



UNIVERSIDADE FEDERAL DA PARAÍBA
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA

CHARLYS SEIXAS MAIA DORNELAS

VARIABILIDADE CARIOTÍPICA EM CONVULVULACEAE, COM ÊNFASE NOS
GÊNEROS *Jacquemontia* CHOISY E *Ipomoea* L.

AREIA

2022

CHARLYS SEIXAS MAIA DORNELAS

**VARIABILIDADE CARIOTÍPICA EM CONVULVULACEAE, COM ÊNFASE NOS
GÊNEROS *Jacquemontia* CHOISY E *Ipomoea* L.**

Tese submetida como requisito para obtenção do grau de Doutor em Agronomia no Programa de Pós-Graduação em Agronomia. **Área de concentração:** Agricultura Tropical.

AREIA

2022

Catálogo de Publicação na Fonte. UFPB - Biblioteca Setorial do CCA AREIA

D713v Dornelas, Charlys Seixas Maia.

VARIABILIDADE CARIOTÍPICA EM CONVULVULACEAE, COM
ÊNFASE NOS GÊNEROS Jacquemontia CHOISY E Ipomoea L. /Charlys Seixas Maia Dornelas. -
Areia, 2022.
133 f. : il.

Orientação: Leonardo Pessoa Felix.Tese (Doutorado) - UFPB/CCA.

1. Agronomia. 2. Bandeamento cromossômico. 3. Citogenética. 4. Citotaxonomia. 5. Evolução
cariotípica. I. Felix, Leonardo Pessoa. II. Título.

UFPB/CCA-AREIA

CDU 631/635(043.2)

CHARLYS SEIXAS MAIA DORNELAS

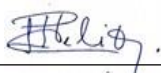
**VARIABILIDADE CARIOTÍPICA EM CONVULVULACEAE, COM ÊNFASE NOS
GÊNEROS *Jacquemontia* CHOISY e *Ipomoea* L.**

Tese submetida como requisito para obtenção do
grau de Doutor em Agronomia no Programa de Pós-
Graduação em Agronomia. **Área de concentração:**
Agricultura Tropical

.

Aprovado em: 21/12/2022

BANCA EXAMINADORA



Profº Dr. Leonardo Pessoa Felix (UEPB-CCA) - Presidente



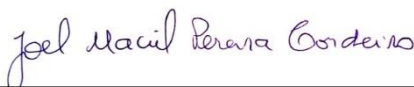
Profª Drª Riselane de Lucena Alcântara Bruno (UEPB- CCA) - Titular



Drª. Dilma Maria de Brito Melo Trovão (UEPB- DCB) - Titular



Drª Lania Isis Ferreira Alves (INSA-FAPESQ) - Titular



Profº Dr Joel Maciel Pereira Cordeiro (UEPB) - Titular

Im memorian: Prof. Genaro Viana Dornelas. Homem
sábio, simples e humilde. Meu pai, primeiro professor de
Botânica.

Dedico

AGRADECIMENTOS

Primeiramente a Deus, criador de todas as coisas, fonte da ciência, fortaleza e sabedoria do ser humano. Agradeço pela força, coragem, proteção e inteligência durante todos os momentos da minha vida

.Ao PPGA (Programa de Pós-Graduação em Agronomia) pelo suporte técnico. Ao INSA (Instituto Nacional do Semiárido) pelo apoio institucional e cessão de equipamentos, e ao Laboratório de Citogenética Vegetal da UFPE (Universidade Federal de Pernambuco) pela concessão de uso do laboratório;

Ao professor Leonardo Pessoa Felix pela orientação e ensinamentos na área de Botânica e Citogenética. Erton Almeida (UFPE) pelo auxílio em identificações taxonômicas, concessão de materiais vegetais e apoio em trabalhos de campo.

Aos meus coorientadores Maria Teresa Buril e em especial Felipe Nollet Medeiros de Assis, pela elaboração do trabalho. Aos avaliadores Prof^a Dr^a Riselane de Lucena Alcântara Bruno, Dr^a Lania Isis Ferreira Alves, Dr. Joel Maciel Pereira Cordeiro e a Prof^a Dr^a Maria de Brito Melo Trovão pelas contribuições valiosas na melhoria do trabalho.

A minha esposa Dilane de Oliveira Ribeiro de Moura e minha filha Camila Moura Maia Dornelas, pelo apoio que sempre me deram durante toda a minha caminhada na execução do trabalho. Grato pela compreensão, com as minhas horas de ausência.

Ao meu pai Genaro Viana Dornelas (in memoriam), meu maior incentivador desde o início.

A minha Mãe Maria das Graças Seixas Maia Dornelas, meus irmãos, Valeska Dornelas, Carina Dornelas, Genaro Junior, Ulisses Dornelas e Genaro Dornelas, aos meus sobrinhos, Arthur Dornelas e Beatriz Dornelas e meus cunhados Allan Gustavo e Rodrigo Batista pelo apoio sempre dado durante toda a minha vida.

Aos amigos do laboratório de Citogenética vegetal da UFPB: Saulo Alves, Enoque, Achilles, William, Rosemere, Ronimere, Maria das Graças, Rodrigo Garcia, José Lorivaldo, Talita

Kelly, Karla, Ingrid Torres; Aos amigos da UFPE: Cláudio Montenegro e Sibelly Dias; Aos amigos Luciana Ledra, Adriana, Maria José, Sarah Nascimento, Lânia Isis, Cattleya e Normanda. A todos sou grato pelo companheirismo e apoio no decorrer dos estudos e pesquisas. Ao amigo, Rui Barbosa do Laboratório de Sememntes do CCA-UFPB, pela ajuda no processo de execução do trabalho, com sua contribuição na quebra de dormencia das sementes das especies analisadas.

Muito Obrigado!

"Não existe saber mais ou saber menos, existem saberes diferentes".

Paulo Freire

RESUMO Convolvulaceae é cosmopolita, exibindo 60 gêneros e aproximadamente 2.000 espécies. A família é representada por duas linhagens principais, as subfamílias Dicranostyloideae e Convolvuloideae. Em Dicranostyloideae, Jacquemontia apresenta ca. 120 espécies distribuídas em regiões tropicais e subtropicais, e no Brasil ocorrem 50 espécies, principalmente em áreas de Caatinga e Cerrado. Apenas 6% das espécies do gênero são citologicamente conhecidas, expondo a série com $2n = 18$ e 20 . Por outro lado, Convolvuloideae é um grupo de plantas formado por gêneros com $n = 15$ e elevada estabilidade de números cromossômicos. O gênero mais conhecido cariologicamente é Ipomoea, com cerca de 800 espécies das quais 85 apresentam números cromossômicos contabilizados. O presente trabalho objetivou caracterizar os cariótipos em representantes da subfamília Dicranostyloideae com ênfase em Jacquemontia ocorrentes no semiárido, bem como em representantes diploides de Convolvuloideae, com ênfase em Ipomoea, por meio da técnica de bandeamento com fluorocromos e citometria de fluxo. Em Dicranostyloideae, os números cromossômicos para as espécies analisadas são inéditos: $2n = 18$ em Jacquemontia corymbulosa e J. evolvuloides, $2n = 20$ em J. chrysanthera, J. nodiflora e J. sphaerostigma, e $2n = 36$ em J. mucronifera e J. pentanthos. Dinetus truncatus, grupo externo, apresentou $2n = 28$. Todas as espécies analisadas apresentaram bandas CMA+ terminais. Adicionalmente, J. sphaerostigma apresentou duas bandas CMA+ pericentroméricas, enquanto J. nodiflora e J. pentanthos exibiu bandas DAPI+ terminais. As espécies diploides J. sphaerostigma, J. corymbulosa e J. nodiflora mostraram $1C = 0,93pg$, $1,13pg$ e $1,41pg$, respectivamente, enquanto as poliploides J. pentanthos apresentou $1C = 2,25pg$ e J. mucronifera $1C = 2,32pg$. Em Convolvuloideae, novas contagens foram registradas para oito espécies pertencentes aos gêneros Camonea, Ipomoea e Operculina. Cromossomo B foi registrado em uma população de I. bahiensis. O número básico $x = 15$ foi sugerido para a subfamília Convolvuloideae. São apresentados os primeiros registros de tamanho do genoma para os gêneros Camonea, Distimake e Stictocardia, bem como para seis espécies de Ipomoea. O conteúdo de DNA variou de $1C = 0,78pg$ em I. bahiensis até $1,38pg$ em Distimake dissectus. Foram identificados dois tipos de bandas heterocromáticas em Convolvuloideae, bandas CMA+ é o tipo predominante, enquanto bandas DAPI+ é o tipo incomum, ocorrendo quatro padrões de bandeamento nos cariótipos dos representantes da subfamília. Dentre os gêneros da subfamília Dicranostyloideae, a série com $n = 9, 10, 12, 13, 14, 15$ evidencia a importância da disploidia na diversificação da subfamília. De acordo com as relações intergenéricas do grupo, provavelmente Jacquemontia se originou a partir de um ancestral com $n = 10$, com disploidia descendente para $n = 9$ ocorrendo diversas vezes ao longo da diversificação do gênero. As espécies J. mucronifera e J. pentanthos possivelmente são neopoliploides que não experienciaram drásticas reduções no tamanho do genoma, como se observa durante a diploidização de poliploides mais antigos. O tamanho do genoma se constitui em um parâmetro citotaxonômico eficiente para a delimitação das espécies de Jacquemontia ocorrentes no semiárido brasileiro, incluindo as espécies do complexo J. pentanthos. Em Convolvuloideae, os dados evidenciam a ocorrência de evolução não paralela entre o tamanho do genoma e a heterocromatina. Este cenário sugere que o tamanho do genoma e o número cromossômico possivelmente representam estratégias evolutivamente estáveis associadas à adaptação e especiação na subfamília, enquanto o legado da variação na heterocromatina permanece desconhecido.

Palavras-chaves: bandeamento cromossômico; citogenética; citotaxonomia; evolução cariotípica; fluorocromos; número básico; poliploidia; tamanho do genoma.

ABSTRACT Convolvulaceae is cosmopolitan, with 60 genera and ca. 2,000 species. The family is represented by two main lineages, the subfamilies Dicranostyloideae and Convolvuloideae. In Dicranostyloideae, Jacquemontia presents ca. 120 species distributed in tropical and subtropical regions, and in Brazil there are 50 species, mainly in areas of Caatinga and Cerrado. Only 6% of the genus are cytologically known, showing the series with $2n = 18$ and 20 . On the other hand, Convolvuloideae is a group of plants formed by genera with $n = 15$ and high stability of chromosome numbers. Karyologically, the best-known genus is Ipomoea, with ca. 800 species of which 85 have recorded chromosome numbers. This study aimed to characterize the karyotypes in representatives of the subfamily Dicranostyloideae, with emphasis on Jacquemontia occurring in the semi-arid region, as well as in diploid species of Convolvuloideae with emphasis on Ipomoea, using fluorochrome banding technique and flow cytometry. In Dicranostyloideae, the chromosome numbers for the species analyzed are new: $2n = 18$ for Jacquemontia corymbulosa and J. evoluloides, $2n = 20$ for J. chrysanthera, J. nodiflora and J. sphaerostigma, and $2n = 36$ for J. mucronifera and J. pentanthos. Dinetus truncatus, the outgroup, has $2n = 28$. All analyzed species exhibited terminal CMA+ bands. Additionally, J. sphaerostigma has two pericentromeric CMA+ bands, while J. nodiflora and J. pentanthos have terminal DAPI+ bands. The diploid species J. sphaerostigma, J. corymbulosa and J. nodiflora has $1C = 0.93\text{pg}$, 1.13pg and 1.41pg , respectively, while the polyploids J. pentanthos exhibited $1C = 2.25\text{pg}$ and J. mucronifera has $1C = 2.32\text{pg}$. In Convolvuloideae, new counts were recorded for eight species belonging to the genera Camonea, Ipomoea and Operculina. B chromosome was recorded in a population of I. bahiensis. The basic number $x = 15$ has been suggested for the subfamily Convolvuloideae. The first genome size records are presented for the genera Camonea, Distimake and Stictocardia, as well as for six species of Ipomoea. DNA content ranged from $1C = 0.78\text{pg}$ in I. bahiensis to 1.38pg in Distimake dissectus. Two types of heterochromatin bands were identified in Convolvuloideae, CMA+ band is the predominant type, while DAPI+ band is the uncommon type, with four band patterns occurring in the karyotypes of the subfamily. Among the genera from Dicranostyloideae, the series with $n = 9, 10, 12, 13, 14, 15$ shows the importance of dysploidy in the diversification of the subfamily. According to the intergeneric relationships in Dicranostyloideae, Jacquemontia probably originated from an ancestor with $n = 10$, with descendant dysploidy to $n = 9$ occurring several times during the diversification of the genus. The species J. mucronifera and J. pentanthos possibly are neopolyploids that did not experience drastic reductions in genome size, as observed during the diploidization of older polyploids. Genome size constitutes an efficient cytotaxonomic parameter for the delimitation of Jacquemontia species occurring in the Brazilian semi-arid region, including the species of the J. pentanthos complex. In Convolvuloideae, data show the occurrence of non-parallel evolution between genome size and heterochromatin. This scenario suggests that genome size and chromosome number possibly represent evolutionarily stable strategies associated with adaptation and speciation in the subfamily, while the legacy of variation in heterochromatin remains unknown.

Keywords: basic number; chromosome banding; cytogenetics; cytotaxonomy; fluorochromes; genome size; karyotypic evolution; polyploidy.

LISTA DE FIGURAS E TABELAS

Capítulo 1. IAPT chromosome data 35 - Convolvulaceae	
Figura 1 Métáfases mitótica em espécies de Convolvulaceae.....	33
Figura 2 Métáfases mitóticas em espécie de Convolvulaceae.....	34
Figura 3. Inflorescencia em espécies de Convolvulaceae.....	35
Capítulo 2. Disploidia em espécies diploides e Poliploides associada a complexos taxonômicos caracterizam o genero <i>Jacquemontia</i> Choisy (Convolvulaceae: Dicranostyloidae	
Figura 1. Célula mitóticas coradas com flurocromo CMA e DAPI.....	70
Figura 2. Evolução Cariotípica e reconstrução do número cromossomico basico (x) em Dicranostyloideae com base na filogenia proposta por Simões et. (2022) por estimativa de maxima probabilidade no ChromEvol.....	71
Tabela 1. Especies de convolvulaceae analisadas por meio da dupla coloração com os fluorocromos CMA e DAPI.....	73
Tabela 2. Estimativas da probabilidade log e critério de informação Akaike (AIC) sobre o conjunto de dados analisados pelo software Chromevo.....	74
Tabela 3. Médias do tamanho do genoma comparadas por meio da ANOVA e teste de Tukey.....	74
Capítulo 3. Variabilidade da heterocromatina e tamanho do genoma em espécies diploides de <i>Ipomoea</i> e gêneros relacionados (Convolvulaceae: Convolvuloideae)	
Figura 1. Células mitóticas coradas com os fluorocromos CMA e DAPI em representantes diploides da sufamília Convolvuloideae.....	111
Figura 2. Células mitóticas coradas com os fluorocromos CMA e DAPI em representantes diploides da sufamília Convolvuloideae.....	112
Figura 3. Número cromossômico básico mais provável para Convolvuloideae por estimativa de máxima probabilidade no ChromEvol, com base na filogenia proposta por Simões et al. (2022).....	113
Tabela 1. Espécies de Convolvuloideae analisadas por meio da dupla coloração com os fluorocromos CMA e DAPI e citometria de fluxo. As espécies, vouchers, locais de coleta, números cromossômicos (2n), tamanho do genoma (1C) em picogramas e padrões de bandas heterocromáticas são apresentadas.....	114
Tabela 2. Sumário dos oito modelos do ChromEvol para a análise filogenética proposta por	

Simões et al. (2022), considerando os registros de números cromossômicos disponíveis para cada gênero. São apresentados os valores de Log-likelihood e AIC.....116

Tabela 1 complementar. Espécies da família Convolvulaceae para as quais há registros de números cromossômicos haploides (n) e/ou diploides (2n), organizados conforme Stefanovic et al. (2002, 2003)

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL	12
2. FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA.....	14
2.1 CONVULVULACEAE L.....	14
2.2 Jacquemontia Choisy.....	15
2.3 Ipomoea L.....	16
3. CITOGÉNÉTICA	17
3.1 Números cromossómicos em Convolvulaceae	18
3.2 Tamanho do genoma	19
3.3 Bandeamento com CMA/DAPI	21
4. POLIPLOIDIA.....	21
5. DISPLOIDIA	24
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	25
CAPÍTULO I	
IAPT- Chromosome Data 35 – CONVULVULACEAE.....	44
CAPÍTULO II	
Disploidia em espécies diploides e poliploidia associada a complexos taxonómicos caracterizam o género <i>Jacquemontia</i> choisy (DICRANOSTYLOIDEAE: CONVULVULACEAE).....	56
CAPÍTULO III	
Variabilidade da heterocromatina e tamanho do genoma em espécies diploides de <i>Ipomoea</i> l. e êneros relacionados (CONVOLVULOIDEAE: CONVULVULACEAE).....	87

1. INTRODUÇÃO GERAL

A família Convolvulaceae é cosmopolita, apresentando 60 gêneros e cerca de 2.000 espécies (Simões et al., 2022), com distribuição mundial, ocorrendo principalmente em regiões tropicais e subtropicais (Stefanovic et al., 2002, 2003; Staples & Brummitt, 2007). A família é monofilética com base em dados moleculares (Simões et al., 2022), e de reconhecida importância econômica em nível global, destacando-se *Ipomoea batatas* (L.) Lam (batata-doce) na indústria alimentícia (Srivastava et al., 2018; Wood et al., 2020) e *Jacquemontia* Choisy (Buril, 2013) como ornamentais.

Citologicamente Convolvulaceae é pouco conhecida, com números cromossômicos descritos para 223 espécies, o que corresponde a 12% de toda a família (Rice et al., 2015). Contudo, uma grande parte dos registros refere-se apenas a alguns gêneros, em especial *Ipomoea* L. (85 espécies), *Convolvulus* L. (40 espécies) e *Cuscuta* L. (36 espécies), ou seja, 72% das contagens para a família restringem-se a três gêneros. Além disso, diversos gêneros apresentam poucos registros de números cromossômicos, algumas vezes apenas uma contagem, e 31 gêneros não apresentam nenhum registro de número cromossômico. Apesar dos poucos registros, o grupo apresenta uma extensa variação de números cromossômicos, com números variando de $2n = 8$ em *Cuscuta babylonica* (Pazy & Plitmann, 2002) até $2n = 120$ em *Ipomoea batatas* (Sampathkumar, 1968).

A família é ainda menos conhecida em termos de tamanho do genoma, com apenas 52 espécies (2,7% da família) com registros de valor 1C DNA na literatura, variando de $1C = 0,48\text{pg}$ em *Cuscuta campestris* (Kubešová et al., 2010) até $1C = 32,77\text{pg}$ em *Cuscuta indecora* (McNeal et al., 2007), uma elevada variação de 68 vezes. Da mesma forma que os registros de números cromossômicos, a maioria dos registros se restringem aos gêneros *Ipomoea* (27 espécies) e *Cuscuta* (15 espécies) e *Convolvulus* (8 espécies).

Com exceção do gênero *Ipomoea*, a maioria dos registros de números cromossômicos para a família Convolvulaceae foi realizada por meio de técnicas de coloração convencionais, restringindo a informação cariológica disponível ao número, morfologia e tamanho cromossômicos. Do ponto de vista da variação cromossômica numérica, a poliploidia e a disploidia são os eventos mais claramente relacionados a diversificação da família. Alguns gêneros apresentam extensa variação, em especial *Cuscuta*, cuja diversificação tem sido atribuída a poliploidia, disploidia (Ibiapino et al., 2022), e agmatoploidia, fenômeno comum em espécies que apresentam cromossomos holocinéticos (Garcia, 2001).

A poliploidia, ou duplicação de todo o genoma, é um mecanismo de evolução importante em plantas, marcadamente em Angiospermas (Lysak et al., 2007; Jiao et al., 2011; Escudero & Wendel, 2020). Atualmente se sabe que todas as plantas com flores compartilham um evento de poliploidia ancestral, o que em parte explicaria a rápida diversificação e domínio dos ecossistemas terrestres pelas plantas com flores (Jiao et al., 2011). A principal hipótese considera a poliploidia como um evento gerador de “matéria prima” genética disponível para mutar e originar novidades evolutivas com potencial adaptativo (Jiao et al., 2011; Dodsworth et al., 2016; Carta et al., 2018). Dessa forma, sugere-se que uma linhagem poliploide apresenta o potencial de diversificação rápida e adaptação, em função das cópias gênicas duplicadas livres para adquirir funções diferentes, um fenômeno denominado neofuncionalização (Dodsworth et al., 2016; Chase et al., 2022). Por outro lado, a maioria das Angiospermas atuais apresentam números cromossômicos que variam entre $n = 7$ à 20 (Guerra et al., 2008; Escudero & Wendel, 2020.), uma contradição quando se considera que a poliploidia é um fenômeno recorrente no grupo.

Tão importante quanto, ou talvez mais importante que a poliploidia para a evolução das Angiospermas, são os rearranjos cromossômicos pós-poliploidia (Dodsworth et al., 2016). As reorganizações cromossômicas que ocorrem em uma linhagem poliploide podem aumentar ou reduzir os números cromossômicos ao longo da diversificação de um grupo, originando séries gradativas de números cromossômicos crescentes ou decrescentes (Carta et al., 2018). Esse fenômeno, conhecido como disploidia, tem sido reconhecido em diversas linhagens de angiospermas, e envolve diferentes tipos de alterações cromossômicas estruturais complexas, que tendem a regularizar os genomas para a segregação dissômica na meiose ao longo de milhares de anos, sendo conhecido como diploidização (Dodsworth et al., 2016). Dessa forma, os números cromossômicos pós-poliploidia aumentam quando a estratégia é possibilitar maior variabilidade genética em longo prazo, ou diminuem quando é mais importante preservar genes adaptativos importantes em curto prazo (Darlington, 1937; Stebbins, 1950), resultando em números cromossômicos que mascaram eventos de duplicação do genoma em linhagens ancestrais.

A família Convolvulaceae é representada por duas linhagens principais, as subfamílias Dicranostyloideae e Convolvuloideae (Simões et al., 2022). A variação cromossômica numérica registrada para os gêneros em Dicranostyloideae revela uma série dispoloide com $n = 9, 10, 12, 13, 14$ e 15 (Rice et al., 2015), sugerindo que a disploidia é um evento importante para a diversificação do grupo. Por outro lado, a subfamília Convolvuloideae é

marcantemente caracterizada por um número básico $x = 15$ (Ibiapino et al., 2022), estabilidade de números cromossômicos na maioria dos gêneros, eventos de poliploidia recorrentes e gêneros potencialmente neopoliploides com $n = 30$ (Rice et al., 2015). Não obstante a ocorrência de sobreposição entre poliploidia e disploidia em ambas as linhagens, parece evidente que cada umas das subfamílias em Convolvulaceae tem se diversificado por meio de estratégias de evolução cromossômica distintas.

