosome banding in three south Italian species of *Allium*
298 section *Allium* (Alliaceae). *Genetic Resources and Crop Evolution*. 45: 33–40.
- 299 De Melo, N. F., A. C. Cervi, M. Guerra. Karyology and cytotaxonomy of the genus *Passiflora*
300 L. (Passifloraceae). *Plant Systematics and Evolution*. 2001. 226: 69-84.
- 301 Edwards, E. J., R. Nyffeler, M. J. Donoghue. 2005. Basal cac- tus phylogeny: Implications of
302 *Pereskia* (Cactaceae) paraphyly for the transition to the cactus life form. *American Journal*
303 *of Botany*. 92: 1177 – 1188.
- 304 Feldman, M., A. L. Avraham. 2009. Genome evolution in allopolyploid wheat—a revolutionary
305 reprogramming followed by gradual changes. *J. Genet. Genomics*, 36: 511–518
- 306 Fernandez, A. and Krapovickas A. 1994. Cromosomas y evolucion en *Arachis* (Leguminosae).
307 *Bonplandia* 8: 187–220.
- 308 Fonsêca, A., J. Ferreira, T. R. B. Santos, M. Mosiolek, E. Belluci, J. Kami, P. Gepts, V. Geffroy,
309 D. Schweizer, KGB Santos, A. Pedrosa-Harand. 2010. Cytogenetic map of common bean
310 (*Phaseolus vulgaris* L.) *Chrom Res* 18:487–502. doi:[https://doi.org/10.1007/s10577-010-](https://doi.org/10.1007/s10577-010-9129-8)
311 9129-8.
- 312 Gerbaulet, M. 1992. Die Gattung *Anacampseros* L. (Portulacaceae). I. Untersuchungen zur
313 *Systematik*. *Bot. Jahrb. Syst.* 113: 477–564.

- 314 Gerlach, W. L., J. R. Bedbrook. 1979. Cloning and characterization of ribosomal RNA genes
315 from wheat and barley. *Nucleic Acids Res* 7: 1869–1885
- 316 Guerra, M., A. Pedrosa, A. E. B. Silva, M. T. M. Corne´lio, K. Santos, W. S. S. Filho. 1997.
317 Chromosome number and secondary constriction variation in 51 accessions of a Citrus
318 germplasm bank. *Braz. J. Genet.* 20: 489–496.
- 319 Guerra, M. 2000. Patterns of heterochromatin distribution in plant chromosome. *Genetics and*
320 *Molecular Biology* 23: 1029-1041.
- 321 Hanson, R., M. N. Islam-Faridi, E. A. Percival, C. F. Crane, Y. Ji, T. D. McKnight, D. M. Stelly,
322 H. J. Price. 1996. Distribution of 5S and 18S-28S rDNA loci in a tetraploid cotton
323 (*Gossypium hirsutum* L) and its putative diploid ancestors. *Chromosoma*, 105(1):55-61.32
- 324 Hershkovitz, M. A., E. A. Zimmer, 1997. On the evolutionary origins of the cacti. *Taxon* 46:
325 217–232.
- 326 Hershkovitz, M. A. 1993. Revised circumscriptions and subgeneric taxonomies of *Calandrinia*
327 and *Montiopsis* (Portulacaceae) with notes on phylogeny of the portulacaceous alliance.
328 *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 333–365.
- 329 Hershkovitz, M. A. 1993. Revised circumscriptions and subgeneric taxonomies of *Calandrinia*
330 and *Montiopsis* (Portulacaceae) with notes on phylogeny of the portulacaceous alliance.
331 *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 333–365.
- 332 Hufton, A. L., G. Panopoulou. 2009. Polyploidy and genome restructuring: a variety of
333 outcomes *Current Opinion in Genetics e Development*, 19: 600–606
- 334 Kim, I, G. D. Carr. 1990. Cytogenetics and hybridization of *Portulaca* in Hawaii. *Syst. Bot.* 15:
335 370–377.
- 336 Ksiazczyk, T., M. Taciak, Z. Zwierzykowski. 2010. Variability of ribosomal DNA sites in
337 *Festuca pratensis*, *Lolium perenne*, and their intergeneric hybrids, revealed by FISH and
338 GISH. *J Appl Genet*, 51(4):449-460.
- 339 Kwiatek, M., H. Wiśniewska, B. Apolinarska. 2013. Cytogenetic analysis of *Aegilops*
340 chromosomes, potentially usable in triticale (*X Triticosecale* Witt.) breeding. *J Appl Genet.*
341 54(2):147-55.
- 342 Lan, T.; V. A. Albert. 2011. Dynamic distribution patterns of ribosomal DNA and chromosomal
343 evolution in *Paphiopedilum*, a lady’s slipper orchid. *Plant Biology*, 11:126.
- 344 Las Peñas, M. L., L. Oakley, N. C. Moreno, G. Bernardello. 2017. Taxonomic and cytogenetic
345 studies in *Opuntia* ser. *Armatae* (Cactaceae). *Botany*, 95: 101–120.
- 346 Las Peñas, M. L., F. Santiñaque, B. López-Carro, L. Stiefkens. 2016. Estudios citogenéticos y
347 de contenido de ADN en *Brasiliopuntia schulzii* (Cactaceae) Cytogenetic studies and DNA
348 content in *Brasiliopuntia schulzii* (Cactaceae). *Gayana Bot.*, 73(2):414-420.

