

Varição cromossômica em Cactáceas

Chromosomal variation of Cacti

José Geraldo de Aquino Assis^{*1,2}, Juliana Fraga Vasconcelos Senra³, Roberta Borges Botelho⁴,
Alberto Bispo dos Santos⁵ e Alessandra Selbach Schnadelbach^{1,2}

¹Instituto de Biologia, Universidade Federal da Bahia, Salvador, Brasil

² Programa de Pós-Graduação em Genética e Biodiversidade, Instituto de Biologia, Universidade Federal da Bahia, Salvador, Brasil

³ Universidade Estadual de Feira de Santana, Departamento de Ciências Biológicas, Bahia, Brasil

⁴ Superintendência do IBAMA, Aracaju, Brasil

⁵ Universidade Federal da Bahia, Salvador, Brasil

Resumo

A família Cactaceae possui entre 1500-1800 espécies agrupadas em 4 subfamílias. Embora a quantidade de estudos citogenéticos não cubra ainda parte significativa da família, alguns aspectos cromossômicos podem ser destacados. A família apresenta número básico $n = 11$, com variações em ploidia em todas as quatro subfamílias, mas em um número limitado de gêneros. O fenômeno é mais comum em Opuntioideae, que apresenta reprodução vegetativa acentuada. Da mesma maneira, em outros grupos, muitos dos poliploides também reproduzem assexuadamente. Alguns táxons podem mostrar variação interespecífica, com diferentes ploidias. Os cariótipos são simétricos, denotando pouca alteração estrutural nos cromossomos que são pequenos, na maioria dos casos não excedendo $3\mu\text{m}$. Existem registros de híbridos interespecíficos e mesmo intergenéricos parcialmente férteis, o que denota uma razoável homologia dos cromossomos e, em alguns poliploides, foi detectado alto nível de formação de bivalentes.

Palavras-chave: Cariótipo, citogenética, poliploidia.

Abstract

The Cactaceae family has 1500-1800 species grouped into 4 subfamilies. Although the amount of cytogenetic studies have not yet cover a significant part of the family, some chromosomal aspects can be highlighted. Family presents basic number $n = 11$, with variations in ploidy in all four subfamilies, but in a limited number of genus. The phenomenon is more common in Opuntioideae, which presents pronounced vegetative reproduction. Similarly, other groups, many of polyploid also reproduce asexually. Some taxa may show interspecific variation, with different levels of ploidy. The karyotypes are symmetrical, showing little structural change in chromosomes that are small, in most cases not exceeding 3 micrometers. There are records of interspecific hybrids and even partially fertile intergeneric which denotes a reasonable homology of chromosomes, and in some polyploid high level of bivalent formation was detected.

Keywords: Karyotype, cytogenetics, polyploidy.

* jose.geraldo.assis@terra.com.br

Recebido: 17/03/2014 Aceito: 17/03/2014

1 Introdução

Cactaceae Juss. (Caryophyllales, Angiospermae – APG III, 2009) caracteriza-se por apresentar plantas extremamente adaptadas a condições áridas, apresentando caule e ramos suculentos e folhas muito reduzidas e/ou modificadas em espinhos, pela presença de aréolas e flores solitárias com ovário ínfero e receptacular (GIBSON e NOBEL, 1986; ANDERSON, 2001; NYFFELER, 2002).

A ampla diversidade da família Cactaceae está bem refletida no seu grande número de espécies. Estima-se entre 1500-1800 espécies distribuídas em 124 gêneros e quatro subfamílias (Maihuenoideae, Pereskeoideae, Opuntioideae e Cactoideae), com ocorrência natural quase exclusivamente nas Américas (exceto por *Rhipsalis* Gärtner, também encontrado na África e Ásia; BARTHLOTT, 1983), constituindo a segunda família mais numerosa das angiospermas neotropicais (TAYLOR, 2000; ANDERSON, 2001; BARTHLOTT e HUNT 1993; HUNT et al., 2006). Estudos filogenéticos têm demonstrado a monofilia das cactáceas (APPLEQUIST e WALLACE, 2001; CUÉNOUD et al., 2002; NYFFELER, 2002; HERNÁNDEZ-HERNÁNDEZ et al., 2011), no entanto, os estudos moleculares da família ainda são escassos, apesar de tratar-se de grupo com taxonomia complexa e com frequente convergência de caracteres morfológicos. Neste contexto, a citogenética de cactáceas tem contribuído na compreensão de importantes aspectos evolutivos e filogenéticos. Alguns estudos procuram também detectar alguma correlação entre morfologia e ploidia em espécies que apresentam morfotipos interespecíficos (POWELL e WEEDIN, 2001).

Apesar da sua ampla distribuição, as cactáceas constituem um dos grupos mais ameaçados de angiospermas, especialmente devido à expansão agrícola e ao extrativismo de espécimes para comercialização como plantas ornamentais (LONE et al., 2009).

2 Poliploidia em Cactaceae

Segundo Ortolani et al. (2007), um dos primeiros trabalhos com citogenética de cactáceas foi produzido por Stockwell, em 1935, quando analisou 45 espécies da família. Com os avanços de investigações em diversas espécies confirmou-se que a família apresenta número básico $n = 11$ com poucas ocorrências de variações numéricas. Entretanto, a poliploidia teve um papel fundamental na evolução das cactáceas, sendo responsável por eventos de especiação (GIBSON e NOBEL, 1986). Na Tabela 1 são apresentados exemplos de gêneros, distribuídos em diferentes subfamílias e tribos em que a poliploidia já foi detectada.

Nota-se que a família é tipicamente diploide e a ocorrência de poliploidia é mais frequente em Opuntioideae, que apresenta série poliploide ($2n = 22, 44, 66, 88$), por apresentar reprodução vegetativa como principal

mecanismo reprodutivo, o que favorece o estabelecimento de poliploides na natureza (ROSS, 1981; NEGRON-ORTIZ, 2007). A poliploidia em cactáceas está correlacionada também com autofertilidade, embriônia adventícia, ramificação profusa, além da reprodução vegetativa (ROSS, 1981), e exemplos serão citados ao longo desta revisão.

Segundo Majure et al. (2012a) das 164 espécies de Opuntioideae para os quais contagens cromossômicas foram realizadas, 26,2% são diploides 13,4% são diploides e poliploides e 60,4% são poliploides. Em trabalhos que investigaram várias espécies, são poucas as que apresentaram registros exclusivamente diploides (PINKAVA et al., 1978; BANDYOPADHYAY & SHARMA, 2000; PIMIENTA-BARRIOS & MUÑOZ-URÍAS, 2001; POWELL & WEEDIN, 2001; SEGURA et al., 2007). Em alguns táxons foram registrados citótipos poliploides e diploides: *Opuntia aggeria* Ralston & Hilsenb., *O. azurea* Rose, *O. davisii* Engelm. & J.M. Bigelow, *O. leptocaulis* DC. (PINKAVA et al., 1973; POWELL & WEEDIN, 2001), *O. polyacantha* Haw. (KIESLING, 1998; PIMIENTA-BARRIOS & MUÑOZ-URÍAS, 2001), *O. robusta* H.L. Wendl. ex Pfeiff. (PIMIENTA-BARRIOS & MUÑOZ-URÍAS, 2001; SEGURA et al., 2007), *O. schottii* Engelm., *O. stanlyi* Engelm. (ORTOLANI et al., 2007), *O. streptacantha* Lem. (KIESLING, 1998; PIMIENTA-BARRIOS & MUÑOZ-URÍAS, 2001; SEGURA et al., 2007).

A poliploidia também foi encontrada em outras Opuntioideae como no gênero *Consolea* Lem., endêmico das ilhas caribenhas, que contém nove espécies, entre as quais foram encontradas sete hexaploides e duas octoploides (NEGRON-ORTIZ, 2007), e em *Cumulopuntia recurvata* Gilmer & H.P. Thomas, com $2n = 44$ (LAS PEÑAS et al., 2009).

Em espécies de Opuntioideae de ocorrência no Estado da Bahia, temos observado a ocorrência de espécies diploides como *Opuntia palmadora* Britton & Rose, *O. brasiliensis* Haw. e *Tacinga funalis* Britton & Rose, e poliploides como *O. inamoena* K.Schum., *O. saxatilis* (Ritter) Braun & Pereira ($2n = 4x = 44$) e *O. wernerii* Eggli ($2n = 4x = 44$ e $2n = 6x = 66$). Castro (2008) também aponta o número $2n=22$ para *O. palmadora*, mas já encontramos indivíduos poliploides nesta espécie, proveniente do Município de Abaíra, na Bahia.