O presente trabalho objetivou analisar estas estratégias de evolução cromossômica em Convolvulaceae, partindo do registro de números cromossômicos inéditos para a família (capítulo 1), bem como analisando a variabilidade cariotípica nos gêneros *Jacquemontia* em Dicranostyloideae (capítulo 2) e *Ipomoea* em Convolvuloideae (capítulo 3). Para tanto, foram analisados dados de números cromossômicos, padrões de bandas heterocromáticas e tamanho do genoma, a fim de realizar uma caracterização mais detalhada dos cariótipos, e fornecer evidências sobre os mecanismos envolvidos na evolução cariotípica do grupo.

2. FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1 CONVULVULACEAE L.

Convolvulaceae Juss. apresenta 60 gêneros e cerca de 2.000 espécies, com distribuição mundial, ocorrendo principalmente em regiões tropicais e subtropicais (Simões et al., 2022). Apesar de amplamente diversificadas nas regiões tropicais, estima-se que o grupo tenha se originado na Ásia há aproximadamente 40 - 45 milhões de anos (Simpson & Ogorzaly, 1995), tendo se distribuído para outros continentes por dispersão (Buriel, 2013). No Brasil, estão registrados até o momento 24 gêneros e 428 espécies, presentes em todas as regiões e domínios fitogeográficos, com maior riqueza de espécies no Cerrado, Mata Atlântica e Caatinga (BFG, 2018). São mais frequentes em áreas de vegetação aberta e afloramentos rochosos, por vezes dunas ou regiões pantanosas (Staples & Brummitt, 2007). É uma das famílias mais diversas dos ecossistemas semiáridos do Brasil e apontada entre as dez famílias mais numerosas da Caatinga (Queiroz et al., 2006). Os representantes da família são bastante diversificados, podendo apresentar hábito herbáceo, arbustivo, frequentemente lianas, raramente árvores ou parasitas áfilas como *Cuscuta* (Staples & Brummitt, 2007).

Estudos filogenéticos, baseados em dados de sequenciamento de DNA, confirmam o monofiletismo das Convolvulaceae, grupo-irmão de Solanaceae (Stefanović et al., 2002,

2003; Simões et al., 2022). Esta condição é suportada pela ocorrência de sinapomorfias bastante evidentes, incluindo a deleção do íntron do gene plastidial *rpl2* em todas as Convolvulaceae, principal característica que a define como uma linhagem distinta de outras famílias de Angiospermas (Stefanović et al., 2002). As análises moleculares suportam a existência de duas principais linhagens em Convolvulaceae, informalmente tratadas como as subfamílias Convolvuloideae e Dicranostyloideae (Stefanović et al., 2002, 2003; Simões et al., 2022). O gênero *Cuscuta*, entretanto, permanece de posição incerta (Simões et al., 2022). Há diversos gêneros de importância econômica no grupo, destacando-se *Ipomoea* (Convolvuloideae) na indústria alimentícia e com diversas espécies ornamentais, *Jacquemontia* (Dicranostyloideae) com elevado potencial ornamental, e *Cuscuta* como parasitas afilos principalmente de plantas herbáceas, além de representantes utilizados na indústria farmacêutica.

2.2 *Jacquemontia* Choisy

O gênero *Jacquemontia* destaca-se por ser um dos maiores e mais complexos da família Convolvulaceae, cujas espécies brasileiras foram recentemente revisadas e 17 espécies foram lectotipificadas para a correta aplicação da nomenclatura (Buril & Staples, 2018). O gênero é monofilético (Buril, 2013), apresentando aproximadamente 120 espécies predominantemente Neotropicais (Mabberley, 2017), cujas relações infragenéricas permanecem pouco esclarecidas. Na região semiárida do Brasil, considerada um centro de diversidade para o gênero, ocorrem aproximadamente 30 espécies, cuja maioria é endêmica (Bianchini & Ferreira, 2010; Buril & Alves, 2011; Buril et al., 2015). A complexidade taxonômica do gênero está relacionada a sobreposição de características morfológicas, o que torna difícil a identificação de suas espécies por meio da análise morfológica (Buril & Alves, 2011; Buril & Staples, 2018).

Citologicamente pouco conhecido, *Jacquemontia* apresenta registros de números cromossômicos para apenas oito espécies, representando 6% do gênero (Tabela 1 suplementar). Não há na literatura nenhum registro de tamanho do genoma para o gênero, bem como as informações cariológicas disponíveis se baseiam em técnicas de coloração convencionais, restringindo as informações cariotípicas ao número, tamanho e morfologia cromossômicas. Os números cromossômicos variam de $2n = 18$ para seis espécies (Lewis et al., 1962; Sampathkumar, 1979; Coleman, 1982; Yeh & Tsai, 1995; Pitrez et al., 2014), e $2n =$

20 para duas espécies (Jones, 1968; Robertson, 1970; Sampathkumar, 1979). Esta variação cromossômica é fortemente sugestiva de que a disploidia é um mecanismo de evolução cariotípica importante para a diversificação do gênero. Por outro lado, em virtude da escassez de informações cariológicas, a variação cromossômica numérica no grupo pode estar subestimada, obscurecendo o entendimento sobre a evolução do grupo.

2.3 *Ipomoea* L.

O gênero *Ipomoea* L. é o que apresenta maior riqueza específica da família, englobando aproximadamente 800 espécies (Wood et al., 2020), com maior ocorrência nas regiões tropicais e subtropicais (Wood & Scotland, 2017), das quais 336 são registradas para as Américas (Austin et al. 2015). No Brasil, são encontradas cerca de 160 espécies registradas em todas as regiões e domínios fitogeográficos (Simão-Bianchin et al., 2022). Desse total de espécies, 33 foram, até o momento, registradas para a Paraíba como o gênero associado a todos os tipos vegetacionais do Estado (Simão-Bianchin et al., 2022). Mais recentemente, análises filogenéticas moleculares têm sido úteis para a obtenção de uma melhor compreensão da taxonomia do grupo (Stefanović et al., 2002, 2003; Simões et al., 2022).

As espécies de *Ipomoea* são caracterizadas, em sua grande maioria, por reunir plantas com hábito trepador ou lianescente sem gavinha, com algumas delas apresentando hábito arbustivo ou subarbustivo (Wood et al., 2020). Vários representantes deste grupo apresentam importância ornamental, medicinal e alimentícia, sendo *Ipomoea batatas* (L.) Lam., popularmente denominada “batata-doce”, a espécie mais conhecida por ser amplamente cultivada pelo consumo de suas raízes que formam tubérculos ricos em amido (Simões et al., 2022). Por outro lado, também possui representantes tóxicas e outras consideradas daninhas pelo hábito volúvel que dificulta o crescimento de outras plantas (Simão-Bianchini, 1998).

Diferentemente de outros gêneros na família Convolvulaceae, *Ipomoea* é cromossomicamente estável, apresentando $2n = 30$ para a maioria das espécies com registro de números cromossômicos disponíveis na literatura (Tabela 1). A poliploidia é o principal mecanismo de evolução cariotípica do grupo, com alguns tetraploides ($2n = 60$), hexaploides e octaploides como *Ipomoea batata* ($2n = 90$ e 120 , respectivamente). Registros de tamanho do genoma são conhecidos para 27 espécies do gênero (Tabela 2), que apresenta uma variação de $1C = 0,63\text{pg}$ em *Ipomoea quamoclit* (Veselý et al., 2012) até $1C = 2,30$ em *Ipomoea batatas* (Ozias-Akins & Jarret, 1994). Comparando às demais Convolvulaceae, o gênero

Ipomoea apresenta-se melhor estudado, em termos cariológicos, possivelmente por sua importância econômica, embora apenas 10% de suas espécies apresentam números de cromossomos registrados na literatura e 3% com tamanho do genoma conhecidos.

3. CITOGENÉTICA

A citogenética compreende todo e qualquer estudo relativo ao cromossomo isolado ou em conjunto, condensado ou distendido, tanto no que diz respeito a sua morfologia, organização, função e replicação, quanto a sua variação e evolução (Guerra, 1988). A citotaxonomia corresponde ao uso de dados cariológicos como auxílio na organização e diferenciação taxonômica das espécies (Guerra, 2008). Os caracteres cariotípicos tradicionalmente empregados em estudos taxonômicos ou evolutivos correspondem ao número cromossômico, tamanho e morfologia dos cromossomos e simetria cariotípica (Guerra, 2008; Guerra, 2012).

Mais recentemente, a partir do sequenciamento de genomas completos, bem como por meio de ferramentas da bioinformática, tornou-se possível identificar uma ampla diversidade de sequências de DNA repetitivo e de cópia única (Robledillo et al., 2018). Essas sequências têm sido utilizadas como sondas pela FISH (Hibridização in situ fluorescente) para a identificação da localização física nos cromossomos, ampliando dessa forma o nível de caracterização dos cariótipos (Montenegro et al., 2022). Como consequência, ampliou-se a resolução das análises sobre as reorganizações cromossômicas envolvidas na evolução em grupos filogeneticamente relacionados (Potter et al., 2017; Montenegro et al., 2022). Em grupos morfológicamente complexos, tanto a delimitação de espécies crípticas, quanto incongruências taxonômicas e filogenéticas, podem ser melhor investigadas a partir dessas novas abordagens citogenéticas.

Diferentes espécies apresentam conjuntos de cromossomos distintos, e as mudanças cariotípicas em diversos grupos de plantas têm sido reconhecidas como forças importantes na evolução das espécies vegetais (Rieseberg, 2001; Levin, 2002; Guerra, 2012; Dodsworth et al., 2016; Carta et al., 2018; Chase et al., 2022). As mutações que se acumulam ao longo do tempo podem imprimir diferenças no cariótipo entre espécies relacionadas, alterando principalmente o número, o tamanho e a morfologia dos cromossomos, os padrões de distribuição e composição da heterocromatina, bem como o tamanho do genoma, e são consideradas, portanto, evidências da evolução (Acosta et al., 2016; Chase et al., 2022).

Entretanto, alguns grupos vegetais apresentam números cromossômicos constantes, além de cariótipos simétricos e cromossomos pequenos ($< 2 \mu\text{m}$) de difícil visualização do centrômero. Nesses casos, a análise da variação nos padrões de bandas heterocromáticas aparece como importante ferramenta na análise citotaxonômica, permitindo diferenciar cariótipos com número, tamanho e morfologia similares (ver, por exemplo, Almeida et al., 2007; Barros e Silva et al., 2010; Cordeiro et al., 2017). Isso é possível graças a técnicas de bandeamento com fluorocromos base-específicos que coram diferencialmente as regiões heterocromáticas nos cromossomos, podendo estas regiões variar em número, tamanho e localização nos cromossomos (Guerra et al., 2020).

O uso dos fluorocromos cromomicina A₃ (CMA) e 4'6-diaminidino-2-fenilindol (DAPI), permitem identificar a composição da heterocromatina rica em GC (guanina/citosina) e AT (adenina/timina), respectivamente (Guerra, 2000). O uso da dupla coloração CMA/DAPI tem auxiliado na investigação de questões envolvendo evolução cariotípica (Souza et al., 2012), hibridização e introgressão (Guerra et al., 2020; Nollet et al., 2022), descrição de novas espécies (Almeida et al., 2016; Cordeiro et al., 2022), identificação de cromossomos B (Nollet et al., 2022) e diferenciação de espécies relacionadas (Almeida et al., 2007; Marinho et al., 2018; Cordeiro et al., 2022).

3.1 Números cromossômicos em Convolvulaceae

Os registros de números cromossômicos na literatura para a família Convolvulaceae se iniciam na primeira década do século XX (Ogha, 1916), e se intensificam nas décadas seguintes até arrefecerem no início da década de 80. A partir de então, as informações cariológicas disponíveis para a família tornam-se mais escassas e centralizadas em alguns poucos gêneros de elevada importância econômica, como *Ipomoea*, *Convolvulus* e *Cuscuta*. Esse contexto histórico apresenta implicações importantes para o entendimento da variação cromossômica registrada para a família Convolvulaceae (Tabela 1 suplementar).

Até o final da década de 80 os registros citológicos em Convolvulaceae envolviam predominantemente a utilização de técnicas de coloração convencional, limitando as informações cariológicas ao número e morfologia cromossômica. Além disso, muitos registros inicialmente constituíam-se de listas de números cromossômicos publicadas sem uma documentação fotográfica da célula analisada, ou na melhor das hipóteses, a comprovação das análises realizava-se por meio de uma ilustração dos cariótipos (King,

1935). Posteriormente se observa a descontinuidade dos estudos cariotípicos em Convolvulaceae, o que resultou na escassez de dados, na ausência de comprovação dos registros, e consequentemente na dificuldade de se testarem hipóteses sobre a dinâmica evolutiva envolvida na diversificação dos números cromossômicos na família.

Após aproximadamente um século da primeira publicação de números cromossômicos em Convolvulaceae (Ogha, 1916), 52% dos gêneros ainda não apresentam nenhum registro cariológico, bem como 17% são subamostrados, com registro para apenas uma espécie. Além disso, a maior parte dos registros de números cromossômicos (73%) para a família se concentra nos gêneros *Ipomoea*, *Convolvulus* e *Cuscuta* (Tabela 1). Apesar da escassez de dados, os registros disponíveis evidenciam que a família apresenta elevada variação cromossômica numérica. Com base exclusivamente nas contagens disponíveis, uma diferença marcante nos padrões de variação pode ser observada entre alguns gêneros de Convolvulaceae. Alguns registros, entretanto, questionáveis, especialmente os que diferem muito do contexto geral dentro de cada linhagem e que carecem de confirmações e/ou documentação fotográfica das células. Além disso, outros registros discrepantes referem-se à análise de aneuploidia em híbridos inter e intraespecíficos (Wang *et al.*, 2016). A nossa abordagem seguirá considerando estas possibilidades, na tentativa de evitar a má interpretação ao dimensionar a variação e explicar suas razões.

3.2 Tamanho do genoma

O surgimento dos programas de sequenciamento de DNA na década de 90 fez com que se aumentasse o interesse de estudos sobre o tamanho e evolução do genoma. Esses estudos forneceram os primeiros conhecimentos sobre as diferenças em nível de DNA das espécies, como resultando da mudança do tamanho do genoma, e são valorizadas atualmente nas pesquisas sobre a biodiversidade (Bennett *et al.*, 1998; Leitch & Bennett, 2007; Bennett & Leitch, 2011; Pellicer *et al.*, 2018; Blommaert J. 2020).

A citometria de fluxo se baseia no uso de fluorocromos específicos de ligação ao DNA e na análise da intensidade relativa de fluorescência dos núcleos corados. Um citômetro de fluxo consiste basicamente em: uma fonte de luz, uma câmara de fluxo, fotodetectores e processadores para converter sinais de luz em impulsos elétricos analógicos, conversores e um sistema informático para a análise e armazenamento de dados (Doležel, 1991). A preparação das amostras consiste em cortes feitos em tecido foliar em um tampão que serve para o

isolamento dos núcleos, filtragem e coloração com fluorocromo específico (Loureiro et al., 2007). O citômetro registra a intensidade relativa de fluorescência e a interpretação dos resultados requer uma referência padrão, que é uma espécie com o valor-C já estabelecido (Doležel et al., 2007).

Esta técnica é uma abordagem simples para determinar o conteúdo de DNA nuclear e variações inter e intraespecíficas (Pellicer et al., 2014). Dentro de uma linhagem, é também indicador prático da ploidia e eventos de hibridização (Siljak-Yakovlev et al., 2008). A técnica tem sido útil para as pesquisas sobre a evolução do tamanho do genoma em plantas. Ganhos e perdas de sequências de DNA podem ocorrer durante a especiação vegetal, e a comparação dos tamanhos dos genomas fornece informações sobre os mecanismos envolvidos na diversificação de grupos taxonômicos (Moraes et al., 2017; Faizullah et al., 2021).

As espécies vegetais se destacam dentre os eucariotos por apresentarem uma variação de 2.342 vezes entre o menor genoma, $1C = 0.06$ pg em *Genlisea margaretae* Hutch., (família Lentibulariaceae) e o maior genoma, $1C = 152.23$ pg em *Paris japonica* (Franch. & Sav.), (família Melanthiaceae) (Greilhuber et al., 2007; Pellicer et al., 2010). Esta variabilidade pode ser bem maior tendo em vista que apenas 4% do total estimado de espécies de plantas tiveram seu DNA quantificado (Pellicer et al., 2020). O termo “valor C” ou $1C$ é utilizado para indicar a quantidade de DNA em um núcleo haploide não replicado. O valor C pode ser expresso tanto em picogramas (pg, 1×10^{-12} g) como em pares de base (1 pg = 978 Mpb) (Bennett, 2005). Seu uso é bastante correlacionado com informações cariológicas das espécies, tendo em vista que valores de tamanho do genoma variam significativamente em decorrência de variações por poliploidia, disploidia, aneuploidias e quantidade de sequências repetitivas (Siljak-Yakovlev et al., 2017; Ibiapino et al., 2020, 2022b).

Apesar da simplicidade da técnica, dados de tamanho do genoma são conhecidos para apenas 2,5% das espécies de Convolvulaceae (47 espécies), restritos aos gêneros *Ipomoea* (26 espécies), *Cuscuta* (15 espécies), *Convolvulus* (5 espécies) e *Calystegia* R.Br. (1 espécie) (Plant DNA C-values Database). No entanto, os dados disponíveis revelam uma elevada variação, partindo de $1C = 0,48$ pg em *Cuscuta campestris* Yunck. (Kubesová et al., 2010) até $1C = 32,77$ pg em *Cuscuta indecora* Choisy (McNeal et al., 2007). Uma correlação positiva entre ploidia e o conteúdo de DNA foi relatada no gênero *Ipomoea* (Ozias-Akins & Jarret, 1994) e dados ocasionais sobre a quantidade de DNA nuclear em algumas espécies do gênero são fornecidos por diferentes autores a partir da década de 90 (Bennett et al., 1998; McNeal et

al., 2007; Veselý et al., 2012).

3.3 Bandeamento com CMA/DAPI

O DNA nuclear das plantas é constituído por sequências codificadoras de cópia única e por várias classes de sequências repetitivas. Grande parte dos genomas é constituído por DNA repetitivo que podem estar organizados em tandem, ou de forma dispersa no genoma (Heslop-Harrison & Schwarzacher, 2011; Garrido-Ramos, 2015). As sequências repetitivas em tandem do genoma estão associadas com a formação de regiões heterocromáticas, caracterizadas por marcas epigenéticas específicas como a metilação da histona H3 na lisina 9 (Grewal & Jia, 2007; Garrido-Ramos, 2015), e estão localizadas preferencialmente nos centrômeros, telômeros e em blocos heterocromáticos intersticiais e pericentroméricos (Garrido-Ramos, 2015; Robledillo et al., 2018). A heterocromatina constitutiva pode ser corada de maneira geral por meio de técnicas como o bandeamento C, ou base-específica com o uso de fluorocromos (Guerra, 2000).

A dupla coloração com os fluorocromos cromomicina A₃ (CMA) e 4',6-diamidino-2-fenilindol (DAPI) coram preferencialmente regiões heterocromáticas ricas em CG e AT, respectivamente. Como resultado, é possível identificar a formação de bandas nos cromossomos, que podem variar em número, posição, tamanho e composição, como se verifica em muitos grupos vegetais (Fernandes et al., 2009; Castro et al., 2016; Cordeiro & Felix, 2018; Guerra et al., 2022). Esta técnica tem sido amplamente utilizada para a identificação de marcadores citotaxonômicos úteis para a diferenciação de espécies, incluindo grupos taxonomicamente complexos (Almeida et al., 2007; Mendes et al., 2011; Oliveira et al., 2015; Cordeiro et al., 2022; Nollet et al., 2022). A coloração CMA/DAPI permitiu classificar, quanto ao padrão de bandas CMA⁺, os cromossomos morfologicamente similares do gênero *Citrus* (Guerra, 1993; Carvalho et al., 2005), esclarecendo relações evolutivas que foram comparadas entre gêneros proximamente relacionados, exemplo clássico do uso da dupla coloração como ferramenta citotaxonômica, identificando espécies, bem como diferenciando parentais e híbridos (Guerra, 1993; Cornélio et al., 2003; Barros e Silva et al., 2010; Yi et al., 2018).

4. POLIPLOIDIA

A poliploidia é de ocorrência comum nas plantas, tendo desempenhado um importante papel na origem e evolução de plantas silvestres e cultivadas. De acordo com Stebbins (1971), a poliploidia é provavelmente a alteração citogenética mais importante na especiação e evolução vegetal. Na euploidia, o número total de cromossomos é o múltiplo exato da série cromossômica básica. Os euplóides podem ser divididos em três grupos: monoplóides, diplóides, e poliplóides, onde a maioria dos euploides tem dois conjuntos de cromossomos e são classificados como diploides (Dar et al., 2017). No entanto, algumas espécies euploides têm mais de dois conjuntos cromossômicos e são denominados poliplóides.

A poliploidia, ou duplicação de todo o genoma, é um fenômeno comum na história evolutiva de muitos organismos eucarióticos, especialmente plantas (Yao et al., 2019). A evolução e diversificação das Angiospermas parece estar associada a poliploidia, cuja ocorrência parece ter marcado a origem do desenvolvimento das flores e definição de novas linhagens e possibilidades evolutivas (Otto & Whitton, 2000; Jiao et al., 2011; Soltis et al., 2014). A principal contribuição da poliploidia para a evolução das Angiospermas é a geração de variabilidade genética (Liu & Wendel, 2003; Soltis et al., 2016), que pode servir de matéria prima para a origem de novidades evolutivas (Jiao et al., 2011; Carta et al., 2018). Dessa forma, a presença de um subconjunto de genes duplicados pode ter contribuído para o surgimento de inovações nestes ancestrais, alguns deles com um papel importante na reprodução e no desenvolvimento das flores (Jiao et al., 2011).

A poliploidia é uma mutação em larga escala, ou seja, envolve todo o genoma, e como toda mutação pode ocorrer espontaneamente, geralmente por meio da formação de gametas não reduzidos (Cifuentes et al., 2010), ciclos endomitóticos ou formação de núcleos de restituição. Em Angiospermas, gametas não reduzidos ocorrem com uma frequência média de 0.56, com hibridização interespecífica, herbivoria, estresses, dentre outros, elevando sua ocorrência (Ramsey & Schemske, 1998). Esta alteração cromossômica numérica pode ser conceituada por meio de critérios taxonômicos: quando ocorre dentro de uma mesma espécie, é definida como autopoliploidia (Heslop-Harrison & Schwarzacher, 2011; Figueiredo et al., 2014; Alix et al., 2017; Mayrose & Lysak, 2021), mas também pode resultar de um evento de hibridização envolvendo duas espécies diferentes, sendo definida como aloploidia (Robertson et al., 2010; Qiu et al., 2020).

Embora todas as Angiospermas tenham experimentado pelo menos um evento de duplicação do genoma em sua história evolutiva (Jiao et al., 2011), a poliploidização continua sendo um processo ativo e contínuo reconhecido como uma importante força motriz para a especiação de plantas (Comai, 2005; Alix et al., 2017). De fato, poliplóides podem ocupar

novos nichos ecológicos (Stebbins, 1985; Blaine Marchant et al., 2016) e muitas vezes apresentam maior adaptabilidade do que seus progenitores diploides, como evidenciado por sua melhor tolerância a estresses abióticos (McIntyre, 2012; Allario et al., 2013).