- 349 Las Peñas, M. L., J. D. Urdampilleta, G. Bernardello, E. R. Forni-Martins. 2009. Karyotypes,
350 heterochromatin, and physical mapping of 18S-26S rDNA in Cactaceae. *Cytogenet*
351 *Genome.*;124:72–80
- 352 Las Peñas, M. L., G. Bernardello, R. Kiesling,. 2008. Karyotypes and fluorescent chromosome
353 banding in *Pyrrhocactus* (Cactaceae). *Plant. Syst. Evol.* 272(1–4): 211–222.
- 354 Las Peñas, M. L., R. Kiesling, G. Bernardello. 2011. Karyotype, heterochromatin, and physical
355 mapping of 5S and 18- 5.8-26S rDNA genes in *Setiechinopsis* (Cactaceae), an Argentine
356 endemic genus. *Haseltonia*, 16(1): 83–90. doi:10.2985/1070- 0048-16.1.83.
- 357 Las Peñas, M. L., J. D. Urdampilleta, B. López-Carro, F. Santiñaque, R. Kiesling, G.
358 Bernardello. 2014. Classical and molecular cytogenetics and DNA content in *Maihuenia*
359 and *Pereskia* (Cactaceae). *Plant. Syst. Evol.* 300(3): 549–558. doi:10.1007/s00606-013-
360 0903-x.
- 361 Linardopoulou, E., E. M. Williams, Y. Fan, C. Friedman, J. M. Young, B. J. Trask. 2005.
362 Human subtelomeres are hot spots of interchromosomal recombination and segmental
363 duplication. *Nature*, 437(7055):94-100.
- 364 Marinho, M. A. O., M. R. C. Sales-Melo, M. B. Melo De Oliveira, V. E. O. Maciel, R. Carvalho.
365 2016. Karyotype variation in 11 species of the Vernonieae Cass. tribe (Asteraceae Bercht.
366 e J. Presl). *Plant Biosystems*, v. 150, p. 1-13.
- 367 Martinez, J., P. Vargas, M. Luceno, A. Cuadrado. 2010. Evolution of *Iris* subgenus *Xiphium*
368 based on chromosome numbers, FISH of nrDNA (5S, 45S) and trnL-trnF sequence
369 analysis. *Plant Syst Evol*, 289:223-235. Applequist WL, Wallace RS. 2001. Phylogeny of
370 the Portulacaceous cohort based on ndhF sequence data. *Syst. Bot.* 26: 406–419.
- 371 Mishima, M., N. Ohmido, K. Fukui, T. Yahara. 2002. Trends in site-number change of rDNA
372 loci during polyploid evolution in *Sanguisorba* (Rosaceae). *Chromosoma*, 110(8):550-558.
- 373 Mizuochi, H., A. Marasek, K. Okazaki. 2007. Molecular cloning of *Tulipa fosteriana* rDNA
374 and subsequent FISH analysis yields cytogenetic organization of 5S rDNA and 45S rDNA
375 in *T. gesneriana* and *T. fosteriana*. *Euphytica*, 155(1-2):235-248.
- 376 Moreno, N., L. Stiefkens, M. L. Las Peñas, A. Bartoli, R. Tortosa, G. Bernardello. 2012.
377 Molecular cytogenetic studies in the “*Xanthocephalum* group” (Asteraceae). *Plant*
378 *Systematic and Evolution.* 298: 1503-1514.
- 379 Moscone, E., F. Klein, M. Lambrow, J. Fuchs, D. Schweizer. 1999. Quantitative karyotyping
380 and dual-color FISH mapping of 5S and 18S-25S rDNA probes in the cultivated *Phaseolus*
381 species (Leguminosae). *Genome*, 42(6):1224-1233.