Dentre as espécies introduzidas, foi observada *Opuntia cochenillifera* (L.) Miller como diploide e *O. dillenii* Haw. com citótipos diploides e tetraploides. A espécie introduzida e cultivada como forrageira *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. apresentou $2n = 8x = 88$, constituindo um octoploide. Estudos anteriores relataram números gaméticos de 11 cromossomos (WEEDIN e POWELL, 1978), de 44 cromossomos (MOORE, 1973) e outra de 44 cromossomos que se refere a *O. ficus-indica* 'megacantha' (GOLDBLAT, 1984; PIMIENTA-BARRIOS & MUÑOZ-URÍAS, 2001; SEGURA et al., 2007). É possível que o fato de esta espécie ser cultivada favoreça ocorrência de níveis tão variados de ploidia, que variam de $2x$ a

Tabela 1. Gêneros de cactáceas estudados citogeneticamente indicando aqueles em que a poliploidia foi detectada em Cactáceas

Subfamília/tribo (nº de gêneros)	Gêneros em que não se verificou ocorrência de poliploidia	Gêneros em que se verificou ocorrência de poliploidia
Maihuenioideae (1 gênero)	<i>Maihuenia</i> Phil.	
<i>Pereskioideae</i> (1 gênero)	<i>Pereskia</i> Mill.	
Opuntioideae (15 gêneros)	<i>Nopalea</i> Salm-Dick	<i>Austrocylindropuntia</i> Backeb. <i>Consolea</i> Lem. <i>Cylindropuntia</i> (Engelm.) M.Knuth <i>Opuntia</i> Mill. <i>Peresklopsis</i> Vaupel in Engler e Prantl <i>Pterocactus</i> K. Schum. <i>Quiabentia</i> Britton & Rose <i>Tacinga</i> Britton & Rose
Cactoideae/Notocactaeae (10 gêneros)	<i>Eriosyce</i> Phil. (= <i>Pyrrhocactus</i> A.Berger) <i>Frailea</i> Britton e Rose <i>Neoporteria</i> Britton & Rose	<i>Blossfeldia</i> Werderm. <i>Sulcorebutia</i> Backeb. <i>Notocactus</i> (K.Schum. Frič)
Cactoideae/Trichocereae (26 gêneros)	<i>Discocactus</i> Pfeiff. <i>Espostopsis</i> Buxb. <i>Facheiroa</i> Britton & Rose <i>Harrisia</i> Britton <i>Leocereus</i> Britton & Rose <i>Uebelmannia</i> Buining	<i>Cleistocactus</i> Lem. <i>Echinopsis</i> Zucc. <i>Espostoa</i> Britton & Rose <i>Gymnocalycium</i> Pfeiff. ex Mitler <i>Haageocereus</i> Backeb. <i>Lobivia</i> Britton & Rose <i>Rebutia</i> K.Schum. <i>Weberbauerocereus</i> Backeb.
Cactoideae/Cereeae (7 gêneros)	<i>Arrojadoa</i> Britton & Rose <i>Brasilicereus</i> Backeb. <i>Cipocereus</i> F.Ritter <i>Coleocephalocereus</i> Backeb. <i>Micranthocereus</i> Backeb. <i>Pilosocereus</i> Byles & G.D.Rowley <i>Praecereus</i> Buxb. <i>Stephanocereus</i> Berger.	<i>Cereus</i> Mill. <i>Melocactus</i> Link & Otto.
Cactoideae/Cacteeae (18 gêneros)	<i>Ancistrocactus</i> Britton & Rose <i>Astrophytum</i> Lem. <i>Coryphanta</i> (Engelm.) Lem. <i>Ferocactus</i> Britt. & Rose <i>Neolloydia</i> Britton & Rose <i>Pediocactus</i> Britton & Rose <i>Peleciphora</i> Ehrenb. <i>Strombocactus</i> Britton & Rose <i>Thelocactus</i> (Schum) Britton & Rose <i>Sclerocactus</i> Britton & Rose	<i>Mammillaria</i> Haw.
Cactoideae/Hylocereeae (6 gêneros)	<i>Cryptocereus</i> Alexand. <i>Disocactus</i> Lindl. <i>Epiphyllum</i> Haw. <i>Nopalxochia</i> Britton & Rose <i>Nyctocereus</i> (Berger) Britton & Rose <i>Weberocereus</i> Britton & Rose	<i>Hylocereus</i> Britton & Rose <i>Mediocactus</i> Britton & Rose <i>Selenicereus</i> (Berger) Britton & Rose
Cactoideae/Rhipsalideae (4 gêneros)	<i>Hatiora</i> Britton et Rose <i>Lepismium</i> Pfeiff	<i>Rhipsalis</i> Gaertn. <i>Schlumbergera</i> Lem.
Cactoideae/Echinocereae (4 gêneros)		<i>Echinocereus</i>
Cactoideae/Pachycereeae (19 gêneros)	<i>Corryocactus</i> Britton & Rose	<i>Stenocereus</i> (Berger) Riccob. <i>Cephalocereus</i> Pfeiff. <i>Myrtillocactus</i> Console <i>Echinocereus</i> Engelm

8x (MAJURE et al., 2012a). Além disso, características peculiares cariotípicas, como tamanho cromossômico maior que o comumente encontrado no gênero, foram encontradas em um citótipo pentaploide da espécie por Bandyopadhyay & Sharma (2000) e apontam uma posição separada no complexo *Opuntia ficus-indica*. Griffith (2004), baseado em estudo de sequências de DNA de ITS, defendeu a hipótese de que o conceito taxonômico desta espécie cultivada inclui clones derivados de múltiplas linhagens parentais, tratando-se de um grupo polifilético, no qual eventos de poliploidia e hibridação teriam ocorrido.

A hibridação entre outros opuntióides foi relatada entre os poliploides *Consolea rubescens* Salm-Dyck ex DC. e *O. dillenii*, *C. nashii* Britton e *O. dillenii* e *C. rubescens* e *O. dillenii* (NEGRÓN-ORTIZ, 2007).

Além da ocorrência em Opuntioideae, a poliploidia foi identificada, também, em gêneros de Cactoideae, incluindo *Gymnocalycium* Pfeif., *Mammillaria* Haw., *Rebutia* K.Schum. e *Rhipsalis* Gaertn. (GIBSON e NOBEL, 1986). À época eram citados de 15 gêneros e outros registros foram obtidos posteriormente, elevando ainda mais este número. Nas tribos Cereeae e Trichocereae, que formam junto com Browningeae um clado irmão do grupo Notocactaeae (NYFFELER, 2002), a ocorrência de poliploides é mais destacada, talvez, pela maior representatividade destes, e, conseqüentemente, de maiores esforços em pesquisa. Este clado, denominado BCT, compreende 20 gêneros e 400 espécies da maioria dos cactos colunares e globulares da América do Sul (NYFFELER, 2002). Tribos menos representativas de Cactoideae, como Leptocereae e Browningeae, não apresentaram, até o momento, ocorrência de poliploides, ou sequer foram incluídos em estudos citogenéticos. Leptocereae constitui, segundo Gibson e Nobel (1986), o grupo de Cactoideae que apresenta a maioria dos caracteres primitivos.

Na tribo Cactaeae, o gênero com número destacado de poliploides é *Mammillaria*, incluindo as espécies tetraploides *M. compressa* DC., *M. multiceps* Salm-Dyck, *M. parkinsonia* Ehremberg, e *M. prolifera* (Mill.) Haw. (ROSS, 1981; MOHANTY et al., 1996). Esta última apresenta reprodução assexuada (ROSS, 1981), incomum no gênero, confirmando a tendência de surgimento de poliploidia em plantas com este tipo de reprodução. Por outro lado, gêneros como *Ferocactus* Britton & Rose, que tiveram inúmeras espécies estudadas, mostraram uniformidade diploide (PINKAVA et al., 1973, COTA et al., 1996).

Dentro da tribo *Hylocereae*, o gênero *Selenicereus* (A. Berger) Britton & Rose apresenta espécies tetraploides como *S. megalanthus* (K.Schum. ex Vaupel) Moran (LICHTENZVEIG et al., 2000) e *Selenicereus setaceus* Salm-Dyck ex De Candolle (= *S. rizzinii* Scheinvar) (dados dos autores). Por outro lado, *Hylocereus undatus* (Haw.) Britton & Rose e *H. polyrhizus* (F.A.C. Weber) Britton & Rose, que são intercruzáveis com *S. megalanthus*, são diploides (LICHTENZVEIG et al., 2000). Também é di-

ploide a espécie *Hylocereus monacanthus* (Lem.) Britton & Rose (CISNEROS et al., 2011).