Os genomas de Angiospermas atuais variam em complexidade, partindo desde aqueles que sofreram apenas alguns ciclos de poliploidia, como por exemplo, *Amborella*, até outros que experimentaram multiplicações genômicas de 128× como em cana-de-açúcar, 144× em algodão ou até 288× em canola (Mandaková et al., 2018). Assim, o modelo contemporâneo da evolução do genoma em Angiospermas é baseado na alternância cíclica de processos de poliploidização e diploidização. Em outras palavras, cada evento de poliploidia é seguido por um conjunto de rearranjos cromossômicos que podem restaurar a configuração diploide do genoma, especialmente no que se refere a meiose (Dodsworth et al., 2016). Durante a diploidização, os números cromossômicos podem ser reduzidos, mascarando dessa forma o evento de poliploidia ancestral na linhagem, e esse cenário explica a razão pela qual a maioria das Angiospermas atuais apresenta números cromossômicos variando de $n = 7$ a 20. Dependendo do tempo decorrido desde um evento de poliploidia ancestral e da taxa de diploidização, os poliploides podem ser classificados como neopoliploides, mesopoliploides e paleopoliploides (revisado por Mandáková et al., 2010).

O aumento no tamanho celular é considerado uma consequência imediata logo após um processo de duplicação do genômica (Husband et al., 2016; Soltis et al., 2016). No entanto, outras características como tamanho da folha e altura da planta, supostamente associadas ao tamanho celular, não mostraram diferenças claras entre diploides e poliploides em alguns organismos, demonstrando que estas divergências morfológicas não devem ser adquiridas apenas pela duplicação completa do genoma (Husband et al., 2016). O estabelecimento de um novo poliploide entre diploides em uma população é crucial, e as múltiplas origens dessas linhagens auxiliam nesse processo, devido à amplitude genética e ecológica dos novos citótipos formados (Balao et al., 2016; Husband et al., 2016). Assim sendo, algumas características reprodutivas podem contribuir para o estabelecimento e persistência destes organismos, como a presença de reprodução assexuada, propensão à apomixia, dentre outros (Otto & Whitton, 2000; Soltis et al., 2014; Chrtek et al., 2020).

Apesar de certos poliplóides recém-formados se estabelecerem com sucesso através da reprodução vegetativa, como no jovem alodecaploide *Spartina anglica* C.E. Hubbard (Ainouche et al., 2004), a maioria se estabelece pela reprodução sexual (Comai, 2005; Nasrallah, 2017). Além de abrigar uma maior variabilidade, as populações derivadas desta

última via se beneficiarão de diferentes padrões de recombinação meiótica, aumentando sua chance de adaptação em novos nichos ecológicos e seu sucesso de especiação por meio da seleção natural (Pelé et al., 2018). Isto posto, fica claro que nem sempre uma linhagem poliploide será bem sucedida evolutivamente, o que pode resultar num ponto final evolutivo conforme descrito por Stebins (1971), ou em elevadas taxas de diversificação em longo prazo conforme apontam as evidências mais recentes sobre a evolução das plantas com flores (Jiao et al., 2011).

Dessa forma, é possível afirmar que a poliploidia faz parte de um processo promotor de diversidade em plantas, que em parte explica o “mistério abominável” descrito por Darwin (1879). Em relação a rápida diversificação e domínio das Angiospermas nos ambientes terrestres, diversas linhagens de plantas apresentam o mesmo padrão de diversificação rápida quando relacionadas a eventos recorrentes de poliploidia mais recentes, como por exemplo se verifica em *Nicotiana L. seção Suaveolentes* (Chase et al., 2022).

5. DISPLOIDIA

As mudanças no número de cromossomos podem ocorrer envolvendo poucos cromossomos, de forma gradativa ao longo da diversificação de uma linhagem, que pode ser ascendente e descendente, ou seja, um ganho ou perda gradual de cromossomos devido a rearranjos estruturais (Waminal et al., 2021; Ibiapino et al., 2022). A principal diferença entre disploidia e aneuploidia é que na primeira não há redução ou aumento no conteúdo de DNA, nem alterações quantitativas ou qualitativas nos genes (Guerra, 1988; Escudero et al., 2014). É um dos principais eventos envolvidos na diploidização pós-poliploidia, cuja variação disploide resultante também é um fenômeno comum em Angiospermas (Carta *et al.*, 2018). Geralmente a disploidia corresponde ao conjunto de ajustes estruturais no genoma que favorecem a recombinação (disploidia ascendente), ou formação de grupos de genes adaptativos ligados em poucos cromossomos (disploidia descendente), que podem ocorrer em longo prazo após um evento de poliploidia associado ou não a hibridização (Stebbins, 1950; Potter et al. 2017).

A disploidia descendente resulta do reparo incorreto da quebra da dupla fita de DNA em dois ou mais cromossomos, resultando em fusão cromossômica por translocação, onde esse cromossomo translocado pode ser herdado pelos seus descendentes. Em cromossomos monocêntricos, a fusão geralmente é seguida pela eliminação ou inativação de um dos

centrômeros (Guerra, 2008; Schubert & Lysak, 2011; Carta et al., 2020; Mayrose & Lysak, 2021). A disploidia ascendente geralmente ocorre por fissão cêntrica, onde a quebra dentro de um centrômero ou a divisão centromérica errada dá origem a dois cromossomos que serão herdados se sua função não for prejudicada (Mayrose e Lysak, 2021).

A evolução de diferentes características cariotípicas, como a disploidia, podem ser entendidos à luz da evolução dentro de um clado e podem ser correlacionados, entre outros, à diversificação de espécies (Vaio et al., 2013; Costa et al., 2017; García et al., 2017; Sader et al., 2019). Diversas hipóteses têm sido propostas para explicar a relação entre os eventos de evolução cromossômica e especiação, cujos pontos convergentes são a supressão da recombinação, redução do fluxo gênico e subdominância (Rieseberg, 2001; Storme & Mason, 2014). Apesar da escassez de investigações que demonstrem e reconstruam estes ajustes cromossômicos em um contexto filogenético e ecológico, são crescentes as evidências de que as alterações cromossômicas, como a disploidia, desempenham uma função importante na especiação (Carta et al., 2018; Chase et al., 2022).

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ACOSTA, MARÍA CRISTINA; MOSCONE, EDUARDO ALBERTO; COCUCCI, ANDREA ARISTIDES. Using chromosomal data in the phylogenetic and molecular dating framework: karyotype evolution and diversification in *Nierembergia* (Solanaceae) influenced by historical changes in sea level. **Plant Biology**, v. 18, n. 3, p. 514-526, 2016.

ALLARIO, THIERRY et al. Tetraploid Rangpur lime rootstock increases drought tolerance via enhanced constitutive root abscisic acid production. **Plant, cell & environment**, v. 36, n. 4, p. 856-868, 2013.

.

ALIX, KARINE et al. Polyploidy and interspecific hybridization: partners for adaptation, speciation and evolution in plants. **Annals of botany**, v. 120, n. 2, p. 183-194, 2017.

.

AINOUCHE, MALIKA L. et al. Hybridization, polyploidy and speciation in *Spartina* (Poaceae). **New Phytologist**, v. 161, n. 1, p. 165-172, 2004.

AUSTIN, DANIEL F.; STAPLES, GEORGE W.; SIMÃO-BIANCHINI, ROSANGELA. A synopsis of *Ipomoea* (Convolvulaceae) in the Americas: Further corrections, changes, and additions. **Taxon**, v. 64, n. 3, p. 625-633, 2015.

BALAO DA SILVA, C. M. et al. Flow cytometric chromosomal sex sorting of stallion spermatozoa induces oxidative stress on mitochondria and genomic DNA. **Reproduction in Domestic Animals**, v. 51, n. 1, p. 18-25, 2016..

BARROS E SILVA, A. E.; GUERRA, M. The meaning of DAPI bands observed after C-banding and FISH procedures. **Biotechnic & Histochemistry**, v. 85, n. 2, p. 115-125, 2010.

BARROS E SILVA, ANA EMÍLIA et al. The evolution of CMA bands in *Citrus* and related genera. **Chromosome Research**, v. 18, n. 4, p. 503-514, 2010.

BENNETT, MICHAEL D.; LEITCH, ILIA J.; HANSON, LYNDA. DNA amounts in two samples of angiosperm weeds. **Annals of Botany**, v. 82, p. 121-134, 1998.

BENNETT, M. D.; LEITCH, I. J. Nuclear DNA amounts in Angiosperms: progress, problems and prospects. **Annals of Botany**, v. 95, n. 1, p. 45-90, 2005.

BENNETT, MIKE D.; LEITCH, ILIA J. Nuclear DNA amounts in Angiosperms: targets, trends and tomorrow. **Annals of Botany**, v. 107, n. 3, p. 467-590, 2011.

BLAINE MARCHANT, D.; SOLTIS, DOUGLAS E.; SOLTIS, PAMELA S. Patterns of abiotic niche shifts in allopolyploids relative to their progenitors. **New Phytologist**, v. 212, n. 3, p. 708-718, 2016..

BLOMMAERT, JULIE. Genome size evolution: towards new model systems for old questions. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 287, n. 1933, p. 20201441, 2020.

BRAZILIAN FLORA GROUP. Brazilian Flora 2020 project-Projeto Flora do Brasil 2020. v393. 274. 2021.

BURIL, M. T. Sistemática e filogenia de *Jacquemontia* Choisy Convolvulaceae [PhD thesis]. **Recife: Universidade Federal de Pernambuco**, 2013.

BURIL, M. T.; ALVES, M. A new species of *Jacquemontia* (Convolvulaceae) from Northeastern Brazil. **Brittonia**, v. 63, n. 4, p. 436-441, 2011.

BURIL, M. T.; MACIEL, J. R.; ALVES, M. Distribution patterns and areas of endemism of Brazilian *Jacquemontia* (Convolvulaceae) species. **Edinburgh Journal of Botany**, v. 72, n. 1, p. 13-33, 2015.

BURIL, MARIA TERESA; STAPLES, GEORGE. Lectotypification of species names in *Jacquemontia* (Convolvulaceae). **Nordic Journal of Botany**, v. 36, n. 3, p. njb-01309, 2018.

CARTA, ANGELINO; BEDINI, GIANNI; PERUZZI, LORENZO. Unscrambling phylogenetic effects and ecological determinants of chromosome number in major angiosperm clades. **Scientific Reports**, v. 8, n. 1, p. 1-14, 2018.

CARTA, ANGELINO; BEDINI, GIANNI; PERUZZI, LORENZO. A deep dive into the ancestral chromosome number and genome size of flowering plants. **New Phytologist**, v. 228, n. 3, p. 1097-1106, 2020.

CARTA, ANGELINO; BEDINI, GIANNI; PERUZZI, LORENZO. Unscrambling phylogenetic effects and ecological determinants of chromosome number in major Angiosperm clades. **Scientific Reports**, v. 8, n. 1, p. 1-14, 2018.

CARVALHO, R. et al. The relationships among lemons, limes and citron: a chromosomal comparison. **Cytogenetic and Genome Research**, v. 109, n. 1-3, p. 276-282, 2005.

CASTRO, JULIANA P. et al. CMA band variability and physical mapping of 5S and 45S rDNA sites in Brazilian Cactaceae: Pereskioideae and Opuntioideae. **Brazilian Journal of Botany**, v. 39, n. 2, p. 613-620, 2016.

CHASE, Mark W. et al. Down, then up: non-parallel genome size changes and a descending chromosome series in a recent radiation of Australian allotetraploid plant species, *Nicotiana* section *Suaveolentes* (Solanaceae). **Ann Bot**, 2022.

CHRTEK, JINDŘICH et al. Evolutionary history and genetic diversity of apomictic allopolyploids in *Hieracium* s. str.: morphological versus genomic features. **American journal of Botany**, v. 107, n. 1, p. 66-90, 2020.

CIFUENTES, MARTA et al. Genetic regulation of meiosis in polyploid species: new insights into an old question. **New Phytologist**, v. 186, n. 1, p. 29-36, 2010.

COLEMAN, JAMES R. CHROMOSOME-NUMBERS OF ANGIOSPERMS COLLECTED IN THE STATE OF SAO-PAULO. **Revista Brasileira de Genética**, p. 533-549, 1982.

COMAI, LUCA. The advantages and disadvantages of being polyploid. **Nature reviews genetics**, v. 6, n. 11, p. 836-846, 2005.

CORDEIRO, JOEL MP et al. Chromosome number, heterochromatin, and genome size support recent polyploid origin of the *Epidendrum nocturnum* group and reveal a new species (Laeliinae, Orchidaceae). **Botany**, v. 100, n. 5, p. 409-421, 2022..

CORDEIRO, JOEL MACIEL PEREIRA; FELIX, LEONARDO P. Intra-and interspecific karyotypic variations of the genus *Senna* Mill.(Fabaceae, Caesalpinioideae). **Acta Botanica Brasilica**, v. 32, p. 128-134, 2017.

CORDEIRO, JOEL MP et al. Karyotype analysis in *Bignoniaceae* (Bignoniaceae): chromosome numbers and heterochromatin. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 89, p. 2697-2706, 2017.

CORNÉLIO, M. T. M. N. et al. Chromosomal relationships among cultivars of *Citrus reticulata* Blanco, its hybrids and related species. **Plant Systematics and Evolution**, v. 240, n. 1, p. 149-161, 2003.

COSTA, LUCAS et al. Comparative cytomolecular analyses reveal karyotype variability related to biogeographic and species richness patterns in Bombacoideae (Malvaceae). **Plant Systematics and Evolution**, v. 303, n. 9, p. 1131-1144, 2017..

DAR, TANVIR H.; RAINA, SOOM N.; GOEL, SHAIENDRA. Cytogenetic and molecular evidences revealing genomic changes after autopolyploidization: a case study of synthetic autotetraploid *Phlox drummondii* hook. **Physiology and Molecular Biology of Plants**, v. 23, n. 3, p. 641-650, 2017.

DARLINGTON, CYRIL DEAN et al. Chromosome atlas of flowering plants. **Chromosome atlas of flowering plants.**, n. 2nd Ed, 1956.

DARLINGTON, C. D. Chromosome behaviour and structural hybridity in the tradescantiae. II. **Journal of Genetics**, v. 35, n. 2, p. 259-280, 1937.

DARWIN C. **Carta a Joseph Hooker**. 1879

DE SOUZA ALMEIDA, CICERO CARLOS; DE LEMOS CARVALHO, PAULO CEZAR; GUERRA, MARCELO. Karyotype differentiation among *Spondias* species and the putative hybrid Umbu-cajá (Anacardiaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 155, n. 4, p. 541-547, 2007.

DE STORME, NICO; MASON, ANNALIESE. Plant speciation through chromosome instability and ploidy change: cellular mechanisms, molecular factors and evolutionary relevance. **Current Plant Biology**, v. 1, p. 10-33, 2014.

DODSWORTH, STEVEN; CHASE, MARK W.; LEITCH, ANDREW R. Is post-polyploidization diploidization the key to the evolutionary success of angiosperms?. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 180, n. 1, p. 1-5, 2016.

DOLEŽEL, J. Flow cytometric analysis of nuclear DNA content in higher plants. **Phytochemical analysis**, v. 2, n. 4, p. 143-154, 1991.

DOLEŽEL, JAROSLAV; GREILHUBER, JOHANN; SUDA, JAN. Estimation of nuclear DNA content in plants using flow cytometry. **Nature protocols**, v. 2, n. 9, p. 2233-2244, 2007.

ESCUADERO, MARCIAL et al. Karyotypic changes through dysploidy persist longer over evolutionary time than polyploid changes. **PloS one**, v. 9, n. 1, p. e85266, 2014.

ESCUADERO, MARCIAL; WENDEL, JONATHAN F. The grand sweep of chromosomal evolution in Angiosperms. **New Phytologist**, v. 228, n. 3, p. 805-808, 2020.

FAIZULLAH, LUBNA et al. Exploring environmental selection on genome size in Angiosperms. **Trends in Plant Science**, v. 26, n. 10, p. 1039-1049, 2021.

FERNANDES, THIAGO et al. Karyotype differentiation of four *Cestrum* species (Solanaceae) revealed by fluorescent chromosome banding and FISH. **Genetics and Molecular Biology**, v. 32, p. 320-327, 2009.

FIGUEIREDO, M. F. et al. Intraspecific and interspecific polyploidy of Brazilian species of the genus *Inga* (Leguminosae: Mimosoideae). **Genetics and Molecular Research**, v. 13, n. 2, p. 3395-3403, 2014.

GARCIA, Miguel A. A new western Mediterranean species of *Cuscuta* (Convolvulaceae) confirms the presence of holocentric chromosomes in subgenus *Cuscuta*. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 135, n. 2, p. 169-178, 2001.

GARCIA, SONIA et al. Cytogenetic features of rRNA genes across land plants: analysis of the Plant rDNA database. **The Plant Journal**, v. 89, n. 5, p. 1020-1030, 2017.

GARRIDO-RAMOS, MANUEL A. Satellite DNA in plants: more than just rubbish. **Cytogenetic and Genome Research**, v. 146, n. 2, p. 153-170, 2015.

GREILHUBER, JOHANN; TEMSCH, EVA M.; LOUREIRO, JOÃO CM. Nuclear DNA content measurement. **Flow cytometry with plant cells: analysis of genes, chromosomes and genomes**, p. 67-101, 2007.

GUERRA, M. DOS S. **Introdução à citogenética geral**. Guanabara Koogan, 1988.

GUERRA, MARCELO. Patterns of heterochromatin distribution in plant chromosomes. **Genetics and molecular biology**, v. 23, p. 1029-1041, 2000.

GUERRA, M. Cytogenetics of Rutaceae. V. High chromosomal variability in *Citrus* species revealed by CMA/DAPI staining. **Heredity**, v. 71, n. 3, p. 234-241, 1993.

GUERRA, M. Chromosome numbers in plant cytotaxonomy: concepts and implications. **Cytogenetic and Genome research**, v. 120, n. 3-4, p. 339-350, 2008.

GUERRA, M. Cytotaxonomy: the end of childhood. **Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology**, v. 146, n. 3, p. 703-710, 2012.

GUERRA, SILVANA et al. Karyotype variability of sour orange (*Citrus aurantium* L.) and the origin of its heteromorphic karyotypes. **Tree Genetics & Genomes**, v. 16, n. 6, p. 1-10, 2020.

HESLOP-HARRISON, J. S.; SCHWARZACHER, Trude. Organisation of the plant genome in chromosomes. **The Plant Journal**, v. 66, n. 1, p. 18-33, 2011.

HUSBAND, BRIAN C.; BALDWIN, SARAH J.; SABARA, HOLLY A. Direct vs. indirect effects of whole-genome duplication on prezygotic isolation in *Chamerion angustifolium*: Implications for rapid speciation. **American Journal of Botany**, v. 103, n. 7, p. 1259-1271, 2016.

IBIAPINO, AMALIA et al. The Evolution of Cytogenetic Traits in *Cuscuta* (Convolvulaceae), the Genus With the Most Diverse Chromosomes in Angiosperms. **Frontiers in plant science**, v. 13, p. 842260-842260, 2022.

IBIAPINO, AMALIA et al. Karyotype asymmetry in *Cuscuta* L. subgenus *Pachystigma* reflects its repeat DNA composition. **Chromosome Research**, v. 30, n. 1, p. 91-107, 2022.

IBIAPINO, AMÁLIA et al. Intense proliferation of rDNA sites and heterochromatic bands in two distantly related *Cuscuta* species (Convolvulaceae) with very large genomes and symmetric karyotypes. **Genetics and Molecular Biology**, v. 43, 2020.

JIAO, YUANNIAN et al. Ancestral polyploidy in seed plants and Angiosperms. **Nature**, v. 473, n. 7345, p. 97-100, 2011.

JONES, ALFRED et al. Chromosome numbers in *Ipomoea* and related genera. **Journal of Heredity**, v. 59, p. 99-102, 1968.

KING, JOHN RICHARD. **Cytological studies in the genus *Ipomoea* and related genera**. 1935. Tese de Doutorado.

KUBEŠOVÁ, MAGDALENA et al. Naturalized plants have smaller genomes than their non-invading relatives: a flow cytometric analysis of the Czech alien flora. **Preslia**, v. 82, n. 1, p. 81-96, 2010.

LEITCH, ILIA J.; BENNETT, MICHAEL D. Genome size and its uses: the impact of flow cytometry. **Flow cytometry with plant cells: analysis of genes, chromosomes and genomes**, p. 153-176, 2007.

LEVIN, DONALD A. et al. **The role of chromosomal change in plant evolution**. Oxford University Press, USA, 2002.

LEWIS, WALTER H.; STRIPLING, H. LARRY; ROSS, RICHARD G. Chromosome numbers for some Angiosperms of the southern United States and Mexico. **Rhodora**, v. 64, n. 758, p. 147-161, 1962.

LIU, BAO; WENDEL, JONATHAN F. Epigenetic phenomena and the evolution of plant allopolyploids. **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 29, n. 3, p. 365-379, 2003.

LIU, XINYU et al. Chromosomal aberration arises during somatic reprogramming to pluripotent stem cells. **Cell division**, v. 15, n. 1, p. 1-13, 2020.

LOUREIRO, JOÃO et al. Two new nuclear isolation buffers for plant DNA flow cytometry: a test with 37 species. **Annals of botany**, v. 100, n. 4, p. 875-888, 2007.

LYSAK, MARTIN A. et al. Ancestral chromosomal blocks are triplicated in Brassiceae species with varying chromosome number and genome size. **Plant physiology**, v. 145, n. 2, p. 402-410, 2007.

MABBERLEY, DAVID J. et al. **Mabberley's plant-book: a portable dictionary of plants, their classification and uses**. Cambridge university press, 2017..

MANDAKOVA, TEREZIE et al. Fast diploidization in close mesopolyploid relatives of *Arabidopsis*. **The Plant Cell**, v. 22, n. 7, p. 2277-2290, 2010.

MANDÁKOVÁ, TEREZIE; LYSK, MARTIN A. Post-polyploid diploidization and diversification through dysploid changes. **Current opinion in plant biology**, v. 42, p. 55-65, 2018.

MARINHO, ANNE CTA et al. Karyotype and genome size comparative analyses among six species of the oilseed-bearing genus *Jatropha* (Euphorbiaceae). **Genetics and Molecular Biology**, v. 41, p. 442-449, 2018.

MAYROSE, ITAY; LYSK, Martin A. The evolution of chromosome numbers: mechanistic models and experimental approaches. **Genome Biology and Evolution**, v. 13, n. 2, p. evaa220, 2021..

MCINTYRE, C. LYNNE et al. Genotypic variation in the accumulation of water soluble carbohydrates in wheat. **Functional Plant Biology**, v. 39, n. 7, p. 560-568, 2012.

MCNEAL, JOEL R. et al. Systematics and plastid genome evolution of the cryptically photosynthetic parasitic plant genus *Cuscuta* (Convolvulaceae). **BMC biology**, v. 5, n. 1, p. 1-19, 2007.

MENDES, SANDRA et al. Chromosome homeologies and high variation in heterochromatin distribution between *Citrus* L. and *Poncirus* Raf. as evidenced by comparative cytogenetic mapping. **Chromosome Research**, v. 19, n. 4, p. 521-530, 2011.