- 382 Nyffeler, R., U. Eggli. 2010. Disintegrating Portulacaceae: A new familial classification of the
383 suborder Portulacineae (Caryophyllales) based on molecular and morphological data.
384 *Taxon*. 59, 227–240.
- 385 Nyffeler, R. 2007. The closest relatives of cacti: insights from phylogenetic analyses of
386 chloroplast and mitochondrial sequences with special emphasis on relationships in the tribe
387 Anacampseroteae. *Am. J. Bot.* 94, 89–101.
- 388 Nyffeler, R.; U. Eggli. Disintegrating Portulacaceae: A new familial classification of the
389 suborder Portulacineae (Caryophyllales) based on molecular and morphological data.
390 *Taxon*. 2010. 59, 227–240.
- 391 Ocampo, G., J. T. Columbus. 2012. Molecular phylogenetics, historical biogeography, and
392 chromosome number evolution of *Portulaca* (Portulacaceae). *Molecular Phylogenetics and*
393 *Evolution* 63(1), 97–112.
- 394 Pedrosa, A., N. Sandal, J. Stougaard, D. Schweizer, A. Bachmair. 2002. Chromosomal map of
395 the model legume *Lotus japonicus*. *Genetics* 161:1661–1672.
- 396 Roa, F., M. Guerra. 2012. Distribution of 45S rDNA sites in chromosomes of plants: Structural
397 and evolutionary implications. *BMC Evolutionary Biology* (Online), v. 12, p. 225.
- 398 Ruban et al. 2014. B Chromosomes of *Aegilops speltoides* Are Enriched in Organelle Genome-
399 Derived Sequences. *PLOS One*, 9(2): e90214.
- 400 Singh, R, J. 1993. Plant cytogenetics. CRC Press, Inc. Boca Raton: p. 111-254.
- 401 Slotkin, R, R. Martienssen. 2007. Transposable elements and the epigenetic regulation of the
402 genome. *Nat Rev Genet*, 8(4):272-285.
- 403 Sousa, A., A. E. Barros e Silva, A. Cuadrado, Y. Loarce, M. V. Alves, M. Guerra. 2011.
404 Distribution of 5S and 45S rDNA sites in plants with holokinetic chromosomes and the
405 Bchromosome field hypothesis. *Micron* 42:625–631.
- 406 Souza, L. G. R., O. Crosa, M. Guerra. 2009. The karyotype of *Nothoscordum arenarium* Herter
407 (Gilliesioideae, Alliaceae): a populational and cytomolecular analysis. *Genet Mol Biol* 32:
408 111-116.
- 409 Walter, O., T. Vekslyarska, C. Dobeš. 2015. Flow cytometric, chromosomal and morphometric
410 analyses challenge current taxonomic concepts in the *Portulaca oleracea* complex
411 (Portulacaceae, Caryophyllales). *Botanical Journal of the Linnean Society*. 179:1, 144-156.
- 412 Wolfe, K. H. 2001. Yesterday's Polyploids and the Mystery of Diploidization. *Nat Rev*
413 *Genet.*;2(5): 333-41.
- 414

4 APÊNDICES

Tabelas

Tabela 1 Dados cariotípicos para as espécies de *Portulaca* e *Talinum* estudadas. Números básicos propostos (x); Números cromossômicos ($2n$); Número de bandas CMA/DAPI; e Nível de Ploidia (NP) em espécies de Cactineae. PT: Presente Trabalho, HC: Heterocromatina, i: intersticial, pe: pericentromérico, pr: proximal, t: terminal. O DNAr corresponde ao número de sítios no conjunto diploide. CCDB: Chromosome Counts Database (<http://ccdb.tau.ac.il/>).