O estado diploide dentro da tribo *Hylocereae* tem sido encontrado em estudos de outros gêneros como *Epiphyllum* (MOORE, 1973; GOLDBLATT, 1981), *Weberocereus* (LICHTENZVEIG et al., 2000) e *Mediocactus*, embora este último apresente *M. coccineus* (Salm-Dyck) Br. & R., descrita como tetraploide. Este gênero, entretanto, tem sido considerado sinonímia de *Selenicereus* (LICHTENZVEIG et al., 2000).

Na tribo *Echinocereae* foram encontrados poliploides em variedades de *Echinocereus enneacanthus* Engelm. e *Echinocereus pectinatus* Engelm., e *Echinocereus triglochidiatus* Engelm. (PINKAVA et al., 1973; WEEDIN e POWELL (1978).

Em *Rhipsalideae* destaca-se o gênero de espécies epífitas *Rhipsalis*, com espécies diploides, tetraploides e octoploides. A espécie *R. baccifera* (Sol.) Stearn, com seis subespécies, é o único cacto exibindo faixa de disjunção transatlântica, ocorrendo na África Central e em Madagascar (provável centro secundário com formas poliploides), Ilhas Seychelles, Ilha Maurício (República da Maurícia) e Sri Lanka (COTA-SÁNCHEZ e BOMFIM-PATRÍCIO, 2010).

Na tribo *Notocactaeae* encontra-se a hexaploide (2n = 66) *Blossfeldia liliputana* Werderm. (ROSS, 1981), uma espécie de reprodução assexuada. Segundo HERNÁNDEZ-HERNÁNDEZ et al. (2011) *Blossfeldia* Werderm. é um gênero monotípico, distribuído entre Argentina e Bolívia. São plantas pequenas com características morfológicas e ecológicas raramente encontradas em outros cactos. Embora esteja incluído em *Notocactaeae* (Cactoideae), estudos moleculares baseados em dados de DNA cloroplasmático demonstraram que *Blossfeldia* constitui uma linhagem distinta que constitui o grupo irmão de *Cactoideae* e *Rhipsalidodeae*, e que deveria ser reconhecida como uma nova subfamília, *Blossfeldioideae*, (CROIZER, 2004). A divergência de *Blossfeldia* em *Cactoideae* também havia sido relatada por Nyffeler (2002). Outros autores, entretanto, defendem sua manutenção em *Cactoideae*, como sugerido pelas evidências morfológicas, uma vez que uma possível origem híbrida e evolução reticulada de *Blossfeldia* ainda não foram investigadas (GORELICK, 2004).

A tribo *Cereeae* apresenta poliploides em diversas espécies do gênero *Melocactus*, como *M. matanzanus* Leon, de ocorrência em Cuba, e em diversas espécies do leste do Brasil, como relatado por Assis et al. (2003). São poliploides: *Melocactus bahiensis* (Britton & Rose) Luetzelb. subsp. *amethystinus* Buining & Brederoo N.P. Taylor, *M. conoideus* Buining & Brederoo, *M. glaucescens* Buining & Brederoo, *Melocactus oreas* Miq., *M. oreas* Miq. subsp. *cremnophilus* (Buining & Brederoo) P.J. Braun, *M. paucispinus* G. Heimen & R. Paul, *M. salvadorensis* Werderm., *M. ernestii* Vaupel e *M. zehntneri* (Britton & Rose) Luetzelb., as duas últimas também com citótipos diploides. Também nesta tribo encontrou-se um poliploi-

de no gênero *Cereus* Mill. entre seis espécies estudadas (PINKAVA et al., 1973).

Além de casos já citados em membros de Opuntioideae, a ocorrência de variação intraespecífica de ploidia também foi detectada em Cactoidae. Em *Melocactus ernestii* Vaupel e *M. zehntneri* (Britton & Rose) Luetzelb. foram encontrados citótipos diploides e tetraploides (ASSIS et al., 2003), e é possível haver também variação em *M. concinnus* Buining & Brederoo e *M. albicephalus* Buining & Brederoo, uma vez que Assis et al. (2003) as descreveram como diplóides e Das et al. (1998a) como tetraploides.

Em estudos desenvolvidos no nosso laboratório, não encontramos poliploidia nas espécies brasileiras: *Arrojadoa rhodantha* Britton & Rose, *A. penicillata* Britton & Rose, *Cereus jamacaru* DC., *Coleocephalocereus aureus* F.Ritter var. *brevicylindricus* (Buining) P.J.Braun, *C. gobelianus* (Vaupel) Buining, *Micranthocereus flaviflorus* Buining & Brederoo, *M. purpureus* (Gürke) F.Ritter, *Pilosocereus gounelli* (F.A.C.Weber ex K.Schum.) Byles & G.D.Rowley, *P. magnificus* (Buining & Brederoo) F.Ritter, *P. multicostatus* F.Ritter, *P. pentaedrophorus* (Labour.) Byles & G.D.Rowley, e *P. quadricostatus* F.Ritter.

A tribo Trichocereae apresenta vários registros de gêneros poliploides. Em *Gymnocalycium*, *G. bruchii* (Speg.) Hoss, apresenta $2n = 44$ (ROSS, 1981). Mihalte et al (2011) analisaram 20 espécies pertencentes a quatro gêneros de Cactaceae (*Rebutia* K.Schum., *Aylosteria* Speg., *Mediolobivia* Backeb. e *Sulcorebutia* Backeb.) e encontraram duas espécies tetraploides (*Sulcorebutia crispata* Rausch e *Rebutia kupperiana* Boed. var. *spiniflora* F.Ritter, $2n = 4x = 44$) e cinco espécies triploides (*R. pseudodeminuta* Backeb. var. *schumanniana* Backeb., *R. senilis* Backeb. var. *lilacinorosea* Backeb., *R. calliantha* Bewer., *R. donaldiana* A.B.Lau & G.D.Rowley e *Mediolobivia diersiana* Rausch, $2n = 3x = 33$). As outras treze espécies foram diploides com $2n = 2x = 22$. Ross (1981) citou como poliploides as espécies *Rebutia kupperiana* Boed., *R. spegazziana* Backeb., além de *Rebutia* sp. cultivar 'nivea'. Estas três espécies têm reprodução assexuada.

Arakaki et al. (2007) analisaram 40 táxons, dos quais 35 de oito gêneros de Trichocereae, sendo 17 do gênero *Haageocereus* Backeb. Apresentaram contagens poliploides *Espostoa* Britton & Rose, *Cleistocactus* Lem., *Haageocereus*, e *Weberbauerocereus* Backeb., tendo sido detectados um triploide, nove tetraploides, um hexaploide, e três octoploides.

Do gênero *Harrisia*, nós determinamos número diploide para *H. adscendens* (Gürke) Britton & Rose. A inclusão deste gênero em Trichocereae, entretanto, tem sido questionada (APPLEQUIST e WALLACE, 2002).

Schlumberger e Renner (2012) analisaram o número cromossômico de diversas espécies (e subespécies ou variedades) de *Echinopsis* Zucc., além de outras 11 espécies de grupos pertencentes a oito gêneros de Trichocereae e, ainda, relataram casos de tetraploidia e de variação intraespecífica entre diploidia e tetraploidia.

Os tetraploides encontrados foram: *Oreocereus celsianus* (Salm-Dyck) A.Berger ex Riccob., *O. pseudofossulatus* D.R.Hunt, *Echinopsis candicans* (Salm-Dyck) D.R.Hunt, *E. jajoiana* Hort. ex Blossf., *E. thelegonoides* (Speg.) H. Friedrich & G.D.Rowley, *Rebutia atrovirens* (Backeb.) Pilbeam, *R. haagei* Frič & Schelle, *R. pygmaea* Britton & Rose, *Weberbauerocereus weberbaueri* (K.Schum. ex Vaupel) Backeb., e *Espostoa* sp.. A ocorrência de poliploidia em *Echinopsis* pode estar relacionada com a reprodução clonal apresentada neste gênero, onde se relata a ocorrência de baixa reprodução sexuada e poucos frutos e sementes produzidos (NEGRÓN-ORTIZ, 1998; ORTEGA-BAES e GOROSTIAGUE, 2013).