MENDONÇA DE ALMEIDA, ERTON et al. A new species of *Ameroglossum* (Scrophulariaceae) growing on inselbergs in northeastern Brazil. **Systematic Botany**, v. 41, n. 2, p. 423-429, 2016.

MONTENEGRO, CLAUDIO et al. Comparative cytogenomics reveals genome reshuffling and centromere repositioning in the legume tribe Phaseoleae. **Chromosome Research**, v. 30, n. 4, p. 477-492, 2022.

MORAES, A. P. et al. Karyotype diversity and genome size variation in Neotropical *Maxillariinae* orchids. **Plant Biology**, v. 19, n. 2, p. 298-308, 2017.

NASRALLAH, JUNE B. Plant mating systems: self-incompatibility and evolutionary transitions to self-fertility in the mustard family. **Current Opinion in Genetics & Development**, v. 47, p. 54-60, 2017.

NOLLET, FELIPE et al. Chromosome numbers and heterochromatin variation in introgressed and non-introgressed populations of *Epidendrum* (Orchidaceae: Epidendroideae): interspecific transfers of heterochromatin lead to divergent variable karyotypes in the parental populations. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 199, n. 3, p. 694-705, 2022.

DE OLIVEIRA, IRENICE GOMES et al. Chromosomal evolution in Pleurothallidinae (Orchidaceae: Epidendroideae) with an emphasis on the genus *Acianthera*: chromosome numbers and heterochromatin. **Botanical journal of the Linnean Society**, v. 178, n. 1, p. 102-120, 2015.

OTTO, SARAH P.; WHITTON, JEANNETTE. Polyploid incidence and evolution. **Annual review of genetics**, v. 34, n. 1, p. 401-437, 2000.

OZIAS-AKINS, PEGGY; JARRET, ROBERT L. Nuclear DNA content and ploidy levels in the genus *Ipomoea*. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v. 119, n. 1, p. 110-115, 1994.

PAZY, BATIA; PLITMANN, UZI. New perspectives on the mechanisms of chromosome evolution in parasitic flowering plants. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 138, n. 1, p. 117-122, 2002.

PELÉ, ALEXANDRE; ROUSSEAU-GUEUTIN, MATHIEU; CHÈVRE, ANNE-MARIE. Speciation success of polyploid plants closely relates to the regulation of meiotic recombination. **Frontiers in plant science**, v. 9, p. 907, 2018.

PELLICER, JAUME; FAY, MICHAEL F.; LEITCH, ILIA J. The largest eukaryotic genome of them all?. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 164, n. 1, p. 10-15, 2010.

PELLICER, JAUME et al. Genome size diversity and its impact on the evolution of land plants. **Genes**, v. 9, n. 2, p. 88, 2018.

PELLICER, JAUME; LEITCH, ILIA J. The Plant DNA C-values database (release 7.1): an updated online repository of plant genome size data for comparative studies. [" **New Phytologist**"], 2019.

PELLICER, JAUME et al. A universe of dwarfs and giants: Genome size and chromosome evolution in the monocot family M elanthiaceae. **New Phytologist**, v. 201, n. 4, p. 1484-1497, 2014.

PITREZ SR, RAMALHO FC, DE ANDRADE LA, CORDEIRO JMP, ASSIS FNM, FELIX LP. IOPB chromosome data 18. **Taxon**, v 63: 1387-393. 2014

POTTER, SALLY et al. Chromosomal speciation in the genomics era: disentangling phylogenetic evolution of rock-wallabies. **Frontiers in Genetics**, v. 8, p. 10, 2017.

QUEIROZ, L. P.; CONCEIÇÃO, A. A.; GIULIETTI, A. M. Nordeste Semi-árido: caracterização geral e lista das fanerógamas. **Instituto do Milênio do Semi-árido: diversidade e caracterização das fanerógamas do semi-árido brasileiro**, v. 1, p. 15-364, 2006.

RAMSEY, JUSTIN; SCHEMSKE, DOUGLAS W. Pathways, mechanisms, and rates of polyploid formation in flowering plants. **Annual review of ecology and systematics**, p. 467-501, 1998.

RICE, ANNA et al. The Chromosome Counts Database (CCDB)—a community resource of plant chromosome numbers. **New Phytologist**, v. 206, n. 1, p. 19-26, 2015.

RIESEBERG, LOREN H. Chromosomal rearrangements and speciation. **Trends in ecology & evolution**, v. 16, n. 7, p. 351-358, 2001.

ÁVILA ROBEDILLO, LAURA et al. Satellite DNA in *Vicia faba* is characterized by remarkable diversity in its sequence composition, association with centromeres, and replication timing. **Scientific reports**, v. 8, n. 1, p. 1-11, 2018.

LEWIS, WALTER HEPWORTH. Chromosome Numbers of Phenerogams 4. **Ann. Mo. Bot. Gard.**, v. 57, p. 382-384, 1970.

ROBERTSON, ASHLEY et al. Hybridization and polyploidy as drivers of continuing evolution and speciation in *Sorbus*. **Molecular ecology**, v. 19, n. 8, p. 1675-1690, 2010.

ÁVILA ROBEDILLO, LAURA et al. Satellite DNA in *Vicia faba* is characterized by remarkable diversity in its sequence composition, association with centromeres, and replication timing. **Scientific reports**, v. 8, n. 1, p. 1-11, 2018.

SADER, MARIELA A. et al. The role of chromosome changes in the diversification of *Passiflora* L.(Passifloraceae). **Systematics and Biodiversity**, v. 17, n. 1, p. 7-21, 2019.

SAMPATHKUMAR, R. On the chromosome number of some Convolvulaceae from South India. Proc. **Indian Sci. Congr. Assoc**, v. 55: 361-362, 1968

SAMPATHKUMAR, R. Karyomorphological studies in some south Indian Convolvulaceae. **Cytologia**, v. 44, n. 2, p. 275-286, 1979.

SCHUBERT, INGO; LYSACK, Martin A. Interpretation of karyotype evolution should consider chromosome structural constraints. **Trends in Genetics**, v. 27, n. 6, p. 207-216, 2011.

SILJAK-YAKOVLEV, SONJA et al. Genome size variation and polyploidy in the resurrection plant genus *Ramonda*: cytogeography of living fossils. **Environmental and Experimental Botany**, v. 62, n. 2, p. 101-112, 2008..

SILJAK-YAKOVLEV, SONJA et al. Evolutionary implications of heterochromatin and rDNA in chromosome number and genome size changes during dysploidy: A case study in *Reichardia* genus. **PloS one**, v. 12, n. 8, p. e0182318, 2017.

SIMÃO-BIANCHINI, R. ***Ipomoea no Sudeste do Brasil***. 1998. Tese de Doutorado. Tese de Doutorado. Instituto de Botânica, São Paulo. 476p.

SIMÃO-BIANCHINI, R.; SILVA, C. V. *Ipomoea* in Flora do Brasil 2020. **Jardim Botânico do Rio de Janeiro**.

SIMÕES, ANA RITA G. et al. A bird's eye view of the systematics of Convolvulaceae: novel insights from nuclear genomic data. **Frontiers in Plant Science**, p. 2313, 2022.

SIMPSON, BERYL BRINTNALL et al. **Economic botany: plants in our world**. McGraw-Hill Inc., 1995.

SI, Grewal. JIA S. Heterochromatin revisited. **Nat Rev Genet**, v. 8, p. 35-46, 2007.

SOLTIS, DOUGLAS E.; VISGER, CLAYTON J.; SOLTIS, PAMELA S. The polyploidy revolution then... and now: Stebbins revisited. **American journal of botany**, v. 101, n. 7, p. 1057-1078, 2014.

SOLTIS, DOUGLAS E. et al. Polyploidy: pitfalls and paths to a paradigm. **American journal of botany**, v. 103, n. 7, p. 1146-1166, 2016.

SOUZA, LUIZ GUSTAVO RODRIGUES et al. Cytogenetic and molecular evidence suggest multiple origins and geographical parthenogenesis in *Nothoscordum gracile* (Alliaceae). **Annals of Botany**, v. 109, n. 5, p. 987-999, 2012.

STAPLES GW & BRUMMITT RK.. Convolvulaceae. in: Heywood, V.H., Brummitt, R.K., Culham, A. & Seberg, O. (eds.), Flowering plant families of the World. United Kingdom: **Royal Botanic Gardens**. 2007

STEFANOVIĆ, SAŠA; KRUEGER, LORI; OLMSTEAD, RICHARD G. Monophyly of the Convolvulaceae and circumscription of their major lineages based on DNA sequences of multiple chloroplast loci. **American Journal of Botany**, v. 89, n. 9, p. 1510-1522, 2002.

STEFANOVIĆ, SAŠA; AUSTIN, DANIEL F.; OLMSTEAD, RICHARD G. Classification of Convolvulaceae: a phylogenetic approach. **Systematic Botany**, v. 28, n. 4, p. 791-806, 2003.

SRIVASTAVA, GAURAV; MEHROTRA, RAKESH C.; DILCHER, DAVID L. Paleocene *Ipomoea* (Convolvulaceae) from India with implications for an East Gondwana origin of Convolvulaceae. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 115, n. 23, p. 6028-6033, 2018.

STEBBINS, G. LEDYARD. Variation and evolution in plants. In: **Variation and evolution in plants**. Columbia University Press, 1950.

STEBBINS, GEORGE LEDYARD et al. Chromosomal evolution in higher plants. **Chromosomal evolution in higher plants.**, 1971.

STEBBINS, G. LEDYARD. Polyploidy, hybridization, and the invasion of new habitats. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, p. 824-832, 1985.

VAIO, MOLECULAR et al. Molecular phylogeny and chromosome evolution among the creeping herbaceous *Oxalis* species of sections *Corniculatae* and *Ripariae* (Oxalidaceae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 68, n. 2, p. 199-211, 2013.

VESELÝ, PAVEL et al. Genome size and DNA base composition of geophytes: the mirror of phenology and ecology?. **Annals of Botany**, v. 109, n. 1, p. 65-75, 2012.

WAMINAL, NOMAR ESPINOSA et al. Chromosomal mapping of tandem repeats revealed massive chromosomal rearrangements and insights into *Senna tora* dysploidy. **Frontiers in plant science**, v. 12, p. 629898, 2021.

WANG, NIAN et al. Molecular phylogeny and genome size evolution of the genus *Betula* (Betulaceae). **Annals of Botany**, v. 117, n. 6, p. 1023-1035, 2016.

WOOD, JOHN RI et al. A foundation monograph of *Ipomoea* (Convolvulaceae) in the New World. **PhytoKeys**, v. 143, p. 1, 2020.

WOOD, JOHN RI; SCOTLAND, R. W. Misapplied names, synonyms and new species of *Ipomoea* (Convolvulaceae) from South America. **Kew Bulletin**, v. 72, n. 1, p. 1-26, 2017.

YAO, YAO; CARRETERO-PAULET, LORENZO; VAN DE PEER, YVES. Using digital organisms to study the evolutionary consequences of whole genome duplication and polyploidy. **PLoS One**, v. 14, n. 7, p. e0220257, 2019.

YEH, H. C.; TSAI, J. L. Karyotype analysis of the Convolvulaceae in Taiwan. **Annual Taiwan Mus**, v. 38, p. 58-61, 1995.

YI, KYUNG UK; KIM, HO BANG; SONG, KWAN JEONG. Karyotype diversity of Korean landrace mandarins by CMA banding pattern and rDNA loci. **Scientia Horticulturae**, v. 228, p. 26-32, 2018.

Capítulo I**IAPT CHROMOSOME DATA 35 - CONVULVULACEAE**

CONVOLVULACEAE

**Ipomoea acanthocarpa* (Choisy) Hochst. ex Schweinf. & Asch.

2n = 30, CHN. Brazil, Alagoas, Ilha do Ferro, 9°44'16.33"S, 37°31'56.06"W, 05 May 2016, J.A.A.M. Lourenço 60 (PEUFR) [Fig. 1A].

**Ipomoea bonsai* D. Santos & Alencar

2n = 30, CHN. Brazil, Ceará, Cratêus, 5°12'52.2"S, 40°56'42.04"W, 01 Jul 2019, S.L. Costa 88 (PEUFR) [Fig. 1B].

**Ipomoea queirozii* J. R. I. Wood & L. V. Vasconc.

2n = 30, CHN. Brazil, Bahia, Juazeiro, 19°37'34"S, 40°25'51"W, 14 Abr 2019, L.P. Felix 18198 (EAN) [Fig. 1C].

**Jacquemontia corymbulosa* Benth.

2n = 18, CHN. Brazil, Paraíba, Algodão de Jandaíra, 6°55'17"S, 35°58'57"W, 10 Ago 2018, L.P. Felix 17657 (EAN) [Fig. 1D].

**Jacquemontia evolvuloides* (Moric.) Meisn.

2n = 18, CHN. Brazil, Bahia, Palmeiras, 12°26'11"S, 41°29'15"W, 21 May 2015, R. Staples 1690 (PEUFR) [Fig. 1E].

**Jacquemontia mucronifera* (Choisy) Hallier f.

2n = 36, CHN. Brazil, Pernambuco, Igarassu, 7°34'54.3"S, 34°50'15.839"W, 10 May 2015, R. Staples 1718 (PEUFR) [Fig. 2A].

**Jacquemontia nodiflora* (Desr.) G. Don

2n = 20, CHN. Brazil, Bahia, Palmeiras, 12°27'15.001"S, 41°28'43"W, 19 May 2015, R. Staples 1661 (PEUFR) [Fig. 2B].

**Jacquemontia pentanthos* (Jacq.) G. Don

2n = 36, CHN. Brazil, Paraíba, Esperança, Lagoa de Pedra, 6°00'42"S, 35°52'07"W, 10 Ago 2018, L.P. Felix 17648 (EAN) [Fig. 2C].

**Jacquemontia sphaerostigma* (Cav.) Rusby

2n = 20, CHN. Brazil, Bahia, Palmeiras, 12°36'47.99"S, 41°30'20.002"W, 21 May 2015, R. Staples 1703 (PEUFR) [Fig. 2D].

**Operculina hamiltonii* (G. Don) D. F. Austin & Staples

2n = 30, CHN. Brazil, Paraíba, Araçagi, Fazenda Santos Rios, 6°8.35'9.57"S, 35°31'18"W, 07 Nov 2019, A. M. Santos 29 (EAN) [Fig. 2E].

The family Convolvulaceae Juss. is cosmopolitan, presenting 57 genera and approximately 1,660 species (Govaerts & al. 2021). Its monophyletism is supported by the occurrence of evident synapomorphies, including the deletion of the intron from plastidial gene *rpl2* in all Convolvulaceae, the main characteristic that defines it as a distinct lineage from other families in angiosperms (Stefanovic & al. 2002, 2003). The family can be recognized by its usually simple, alternating leaves, without stipules, calyx dialisepal, corolla gamopetal and plicated, dehiscent fruits type capsule (Staples & Brummitt, 2007). Worldwide, Convolvulaceae is especially used for food, such as *Ipomoea batatas* (L.) Lam (sweet potatoes) (Srivastava & al. 2018) and *I. aquatica* Forssk. (Malalavidhane & al. 2000), while others grow as ornamental plants, as *Ipomoea quamoclit* L. (Austin, 2013) and *Jacquemontia* Choisy (Buriel, 2013).

Cytologically Convolvulaceae is poorly known, with chromosome numbers described for 223 species, which corresponds only to 12% of the entire family (Dornelas & al. in preparation). Besides that, a large number of chromosome records refer to few genera, in particular *Ipomoea* L. (85 species), *Convolvulus* L. (40 species) and *Cuscuta* L. (36 species), that is, 72% of the records are restricted to three genera (Dornelas & al. in preparation). Therefore, several genera have few records of chromosome numbers, sometimes with just a single one, while 31 genera have no record at all (Dornelas & al. in preparation). Despite the scarcity of data, the group has an extensive variation in chromosome numbers already reported, ranging from $2n = 10$ in *Cuscuta pedicellata* Ledeb. (Pazy & Plitmann, 1991) to $2n = 120$ in *Ipomoea batatas* (Sampathkumar, 1968).

From the chromosome number variation records, polyploidy and dysploidy are the karyotype evolution events most clearly related to the diversification of the family. Some genera have high variation, especially *Cuscuta*, whose diversification has been attributed to polyploidy, dysploidy, and especially agmatoploidy, a common phenomenon in species that present holokinetic chromosomes (Garcia, 2001). Other genera, such as *Ipomoea*, have relative stability of chromosome numbers, with $2n = 30$ for 51 species (60% of the records), and the occurrence of polyploidy in the other species (Dornelas & al. in preparation).

According to the records of chromosome numbers for the genera in Convolvulaceae, it is possible to state with certainty that the family presents different patterns of chromosome number variation in different lineages. However, due to the subsampled genera, it is difficult to understand the chromosome evolution of the family. The present study aimed to document chromosome numbers in species belonging to different genera of the family Convolvulaceae

for which there are no records in the literature.

For mitotic analyzes, root tips were pre-treated with 0.002 M 8-hydroxyquinoline at 10 °C for 24 hours, fixed in Carnoy 3: 1 absolute ethanol/glacial acetic acid (v/v) for 3 hours at room temperature. To prepare the slides, the root tips were digested in an enzymatic solution containing 2% cellulase and 20% pectinase, and kept in a humid chamber at 37 °C for 2h. The slides were stained with 10µl of DAPI (2mg/ml) for 30 min, mounted in glycerol/McIlvaine buffer (pH 7.0) (1:1, v/v) (Guerra & Souza, 2002). The best metaphases/pro-metaphases were captured in a Zeiss photomicroscope with Axio Cam MRC5 using the software Axiovision v.4.8.

New chromosome counts were recorded for species belonging to three genera in Convolvulaceae. The species *Ipomoea acanthocarpa* (Fig. 1A) as well as the recently described *I. bonsai* (Fig. 1B) and *I. queirozzi* (Fig. 1C) presented $2n = 30$, in line with previous records for the diploid species in *Ipomoea*. Three different chromosome numbers are presented here for *Jacquemontia*: $2n = 18$ for *J. corymbulosa* (Fig. 1D) and *J. evolvuloides* (Fig. 1E) and $2n = 20$ for *J. nodiflora* (Fig. 2B) and *J. sphaerostigma* (Fig. 2D) confirm the occurrence of these numbers already reported for the genus, while $2n = 36$ for *J. mucronifera* (Fig. 2A) and *J. pentanthos* (Fig. 1C) represents the first record of polyploidy for the genus. *Operculina hamiltonii* presents $2n = 30$ (Fig. 2E), and constitutes the second chromosome count for the genus, confirming the previous record of this number for *Operculina*. The Inflorescences of 10 species analyzed here are shown in Fig. 3.

Based exclusively on the chromosome number records, a marked difference in the patterns of chromosome number variation can be observed between some genera of Convolvulaceae. *Ipomoea* and *Jacquemontia* illustrate two different pathways of chromosome evolution that partially explain the high karyotype variation in the family. With a reasonable number of cytologically known species, it is notable that *Ipomoea* maintains $2n = 30$ in most of its species, occasionally breaking karyotype stability with polyploidy events. Some species have both diploid and polyploid cytotypes, as in *Ipomoea cairica* (L.) Sweet., *I. cordatotriloba* Dennst., *I. gracilis* R. Br., and *I. trifida* (Kunth) G. Don (Darlington & Wylie, 1956; Jones, 1970; Yen & al. 1992; Ozias-Akins & Jarret, 1994; Chiarini, 2000), while others are possibly only polyploids as *I. batatas*, *I. biflora* (L.) Pers., *I. lonchophylla* JM Black., *I. racemigera* F. Muell. and *I. saintronanensis* RW Johnson. (Sampathkumar, 1968; Yen & al. 1992; Ozias-Akins & Jarret, 1994).

Jacquemontia stands out for its taxonomic complexity, related to the overlapping of

morphological characteristics (Buriel & Alves, 2011; Buriel & Staples, 2018). With only 6% of the species cytologically known, chromosome numbers range from $2n = 18$ (Lewis & al. 1962; Jones, 1968; Sampathkumar, 1979; Coleman, 1982; Yeh & Tsai, 1995; Pitrez & al. 2014) to $2n = 20$ (Robertson, 1970; Sampathkumar, 1979), showing that dysploidy is related to chromosome variation in *Jacquemontia*. Our data, in addition to confirming the dysploid variation of previous records, also show that polyploidy occurs in the genus. Both polyploids presented here belong to the taxonomically problematic group, designated by Buriel (2013) as the *J. pentanthos* complex. The combination of different mechanisms of karyotype evolution in the same lineage can be observed in other genera of Convolvulaceae, such as in *Convolvulus* (Sa'ad, 1967; Ward, 1984; Luque & Lifante, 1994; Rizzotto, 2003), and also in other plant families, for example in the genus *Epidendrum* (Orchidaceae, see Assis & al. 2013), *Nothoscordum* (Alliaceae, see Souza & al. 2012) and *Nicotiana* (Solanaceae, see Chase & al. 2003).

Although relatively common in Convolvulaceae, the effects of polyploidy and/or dysploidy on the diversification of its species are poorly understood. We are well informed that chromosome changes are important forces in the evolution of plant species (Dodsworth & al. 2016; Carta & al. 2018), but if they present a direct effect or are randomly associated with speciation events remains unclear. Especially in Convolvulaceae, the lack of well supported phylogenies clarifying the infrageneric relationships and the lack of chromosome data make it difficult to address important questions about its basic number and the roles of chromosome changes in speciation. Despite all these problems, it is already clearly demonstrated the diversity of scenarios reflecting different chromosome changes strategies seems to be not random in Convolvulaceae, making the family an interesting group of plants to study chromosome evolution.

LITERATURE CITED

AUSTIN, DANIEL F. The origin of quamoclit (*Ipomoea quamoclit*, Convolvulaceae): A Review. **Economic botany**, v. 67, n. 1, p. 63-79, 2013.

BURIL, M. T.; ALVES, M. A new species of *Jacquemontia* (Convolvulaceae) from Northeastern Brazil. **Brittonia**, v. 63, n. 4, p. 436-441, 2011.

BURIL, MARIA TERESA. Sistemática e Filogenia de *Jacquemontia* Choisy. 2013.

CARTA, ANGELINO; BEDINI, GIANNI; PERUZZI, LORENZO. Unscrambling phylogenetic effects and ecological determinants of chromosome number in major Angiosperm clades. **Scientific Reports**, v. 8, n. 1, p. 1-14, 2018.

CHASE, MARK W. et al. Molecular systematics, GISH and the origin of hybrid taxa in *Nicotiana* (Solanaceae). **Annals of Botany**, v. 92, n. 1, p. 107-127, 2003.

CHIARINI, FRANCO E. Números cromosômicos en dos espécies de *Ipomoea* (Convolvulaceae) argentinas. **Kurtziana**, v. 28, n. 2, p. 309-311, 2000.

COLEMAN, JAMES R. CHROMOSOME-NUMBERS OF ANGIOSPERMS COLLECTED IN THE STATE OF SAO-PAULO. **Revista Brasileira de Genética**, p. 533-549, 1982.

DARLINGTON, CYRIL DEAN et al. Chromosome atlas of flowering plants. **Chromosome atlas of flowering plants.**, n. 2nd Ed, 1956.

DE ASSIS, FELIPE NOLLET M. et al. Karyology of the genus *Epidendrum* (Orchidaceae: Laeliinae) with emphasis on subgenus *Amphiglottium* and chromosome number variability in *Epidendrum secundum*. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 172, n. 3, p. 329-344, 2013.