Família	Gênero	Spp.	Voucher	Local	2n	x	NP	HC	DNAr		Autor
								CMA+/DAPI-	5S	35S	
Portulacaceae											
	<i>Portulaca</i>	<i>P. oleraceae</i>	Acesso 01	Recife	45	9	5x	10t	4i+2t	2t	PT
			Acesso 02/ LPF16754	Areia	18	9	2x	2pe	2pe	2pe	PT
					18, 36, 45, 54	9	-	-	-	-	CCDB
		<i>P. grandiflora</i>		Serra Talhada	18	9	2x	2pe+15pr	15pr	2pe	PT
					18, 36		-	-	-	-	CCDB
		<i>P. mucronata</i>	LPF 16653		36*	9	4x	4pe+2i	2i+2t	-	PT
		<i>P. halimoides</i>		Caruaru	18	9	2x	2pe	2pr	2pe	PT
					18, 36		-	-	-	-	CCDB
		<i>P. elatior</i>		Recife	18*	9	2x	2pe	2pe+2pr	2pe	PT
		<i>P. hirsutissima</i>	EMA 1553		54*	9	6x	2pe	4i+2pr	2pe	PT
Talinaceae											
	<i>Talinum</i>	<i>T. fruticosum</i>		Gravatá	48	12	4x	4t + 2i	2i+2t	-	PT
				Recife	84**	12	7x	8t+4pe	2t+4pe	8t+2pe	PT
					24, 48, 72		-	-	-	-	CCDB
		<i>T. paniculatum</i>		Gravatá	48**	12	4x	48p + 4t	2pe	2t	PT
					24		-	-	-	-	CCDB

*Primeiro registro cromossômico; **Novo registro de número cromossômico.

Figuras

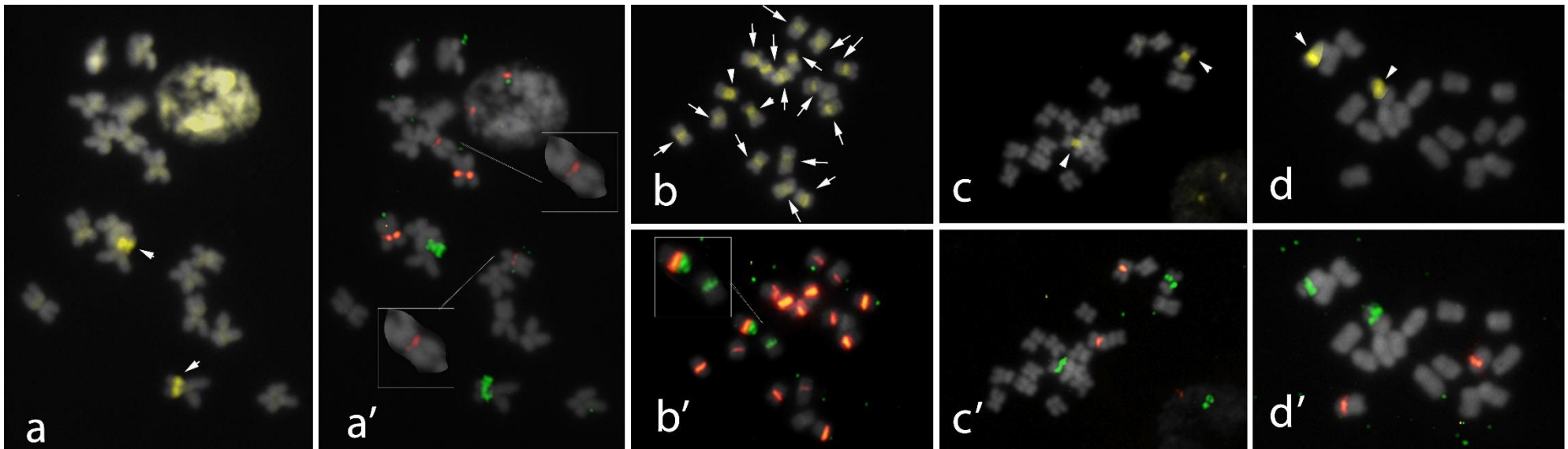


Figura 1. Coloração diferencial CMA/DAPI e FISH de espécies de Portulacaceae: **a e a'**- *Portulaca elatior*, **b e b'** - *P. grandiflora*, **c e c'**- *P. halimoides*, **d e d'**- *P. oleracea* acesso 02 (cultivar). Setas indicam bandas CMA+/DAPI- e cabeça de setas as RONS, Sinais amarelos indicam bandas CMA/DAPI, vermelhos DNAr 5s e verde 35S. Barra: 10µm.