Variação intraespecífica foi detectada em *Echinopsis tiegeliana* (Wessner) D.R.Hunt, em *Haageocereus pseudomelanostele* (Werderm. & Backeb.) Backeb. (com $2n = 22/33/44$), e em *Rebutia heliosa* Rausch e *R. muscula* F.Ritter & Thiele, espécies anteriormente designadas como *Mediolobivia* Backeb. (SCHLUMBERGER e RENNER, 2012). Outras espécies da tribo Trichocereae com variação interespecífica são *Espostoa lanata* (Kunth) Britton & Rose, com $2n = 22, 44, e 66$, e em *Weberbauerocereus rauhii* Backeb., com $2n = 44 e 88$ (ARAKAKI et al., 2007).

Nas duas subfamílias mais basais, Pereskioideae e Maihuenioideae, os relatos apontam para um estado diploide. Segundo Taylor (2000), a subfamília Pereskioideae possui apenas um único gênero: *Pereskia* Mill., constituído por 17 espécies, sendo 5 nativas do leste do Brasil. São comumente citados como os cactos mais primitivos por apresentarem numerosos caracteres plesiomórficos (caules não suculentos, folhas bem desenvolvidas e persistentes, inflorescência cimosa). Algumas espécies de *Pereskia* apresentam ovário semi-ífero, ou até mesmo súpero, com placentação basal, enquanto as demais cactáceas possuem ovário ífero com placentação parietal (JUDD et al., 2007). O número cromossômico de praticamente todas as espécies de *Pereskia* já foi elucidado (PINKAVA et al., 1973; GOLDBLATT, 1984 e 1990). Nossos estudos em *P. bahiensis* Gürke e *P. grandifolia* Haw. confirmaram contagens anteriores de $2n = 22$ para o gênero. Da mesma maneira, Las Peñas et al. (2009) encontraram este número para *P. aculeata* Mill. e Ross (1981) em *P. corrugata* Cutak. Em Maihuenioideae, entretanto há registro de uma espécie (*Maihuenia patagonica* Britton & Rose) com citótipos diploide e tetraploide (LAS PEÑAS et al., 2009).

Os níveis de ploidia em cactáceas, segundo Baker et al. (2009), estão geralmente correlacionados com a distribuição geográfica e morfológica das espécies e são cruciais na evolução e sistemática da família. O aspecto mais importante da poliploidia, de acordo com estes autores, é que cria uma barreira genética (isolamento reprodutivo sexual) que geralmente leva à especiação. Estes autores analisaram os padrões de distribuição espacial de citótipos de seis espécies de *Cylindropuntia* (Engelm.) F.M. Knuth. Em geral, eles observaram os poliploides ocupando áreas distintas dos diploides,

muitas vezes em áreas marginais à área de distribuição da espécie. As populações sulamericanas de *Rhipsalis baccifera* no Brasil, Bolívia e Paraguai são principalmente diploides, enquanto as do México, Costa Rica e Caribe são tetraploides. As populações da África Central e Madagascar são tetra e octoploides (COTA-SÁNCHEZ & BOMFIM-PATRÍCIO, 2010).

Os poliploides do gênero *Haageocereus*, identificados por Arakaki et al. (2007), ocorrem em ambientes extremamente mais severos em comparação com a maioria das espécies diploides do gênero. Segundo esses autores, diversas populações de *Haageocereus acranthus* (Vaupel) Backeb. e *H. tenuis* F.Ritter, vivem em condições de extrema aridez, nas quais não são encontrados diploides.

Com relação à morfologia das plantas, Majure et al. (2012a) detectaram diferenciação morfológica entre citótipos diploides e poliploides de *Opuntia* e indicam que tais distinções podem ser úteis no diagnóstico de possíveis espécies crípticas. Arakaki et al. (2007) notaram que a maioria dos poliploides de *Weberbauerocereus* mostram cor do caule verde azulado escuro e número de ramificações reduzido em relação aos diploides. Cota-Sánchez e Bomfim-Patrick (2010) mostraram um aumento no tamanho das sementes relacionado ao nível de poliploidização em *Rhipsalis*, tendo expressão máxima nas populações poliploides da África. Observaram correlação, também, com o tamanho do caule e do fruto e número de estômatos. Não houve, entretanto, correlação com o tamanho das células dos estômatos.

Segundo Pierce (2004), em plantas a poliploidia é um importante meio de permitir a evolução de novas espécies e, em geral, a poliploidia propicia um aumento no tamanho das células ocasionando que a maior parte dos poliploides seja maior que os diploides que lhes originaram. Dessa forma, devido ao surgimento de novas características, a formação de poliploides geralmente acarreta a dispersão destes indivíduos da sua área original, propiciando a exploração de novos habitats nos quais não haverá competição com os diploides que os originaram.

Assim, os poliploides apresentam, em sua maior parte, uma área maior de distribuição do que os diploides aparentados, haja vista que o local em que estão presentes os diploides seja um centro de diversificação primária e as espécies que se irradiam a partir desse local (os poliploides) possuem mais chance de adaptação em novos habitats que apresentem características distintas do centro de origem (ARAKAKI et al., 2007).

Outro exemplo da existência de relação entre a variação citológica e a distribuição geográfica em Cactaceae vem do gênero *Opuntia*. A rota evolutiva da espécie *Opuntia polyacantha* Haw. apresenta uma linhagem diploide no norte do México e derivados tetraploide e hexaploide nos Estados Unidos e Canadá, respectivamente (PINKAVA, 2002). Por outro lado, Segura et al. (2007) não encontraram nenhuma correlação em estudo envolvendo 23 espécies do gênero. Majure et al. 2012c

descreveram populações diploides, triploides e tetraploides de *O. pusilla* Haw. numa faixa restrita do sudeste dos Estados Unidos, sendo que os diploides estavam situados na parte interior da distribuição e quase todos os poliploides na linha costeira.

3 Aneuploidia em Cactaceae

Segundo Baker et al. (2009), a aneuploidia parece ter pouca importância na evolução dos cactos, considerando que quase todas as determinações cromossômicas têm sido euploides e apenas 16 táxons foram relatados como aneuploides, embora destas existam registros para 14 delas como euploides. Entretanto, a maioria destes relatos é dos anos 1930s, quando as técnicas para determinação cromossômica não tinham tanta confiabilidade como nos dias atuais. Essas contagens aneuploides não foram repetidas. Um destes aneuploides relatados foi *Deamia* (= *Selenicereus testudo* (Karw.) Britton & Rose) com $n = 12$, determinado por Battachoryya em 1970 (ROSS, 1981). Pinkava et al. (1973) registraram um indivíduo trissômico no complexo *O. phaeacantha* Engelm.

4 Estudos cariotípicos

A despeito da pouca variação numérica, os detalhes cariotípicos têm sido úteis em alguns casos na compreensão de relações filogenéticas. Os cromossomos de cactáceas são, em geral, pequenos e em toda a família mostram predominância do tipo metacêntrico e os cariótipos são simétricos.

Em vinte espécies dos gêneros *Rebutia*, *Sulcorebutia*, *Aylosteria* e *Mediolobivia*, Mihalte et al. (2011) verificaram que os cromossomos não excediam 2 μm . Las Peñas et al. (2009), analisando espécies das 4 subfamílias, relataram que o comprimento médio dos cromossomos era de 2,3 μm , fato corroborado também por Ortolani et al., 2007. Em três espécies de *Opuntia* Palomino e Heras (2001) encontraram os menores cromossomos variando de 1,07 a 1,55 μm e os maiores de 2,5 a 3,57 μm . Estudos nossos com diferentes espécies nativas, a amplitude encontrada foi de menos de 1 μm a 2,49 μm . Castro (2008), também estudando diversas espécies brasileiras, verificou amplitude de 0,9 a 5,0 μm sendo os maiores (acima de 3 μm) encontrados principalmente na subfamília Pereskioideae. Las Peñas et al. (2008) encontraram em sete espécies de *Pyrrhocactus* A. Berger tamanhos cromossômicos médios variando de 2,2 a 3,10 μm . Briones et al. (2004) observaram em três espécies de *Mammillaria* variação entre 1,79 a 3,21 μm , de modo geral, maiores do que determinado anteriormente para *M. sanangelensis* Sanches-Mej (0,80-1,70 μm), que podem ser considerados os mais curtos do gênero (PALOMINO et al., 1999 apud BRIONES et al., 2004). Tamanhos cromossômicos maiores foram descritos por Arakaki et al. (2007), que encontraram variações entre

3 a 5 μm em 40 espécies de 13 gêneros de Cactaceae, a maioria pertencente a tribo Trichocereae, Cactoideae.