DODSWORTH, STEVEN; CHASE, MARK W.; LEITCH, ANDREW R. Is post-polyploidization diploidization the key to the evolutionary success of Angiosperms?. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 180, n. 1, p. 1-5, 2016.

GARCIA, MIGUEL A. A new western Mediterranean species of *Cuscuta* (Convolvulaceae) confirms the presence of holocentric chromosomes in subgenus *Cuscuta*. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 135, n. 2, p. 169-178, 2001.

GOVAERTS, R., DRANSFIELD, J., ZONA, S., HODEL, D.R. & HENDERSON, A.. World Checklist of Convolvulaceae. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, **Kew**. Published on

the Internet; <http://wcsp.science.kew.org/> Retrieved, 2021

GUERRA, MARCELO; SOUZA, MJ DE. Como observar cromossomos: um guia de técnicas em citogenética vegetal, animal e humana. **Ribeirão Preto: FUNPEC**, v. 201, 2002.

JONES, ALFRED et al. Chromosome numbers in *Ipomoea* and related genera. **Journal of Heredity**, v. 59, p. 99-102, 1968.

JONES, ALFRED et al. Asynapsis in *Ipomoea gracilis*. **Journal of Heredity**, v. 61, p. 151-52, 1970.

LEWIS, WALTER H.; STRIPLING, H. LARRY; ROSS, RICHARD G. Chromosome numbers for some Angiosperms of the southern United States and Mexico. **Rhodora**, v. 64, n. 758, p. 147-161, 1962.

MALALAVIDHANE, T. SUGANDHIKA; WICKRAMASINGHE, SMD NALINIE; JANSZ, E. R. Oral hypoglycaemic activity of *Ipomoea aquatica*. **Journal of ethnopharmacology**, v. 72, n. 1-2, p. 293-298, 2000.

OZIAS-AKINS, PEGGY; JARRET, ROBERT L. Nuclear DNA content and ploidy levels in the genus *Ipomoea*. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v. 119, n. 1, p. 110-115, 1994.

PAZY, BATIA; PLITMANN, UZI. Unusual chromosome separation in meiosis of *Cuscuta* L. **Genome**, v. 34, n. 4, p. 533-536, 1991.

PITREZ, S.R., RAMALHO, F.C., DE ANDRADE, L.A., CORDEIRO, J.M.P., ASSIS, F.N.M. & FELIX, L.P.. IOPB chromosome data 18. **Taxon**, v 63: 1387–1393. <http://dx.doi.org/10.12705/636.37>, 2014

RIZZOTTO, M. Numeri cromosomici per la flora italiana. **Inform. Bot. Ital**, v. 35, p. 95-97, 2003.

ROBERTSON, K.R.. In Chromosome numbers of phanerogams 4. Ann. **Missouri Bot. Gard.** v 57: 382–384, 1970

SA, FATIMA EL ZAHRA MAHMOUD ABDALLAH et al. The Convolvulus species of the Canary Isles, the Mediterranean region and the Near and Middle East. **Mededelingen van het Botanisch Museum en Herbarium van de Rijksuniversiteit te Utrecht**, v. 281, n. 1, p. 3-288, 1967.

SAMPATHKUMAR, R.. On the chromosome number of some Convolvulaceae from South India. **Proc. Indian Sci. Congr. Assoc.** 55: 361–362, 1968

SAMPATHKUMAR, R. Karyomorphological studies in some south Indian Convolvulaceae. **Cytologia**, v. 44, n. 2, p. 275-286, 1979.

SOUZA, LUIZ GUSTAVO RODRIGUES et al. Cytogenetic and molecular evidence suggest multiple origins and geographical parthenogenesis in *Nothoscordum gracile* (Alliaceae). **Annals of Botany**, v. 109, n. 5, p. 987-999, 2012.

SRIVASTAVA, GAURAV; MEHROTRA, RAKESH C.; DILCHER, DAVID L. Paleocene *Ipomoea* (Convolvulaceae) from India with implications for an East Gondwana origin of Convolvulaceae. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 115, n. 23, p. 6028-6033, 2018.

STAPLES, G. W. et al. Flowering plant families of the world. 2007.

STEFANOVIĆ, SAŠA; AUSTIN, DANIEL F.; OLMSTEAD, RICHARD G. Classification of Convolvulaceae: a phylogenetic approach. **Systematic Botany**, v. 28, n. 4, p. 791-806, 2003.

WILKIN, PAUL. A morphological cladistic analysis of the Ipomoeae (Convolvulaceae). **Kew Bulletin**, p. 853-876, 1999.

WARD, D. E. Chromosome counts from New Mexico and Mexico [List of plant species, cytogeography]. **Phytologia**, 1984.

YEN, D. E.; GAFFEY, P. M.; COATES, D. J. Chromosome numbers of Australian species of *Ipomoea* L.(Convolvulaceae). **Austrobaileya**, p. 749-755, 1992.

YEH, H. C.; TSAI, J. L. Karyotype analysis of the Convolvulaceae in Taiwan. **Annual Taiwan Mus**, v 38,p. 58-61, 1995

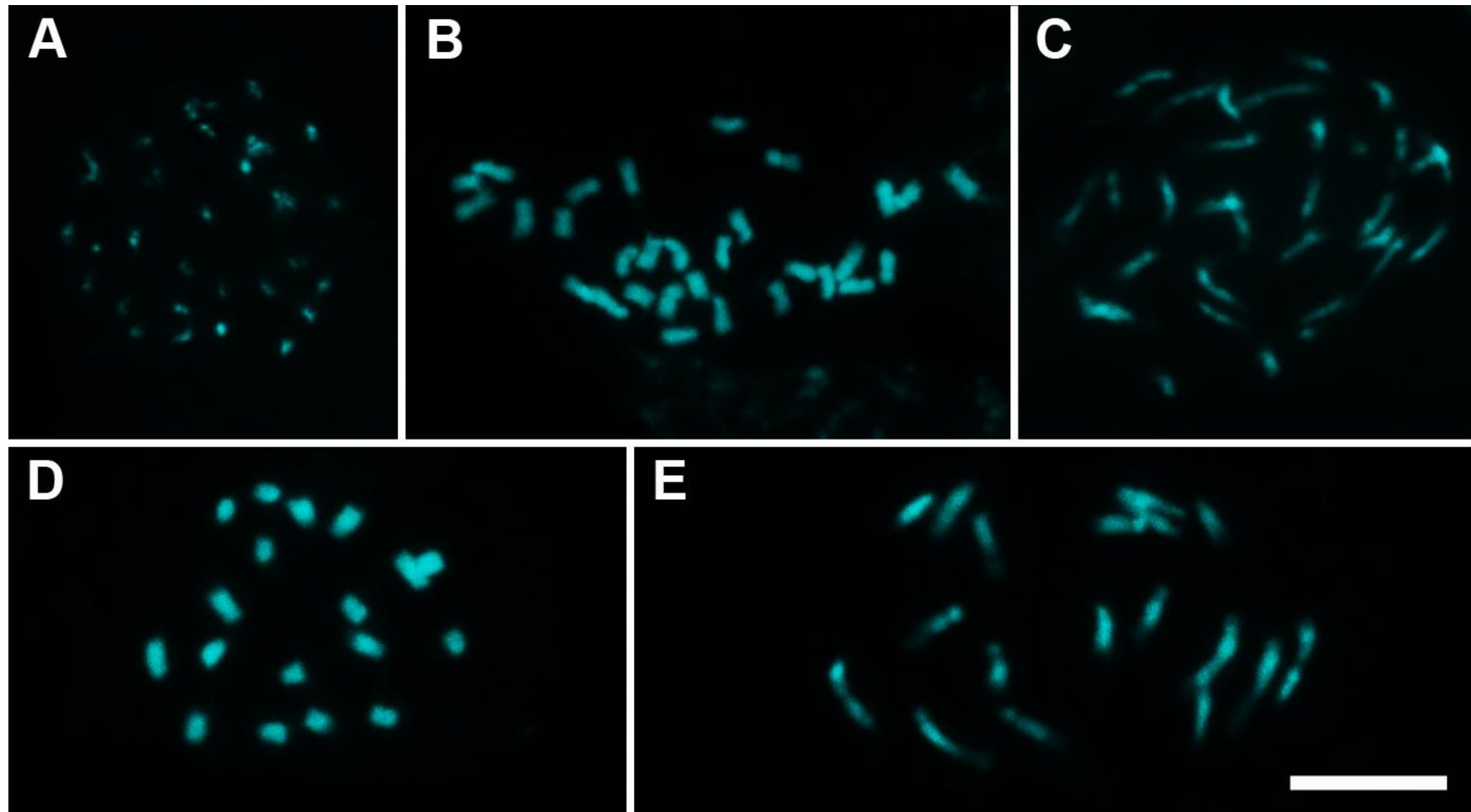


Fig. 1. A. *Ipomoea acanthocarpa*, $2n = 30$, B. *Ipomoea bonsai*, $2n = 30$, C. *I. queirozzi*, $2n = 30$, D. *Jacquemontia corymbulosa*, $2n = 18$, E. *J. evolvuloides*, $2n = 18$. — Scale bar = 10 μm .

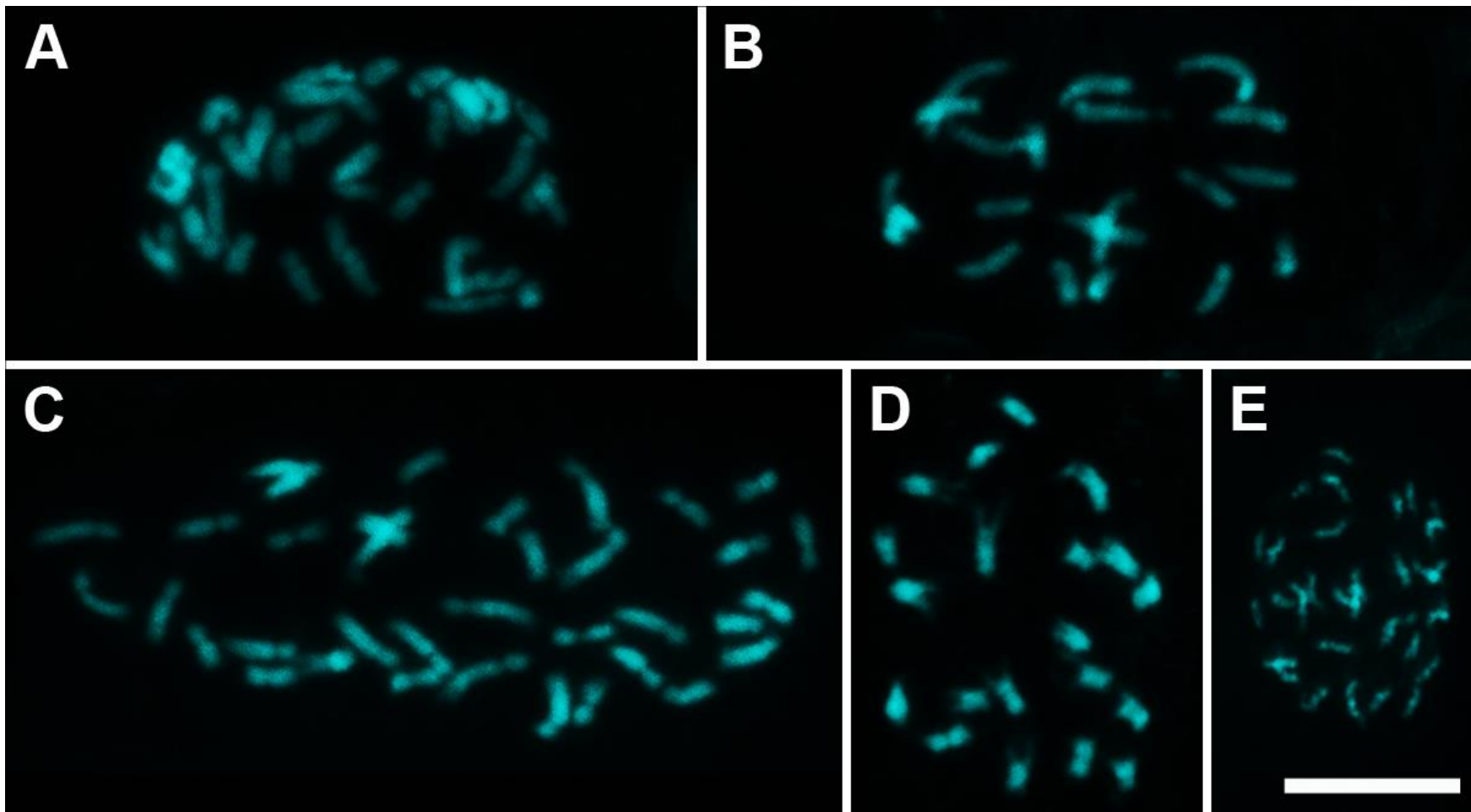


Fig. 2. A. *Jacquemontia mucronifera*, $2n = 36$, B. *J. nodiflora*, $2n = 20$, C. *J. pentanthos*, $2n = 36$, D. *J. sphaerostigma*, $2n = 20$, E. *Operculina hamiltonii*, $2n = 30$. — Scale bar = 10 μm .

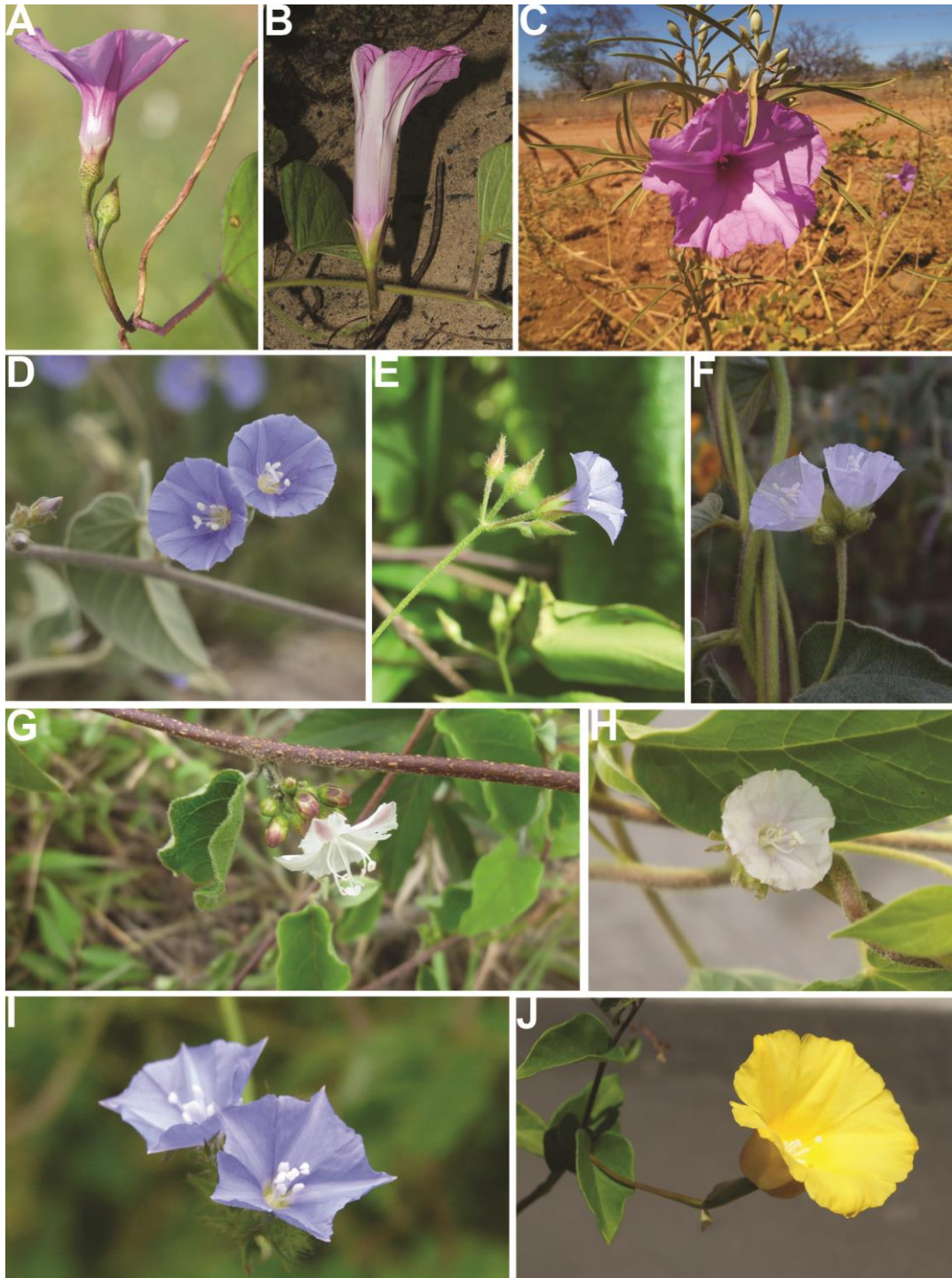


Fig. 3. Inflorescences. A. *Ipomoea acanthocarpa*, B. *I. bonsai*, C. *I. queirozzi*, D. *J. corymbulosa*, E. *J. evolvuloides*, F. *J. mucronifera*, G. *J. nodiflora*, H. *J. pentanthos*, I. *J. sphaerostigma*, J. *Operculina hamiltonii*.

Capítulo II

**DISPLOIDIA EM ESPÉCIES DIPLOIDES E POLIPLOIDIA ASSOCIADA A
COMPLEXOS TAXONÔMICOS CARACTERIZAM O GÊNERO *Jacquemontia*
CHOISY (DICRANOSTYLOIDEAE: CONVULVACEAE)**

**Disploidia em espécies diploides e Poliploidia associada a
complexos taxonômicos caracterizam o gênero *Jacquemontia*
Choisy (Dicranostyloideae: Convolvulaceae)**

C. S. M. Dornelas¹, F. Nollet², R. S. Silva¹, M. T. Buril², M. W. Chase³, L.P. Felix¹

RESUMO *Jacquemontia* apresenta ca. 120 espécies distribuídas em regiões tropicais e subtropicais das Américas, ilhas do Caribe, Ásia tropical, África e Austrália. No Brasil ocorrem 50 espécies, principalmente em áreas de Caatinga e Cerrado. Apenas 6% das espécies do gênero são citologicamente conhecidas, com registros de $2n = 18$ e 20. O presente trabalho objetivou caracterizar os cariótipos em representantes do gênero *Jacquemontia*, por meio da técnica de bandeamento com fluorocromos e quantificação do tamanho do genoma por citometria de fluxo. Os números cromossômicos variaram de $2n = 18$ para *Jacquemontia corymbulosa* e *J. evolvuloides* $2n = 20$ para *J. chrysanthera*, *J. nodiflora* e *J. sphaerostigma* até $2n = 36$ para *J. mucronifera* e *J. pentanthos*. *Dinetus truncatus*, grupo externo, apresentou $2n = 28$. Todas as espécies se caracterizaram por apresentar de duas a quatro um número variável de blocos CMA⁺ terminais. Adicionalmente, *J. sphaerostigma* apresentou duas bandas CMA⁺ pericentroméricas, enquanto *J. nodiflora* e *J. pentanthos* apresentaram bandas DAPI⁺ terminais. As espécies diploides *J. sphaerostigma*, *J. corymbulosa* e *J. nodiflora* apresentaram $1C = 0,93\text{pg}$, $1,13\text{pg}$ e $1,41\text{pg}$, respectivamente, enquanto as poliploides *J. pentanthos* apresentou $1C = 2,25\text{pg}$ e *J. mucronifera* $1C = 2,32\text{pg}$. Dentre os gêneros da subfamília Dicranostyloideae, a série com $n = 9, 10, 12, 13, 14, 15$ evidencia a importância da disploidia na diversificação da subfamília. De acordo com as relações intergenéricas na subfamília, provavelmente *Jacquemontia* se originou a partir de um ancestral com $n = 10$, com disploidia descendente para $n = 9$ ocorrendo diversas vezes ao longo da diversificação do gênero. As espécies *J. mucronifera* e *J. pentanthos* possivelmente são neopoliploides que não experienciaram reduções significativas no tamanho do genoma, como se observa durante a diploidização de poliploides mais antigos. O tamanho do genoma se constitui em um parâmetro citotaxonômico eficiente para a delimitação das espécies de *Jacquemontia*, incluindo as espécies do complexo *J. pentanthos*.

Palavras chave: bandeamento cromossômico; citotaxonomia; duplicação do genoma; evolução cariotípica; fluorocromos.

Dysploidy in diploid species and Polyploidy associated with taxonomic complexes characterize the genus *Jacquemontia* Choisy (Dicranostyloideae: Convolvulaceae)

C. S. M. Dornelas¹, F. Nollet², R. S. Silva¹, M. T. Buril², M. W. Chase³, L.P. Felix¹

ABSTRACT. *Jacquemontia* exhibits ca. 120 species distributed in tropical and subtropical regions of the Americas, Caribbean islands, tropical Asia, Africa and Australia. In Brazil, are knowing 50 species, mainly in areas of Caatinga and Cerrado. Only 6% of the species from the genus are cytologically known, showing the series with $2n = 18$ and 20 . The present work aimed to characterize the karyotypes of *Jacquemontia* species, using fluorochrome banding and flow cytometry. Chromosome numbers for the species analyzed are new: $2n = 18$ for *Jacquemontia corymbulosa* and *J. evolvuloides*, $2n = 20$ for *J. chrysanthera*, *J. nodiflora* and *J. sphaerostigma*, and $2n = 36$ for *J. mucronifera* and *J. pentanthos*. *Dinetus truncatus*, the outgroup, exhibited $2n = 28$. All species analyzed showed terminal CMA⁺ bands. Additionally, *J. sphaerostigma* showed two pericentromeric CMA⁺ bands, while *J. nodiflora* and *J. pentanthos* showed terminal DAPI⁺ bands. The diploid species *J. sphaerostigma*, *J. corymbulosa* and *J. nodiflora* have $1C = 0.93\text{pg}$, 1.13pg and 1.41pg , respectively, while the polyploid *J. pentanthos* has $1C = 2.25\text{pg}$ and *J. mucronifera* has $1C = 2.32\text{pg}$. Among the genera of the subfamily Dicranostyloideae, the series with $n = 9, 10, 12, 13, 14, 15$ highlights the importance of dysploidy in the diversification of the group. According to the intergeneric relationships in the subfamily, *Jacquemontia* probably originated from an ancestor with $n = 10$, with descending dysploidy to $n = 9$ occurring several times throughout the diversification of the genus. The species *J. mucronifera* and *J. pentanthos* are possibly neopolyploids that did not experience drastic reductions in genome size, as seen during diploidization of older polyploids. The genome size constitutes an efficient cytotaxonomic parameter for the delimitation of *Jacquemontia* species, including the species complex *J. pentanthos*.

keywords: chromosome banding; cytotaxonomy; fluorochromes; karyotype evolution; whole genome duplication.