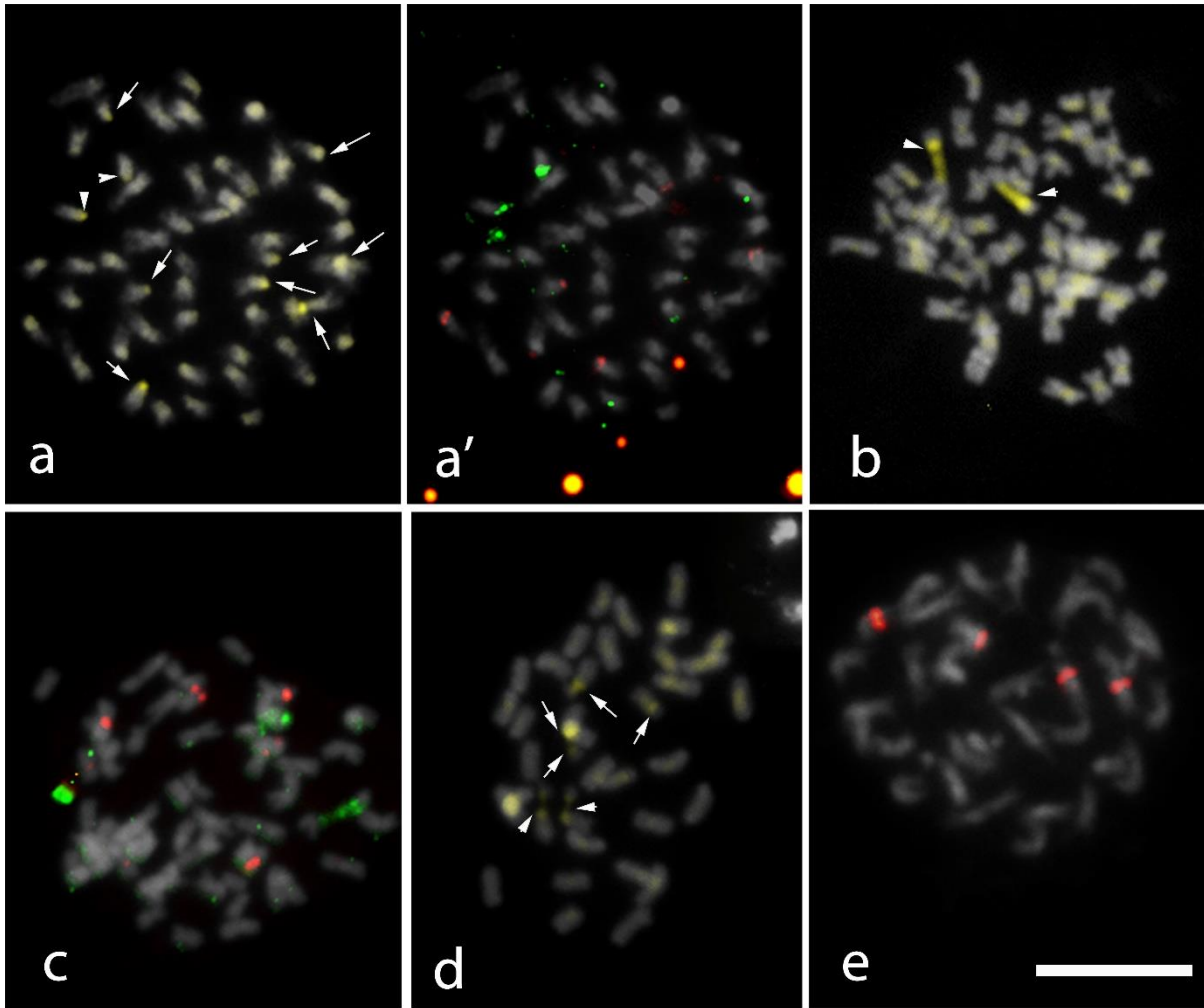


Figura 2. Coloração diferencial CMA/DAPI e FISH de espécies de Portulacaceae: **a e a'**– *P. oleracea* acesso 01 (selvagem), **b e c** - *P. hirtissima*, **d e e**- *P. mucronata*. Setas indicam bandas CMA+/DAPI- e cabeça de setas as RONs, Sinais amarelos indicam bandas CMA/DAPI, vermelhos DNAr 5s e verde 35S. Barra: 10µm