A incongruência entre estes dados de tamanho cromossômico deve estar relacionada aos diferentes métodos e recursos laboratoriais de mensuração, mas é unânime o entendimento de que se tratam de cromossomos pequenos. Na Tabela 2 são mostradas médias ou faixas de variação do tamanho dos cromossomos individuais e do tamanho do comprimento do genoma haploide em diferentes gêneros estudados.

Possivelmente é devido a esse reduzido comprimento que, conforme Ortolani et al. (2007), a produção bibliográfica em citogenética de cactáceas é escassa. Isso ocorre, de acordo com Guerra (1988), devido às grandes dificuldades de se detalhar a estrutura cromossômica, restando apenas a possibilidade de se realizar a contagem de cromossomos.

A predominância de cromossomos metacêntricos foi evidenciada em todas as subfamílias de Cactaceae. Na maioria dos estudos cariotípicos, quando não são todos os cromossomos metacêntricos, encontra-se apenas um ou dois submetacêntricos em todo o conjunto (BRIONES et al., 2004; DEL ANGEL et al., 2006; LAS PEÑAS et al., 2009), com exceção *Schlumbergera*, no qual foram encontrados 5 cromossomos submetacêntricos em duas espécies (ORTOLANI et al., 2007).

Estudos cariotípicos foram conduzidos em três espécies octoploides de *Opuntia* (*Opuntia cochineria* Griffiths, *O. hyptiacantha* F.A.C.Weber e *O. streptacantha* Lem.) do Vale do México, apresentando, todas elas, a totalidade dos cromossomos do tipo metacêntrico, mas com variações no tamanho dos cromossomos, sendo que o compri-

mento do conjunto genômico variou de 152,49 a 210,99 μm (PALOMINO e HERAS, 2001). Nestes poliploides, foram observados seis cromossomos com satélites em *O. hyptiacantha* e 20 em *O. streptacantha*, indicando que ambas têm origem alooctoploide.

No entanto, a presença de satélites nos cromossomos de cactáceas é raramente registrada e, nestes casos, para poucos cromossomos. Las Peñas et al. (2008) encontraram dois pares em sete espécies de *Pyrrhocactus*, Palomino et al. (1999) encontraram apenas um par em *Mammillaria sanangelensis* e Las Peñas et al. (2009) registraram um cromossomo satelitizado nas espécies diploides estudadas de *Cumulopuntia* e no tetraploide de *C. recurvata*, enquanto que nos demais tetraploides foram encontrados quatro. Bandyopadhyay & Sharma (2000) encontraram 4 ou 6 cromossomos com satélites em 8 táxons de *Opuntia*, incluindo diploides e tetraploides. Em quatro espécies de *Astrophytum* Lem. o número de constrições secundárias variou entre 2 e 6 (DAS et al., 2000). Briones et al. (2004) detectaram um par de cromossomos satelitizado em *Mammillaria supertexta* Mart. e em *M. haageana* Pfeiff., enquanto que em *M. crucigera* Mart. foram encontrados dois pares. Das et al. (1998b) encontraram em 12 espécies deste gênero de dois a quatro cromossomos com constrição secundária. Castro (2008) relatou a presença de um a dois satélites em *Arrojadoa* Mattf., *Nopalea Salm-Dyck* e *Pereskia*, e dois pares de cromossomos com satélites em *Pilosocereus* e *Melocactus*. Em nosso laboratório detectamos pares de cromossomos com satélite em *Pereskia bahiensis* Gürke, *P. grandiflora* Haw., *Harrisia adscendens* (Gürke) Britton & Rose, *Discocactus placentiformis* K.Schum. e *D. zehnt-*

Tabela 2. Variação do tamanho dos cromossomos individuais e do tamanho do comprimento do genoma haploide em espécies de cactáceas.

Gênero	Nº de táxons estudados	Tamanho dos cromossomos (μm)	Variação na média do comprimento haploide do genoma (μm)	Referência
<i>Mammillaria</i>	3	1,79 a 3,21	23,06 a 26,84	Briones et al., 2004
<i>Mammillaria</i>	4	1,56 a 3,73	22,98 a 30,37	Del Angel et al., 2006
<i>Pyrrhocactus</i>	7	1,3 a 3,6	22,0 a 35,3	Las Peñas et al., 2008
<i>Melocactus</i>	14	ca. 2	40,0 (2n=22) 75,0 (2n=44)	Assis et al., 2003
<i>Melocactus</i>	6	3,28 (2n=22) 3,18 (2n=44)	72,26 (2n=22) 160,05 (2n=44)	Das et al., 1998 ^a
<i>Opuntia</i>	8	0,97 a 3,46		Bandyopadhyay & Sharma, 2000

neri subsp. *boomianus* (Buining & Brederoo) N.P. Taylor & Zappi.

Para análise comparativa de cariótipos de cactáceas, Das et al. (1998b, 2000) e Das e Mohanty (2006) utilizaram classificação dos cromossomos propondo-se quatro tipos. No tipo A os cromossomos apresentam tamanho médio e duas constrições; no tipo B, cromossomos possuem tamanho médio a pequeno, com uma constrição na posição sub-terminal e o satélite está localizado no braço longo do cromossomo; no tipo C os cromossomos têm tamanho de médio a pequeno, com constrições mediana; e, por fim, no tipo D os cromossomos são de tamanho médio a pequeno com constrições sub-medianas. Este sistema foi útil para diferenciar cariótipos de sete espécies de *Echinopsis* que apresentaram fórmulas distintas, com exceção de *E. multiplex* (Pfeiff.) Zucc. ex Pfeiff & Otto e *E. tubiflora* Zucc. ex A. Dietr. Estas espécies, no entanto, apresentaram diferenças significativas no conteúdo de DNA nuclear, provavelmente relacionadas a diferenças no conteúdo de eucromatina e heterocromatina (DAS e MOHANTY, 2006).

A simetria dos cariótipos de cactáceas foi apontada por Las Peñas et al. (2009) para membros das quatro subfamílias, aspecto registrado também em quase todos os trabalhos que observaram este aspecto (Castro, 2008). Las Peñas et al. (2008) detectaram um aumento de assimetria em espécies de *Pyrrhocactus* associado à diminuição do tamanho do cariótipo. Os índices de assimetria em espécies de cactáceas encontram-se em geral entre 40 e 46,55%, como observado para espécies de *Mammillaria* (BRIONES et al., 2004 e DEL ANGELET al., 2006). Em *Opuntia*, o índice variou de 33 a 51% (BANDYOPADHYAY e SHARMA, 2000).

Alguns trabalhos relataram a ocorrência de ploidia utilizando-se da técnica de citofotometria de fluxo. São exemplos os estudos de Mohanty et al. (1996), Mohanty et al. (1997) e Das et al. (1998b), que estudaram diversas espécies de *Mammillaria* (com variação de 9,1 pg em *M. klissingiana* Boed. a 26,46 pg em *M. plumosa* F.A.C. Weber), Das et al. (2000), que estudaram quatro espécies de *Astrophytum* Lem. (que variaram de 9,23 pg a 10,12 pg), Das et al. (1998a e 1998b), que investigaram seis espécies de *Melocactus* e *Mammillaria*, respectivamente, e de Das & Mohanty (2006), que investigaram sete espécies de *Echinopsis*. Neste último a variação foi de 7,353 pg a 10,352 pg. Segura et al. (2007) utilizaram a técnica no estudo de 23 espécies de *Opuntia*, tendo encontrado quatro diferentes níveis de ploidia. As quantidades de valor 2C de DNA variaram de 4,17 a 6,53 pg. Negron-Ortiz (2007), analisando também opuntiídeos poliploides, encontrou variação de 4,88 a 9,50 pg. Nestes trabalhos, as variações interespecíficas no conteúdo de DNA podem ser atribuídas a variações nas sequências de DNA repetitivo do genoma, indicando pequenas deleções ou adições do material nuclear durante a evolução.

O conteúdo estimado por Palomino et al. (1999) para *Mammillaria sanangelensis* foi inferior, sendo de

apenas 3,2 pg. Segundo estes autores, estes valores assemelhavam-se aos encontrados por Barlow e Nevin (1976) para nove espécies de *Luzula*, que variaram de 3,1 a 4,1 pg, e ainda a *Pereskia angustifolia* (2,05 pg). Considerando a faixa do tamanho do genoma apresentado por angiospermas por Barlow e Nevin (1976) variando de 0,2 to 127,4 pg. Palomino et al. (1999) consideraram que, embora haja desacordos nas estimativas de valor 2C em diferentes trabalhos de cactáceas, as espécies da família apresentam pequeno genoma.