1. INTRODUÇÃO

O gênero *Jacquemontia* apresenta ca. 120 espécies distribuídas em regiões tropicais e subtropicais das Américas, ilhas do Caribe, Ásia tropical, África e Austrália (Buril et al., 2015). No Brasil ocorrem 50 espécies, principalmente nos domínios fitogeográficos da Caatinga e do Cerrado (Buril, 2013). Algumas espécies brasileiras são amplamente distribuídas e apresentam a habilidade de se adaptar a diferentes tipos de vegetação, enquanto outras são de distribuição restrita e endêmica (Buril et al., 2015; Pastore et al., 2017). O gênero é monofilético com base em dados moleculares, contudo as relações filogenéticas das espécies sul-americanas são ainda pouco compreendidas, e a ocorrência de grupos morfologicamente complexos dificulta a delimitação de algumas espécies do gênero (Buril, 2013).

Jacquemontia apresenta apenas 6% das espécies citologicamente conhecidas, exibindo $2n = 18$ (Sharma & Chatterji, 1964; Lewis et al., 1962; Sampathkumar, 1979; Coleman, 1982; Yeh & Tsai, 1995; Michalková & Letz, 2014; Dornelas et al., 2021) na maioria das espécies, $2n = 20$ (Robertson, 1970; Dornelas et al., 2021) e $2n = 36$ em *J. mucronifera* e *J. pentanthos* (Dornelas et al., 2021). A subfamília Dicranostyloideae, na qual o gênero está incluído, é caracterizada pela série dispoloide $n = 9, 10, 12, 13, 14, 15$. A disploidia, que origina séries disploides como essa, com reduções ou aumentos gradativos no número de cromossomos em uma linhagem monofilética, também é um fenômeno comum em angiospermas (Carta et al., 2018). Geralmente a disploidia é o resultado de um conjunto de rearranjos cromossômicos que favorecem a recombinação como na disploidia ascendente (Carta et al., 2018), ou formação de grupos de genes adaptativos ligados em poucos cromossomos, como na disploidia descendente (Stebbins, 1950; Potter et al., 2017; Carta et al., 2018). Muitas vezes, as séries disploides se formam ao longo da diversificação de grupos vegetais após um evento de poliploidia associado ou não a hibridização (Chase et al., 2022).

Em longo prazo, os rearranjos cromossômicos em uma linhagem poliploide tendem a ajustar o genoma para uma configuração diploide. Esse processo é acompanhado pela eliminação de algumas sequências de DNA duplicadas, neofuncionalização, subfuncionalização, translocações e inversões (Lysak et al., 2006; Dodsworth et al., 2016), regularizando dessa forma a segregação dissômica na meiose, e por isso recebe o nome de diploidização (Cifuentes et al., 2009). Diversas hipóteses têm sido propostas para explicar a relação entre os eventos de evolução cromossômica e especiação, cujos pontos convergentes

são a supressão da recombinação, redução do fluxo gênico e subdominância (revisado por Rieseberg, 2001; Storme & Mason, 2014). Apesar da escassez de investigações que demonstrem e reconstruam estes ajustes cromossômicos em um contexto filogenético e ecológico, são crescentes as evidências de que as alterações cromossômicas desempenham uma função importante na especiação (Chase et al., 2022).

Em *Jacquemontia*, os registros cariológicos já evidenciam a ocorrência de disploidia na evolução cromossômica do grupo. Contudo, as direções dessas mudanças ainda são desconhecidas, uma vez que as inferências sobre a evolução cromossômica do gênero nunca foram abordadas em um contexto filogenético. Além disso, as descrições dos cariótipos se baseiam fundamentalmente em técnicas de coloração convencional, o que proporcionam informações apenas número e morfologia cromossômica, dificultando o entendimento da real dimensão da variação cariológica, e dos mecanismos envolvidos na evolução do gênero.

Técnicas de bandeamento são fundamentais para a identificação de variações na estrutura dos cromossomos em um cariótipo, entre indivíduos na população ou entre populações, ou entre diferentes espécies filogeneticamente relacionadas (Guerra et al., 2020; Nollet et al., 2022). A utilização dos fluorocromos base-específicos cromomicina A₃ (CMA) e 4'-6, diamidino-2-fenilindol (DAPI) possibilita distinguir bandas heterocromáticas nos cromossomos com base na sua composição, formando bandas amarelas brilhantes em regiões ricas em GC, ou bandas azuis em regiões ricas em AT, respectivamente (Barros e Silva & Guerra, 2010; Oliveira et al. 2015; Guerra et al., 2020; Nollet et al., 2022). Outra abordagem útil para entender a evolução das plantas, consiste na análise de variações no tamanho do genoma, que podem ser um indicativo direto das mudanças que ocorrem em um clado. Alterações no conteúdo de DNA nuclear entre espécies relacionadas podem envolver amplificações ou reduções nas sequências de DNA repetitivo, intensidade de retrotransposons, frequência de poliploidia e especiação (Chase et al., 2022). Dessa forma, o uso combinado de informações citogenéticas, incluindo número de cromossomos, padrões de bandas, tamanho do genoma, dentre outros, em um contexto filogenético, é extremamente importante para a identificação dos eventos relacionados à diversificação, especiação e evolução das espécies (Cordeiro et al., 2022; Ibiapino et al., 2022).

O presente trabalho objetivou analisar os cariótipos em representantes do gênero *Jacquemontia*, por meio da técnica de bandeamento CMA/DAPI. Além disso, realizou-se a quantificação do tamanho do genoma por citometria de fluxo, bem como a análise da variação cromossômica numérica registrada para a subfamília Dicranostyloideae (que inclui

Jacquemontia) no contexto filogenético proposto por Simões et al. (2022), visando responder as seguintes questões: (1) Como os números cromossômicos dos representantes do gênero *Jacquemontia* variam? (2) Quais os tipos e padrões de bandas heterocromáticas em representantes do gênero? (3) O tamanho do genoma varia entre essas espécies com números cromossômicos diferentes? (4) Dentre as abordagens analisadas na pesquisa, qual apresenta maior valor citotaxonômico para a delimitação de espécies no gênero? (5) Qual é a direção mais provável da variação dispoloide em *Jacquemontia*? (6) Quais mecanismos de evolução cariotípica estão envolvidos na diversificação do gênero?

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Coleta e documentação botânica

Foram analisadas sete espécies pertencentes ao gênero *Jacquemontia*, bem como *Dinetus truncatus* como grupo externo, provenientes de coletas realizadas em campo na região Nordeste do Brasil, bem como doações de sementes oriundas de institutos de pesquisas. As plantas foram mantidas em cultivo no jardim experimental do Laboratório de Citogenética Vegetal do Departamento de Ciências Biológicas do Centro de Ciências Agrárias, da Universidade Federal da Paraíba (UFPB). Todo o material estudado foi herborizado e as exsiccatas foram depositadas junto ao acervo dos Herbários Prof. Jayme Coelho de Moraes do Centro de Ciências Agrárias da UFPB e Professor Vasconcelos Sobrinho da Universidade Federal Rural de Pernambuco. Com relação a identificação das espécies, foi utilizada literatura pertinente e consulta a especialistas, além de comparações com materiais previamente identificados.

2.2 Números cromossômicos em Dicranostyloideae

Inicialmente realizou-se uma revisão de todos os registros de números cromossômicos das espécies de *Jacquemontia* disponíveis na literatura (Tabela Suplementar 1). Para tanto, foram consultados três bancos de dados: The Chromosome Counts Database – CCDB (Rice et al. 2015), Index to Plant Chromosome Numbers - IPCN (Goldblatt & Johnson, 1979) e IAPT/IOPB Chromosome data, além dos registros disponíveis na literatura especializada.

Os registros de números cromossômicos, bem como as contagens realizadas durante a pesquisa, foram utilizados para a reconstrução do número cromossômico básico para cada clado, bem como todos os gêneros da subfamília Dicranostyloideae, por meio do ChromEvol v.2 (<http://www.zoology.ubc.ca/prog/chromEvol.html>) (Mayrose et al., 2010; Glick & Mayrose, 2014). A abordagem de máxima parcimônia foi utilizada para testar o número e as direções das mudanças nos números cromossômicos ao longo dos ramos na filogenia do grupo (Simões et al., 2022). Essa estimativa possibilitou inferir o melhor modelo de evolução cromossômica que melhor explica a variação cromossômica numérica em Dicranostyloideae por meio do critério de informação Akaike.

2.3 Análise Citogenética

A análise das células em mitose foi feita a partir de pontas de raízes de plantas cultivadas em vasos no jardim experimental do Laboratório de Botânica e Citogenética Vegetal da UFPB - Universidade Federal da Paraíba, Campus II. As pontas de raízes foram pré-tratadas com 8 hidroxiquinoleína (8-HQ) 0,002 M por 24 horas a 10° C, fixadas em etanol absoluto/ácido acético glacial (v/v) 3:1 por 2 horas a temperatura ambiente e estocada em freezer a – 20°C.

No preparo das lâminas as raízes foram digeridas em solução contendo 2% de celulase (Onozuka) e 20% de pectinase (Sigma) (w/v) a 37°C por 120 mim. O material foi esmagado em ácido acético 45% e congelado em nitrogênio líquido, secas ao ar para remoção da lamínula. As lâminas foram coradas com DAPI glicerol (2µg/mL) (1:1, v/v) para seleção das melhores lâminas. Subsequentemente, as lâminas foram descoradas em etanol absoluto/ácido acético glacial (v/v) por 30 mim. e mantidas à temperatura ambiente por duas horas (Guerra & Souza, 2002). Posteriormente as lâminas foram lavadas overnight em etanol absoluto e estocadas a 10 °C.

2.4 Coloração CMA e DAPI

A dupla coloração com os fluorocromos cromomicina A₃ (CMA) e 4'-6- diamidinino-2-fenilindol (DAPI) foi realizada conforme descrito por Barros e Silva & Guerra (2010). As lâminas foram coradas com 10µL de CMA (0.2 mg mL⁻¹) por 1h, e posteriormente com 10µL de DAPI (1 µg mL⁻¹) por 30 min. As lâminas foram montadas em tampão glicerol/McIlvaine.

Em seguida, as lâminas foram envelhecidas por três dias em câmara escura para a estabilização dos fluorocromos. As melhores metáfases foram fotografadas em fotomicroscópio de epifluorescência Zeiss equipado com câmera de vídeo AxioCam MRC5 com o auxílio do software Axiovision 4.8. As imagens foram sobrepostas e processadas em brilho e contraste por meio do software Photoshop CS3.

2.5 Tamanho do genoma

Cinco espécies de *Jacquemontia* foram analisadas quanto ao conteúdo de DNA (Tabela 1). Para cada espécie foram selecionadas folhas jovens e completamente expandidas, as quais foram usadas para preparação de uma suspensão de núcleos com tampão WPB (Tris-MgCl₂) conforme descrito por Loureiro et al. (2007). O tamanho do genoma foi estimado por citometria de fluxo com citômetro BD Accuri™. O conteúdo de DNA foi calculado com base em três medições diferentes para cada indivíduo analisado de acordo com a proporcionalidade da intensidade de fluorescência obtida. Os histogramas foram gerados pelo software BD Accuri™ C6 Plus v1.0.1. por meio do uso da área do histograma do pulso de fluorescência para análise. O pico G1 da espécie diploide de *Pisum sativum* (2C = 9,09 pg de conteúdo de DNA) e *Zea mays* (2C = 5,46 pg) foi usado como padrão interno. As sementes de *P. sativum* e *Zea mays* foram obtidas no Institute of Experimental Botany, Olomouc, Czech Republic. Os dados de tamanho do genoma para cada espécie analisada foram comparados estatisticamente por meio da ANOVA seguida pelo teste de Tukey, com o software Statistica® 10.0.

3. RESULTADOS

3.1 Números e morfologia cromossômica

Os números cromossômicos, vouchers, locais de coleta, tamanho do genoma e padrões de bandas heterocromáticas encontram-se organizados na Tabela 1. enquanto as células mitóticas de cada espécie coradas com os fluorocromos CMA e DAPI são apresentadas na Figura 1. Os números cromossômicos para as espécies analisadas variaram de $2n = 18$ para *Jacquemontia corymbulosa* Benth (Fig. 1C) e *J. evolvuloides* Meisn. (Fig. 1D), $2n = 20$ para *J. chrysanthera* (Fig. 1B), *J. nodiflora* GDon (Fig. 1F) e *J. sphaerostigma* Rusby (Fig. 1H), até poliploides com $2n = 36$ para *J. mucronifera* Hallier f. (Fig. 1E) e *J. pentanthos* (Jacq.)

GDon (Fig. 1G). Incluímos como grupo externo na presente amostragem *Dinetus truncatus* que apresentou $2n = 28$ (Figura 1A). As espécies de *Jacquemontia* apresentaram cariótipos assimétricos, compostos por cromossomos metacêntricos, submetacêntricos e acrocêntricos, variando em tamanho de 1 μm até 3,5 μm (Figura 1B-H), enquanto *D. truncatus* exibe cromossomos muito pequenos, com no máximo 1 μm , cuja morfologia não foi possível discernir (Figura 1A).

3.2 Reconstrução do número cromossômico básico em Dicranostyloideae

Para a reconstrução, foram utilizados os números de cromossomos haplóides para cada espécie (ou gênero), com base nos registros cromossômicos diploides (Tabela 1 suplementar). Todos os dados foram plotados na árvore filogenética de Simões et al., (2022) usando o software ChromEvol. Os números cromossômicos básicos foram fornecidos para os principais clados da filogenia de Dicranostyloideae (Figura 2). O melhor modelo recuperado no ChromEvol, segundo a AIC, foi CONST_RATE_DEMI_EST (que indica mudanças em um único cromossomo, para mais ou para menos, bem como eventuais eventos de poliploidia - ver Tabela 2) e o número básico de cromossomos para Dicranostyloideae foi $x = 14$. A disploidia foi estimada como o modo mais freqüente de rearranjo cromossômico, com disploidia descendente mais frequente que a disploidia ascendente, enquanto a poliploidia foi considerada o evento menos frequente (ganho total = 4,12; perda total = 6,57; duplicação do genoma = 1,30).

3.3 Bandeamento cromossômico

Foram identificados dois tipos de bandas heterocromáticas dentre as espécies analisadas, as quais constituíram bandas $\text{CMA}^+/\text{DAPI}^-$ e $\text{DAPI}^+/\text{CMA}^-$, com variação para número e localização das bandas (Tabela 1, Figura 1). Todas as espécies analisadas apresentaram bandas CMA^+ terminais: duas bandas CMA^+ em *J. corymbulosa* (Fig. 1C), três bandas em *J. chrysanthera* (Fig. 1B), quatro bandas em *J. evolvuloides* (Fig. 1D), *J. nodiflora* (Fig. 1F), *J. pentanthos* (Fig. 1G) e *J. sphaerostigma* (Fig. 1H), seis bandas CMA^+ terminais em *J. mucronifera* (Fig. 1E) e *Dinetus truncatus* (Fig. 1A). Algumas espécies apresentaram satélites relacionados a bandas CMA^+ terminais em número variável, sendo um satélite em *J.*

nodiflora (Fig. 1F, seta amarela), dois em *J. evolvuloides* (Fig. 1D, setas amarelas), três em *Dinetus truncatus* (Fig. 1A, insertos) e *J. sphaerostigma* (Fig. 1H, setas amarelas).

Jacquemontia sphaerostigma foi a única espécie que apresentou duas bandas CMA⁺ pericentroméricas conspícuas (Fig. 1H), muito embora as regiões pericentroméricas das demais espécies corem mais fortemente com CMA, sem, contudo, formar bandas CMA⁺/DAPI⁻. Apenas duas espécies, *J. nodiflora* (Fig. 1F, insertos superiores) e *J. pentanthos* (Fig. 1G, insertos superiores), apresentaram bandas DAPI⁺ terminais. As espécies *J. corymbulosa* (Fig. 1C) e *J. sphaerostigma* (Fig. 1H) apresentaram cromossomos com regiões terminais mais fortemente coradas com DAPI do que com CMA, embora não formam bandas conspícuas (ligeiramente DAPI⁰/CMA⁻). *Jacquemontia nodiflora* apresentou quatro cromossomos completamente heterocromáticos, com a banda terminal CMA⁺ ocupando um braço cromossômico e a banda DAPI⁺ ocupando o outro braço (Fig. 1F, inserto a direita).

Diferentes padrões de condensação cromossômica da eucromatina e heterocromatina, em prófase e prometáfase, foram identificados nas espécies analisadas de *Jacquemontia* (Forni-Martins e Guerra, 1999). O primeiro padrão se refere a condensação homogênea tanto da eucromatina quanto da heterocromatina nas espécies *J. chrysanthera* (Fig. 1B, esquema no inserto a direita), *J. mucronifera* (Fig. 1E) e *J. pentanthos* (Fig. 1G). O segundo padrão corresponde a heterocromatina e eucromatina de condensação precoce nas regiões proximais, e eucromatina de condensação tardia nas regiões distais, tanto em prófase quanto em prometáfase, nas espécies *J. corymbulosa* (Fig. 1C), *J. evolvuloides* (Fig. 1D, esquema no inserto a direita), *J. nodiflora* (Fig. 1F) e *J. sphaerostigma* (Fig. 1H, esquema no inserto a direita).

3.4 Tamanho do genoma

O conteúdo de DNA nas espécies de *Jacquemontia* analisadas variou de 1C = 0,93pg em *J. sphaerostigma* (diploide com 2n = 20) até 1C = 2,32pg em *J. mucronifera* (tetraploide com 2n = 36). As espécies diploides *J. corymbulosa* com 2n = 18 e *J. nodiflora* com 2n = 20 apresentaram 1C = 1,17pg e 1,41pg, respectivamente. As espécies tetraploides com 2n = 36, *Jacquemontia pentanthos*, e *J. mucronifera* apresentaram 1C = 2,40pg e 1C = 2,32, respectivamente. Considerando que as espécies tetraploides apresentam de fato quatro cópias de cada genoma, o valor real de cada cópia do genoma em *J. mucronifera* é 1C = 1,16pg, enquanto em *J. pentanthos* é 1C = 1,20pg. A ANOVA indicou que há diferença

estatisticamente significativa entre as médias do tamanho do genoma (Tabela 3), e o teste de Tukey evidenciou que o tamanho do genoma entre as espécies analisadas difere estatisticamente entre si (Tabela 1).

4. DISCUSSÃO

4.1 Variação cromossômica numérica

Jacquemontia apresenta uma variação dispoloide com registros de $2n = 18$, $2n = 20$ e $2n = 36$ (Dornelas et al., 2021) números confirmados no presente trabalho. Os únicos registros de poliploidia para o gênero, $2n = 36$ em *J. mucronifera* e *J. pentanthos* (Dornelas et al., 2021), estão relacionados ao grupo taxonômico problemático denominado por Buril (2013) como complexo *J. pentanthos*. A combinação de diferentes padrões de variação cromossômica numérica em uma mesma linhagem pode ser observada em outros gêneros de Convolvulaceae, como em *Convolvulus* L. (Sa'ad, 1967; Ward, 1984; Luque & Lifante, 1994; Rizzotto, 2003), *Cuscuta* (Pazy & Plitmann, 1995; Ibiapino et al., 2020) e também em outras famílias de plantas, por exemplo no gênero *Epidendrum* (Orchidaceae, ver Nollet et al., 2022), *Nothoscordum* (Alliaceae, ver Souza, 2012) e *Nicotiana* (Solanaceae, ver Chase et al., 2022). Complexos taxonômicos, de difícil delimitação de espécies por meio da morfologia, podem apresentar relação com a poliploidia, em alguns casos formando grupos autopoliploides como no grupo *Epidendrum* subgênero *Amphyglottium* (Cordeiro et al., 2022), ou alopoliploidia como em *Epidendrum* subgênero *Amphyglottium* (Pessoa et al., 2021; Nollet et al., 2022). A elevada variabilidade morfológica em grupos auto- ou alopoliploides é resultado de mudanças epigenéticas como consequência direta da duplicação do genoma, ativando regiões do genoma silenciadas nos diploides relacionados, bem como pode ser acentuada pela combinação de genomas diferentes em alopoliploides.

Dentre os gêneros da subfamília Dicranostyloideae, os números cromossômicos variam de $n = 9$, 10 em *Jacquemontia*, $n = 12$ e 13 em *Evolvulus* (Sharma & Chatterji, 1964; Pitrez et al., 2014), $n = 13$ *Poranopsis* (Rice et al., 2015), $n = 13$ e 14 em *Porana* (Sharma & Chatterji, 1958; Sampathkumar, 1968), $n = 14$ em *Calycobolus*, *Cressa*, *Dinetus*, *Neuropeltis* (Mangenot & Mangenot, 1957; Bernardello et al., 1990) e $n = 15$ em *Bonamia* e *Dichondra* (Mangenot & Mangenot, 1957; Hair, 1963). Esses dados compõem a série dispoloide $n = 9$, 10 , 12 , 13 , 14 entre os diversos gêneros da subfamília e evidencia a importância da dispoloide na

diversificação dessa subfamília. Uma série disploide mais complexas, como $n = 4, 5, 7, 8, 9, 10, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19$ e múltiplos destes, partindo do número básico $x = 15$, observada em *Cuscuta* (Ibiapino et al., 2022), destaca que a disploidia é especialmente importante para a diversificação deste gênero em particular. A série de números cromossômicos em *Cuscuta* tem sido atribuída a poliploidia, disploidia (Ibiapino et al., 2022) e agmatoploidia, este último é considerado um fenômeno comum em espécies que apresentam cromossomos holocinéticos (Garcia, 2001). Contudo, o conceito de agmatoploidia tem sido confrontado por escassez de demonstração clara de sua ocorrência (Guerra, 2016).

A direção dos eventos de disploidia, ao longo da diversificação de *Jacquemontia*, pode ser melhor investigada no contexto filogenético da subfamília Dicranostyloideae proposto por Simões et al. (2022), bem como os registros de números cromossômicos para os gêneros proximalmente relacionados. O gênero *Jacquemontia* está em um clado mais derivado cujos gêneros relacionados apresentam predominantemente $n = 14$. O clado irmão mais basal de todas as Convolvulaceae é composto por *Dinetus* com $n = 14$ e *Poranopsis* com $n = 13$. Este cenário, se confirmado, apresenta duas implicações importantes. A primeira é fortemente sugestiva de um evento de poliploidia ancestral na origem da família, considerando que o grupo irmão de Convolvulaceae é Solanaceae, cujo número básico é $x_1 = 7$. É possível que o ancestral de Convolvulaceae tenha experienciado pelo menos um evento de duplicação do genoma, originando o número básico secundário $x_2 = 14$ que caracteriza a subfamília Dicranostyloideae por ocorrer em quase todos os gêneros, incluindo *Dinetus*, grupo irmão mais basal das Convolvulaceae com número cromossômico conhecido. A segunda, considerada como um resultado direto da primeira, indica que a direção da disploidia na subfamília é predominantemente decrescente, ou seja, parece haver uma tendência de redução no número de cromossomos em alguns eventos de especiação.

Apesar de as relações filogenéticas em *Jacquemontia* ainda serem pouco esclarecidas, a principal hipótese sugere que o grupo se originou no Velho Mundo, e se diversificou amplamente no Novo Mundo (Buriel, 2013). Os grupos mais derivados são formados por espécies mesoamericanas e caribenhas, grupo irmão das espécies australianas (Buriel et al., 2013). Espécies com $n = 9$ ou 10 ocorrem indistintamente ao longo da área de distribuição do gênero, sugerindo que a disploidia é recorrente e, assim como no gênero *Senna*, possivelmente relacionada a eventos de especiação (Cordeiro & Felix, 2018; Waminal et al., 2021). De acordo com as relações intergenéricas na subfamília Dicranostyloideae (Simões et al., 2022), provavelmente o gênero *Jacquemontia* se originou a partir de um

ancestral com $n = 10$, com disploidia descendente para $n = 9$ ocorrendo diversas vezes ao longo da diversificação do gênero.