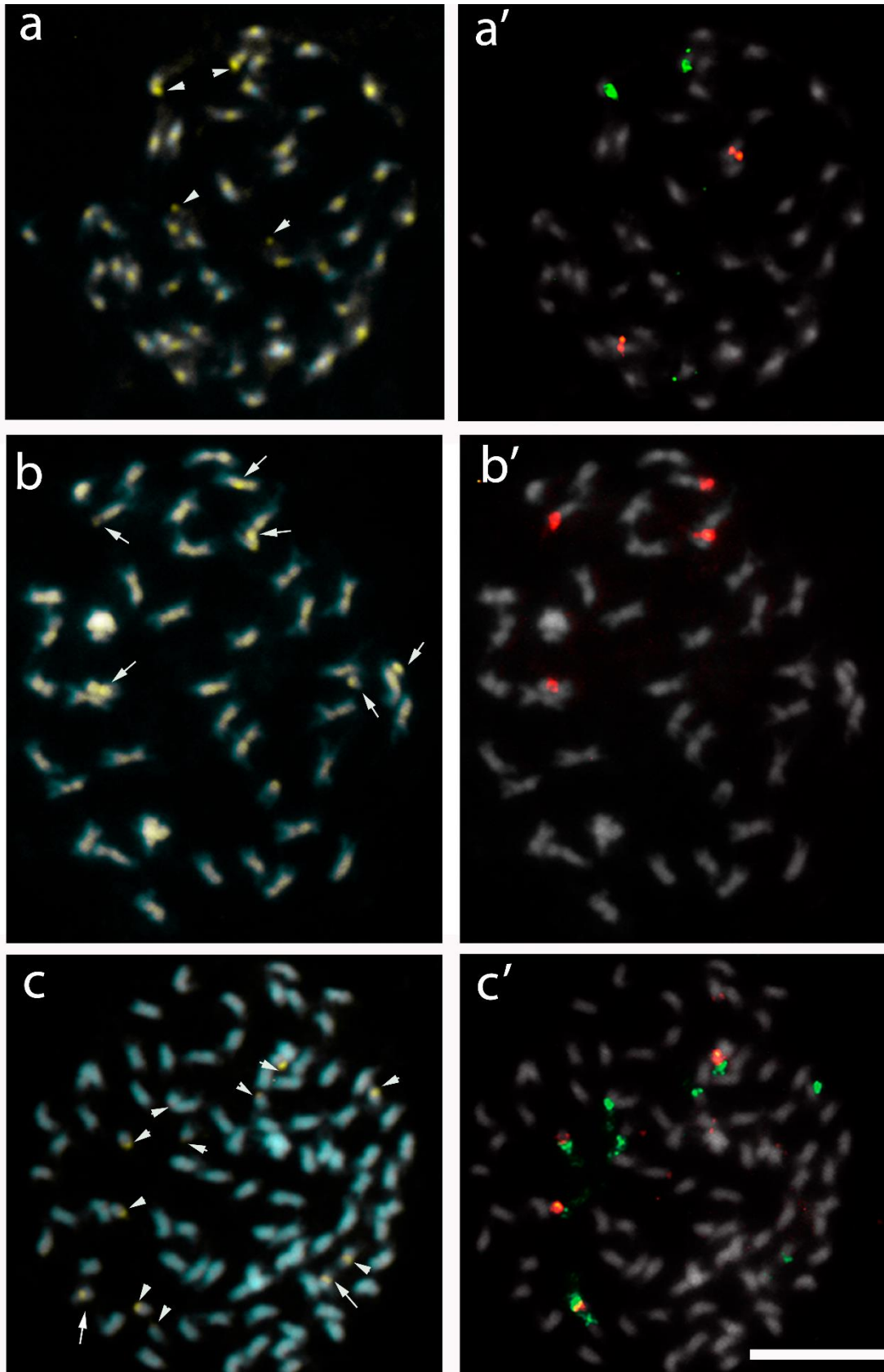


Figura 3. Coloração diferencial CMA/DAPI e FISH de espécies de Talinaceae: **a e a'**- *Talinum paniculatum*, **b, b', c e c'**- *Talinum fruticosum*. Setas indicam bandas CMA+/DAPI- e cabeça de setas as RONS. Sinais vermelhos indicam DNAr 5S e verde 35S. Barra: 10 μ m.