São raros os estudos cariotípicos envolvendo bandeamentos. Ortolani et al. (2007) utilizaram banda C para discriminar cariótipos de quatro variedades de *Schlumbergera truncata* (Haworth) Moran e da espécie híbrida *Schlumbergera x buckleyi* (T. Moore) Tjaden. Detectaram ausência total de bandas em uma das variedades de *S. truncata*. Em relação aos demais aspectos cariotípicos, pouca divergência foi detectada entre as duas espécies e/ou variedades.

Las Peñas et al. (2008, 2009) realizaram trabalhos pioneiros utilizando bandeamento CMA/DAPI e encontraram bandas CMA+/DAPI- associadas com bandas regiões organizadoras de nucléolo no par número 1 em todas as espécies examinadas nos dois trabalhos (sete espécies de *Pyrrhocactus*, *Cumulopuntia recurvata*, *Acanthocalycium spiniflorum* (K. Schum) Backeb. e *Maihuenia patagonica*) evidenciando homologia. Heterocromatina pericentromérica foi encontrada em *C. recurvata*, *A. spiniflorum*, e no citótipo tetraploide de *M. patagonica*. A localização de sítios 18S-26S rDNA coincidiram com bandas CMA+/DAPI- mostrando-se altamente conservado (LAS PEÑAS et al., 2008).

5 Hibridização e estudos meióticos

Para alguns autores, a alta similaridade na morfologia e no número de cromossomos explica, em parte, a facilidade com que os cactos produzem híbridos interespecíficos e até intergenéricos férteis (GIBSON e NOBEL, 1986; ARAKAKI et al., 2007). Outros fatores que podem favorecer o sucesso na natureza, ou mesmo em híbridos artificiais, é autofertilidade e a frequente reprodução assexuada (ROSS, 1981; ARAKAKI et al., 2007).

Em Opuntioidae, a evolução reticulada tem sido apontada como um mecanismo importante de evolução. Majure et al. (2012b) referem-se à 24 táxons híbridos dos quais 20 são aloploiploides.

Os relatos de hibridização têm motivado estudos meióticos de híbridos a fim de mensurar o nível de fertilidade. Por exemplo, Pinkava et al. (1973) confirmaram a esterilidade em um híbrido triploide entre duas espécies de *Cereus*, que também apresentaram grãos de pólen inviáveis e formação de trivalentes e segregação irregular de cromossomos na meiose. Um caso bem estudado envolve uma hibridização intergenérica de espécies com diferentes níveis de ploidia *Selenicereus vs Hylocereus*.

As espécies *Hylocereus undatus* e *H. polyrhizus*, são diploides enquanto *Selenicereus megalanthus* é tetraploide e nos cruzamentos interespecíficos a formação de frutos variou de 90 a 100%, com alta produção de sementes e germinação de pólen in vivo (LICHTENZVEIG et al., 2000). Os autores mostraram que nos diploides *Hylocereus undatus* e *H. polyrhizus* há formação de pólen. *Selenicereus megalanthus* tem sido identificado mais recentemente como *Hylocereus megalanthus* (CISNEROS et al., 2011), de acordo com as evidências de intercrossabilidade que apresenta com as espécies de *Hylocereus*.

Os trabalhos que se dedicaram a estudos meióticos, seja para determinação do número cromossômico ou para avaliar a regularidade meiótica, permitiram avaliar melhor o nível de homologia cromossômica dentro da família. Lichtenzveig et al. (2000) verificaram que em dois clones tetraploides de *Selenicereus megalanthus* há formação de um número variável de univalentes (0-4) e multivalentes (0-6). Nos diploides *Hylocereus undatus* e *H. polyrhizus* ocorre a formação de bivalentes e segregação regular na primeira divisão meiótica. Pode-se observar que a porcentagem de cruzamento bem sucedidos nos cruzamentos intergenéricos entre *Selenicereus megalanthus* e *H. undatus* e *S. megalanthus* e *H. polyrhizus* (utilizando-se *Hylocereus* como doador de pólen) foi 100% equivalente aos cruzamentos interclonais de *S. megalanthus* e superior a autofecundação deste, que apresentou 60%. O número de sementes produzidas por estes dois híbridos também foi superior (1407 e 1126 nos híbridos contra 891 nos cruzamentos interclonais e 508 em autofecundação de *S. megalanthus*). Tel-Zur et al. (2004) também analisaram clones de híbridos entre *Hylocereus polyrhizus* e *Selenicereus megalanthus*, e observaram tratar-se de triploides ($2n = 33$) na maioria dos casos, embora também tenham registrado dois aneuploides ($2n = 34$ e 35). As células-mãe do pólen (CMPs) exibiram na metáfase I univalentes, bivalentes e, ocasionalmente, quadrivalentes. A segregação anafásica mostrou anormalidades como fusos tripolares e foram observados tríades com frequência bem maior do que de díades. A viabilidade do pólen variou entre os quatro clones analisados de 9,8 a 18,6% e o diâmetro do pólen variou enormemente, provavelmente como resultado do número variável de cromossomos na sua composição. Apesar da origem alotriploide dos híbridos, gametas masculinos e femininos funcionais foram produzidos em proporções consideráveis, resultantes de uma segregação balanceada. Os clones triploides e aneuploides produziram sementes viáveis e a quantidade de sementes por fruto foi fortemente dependente do doador de pólen.

Parks e Boyle (2003) analisaram a fertilidade de sete clones de *Schlumbergera*, sendo dois diploides, dois triploides e três tetraploides, com base em viabilidade do pólen, produção de frutos e de sementes por fruto. Todos produziram grãos de pólen viáveis. Os diploides e um tetraploide foram autoincompatíveis, enquanto os demais poliploides foram autocompatíveis e produziram

progênie quando autofecundados. Houve correlação positiva entre diâmetro do pólen e ploidia, sendo que nos diploides os grãos foram mais uniformes. Cruzamentos entre clones produziram sementes, sendo que o número maior foi encontrado entre clones diploides.

Mohanty et al. (1996) estudaram nove espécies de *Mammillaria* encontrando frequência variável de quiasmas (1,636 a 2,409 por bivalente) e esterilidade do pólen variando de 8,34 a 28,87%. Nas duas espécies tetraploides observaram-se univalentes e trivalentes ou quadrivalentes e, conseqüentemente, as maiores taxas de esterilidade do pólen. No trabalho de Das et al. (1998b) a esterilidade encontrada em espécies de *Mammillaria* variou de modo semelhante, entre 9,02 a 26,46%. Del Angel et al. (2006) também analisaram comportamento meiótico em espécies de *Mammillaria* e encontraram formação normal de bivalentes em *M. dixanthocentron* Backeb. ex Mottram. A frequência de quiasmas foi de 21,25% por célula e de 1,93% por bivalente e os valores de viabilidade do pólen foram altos – acima de 90% – assim como no trabalho de Briones et al. (2004).

A formação de quadrivalentes foi observada também por Ross (1981) em três poliploides: *Rebutia spegazziana* Backeb., *Rebutia* sp. cv 'nivea' e *Mammillaria prolifera*. Outros poliploides analisados no trabalho formaram apenas bivalentes.

Baker e Pinkava (1987) estudaram o híbrido *Opuntia × kelvinensis* V.E.Grant & K.A.Grant originado de *Opuntia spinosior* (Engelm.) Tourney e *O. fulgida* Engelm. e mostraram que quase todos os indivíduos investigados de *O. × kelvinensis* são triploides, que os indivíduos de *Opuntia fulgida* são, na maioria diploides, mas em parte triploides, e todos os indivíduos de *O. spinosior* são diploides. Todas as meioses de indivíduos diploides revelaram quase exclusivamente bivalentes, enquanto todas as meioses dos indivíduos triploides mostraram apenas trivalentes. A segregação desigual dos cromossomos nas células-mãe do grão de pólen durante a anáfase I provavelmente foi a causa da alta porcentagem de sementes estéreis observada no triploide *O. × kelvinensis*.