Nossos dados evidenciaram que *Jacquemontia pentanthos* e *J. mucronifera*, espécies incluídas por Buril (2013) no complexo morfológico *pentanthus* de difícil delimitação, são poliploides com $n = 18$. O grupo é morfológicamente muito próximo de *J. corymbulosa* com $n = 9$ na América do Sul e especialmente na região do Cariri brasileiro (Buril, 2013), mas podem ser distinguidas facilmente por meio do número cromossômico. Complexos morfológicos em grupos de diversificação recente são muito comuns, especialmente quando a poliploidia, associada ou não a hibridização, estão envolvidas (Figueiredo et al., 2014; Pessoa et al., 2021; Nollet et al., 2022; Chase et al., 2022). Em *Epidendrum secundum* (família Orchidaceae), a poliploidia e hibridização recorrentes tem sido implicada na ampla variação cromossômica numérica e complexidade morfológica do grupo (Pessoa et al., 2021; Nollet et al., 2022). A mesma situação se verifica em *Nicotiana* seção *Suaveolente* s, um grupo com 46 espécies de origem aloploidia na Austrália com parentais na América do Sul (Chase et al., 2022).

4.2 Tamanho do genoma

As espécies de *Jacquemontia* analisadas, incluindo os poliploides, apresentam genomas pequenos, exibindo uma variação de 2,5 vezes. A maioria dos registros de tamanho do genoma em Convolvulaceae (83%), referentes a diferentes gêneros, exibem genomas pequenos entre $1C = 0,48\text{pg}$ em *Cuscuta campestris* (Kubešová et al., 2010), uma espécie diploide, até $1C = 2,30\text{pg}$ em poliploides de *Ipomoea batatas* (Ozias-Akins & Jarret, 1994), muito semelhante a variação que se observa entre as espécies de *Jacquemontia*. De fato, as Angiospermas no geral tendem a apresentar genomas pequenos, a despeito da ocorrência e abundância de sequências de DNA repetitivo e recorrência de poliploidia (Faizullah et al., 2021). Embora os mecanismos envolvidos na evolução do tamanho do genoma nas plantas com flores não serem completamente compreendidos, torna-se cada vez mais evidente que a elevada frequência de espécies vegetais com genomas pequenos não é randômica (Pellicer et al., 2018).

Diversas hipóteses evolutivas teorizam sobre a variação no tamanho do genoma em plantas, e podem ser sumarizadas em duas linhas gerais de pensamento. A primeira atribui à variação no conteúdo de DNA à deriva genética, ou seja, baseia-se na neutralidade do caráter,

enquanto outras sugerem que o tamanho do genoma é um caráter adaptativo e varia por seleção natural (revisado por Blommaert, 2020). Ambas as hipóteses são difíceis de testar e apresentam limitações, especialmente quando se considera outros aspectos da evolução dos genomas, como por exemplo, os efeitos da poliploidia e dos ajustes relacionados a diploidização, uma dinâmica amplamente demonstrada em angiospermas (Dodsworth et al., 2016). Apesar de se observar alguma tendência sobre a evolução do tamanho do genoma em *Convolvulaceae*, sugestiva de seleção em favor de genomas pequenos, os dados disponíveis são ainda insuficientes para testar qualquer hipótese.

Por outro lado, os nossos dados de tamanho do genoma para as espécies do gênero *Jacquemontia* apresentam implicações taxonômicas importantes em nível de espécie. Os poliploides *J. mucronifera* e *J. pentanthos* exibem exatamente o dobro do tamanho médio do genoma das espécies diploides, sugerindo se tratarem de poliploides recentes que não experienciaram drásticas reduções no tamanho do genoma, como se observa durante a diploidização de poliploides mais antigos. Em outros grupos de plantas, como no clado alotetraploide *Nicotiana* seção *Suaveolentes*, uma extrema redução no tamanho do genoma resultou em valores iguais aos das espécies diploides relacionadas em apenas dois milhões de anos (Chase et al, 2022). Poliploides cujas espécies diploides relacionadas ainda existem, incluindo todos os poliploides intraespecíficos e intragenéricos, são considerados neopoliploides (Guerra 2008), sendo claramente o caso de *J. mucronifera* e *J. pentanthos*.

Apesar de não ser possível identificar se os poliploides *J. mucronifera* e *J. pentanthos* são auto ou aloploiploides com base nos nossos dados cariológicos, é provável que o grupo tenha uma origem híbrida com parentais diploides com $n = 9$. O fato de apresentarem uma produção regular de sementes férteis com mais de 90% de germinação (dados não apresentados), bem como a difícil delimitação morfológica corroboram esta possibilidade. Aloploiploides com parentais diploides geralmente apresentam uma meiose regular com formação de bivalentes que tendem a não afetar significativamente a fertilidade (Lloyd & Bomblies, 2016). Adicionalmente, diversos grupos aloploiploides apresentam elevada variabilidade morfológica em virtude de mudanças epigenéticas (Liu & Wendel, 2003; Chrtek et al., 2020) e formam complexos taxonômicos, como em *Sorbus* (Robertson et al., 2010), *Epidendrum secundum* (Pessoa et al., 2021) e *Nicotiana* seção *Suaveolentes* (Chase et al, 2022).

As espécies do complexo *J. pentanthos*, de difícil delimitação morfológica, podem ser diferenciadas por seus respectivos tamanhos de genoma. De fato, todas as espécies

analisadas aqui podem ser diferenciadas por meio do conteúdo de DNA, que apresentam valores claramente definidos para cada espécie, independentemente de apresentarem números cromossômicos iguais ou diferentes. Portanto, é importante ressaltar que o tamanho do genoma se constitui em um parâmetro citotaxonômico eficiente para a delimitação das espécies de *Jacquemontia*, incluindo as espécies do complexo *J. pentanthos*. Contudo, o potencial citotaxonômico do valor 1C para outras espécies do gênero precisa ser melhor investigado.

4.3 Bandeamento cromossômico

A ocorrência de bandas terminais CMA⁺ (ricas em CG) em todas as espécies aqui analisadas está em concordância com o que se observa em diversos outros grupos de plantas (Fernandes *et al.*, 2009; Las Peñas *et al.*, 2014; Moreno *et al.*, 2015; Oliveira *et al.*, 2015; Bolsheva *et al.*, 2016; Castro *et al.*, 2016), incluindo Convolvulaceae (Ibiapino *et al.*, 2020). Em diversas espécies, bandas terminais CMA⁺ são regiões preferenciais de ocorrência dos genes 18S-5,8S-26S (DNA ribossomal 35S), que constituem as Regiões Organizadoras do Nucléolo - RONS (Urdampilleta *et al.*, 2013; Bolsheva *et al.*, 2016; Ibiapino *et al.*, 2020). Na nossa amostragem, quatro espécies apresentam satélites em número variável, evidenciando RONS colocalizadas com as bandas terminais CMA⁺, corroborando ainda o padrão preferencial de ocorrência do DNAr 45S verificado em diversos outros grupos de plantas (Roa & Guerra, 2012). Contudo, a simples ocorrência de bandas CMA⁺ terminais não implica necessariamente a ocorrência dos genes 18S-5,8S-26S, salvo a formação de satélites que expõem as RONS ativas.

Bandas DAPI⁺ (ricas em AT) embora menos comuns, também são relatadas em muitos grupos de plantas, podendo ocorrer em regiões cromossômicas terminais, pericentroméricas ou intersticiais (Shibata *et al.*, 1999; Dash *et al.*, 2019; Nollet *et al.*, 2022), onde em Convolvulaceae já foram registradas em *Cuscuta* (Ibiapino *et al.*, 2020; Oliveira *et al.*, 2020). Embora sejam mais raros, alguns registros demonstram a colocalização de genes 18S-5,8S-26S com bandas DAPI⁺, como em *Arabidopsis thaliana* (Ross *et al.*, 1996), e *Hyoscyamus niger* (Lavania *et al.*, 2010). Em nossas análises, bandas DAPI⁺ terminais claramente definidas foram identificadas apenas em *J. nodiflora*, embora outras espécies apresentaram regiões mais fortemente coradas com DAPI, notadamente nas regiões eucromáticas terminais de condensação tardia.

Regiões pericentroméricas apresentam funções regulatórias importantes no ciclo celular dependentes, bem como desempenham funções estruturais na organização de territórios cromossômicos na interfase (Bodor *et al.*, 2014). Em plantas, regiões pericentroméricas são ricas em sequências repetitivas (Jiang *et al.*, 2003), compostas também por diferentes famílias de retrotransposons (Neumann *et al.*, 2011). Na nossa amostragem, um pequeno número de bandas pericentroméricas, predominantemente CMA⁺, foram detectadas. Regiões pericentroméricas são tipicamente heterocromáticas, muito embora não seja sempre possível detectar a formação de bandas nestas regiões com o uso de fluorocromos. Isto pode ocorrer em virtude do número reduzido de repites (Como no cromossomo D em *Citrus sinensis* e F_L⁺ em *C. maxima*, ver Barros e Silva *et al.*, 2010), efeitos epigenéticos ou se tratar de algum tipo desconhecido de heterocromatina (Oliveira *et al.*, 2015).

A variação resultante pós-diploidização, inobstante a ocorrência de hibridização e novos ciclos de poliploidia, pode fixar diferentes padrões de bandas durante a especiação, com potencial uso taxonômico. De fato, o uso de caracteres citogenéticos na taxonomia, a citotaxonomia, tem sido amplamente utilizado em diversos grupos de plantas, como se verifica no clássico exemplo de *Citrus* (Guerra, 1993; Pedrosa *et al.*, 2000; Cornélio *et al.*, 2003; Carvalho *et al.*, 2005). Em *Jacquemontia*, observa-se um potencial uso dos padrões de bandas heterocromáticas, associados ao número de cromossomos e satélites, em especial para as espécies diploides, cuja amostragem foi mais representativa na presente análise. Por outro lado, *J. mucronifera* e *J. penthantos*, ambas poliploides, são indistinguíveis por meio do bandeamento cromossômico. Esta situação é indicativa de proximidade filogenética entre as duas espécies, o que deve estar relacionado ao tempo recente de divergência (Buriel *et al.*, 2013).

5. CONCLUSÕES

1. Não se verificou nenhum padrão preferencial de ploidia ou citotipo para a ocorrência de espécies poliploides (com $n = 18$) ou diploides (com $n = 9$ ou 10) pertencentes ao gênero *Jacquemontia*.
2. O padrão de bandas CMA⁺ terminais, em número variável, é o mais comum nas espécies de *Jacquemontia*. Bandas DAPI⁺ terminais são menos comuns, mas algumas espécies também exibem este tipo de heterocromatina. O mais raramente observado consiste de bandas

pericentroméricas CMA+. A ocorrência de um padrão de bandas em uma espécie não exclui outros, portanto uma espécie pode apresentar dois tipos de heterocromatina e diferentes padrões de localização em número variável.

3. O tamanho do genoma variou entre todas as espécies diploides, tanto entre espécies com mesmo número cromossômico, quanto entre espécies com números diferentes. Da mesma forma, o tamanho do genoma varia entre as espécies poliploides com $2n = 36$.

4. Para as espécies do gênero *Jacquemontia*, o tamanho do genoma foi o parâmetro citotaxonômico mais eficiente na diferenciação de todas as espécies, incluindo aquelas pertencentes ao complexo *J. pentanthos*.

5. Com base na análise da variação cromossômica numérica do gênero *Jacquemontia*, bem como dos gêneros relacionados na subfamília Dicranostyloideae, a direção mais provável da disploidia é decrescente, ou seja, de $n = 10$ para $n = 9$. Esta hipótese é corroborada pela reconstrução de número básico para a subfamília por meio do ChromEvol.

6. A poliploidia e a disploidia são os mecanismos de evolução cariotípica envolvidos na diversificação das espécies do gênero *Jacquemontia*.

6. REFERÊNCIAS

BARROS E SILVA, ANA EMÍLIA et al. The evolution of CMA bands in Citrus and related genera. **Chromosome Research**, v. 18, n. 4, p. 503-514, 2010.

BARROS E SILVA, A. E.; GUERRA, M. The meaning of DAPI bands observed after C-banding and FISH procedures. **Biotechnic & Histochemistry**, v. 85, n. 2, p. 115-125, 2010.

BERNARDELLO, LUIS M.; STIEFKENS, LAURA B.; PIOVANO, MARCELA A. Números cromosômicos en dicotiledóneas argentinas. **Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica**, v. 26, p. 149-157, 1990.

BLOMMAERT, JULIE. Genome size evolution: towards new model systems for old questions. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 287, n. 1933, p. 20201441, 2020.

BODOR, DANI L. et al. The quantitative architecture of centromeric chromatin. **Elife**, v. 3, p. e02137, 2014.

BOLSHEVA, N. L. et al. Karyotype of *Mesembryanthemum crystallinum* (Aizoaceae) studied by chromosome banding, FISH with rDNA probes and immunofluorescence detection of DNA methylation. **Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology**, v. 150, n. 5, p. 916-922, 2016.

BURIL, MARIA TERESA. Sistemática e Filogenia de *Jacquemontia* Choisy. 2013.

BURIL, M. T.; MACIEL, J. R.; ALVES, M. Distribution patterns and areas of endemism of Brazilian *Jacquemontia* (Convolvulaceae) species. **Edinburgh Journal of Botany**, v. 72, n. 1, p. 13-33, 2015.

CARTA, ANGELINO; BEDINI, GIANNI; PERUZZI, LORENZO. Unscrambling phylogenetic effects and ecological determinants of chromosome number in major Angiosperm clades. **Scientific Reports**, v. 8, n. 1, p. 1-14, 2018.

CARVALHO, R. et al. The relationships among lemons, limes and citron: a chromosomal comparison. **Cytogenetic and Genome Research**, v. 109, n. 1-3, p. 276-282, 2005.

CASTRO, JULIANA P. et al. CMA band variability and physical mapping of 5S and 45S rDNA sites in Brazilian Cactaceae: Pereskioideae and Opuntioideae. **Brazilian Journal of Botany**, v. 39, n. 2, p. 613-620, 2016.

CHASE, MARK W. et al. Down, then up: non-parallel genome size changes and a descending chromosome series in a recent radiation of Australian allotetraploid plant species, *Nicotiana* section *Suaveolentes* (Solanaceae). **Ann Bot**, 2022.

CHRTEK, JINDŘICH et al. Evolutionary history and genetic diversity of apomictic allopolyploids in *Hieracium* s. str.: morphological versus genomic features. **American journal of Botany**, v. 107, n. 1, p. 66-90, 2020.

CIFUENTES, MARTA et al. Genetic regulation of meiosis in polyploid species: new insights into an old question. **New Phytologist**, v. 186, n. 1, p. 29-36, 2010.

COLEMAN, JAMES R. CHROMOSOME-NUMBERS OF ANGIOSPERMS COLLECTED IN THE STATE OF SAO-PAULO. **Revista Brasileira de Genética**, p. 533-549, 1982.

CORDEIRO, JOEL MP et al. Chromosome number, heterochromatin, and genome size support recent polyploid origin of the *Epidendrum nocturnum* group and reveal a new species (Laeliinae, Orchidaceae). **Botany**, v. 100, n. 5, p. 409-421, 2022.

CORDEIRO, JOEL MACIEL PEREIRA; FELIX, LEONARDO P. Intra-and interspecific karyotypic variations of the genus *Senna* Mill.(Fabaceae, Caesalpinioideae). **Acta Botanica Brasilica**, v. 32, p. 128-134, 2017.

CORNÉLIO, M. T. M. N. et al. Chromosomal relationships among cultivars of *Citrus reticulata* Blanco, its hybrids and related species. **Plant Systematics and Evolution**, v. 240, n. 1, p. 149-161, 2003..

DASH, CHANDAN KUMAR et al. Karyological investigation of *Calotropis gigantea* (L.) WT Aiton and *Centella asiatica* (L.) Urban: Two important medicinal plants of Bangladesh. **Journal of Applied Research on Medicinal and Aromatic Plants**, v. 14, p. 100221, 2019.

DE OLIVEIRA, IRENICE GOMES et al. Chromosomal evolution in Pleurothallidinae (Orchidaceae: Epidendroideae) with an emphasis on the genus *Acianthera*: chromosome numbers and heterochromatin. **Botanical journal of the Linnean Society**, v. 178, n. 1, p. 102-120, 2015.

DE STORME, NICO; MASON, Annaliese. Plant speciation through chromosome instability and ploidy change: cellular mechanisms, molecular factors and evolutionary relevance. **Current Plant Biology**, v. 1, p. 10-33, 2014.

DODSWORTH, STEVEN; CHASE, MARK W.; LEITCH, Andrew R. Is post-polyploidization diploidization the key to the evolutionary success of Angiosperms?. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 180, n. 1, p. 1-5, 2016.

FAIZULLAH, LUBNA et al. Exploring environmental selection on genome size in Angiosperms. **Trends in Plant Science**, v. 26, n. 10, p. 1039-1049, 2021..

FERNANDES, THIAGO et al. Karyotype differentiation of four *Cestrum* species (Solanaceae) revealed by fluorescent chromosome banding and FISH. **Genetics and Molecular Biology**, v. 32, p. 320-327, 2009.

FIGUEIREDO, M. F. et al. Intraspecific and interspecific polyploidy of Brazilian species of the genus *Inga* (Leguminosae: Mimosoideae). **Genetics and Molecular Research**, v. 13, n. 2, p. 3395-3403, 2014.

FORNI-MARTINS, ELIANA REGINA; GUERRA, MARCELO. Longitudinal differentiation in chromosomes of some *Sesbania* Scop, species (Fabaceae). **Caryologia**, v. 52, n. 1-2, p. 97-103, 1999.

GARCIA, MIGUEL A. A new western Mediterranean species of *Cuscuta* (Convolvulaceae) confirms the presence of holocentric chromosomes in subgenus *Cuscuta*. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 135, n. 2, p. 169-178, 2001.

GLICK, LIOR; MAYROSE, ITAY. ChromEvol: assessing the pattern of chromosome number evolution and the inference of polyploidy along a phylogeny. **Molecular biology and evolution**, v. 31, n. 7, p. 1914-1922, 2014..

GOLDBLATT, PETER. The index to plant chromosome numbers: past and future. **Taxon**, v. 56, n. 4, p. 984-986, 2007.

GUERRA, MARCELO; SOUZA, MJ DE. Como observar cromossomos: um guia de técnicas em citogenética vegetal, animal e humana. **Ribeirão Preto: FUNPEC**, v. 201, 2002.

GUERRA, M. Cytogenetics of Rutaceae. V. High chromosomal variability in *Citrus* species revealed by CMA/DAPI staining. **Heredity**, v. 71, n. 3, p. 234-241, 1993.

GUERRA, M. Chromosome numbers in plant cytotaxonomy: concepts and implications. **Cytogenetic and Genome research**, v. 120, n. 3-4, p. 339-350, 2008.

GUERRA, MARCELO. Agmatoploidy and symploidy: a critical review. **Genetics and Molecular Biology**, v. 39, p. 492-496, 2016.

GUERRA, SILVANA et al. Karyotype variability of sour orange (*Citrus aurantium* L.) and the origin of its heteromorphic karyotypes. **Tree Genetics & Genomes**, v. 16, n. 6, p. 1-10, 2020.

HAIR, J. B. Contributions to a chromosome atlas of the New Zealand Flora—6: Miscellaneous Families. **New Zealand journal of botany**, v. 1, n. 3, p. 243-257, 1963.

IBIAPINO, AMÁLIA et al. Intense proliferation of rDNA sites and heterochromatic bands in two distantly related *Cuscuta* species (Convolvulaceae) with very large genomes and symmetric karyotypes. **Genetics and Molecular Biology**, v. 43, 2020.

IBIAPINO, AMALIA et al. The Evolution of Cytogenetic Traits in *Cuscuta* (Convolvulaceae), the Genus With the Most Diverse Chromosomes in Angiosperms. **Frontiers in plant science**, v. 13, p. 842260-842260, 2022.

JIANG, JIMING et al. A molecular view of plant centromeres. **Trends in plant science**, v. 8, n. 12, p. 570-575, 2003.

KUBEŠOVÁ, MAGDALENA et al. Naturalized plants have smaller genomes than their non-invading relatives: a flow cytometric analysis of the Czech alien flora. **Preslia**, v. 82, n. 1, p. 81-96, 2010.

LAS PEÑAS, MARIA LAURA et al. Classical and molecular cytogenetics and DNA content in *Maihuenia* and *Pereskia* (Cactaceae). **Plant Systematics and Evolution**, v. 300, n. 3, p. 549-558, 2014.

LAVANIA, UMESH C. et al. Chromosomal localization of rDNA and DAPI bands in solanaceous medicinal plant *Hyoscyamus niger* L. **Journal of genetics**, v. 89, n. 4, p. 493-496, 2010.

LEWIS, WALTER H.; STRIPLING, H. LARRY; ROSS, RICHARD G. Chromosome numbers for some Angiosperms of the southern United States and Mexico. **Rhodora**, v. 64, n. 758, p. 147-161, 1962.

LIU, BAO; WENDEL, JONATHAN F. Epigenetic phenomena and the evolution of plant allopolyploids. **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 29, n. 3, p. 365-379, 2003.

LLOYD, ANDREW; BOMBLIES, KIRSTEN. Meiosis in autopolyploid and allopolyploid *Arabidopsis*. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 30, p. 116-122, 2016.

LOUREIRO, JOÃO et al. Two new nuclear isolation buffers for plant DNA flow cytometry: a test with 37 species. **Annals of botany**, v. 100, n. 4, p. 875-888, 2007.

LUQUE, T.; DIÁZ LIFANTE, Z. Caryological studies of the genus *Convolvulus* L. **Candollea**, v. 49, p. 233-243, 1994..

LYSAK, MARTIN A. et al. Mechanisms of chromosome number reduction in *Arabidopsis thaliana* and related Brassicaceae species. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 103, n. 13, p. 5224-5229, 2006.

MANGENOT, SIMONE; MANGENOT, GEORGES. Nombres chromosomiques nouveaux chez diverses Dicotylédones et Monocotylédones d'Afrique occidentale. Bulletin du Jardin botanique de l'Etat, Bruxelles/Bulletin van den Rijksplantentuin, Brussel, p. 639-654, 1957..

MAYROSE, ITAY; BARKER, MICHAEL S.; OTTO, SARAH P. Probabilistic models of chromosome number evolution and the inference of polyploidy. **Systematic biology**, v. 59, n. 2, p. 132-144, 2010.

MICHALKOVÁ, E.; LETZ, D. R. *Salsola Collina*, *S. kali* subsp. *ruthenica*, *S. soda*, *S. tragus*. **Taxon**, v. 63, n. 6, p. 1390, 2014.

MORENO, NATALIA C. et al. Molecular cytogenetic insights into the evolution of the epiphytic genus *Lepismium* (Cactaceae) and related genera. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 177, n. 2, p. 263-277, 2015.