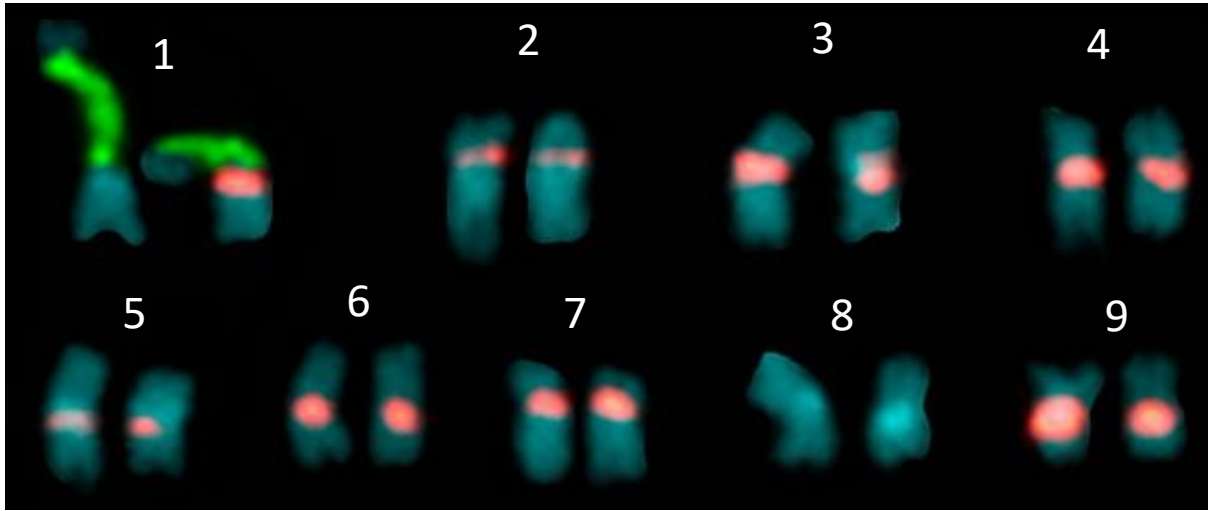


Figura 4. Cariograma mostrando os possíveis pares em *Portulaca grandiflora* e o padrão de RONS encontrado em *Portulaca*. Sinais vermelhos indicam DNAr 5S e verdes o 35S.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

1. Montiaceae é a linhagem de divergência mais precoce dentro da subordem, e mostrou uma complexidade na sua cariologia.
2. Os dados filogenéticos mostraram uma relação provável para o clado ACPT (T (C (P; A))), Talinaceae como basal ao clado ACP e Anacampserotaceae como irmã de Portulacaceae com $x = 9$ e Cactaceae como a família mais recente.
3. A extensa diversidade de números cromossômicos encontrados em Cactineae provavelmente surgiu através de disploidia descendente para os ancestrais das famílias estudadas e de ploidia (observada apenas para as espécies atuais em todas as famílias), cujo papel revela-se um importante mecanismo citológico responsável pela geração de diversidade cromossômica e formação de complexos. A disploidia foi o evento principal para a evolução das famílias.
4. O número cromossômico haploide ancestral para Cactineae é $n = 12$ e está conservado em Talinaceae e Montiaceae.
5. As famílias mais recentes, como as do clado ACPT se mostraram mais estáveis com relação ao número básico ancestral, exceto Portulacaceae que apresentou x derivados para espécies de regiões endêmicas.
6. O padrão de distribuição da heterocromatina em Portulacaceae e Talinaceae se mostrou bastante variável. Em *Portulaca*, exceto em *P. oleraceae* silvestre, ocorre um padrão de bandas CMA⁺, co-localizadas com o DNAr 35S, correspondente as RONS, na região proximal.
7. A ocorrência de um número variável de bandas pericentroméricas constitui um caráter importante na distinção de espécies de *Potulaca* e *Talinum*.
8. As bandas pericentroméricas em *Potulaca* grandiflora pode está associada a DNA repetitivo.
9. O emprego de técnicas de coloração diferencial em diversos grupos de Cactineae parece promissor para avaliar a evolução cromossômica do grupo, especialmente quando associado a trabalhos de filogenia.