6 Considerações Finais

Acredita-se que a família seja de origem relativamente recente (GIBSON e NOBEL, 1986; NYFFELER, 2002) e, talvez por isso, toda a família apresenta mesmo número básico com registros raros de disploidias e poucos rearranjos estruturais. Dessa maneira, uma alta homeologia cromossômica explicaria a frequente ocorrência de hibridizações interespecíficas. Por outro lado, a poliploidia é um importante fator evolutivo que gerando especiação. A ocorrência de reprodução vegetativa e apomixia facilitam, nos grupos em que ocorre, o estabelecimento destes poliploides.

Agradecimentos

Os autores agradecem a Marlon Câmara Machado pela contribuição nas identificações taxonômicas; aos colegas Sheila Vitória Resende, Jamile Aquino, João Paulo Loyola pelo apoio técnico; à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado da Bahia – FAPESB (Projeto PRONEM T.O. 0020/2011) e ao BNB-FUNDECI Fundo de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, pelo auxílio financeiro.

Referências

- ANDERSON, E. F. The cactus family. Portland, Timber Press, Oxford, 2001. 776p.
- 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, v.161, p.105-121, 2009.
- APPLEQUIST, W. L.; WALLACE R. S. Deletions in the plastid trnT-trnL intergenic spacer define clades within Cactaceae subfamily Cactoideae. Plant Systematics and Evolution, v.231, p. 153-162, 2002.
- ARAKAKI, M.; SOLTIS, D.E.; SPERANZA, P. New chromosome counts and evidence of polyploidy in *Haageocereus* and related genera in tribe Trichocereae and other tribes of Cactaceae. Brittonia, v.59(3), p.290-297, 2007.
- ASSIS, J. G. A.; OLIVEIRA, A. L. P. C.; RESENDE, S. V.; SENRA, J. F. V.; MACHADO, M. Chromosome numbers in *Melocactus* (Cactaceae). Bradleya, v.21, p.1-6. 2003.
- BAKER, M. A.; PINKAVA, D. J. A cytological and morphometric analysis of a triploid apomict, *Opuntia × kelvinensis* (subgenus *Cylindropuntia*, Cactaceae). Brittonia, v.39(3), p.387-401, 1987.
- BAKER, M. A.; REBMAN, J. P.; PARFITT, B. D.; PINKAVA, D. J.; ZIMMERMAN, A. D. Chromosome numbers in some cacti of western North America-VIII. Haseltonia, v.15, p.117-134, 2009.
- BANDYOPADHYAY, B.; SHARMA, A. The use of multivariate analysis of karyotypes to determine relationships between species of *Opuntia* (Cactaceae). Caryologia, vol.53(2) p.121-126, 2000.
- BARLOW, P. W.; NEVIN, D. Quantitative karyology of some species of *Luzula*. Plant Systematics and Evolution, v.125(2), p.77-86, 1976.
- BARTHLOTT, W. Biogeography and evolution in neo- and paleotropical Rhipsalinae (Cactaceae). Verhandlungen des naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg, v.7, p.241-248, 1983.
- BARTHLOTT, W.; HUNT, D.R. Cactaceae. In: KUBITZKI, K. (Ed.), The Families and Genera of Vascular Plants, vol. 2. Springer, Berlin, p.161-197, 1993.
- BRIONES, F.; PALOMINO, G.; GARCIA, A. Chromosome analysis of *Mammillaria supertexta*, *M. crucigera* and *M. haageana* and their comparison with *M. sanangelensis* (Cactaceae). Caryologia, v.57(3), p.211-218, 2004.
- CASTRO, J.P. Números cromossômicos em espécies de Cactaceae ocorrentes no nordeste do Brasil. 2008. 72f. Dissertação (Mestre em Agronomia) – Universidade Federal da Paraíba, Areia.
- CISNEROS, A.; GARCIA, R. B.; TEL-ZUR, N. Ovule morphology, embryogenesis and seed development in three *Hylocereus* species (Cactaceae). Flora, v.206, p.1076-1084, 2011.
- COTA, J. H.; REBMAN, J.P.; WALLACE, R.S. Chromosome Numbers in *Ferocactus* (Cactaceae: Cactoideae). Cytologia, v.61, p.431-437, 1996.
- COTA-SÁNCHEZ, J. H.; BOMFIM-PATRÍCIO, M. C. Seed morphology, polyploidy and the evolutionary history of the epiphytic cactus *Rhipsalis baccifera* (Cactaceae). Polibotanica, v.29, p.107-129, 2010.
- CUÉNOUD, P.; SAVOLAINEN, V.; CHATROU, L. W.; POWELL, M. GRAYER, R. J.; CHASE, M.W. Molecular phylogenetics of Caryophyllales based on nuclear 18S rDNA and plastid rbcL, atpB and matK DNA sequences. American Journal of Botany, v.89, p.132-144, 2002.
- CROZIER, B.S. Subfamilies of Cactaceae Juss. including Blossfeldioideae subfam. nov. Phytologia, v.86(2), p.52-64, 2004.
- DAS, A. B.; MOHANTY, S.; DAS, P. Variation in Karyotype and 4C DNA Content in Six Species of *Melocactus* of the Family Cactaceae. Cytologia, v.63, p.9-16, 1998a.
- DAS, A. B.; MOHANTY, S.; DAS, P. Interspecific variation of nuclear DNA and structural changes in meiotic and mitotic chromosome in some species of *Mammillaria* (Cactaceae). Caryologia, v.51(3-4) p.289-301, 1998b.
- DAS, A. B.; MOHANTY, S.; DAS, P. Cytophotometric estimation of 4C DNA content and chromosome analysis in four species of *Astrophytum* Lem. of the family Cactaceae. Cytologia, v.65(2), p.141-148, 2000.
- DAS, A. B.; MOHANTY, S. Karyotype analysis and in situ nuclear DNA Content in seven species of *Echinopsis* Zucc. of the Family Cactaceae. Cytologia, v.71(1), p.75-79, 2006.

- DEL ANGEL, C.; PALOMINO, G.; GARCIA, A.; MENDEZ, I. Nuclear size and karyotype in *Mammillaria* species (Cactaceae). *Caryologia*, v.59, p.177-186, 2006.
- GIBSON, A. C.; NOBEL, P. S. *The Cactus Primer*. London, Harvard University Press, Cambridge, 1986. 286p.
- GOLDBLATT, P. Index to plant chromosome numbers 1975-1978. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, v.5, 1981. 553p.
- _____; Index to plant chromosome numbers 1979-1981. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, v.8, 1984. 427p.
- _____; Index to plant chromosome numbers 1986-1987. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, v.30, 1990. 243p.
- GORELICK, R. Resolving the phylogenetic placement of *Blossfeldia liliputana* (Cactaceae): Reticulate evolution, chloroplast inheritance, and graft-chimeras. *Bradleya*, v.22, p.9-14, 2004.
- GRIFFITH, M. P. The origins of an important cactus crop, *Opuntia ficus-indica* (Cactaceae): new molecular evidence. *American Journal of Botany*, v.91(11), p.1915-1921, 2004.
- GUERRA, M. S. *Introdução à Citogenética Geral*. Rio de Janeiro, Ed. Guanabara, 1988. 142 p.
- HERNÁNDEZ-HERNÁNDEZ, T.; HERNÁNDEZ, H. M.; DE-NOVA, J. A.; PUENTE, R.; EGUIARTE, L. E., MAGALLÓN, S. Phylogenetic relationships and evolution of growth form in Cactaceae (Caryophyllales, Eudicotyledoneae). *American Journal of Botany*, v.98(1), p.44-61, 2011.
- HUNT, D.R.; TAYLOR, N. P.; CHARLES, G. *The New Cactus Lexicon*. Milborne Port, DH Books, England, 2006. 925p.
- JUDD, W.S.; CAMPBELL, C.S.; KELLOGG, E.A.; STEVENS, P.F.; DONOGHUE, M.J. *Plant Systematics. A phylogenetic approach*. 3a Ed. Sunderland, Sinauer Associates, 2007. 565p.
- KIESLING, R. Origen, domesticación y distribución de *Opuntia ficus-indica*. *Journal of the Professional Association for Cactus Development*, v.3, 1998. Disponível em <<http://www.jpacd.org/Jpacd98/kiesling.pdf>>. Acesso em 09 jan. 2013.
- LAS PEÑAS, M. L.; BERNARDELLO, G.; KIESLING, R. Karyotypes and fluorescent chromosome banding in *Pyrrhocactus* (Cactaceae). *Plant Systematics and Evolution*, v.272(1-4), p.211-222, 2008.
- LAS PEÑAS, M. L.; URDAMPILLETA, J. D.; BERNARDELLO, G.; FORNI-MARTINS, E. R. Karyotypes, heterochromatin, and physical mapping of 18S-26S rDNA in Cactaceae. *Cytogenetics and Genome Research*, v.124, p.72-80, 2009.
- LICHTENZVEIG, J.; ABBO, S.; NERD, A.; TEL-ZUR, N.; MIZRAHI, Y. Cytology and mating systems in the climbing cacti *Hylocereus* and *Selenicereus*. *American Journal of Botany*, v.87(7), p.1058-1065, 2000.
- LONE, A. B.; TAKAHASHI, L. S. A.; FARIA, R. T.; DESTRO, D. Desenvolvimento vegetativo de *Melocactus bahiensis* (Cactaceae) sob diferentes níveis de sombreamento. *Revista Ceres*, v.56(2), p.199-203, 2009.
- MAJURE, L. C.; PUENTE, R.; PINKAVA, D. J. Miscellaneous chromosome numbers in Opuntieae DC. (Cactaceae) with a compilation of counts for the group. *Haseltonia*, v.18, p.67-78, 2012a.
- MAJURE, L.C.; PUENTE, R.; GRIFFITH, M.P.; JUDD, W.S.; SOLTIS, P.S.; SOLTIS, D.S. Phylogeny of *Opuntias*.s. (Cactaceae): Clade delineation, geographic origins, and reticulate evolution. *American Journal of Botany*, v.99(5), p.847-864, 2012b.
- MAJURE, L.C.; JUDD, W.S.; SOLTIS, P.S.; SOLTIS, D.S. Phylogeny of *Opuntia* s.s. (Cactaceae): Cyto geography of the Hemifusa clade of the *Opuntia* s.s. Mil.. 1754 (Cactaceae, Opuntioideae, Opuntieae): correlations with pleistocene refugia and morphological traits in a polyploid complex. *Comparative Cytogenetics*, v.6(1), p.53-77, 2012c.
- MIHALTE, L.; SESTRAS, R.E.; FESZT, G.; TAMAS, E. Assessment of genetic variation on four genera of Cactaceae using taxonomic, cytological and molecular markers methods. *Plant Omics Journal*, v.4(3), p.142-148, 2011.
- MOHANTY, S.; DAS, A.B.; DAS, P. Analysis of chiasma frequency and nuclear DNA variation in some species of *Mammillaria*. *Cytobios*, v.88, p.173-181, 1996.
- MOHANTY, S.; DAS, A.B.; DAS, P. Studies on nuclear and meiotic chromosomes in 8 species on *Mammillaria*. *Cytologia*, v.62, p.331-336, 1997.
- MOORE, R. J. Index To Plant Chromosome Numbers 1967-1971. *Regnum Vegetabile*, v.90, 1973, p.539.
- NEGRÓN-ORTIZ, V. Reproductive biology of a rare cactus, *Opuntia spinosissima* (Cactaceae), in the Florida Keys: why is seed set very low? *Sexual Plant Reproduction*, v.11, p.208-212, 1998.
- NEGRON-ORTIZ, V. Chromosome numbers, nuclear DNA

- content, and polyploidy in *Consolea*, a endemic Cactus of Caribbean Island. *American Journal of Botany*, v.94(8), p.1360-1370, 2007.
- NYFFELER, R. Phylogenetic relationships in the cactus family (Cactaceae) based on evidence from *trnK/matK* and *trnL-trnF* sequences. *American Journal of Botany*, v.89, p.312-326, 2002.
- ORTEGA-BAES, P.; GOROSTIAGUE, P. Extremely reduced sexual reproduction in the clonal cactus *Echinopsis thelegona*. *Plant Systematics and Evolution*, v.299, p.785-791, 2013.
- ORTOLANI, F. A.; MATAQUEIRO, M. F.; MORO, J. R. Caracterização citogenética em *Schlumbergera truncata* (Haworth) Moran e *Schlumbergera x buckleyi* (T. Moore) Tjaden (Cactaceae). *Acta Botanica Brasílica*, v.21(2), p.361-367, 2007.
- PALOMINO, G.; DOLEZEL, J.; CID, R.; BRUNNER, I.; MÉNDEZ, I.; RUBLUO, A. Nuclear genome stability of *Mammillaria san-angelensis* (Cactaceae) regenerants induced by auxins in long-term in vitro culture. *Plant Science*, v.141, p.191-200, 1999.
- PALOMINO, G.; HERAS, H. M. Karyotypic studies in *Opuntia cochineria*, *O. hyptiacantha*, and *O. streptacantha* (Cactaceae). *Caryologia*, v.54(2), p.147-154, 2001.
- PARKS, C.; BOYLE, T.H. Variation in ploidy level, fertility, and breeding behavior in cultivated *Schlumbergera* (Cactaceae). *ISHS Acta Horticulturae* 623:XXVI International Horticultural Congress, Plant Genetic Resources, The Fabric of Horticulture's Future. 2003.
- PIERCE, B. *Genética: um enfoque conceitual*. Rio de Janeiro, Guanabara Koogan, 2004. p. 247-254.
- PIMIANTA-BARRIOS, E.; MUÑOZ-URÍAS, A. Domesticação das opuntias e variedades cultivadas. In: *Agroecologia: cultivo e usos de palma forrageira*. SEBRAE/PB, 2001. p.58-63.
- PINKAVA, D. J. On the evolution of the continental North American Opuntioideae. 2002. In: SEGURA, S.; SCHEINVAR, L.; OLALDE, G.; LEBLANC, O.; FILARDO, S.; MURATALLA, A.; GALLEGOS, C.; FLORES, C. Genome sizes and ploidy levels in Mexican cactus pear species *Opuntia* (Tourn.) Mill. series *Streptacanthae* Britton et Rose, *Leucotrichae* DC., *Heliabravoanae* Scheinvar and *Robustae* Britton et Rose. *Genetics Resources and Crop Evolution*, v.54, p.1033-1041, 2007.
- PINKAVA, D. J.; McLEOD, M. G.; MCGILL, L. A.; BROWN, R. C. Chromosome numbers in some cacti of western North America. II. *Brittonia*, v.25, p.2-9, 1973.
- PINKAVA, D. J.; REBMAN, J.B.; BAKER, M.A. Chromosome numbers in some cacti of western North America - VII. *Haseltonia*, v.6, p.32-40, 1998.
- POWELL, A. M.; WEEDIN, J. F. Chromosome numbers in Chihuahuan desert Cactaceae. III. *Trans-Pecos Texas*. *American Journal of Botany*, v.88(3), p.481-485, 2001.
- ROSS, R. Chromosome counts, cytology, and reproduction in the Cactaceae. *American Journal of Botany*, v.68, p.463-470, 1981.
- SAHLEY, C. T. Bat and Hummingbird Pollination of an Autotetraploid Columnar Cactus, *Weberbauerocereus weberbaueri* (Cactaceae). *American Journal of Botany*, v.83(10), p.1329-1336, 1996.
- SCHLUMBERGER, B.; RENNER, S.S. Molecular phylogenetics of *Echinopsis* (Cactaceae): polyphyly at all levels and convergent evolution of pollination modes and growth forms. *American Journal of Botany*, v.99(8), p.1335-1349, 2012.
- SEGURA, S.; SCHEINVAR, L.; OLALDE, G.; LEBLANC, O.; FILARDO, S.; MURATALLA, A.; GALLEGOS, C.; FLORES, C. Genome sizes and ploidy levels in Mexican cactus pear species *Opuntia* (Tourn.) Mill. Series *Streptacanthae* Britton et Rose, *Leucotrichae* DC., *Heliabravoanae* Scheinvar and *Robustae* Britton et Rose. *Genetics Resources and Crop Evolution*, v.54, p.1033-1041, 2007.
- STOCKWELL, P. Chromosome numbers of some the Cactaceae. *Botanical Gazette*, v.96, p.565-570, 1935.
- TAYLOR, N. P. *Taxonomy and Phytogeography of the Cactaceae of eastern Brazil*. 2000, 414f. Tese ('Doctor of Philosophy') - Royal Botanic Garden, Kew.
- TEL-ZUR, N.; ABBO, S.; MIZRAHI, Y. Cytogenetics of semi-fertile triploid and aneuploid intergeneric vine cacti hybrids. *Journal of Heredity*, v.96(2), p.124-131, 2004.
- WEEDIN, J.F.; POWELL, A.M. IOPB chromosome number reports LX. *Taxon*, v.27, p.223-231, 1978.