NEUMANN, PAVEL et al. Plant centromeric retrotransposons: a structural and cytogenetic perspective. **Mobile DNA**, v. 2, n. 1, p. 1-16, 2011.

NOLLET, FELIPE et al. Chromosome numbers and heterochromatin variation in introgressed and non-introgressed populations of *Epidendrum* (Orchidaceae: Epidendroideae): interspecific transfers of heterochromatin lead to divergent variable karyotypes in the parental populations. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 199, n. 3, p. 694-705, 2022.

OLIVEIRA, LUDMILA et al. Mitotic spindle attachment to the holocentric chromosomes of *Cuscuta europaea* does not correlate with the distribution of CENH3 chromatin. **Frontiers in Plant Science**, v. 10, p. 1799, 2020.

OZIAS-AKINS, PEGGY; JARRET, ROBERT L. Nuclear DNA content and ploidy levels in the genus *Ipomoea*. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v. 119, n. 1, p. 110-115, 1994.

PASTORE, MAYARA et al. A taxonomic study of *Jacquemontia evolvuloides* (Moric.) Meisn. and related species (Convolvulaceae). **Adansonia**, v. 39, n. 2, p. 149-166, 2017.

PAZY, BATIA; PLITMANN, Uzi. Chromosome divergence in the genus *Cuscuta* and its systematic implications. **Caryologia**, v. 48, n. 2, p. 173-180, 1995.

PEDROSA, A.; SCHWEIZER, D.; GUERRA, M. Cytological heterozygosity and the hybrid origin of sweet orange [*Citrus sinensis* (L.) Osbeck]. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 100, n. 3, p. 361-367, 2000. **Pellicer J, Hidalgo O, Dodsworth S, Leitch IJ. 2018.** Genome Size Diversity and Its Impact on the Evolution of Land Plants. *Genes (Basel)*. **9**: 88.

PESSOA, EDLLEY M. et al. Nuclear–plastid discordance indicates past introgression in *Epidendrum* species (Laeliinae: Orchidaceae) with highly variable chromosome numbers. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 199, n. 1, p. 357-371, 2022.

PITREZ SR, RAMALHO FC, DE ANDRADE LA, CORDEIRO JMP, ASSIS FNM, FELIX LP IOPB chromosome data 18. **Taxon**, 63: 1387-393, 2014.

POTTER, SALLY et al. Chromosomal speciation in the genomics era: disentangling phylogenetic evolution of rock-wallabies. **Frontiers in Genetics**, v. 8, p. 10, 2017.

RICE, ANNA et al. The Chromosome Counts Database (CCDB)—a community resource of plant chromosome numbers. **New Phytologist**, v. 206, n. 1, p. 19-26, 2015.

RIESEBERG, LOREN H. Chromosomal rearrangements and speciation. **Trends in ecology & evolution**, v. 16, n. 7, p. 351-358, 2001.

RIZZOTTO, M. Numeri cromosomici per la flora italiana. **Inform. Bot. Ital**, v. 35, p. 95-97, 2003.

ROA, FERNANDO; GUERRA, MARCELO. Distribution of 45S rDNA sites in chromosomes of plants: structural and evolutionary implications. **BMC Evolutionary Biology**, v. 12, n. 1, p. 1-13, 2012.

LEWIS, WALTER HEPWORTH. Chromosome Numbers of Phenerogams 4. **Ann. Mo. Bot. Gard.**, v. 57, p. 382-384, 1970.

ROBERTSON, ASHLEY et al. Hybridization and polyploidy as drivers of continuing evolution and speciation in Sorbus. **Molecular ecology**, v. 19, n. 8, p. 1675-1690, 2010.

ROSS, K. J.; FRANSZ, P.; JONES, G. H. A light microscopic atlas of meiosis in *Arabidopsis thaliana*. **Chromosome research**, v. 4, n. 7, p. 507-516, 1996.

SA, FATIMA EL ZAHRA MAHMOUD ABDALLAH et al. The Convolvulus species of the Canary Isles, the Mediterranean region and the Near and Middle East. **Mededelingen van het Botanisch Museum en Herbarium van de Rijksuniversiteit te Utrecht**, v. 281, n. 1, p. 3-288, 1967.

SAMPATHKUMAR R. On the chromosome number of some Convolvulaceae from South India. **Proc. Indian Sci. Congr. Assoc.** 55: 361-362, 1968

SHARMA, ARUN KUMAR; CHATTERJI, ASOKE KUMAR. AMINO ACID CONSTITUTION OF CHROMOSOMES. **Journal of Histochemistry & Cytochemistry**, v. 12, n. 4, p. 266-270, 1964.

SHIBATA, F.; HIZUME, M.; KUROKI, Y. Chromosome painting of Y chromosomes and isolation of a Y chromosome-specific repetitive sequence in the dioecious plant *Rumex acetosa*. **Chromosoma**, v. 108, n. 4, p. 266-270, 1999.

SIMÕES, ANA RITA G. et al. A bird's eye view of the systematics of Convolvulaceae: novel insights from nuclear genomic data. **Frontiers in Plant Science**, p. 2313, 2022.

SOUZA, LUIZ GUSTAVO RODRIGUES et al. Cytogenetic and molecular evidence suggest multiple origins and geographical parthenogenesis in *Nothoscordum gracile* (Alliaceae). **Annals of Botany**, v. 109, n. 5, p. 987-999, 2012.

STEBBINS, G. LEDYARD. Variation and evolution in plants. In: **Variation and evolution in plants**. Columbia University Press, 1950.

URDAMPILLETA, JUAN DOMINGO et al. Karyotype evolution and phylogenetic analyses in the genus *C. ardiopersum* L.(P. aullinieae, S. apindaceae). **Plant Biology**, v. 15, n. 5, p. 868-881, 2013.

WAMINAL, NOMAR ESPINOSA et al. Chromosomal mapping of tandem repeats revealed massive chromosomal rearrangements and insights into *Senna tora* dysploidy. **Frontiers in plant science**, v. 12, p. 629898, 2021..

WARD, D. E. Chromosome counts from New Mexico and Mexico [List of plant species, cytogeography]. **Phytologia**, 1984..

YEH, H. C.; TSAI, J. L. Karyotype analysis of the Convolvulaceae in Taiwan. **Annual Taiwan Mus**, v. 38, p. 58-61, 1995.

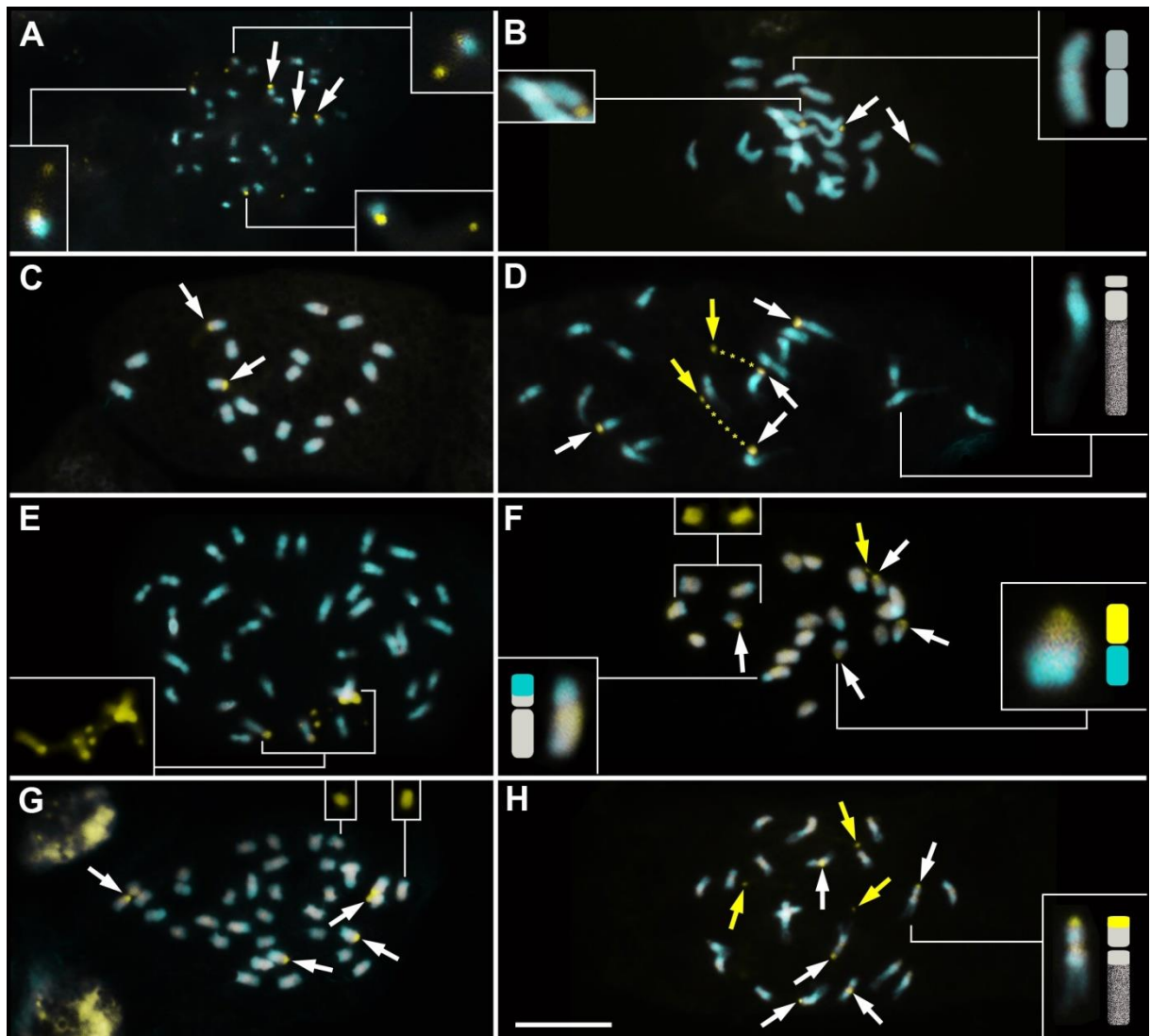


Figura 1. Células mitóticas coradas com os fluorocromos CMA e DAPI. A. Metáfase inicial em *Dinetus truncatus* com $2n = 28$; **B.** Prometáfase final em *Jacquemontia chrysanthera* com $2n = 20$; **C.** Metáfase inicial em *J. corymbulosa* com $2n = 18$; **D.** Prometáfase final em *J. evolvuloides* com $2n = 18$; **E.** Prometáfase final em *J. mucronifera* com $2n = 36$; **F.** Metáfase final em *J. nodiflora* com $2n = 20$; **G.** Metáfase inicial em *J. pentanthos* com $2n = 36$; **H.** Prometáfase final em *J. sphaerostigma* com $2n = 20$. Setas brancas indicam bandas CMA⁺. Setas amarelas indicam satélites. Insertos em **A** destacam cromossomos com bandas CMA⁺ terminais discretas apresentando satélites, em **B** destacam banda CMA⁺ terminal (esquerda) e padrão de condensação prometafásico homogêneo

(cromossomo e esquema a direita), em **D** destaca eucromatina de condensação precoce (parte superior) e tardia (parte inferior) em prometáfase (cromossomo e esquema), em **E** destaca quatro bandas terminais CMA⁺ portando pequenos satélites, em **F** destaca cromossomo com banda DAPI⁺ terminal (cromossomo e esquema a esquerda) e cromossomo predominantemente heterocromático com braço curto CMA⁺ e braço longo DAPI⁺ (cromossomo e esquema a direita) e acima em **F** e **G** destacam coloração com CMA negativo para a banda DAPI⁺, em **H** destaca cromossomo prometafásico e esquema com heterocromatina + eucromatina de condensação precoce (parte superior) e eucromatina de condensação tardia (parte inferior). Linhas pontilhadas amarelas em **D** indicam distenções das RONS ligando a banda CMA⁺ terminal ao respectivo satélite. Barra em **H** = 10µm.

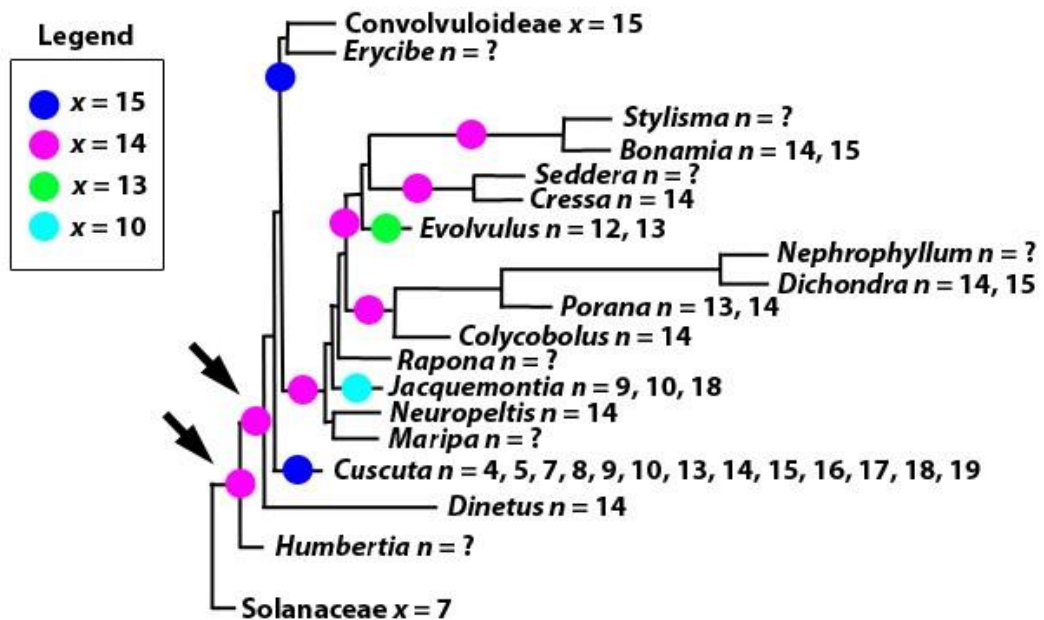


Figura 2. Evolução cariotípica e reconstrução do número cromossômico básico (x) em Dicranostyloideae com base na filogenia proposta por Simões et al. (2022) por estimativa de máxima probabilidade no ChromEvol. Os números cromossômicos básicos reconstruídos para os nós selecionados são indicados por círculos coloridos conforme a legenda na figura. As setas apontam possíveis pontos para a ocorrência de um evento de poliploidia ancestral no grupo. Para cada clado (incluindo subfamília e gênero) são apresentados os registros de números cromossômicos haploides.

Tabela 1. Espécies de Convolvulaceae analisadas por meio da dupla coloração com os fluorocromos CMA e DAPI. As espécies, vouchers, locais de coleta, números cromossômicos (2n), tamanho do genoma em picogramas (pg) e padrões de bandas heterocromáticas são apresentadas.

Taxon	Voucher	Local de coleta	2n*	Valor 1C ^t	Bandas heterocromáticas	
			(ploidia)	(ploidia)	Terminal	Proximal
<i>Dinetus truncatus</i>	Staples 1376		28 (2x)		6 CMA ⁺	-
<i>Jacquemontia chrysanthera</i>	Staples 1663		20 (2x)		3 CMA ⁺	-
<i>J. corymbulosa</i>	LPFelix, 17657	Algodão de Jandaíra, PB	18 (2x)	1,17 ^d (1x)	2 CMA ⁺	-
<i>J. evolvuloides</i>	Staples, 1690	Palmeiras, BA	18 (2x)		4 CMA ⁺	
<i>J. mucronifera</i>	Staples, 1718	Igarassu, PE	36 (4x)	2,32 ^b (2x)	4 CMA ⁺	-
<i>J. nodiflora</i>	Staples, 1661	Palmeiras, BA	20 (2x)	1,41 ^c (1x)	4 CMA ⁺ /12 DAPI ⁺	-
<i>J. pentanthos</i>	LPFelix, 17648	Esperança, PB	36 (4x)	2,40 ^a (2x)	4 CMA ⁺ /ca.68 DAPI ⁺	-
	LPFelix, 17651					
<i>J. sphaerostigma</i>	Staples, 1703	Palmeiras, BA	20 (2x)	0,93 ^e (1x)	3 CMA ⁺	2 CMA ⁺

* contagens inéditas em negrito; t = médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey.

Tabela 2. Estimativas da Probabilidade Log e critério de informação Akaike (AIC) sobre o conjunto de dados analisados pelo software ChromEvol.

Modelo de evolução	Log-likelihood	AIC
CONST_RATE	-62.5	131
CONST_RATE_DEMI	-56.76	119.5
CONST_RATE_DEMI_EST	-52.02	112*
CONST_RATE_NO_DUPL	-72.89	149.8
LINEAR_RATE	-61.35	132.7
LINEAR_RATE_DEMI	-61.82	133.6
LINEAR_RATE_DEMI_EST	-61.41	134.8

*melhor modelo conforme AIC

Tabela 3. Médias do tamanho do genoma comparadas por meio da ANOVA e teste de Tukey.

ANOVA			
FONTES DE VARIAÇÃO	GL	SQ	QM
Tratamentos	4	5.465	1.366
Erro	10	0.007	70.0 e-05
F =	1951.6762		
(p) =	< 0.0001		
Média 1 = <i>J. corymbulosa</i>	1.1767		
Média 2 = <i>J. mucronifera</i>	2.32		
Média 3 = <i>J. nodiflora</i>	1.4		
Média 4 = <i>J. pentanthos</i>	2.4067		
Média 5 = <i>J. sphaerostigma</i>	0.9333		
Teste de Tukey			
Tukey:	Diferença	Q	(p)
Médias (1 a 2) =	1.1433	74.8487	< 0.01
Médias (1 a 3) =	0.2233	14.6206	< 0.01
Médias (1 a 4) =	1.23	80.5224	< 0.01
Médias (1 a 5) =	0.2433	15.9299	< 0.01
Médias (2 a 3) =	0.92	60.2281	< 0.01
Médias (2 a 4) =	0.0867	5.6737	< 0.05
Médias (2 a 5) =	1.3867	90.7786	< 0.01
Médias (3 a 4) =	1.0067	65.9018	< 0.01
Médias (3 a 5) =	0.4667	30.5505	< 0.01
Médias (4 a 5) =	1.4733	96.4523	< 0.01

Capítulo III

**Variabilidade da heterocromatina e tamanho do genoma em espécies diploides de
Ipomoea L. e gêneros relacionados (Convolvuloideae: Convolvulaceae)**

**Variabilidade da heterocromatina e tamanho do genoma em
espécies diploides de *Ipomoea* L. e gêneros relacionados
(Convolvuloideae: Convolvulaceae)**

Charlys Seixas Maia Dornelas¹, Felipe Nollet², Rosemere dos Santos Silva¹, Maria Teresa Buri², Mark W. Chase³, Leonardo P. Felix¹.

RESUMO A subfamília Convolvuloideae é um grupo de plantas consistentemente formado por gêneros com $n = 15$ e elevada estabilidade de números cromossômicos. O gênero mais conhecido cariologicamente é *Ipomoea*, com cerca de 800 espécies das quais 85 tem seus números cromossômicos contabilizados. Apesar de estável, a poliploidia é o principal mecanismo de evolução cariotípica registrado para o grupo e parece relacionado a eventos de especiação. O presente trabalho objetivou analisar comparativamente os cariótipos de representantes diploides em Convolvuloideae, com ênfase em *Ipomoea*, utilizando a técnica de bandeamento com os fluorocromos CMA e DAPI e a quantificação do tamanho do genoma por meio de citometria de fluxo. Novas contagens foram registradas para oito espécies pertencentes aos gêneros *Camonea*, *Ipomoea* e *Operculina*, todas com $2n = 30$. Cromossomo B foi registrado em uma população de *I. bahiensis*. O número básico $x = 15$ foi sugerido para a subfamília Convolvuloideae. São apresentados os primeiros registros de tamanho do genoma para os gêneros *Camonea*, *Distimake* e *Stictocardia*, bem como para seis espécies de *Ipomoea*. O conteúdo de DNA variou de $1C = 0,78\text{pg}$ em *I. bahiensis* até $1,38\text{pg}$ em *Distimake dissectus*. Foram identificados dois tipos de bandas heterocromáticas em Convolvuloideae, bandas CMA^+ é o tipo predominante, enquanto bandas DAPI^+ é o tipo incomum, ocorrendo quatro padrões de bandeamento nos cariótipos dos representantes da subfamília. Estes dados evidenciam a ocorrência de evolução não paralela entre o tamanho do genoma e a heterocromatina em Convolvuloideae. Este cenário sugere que o tamanho do genoma e o número cromossômico possivelmente representam estratégias evolutivamente estáveis associadas à adaptação e especiação na subfamília, enquanto o legado da variação na heterocromatina permanece desconhecido.

Palavras-chaves: bandeamento cromossômico; evolução cariotípica; fluorocromos; número básico; poliploidia.

Heterochromatin and genome size variability in diploid species of *Ipomoea* and related genera (Convolvulaceae: Convolvuloideae)

Charlys Seixas Maia Dornelas¹, Felipe Nollet², Rosemere dos Santos Silva¹, Maria Teresa Buril², Mark W. Chase³, Leonardo P. Felix¹.

ABSTRACT The subfamily Convolvuloideae is a group of plants consistently formed by genera with $n = 15$ and high stability of chromosome numbers. Karyologically, the best-known genus is *Ipomoea*, with ca. 800 species of which 85 have their chromosome numbers counted. Despite being stable, polyploidy is the main mechanism of karyotype evolution recorded for the group and seems to be related to speciation events. The present work aimed to analyze comparatively the karyotypes of diploid species from Convolvuloideae, with emphasis on *Ipomoea*, using CMA and DAPI fluorochrome banding technique and the genome size quantification by flow cytometry. New counts were recorded for eight species belonging to the genera *Camonea*, *Ipomoea* and *Operculina*, all with $2n = 30$. B chromosome was recorded in a population of *I. bahiensis*. The basic number $x = 15$ has been suggested for the subfamily Convolvuloideae. The first genome size records are presented here for the genera *Camonea*, *Distimake* and *Stictocardia*, as well as for six species of *Ipomoea*. Genome size ranged from $1C = 0.78\text{pg}$ in *I. bahiensis* to 1.38pg in *Distimake dissectus*. Two types of heterochromatin bands were identified in Convolvuloideae, CMA^+ bands is the predominant type, while DAPI^+ bands is the uncommon type, with four banding patterns occurring in the karyotypes of species from the subfamily. These data show the occurrence of non-parallel evolution between genome size and heterochromatin in Convolvuloideae. This scenario suggests that genome size and chromosome number possibly represent evolutionarily stable strategies associated with adaptation and speciation in the subfamily, while the legacy of heterochromatin variation remains unknown.

keywords: basic chromosome number; chromosome banding; fluorochromes; karyotype evolution; polyploidy.

1. INTRODUÇÃO

As mudanças cariotípicas que ocorrem ao longo de um grupo monofilético de plantas muitas vezes resultam em uma ampla diversidade de números cromossômicos, que chama a atenção por serem evidências claras do processo evolutivo (Chase et al., 2022). A partir desses dados, geralmente associados a um contexto filogenético e ecológico, é possível distinguir diferentes estratégias evolutivamente estáveis em plantas, testar hipóteses sobre as direções das mudanças cariológicas, bem como sobre a relação entre a variação cromossômica numérica e especiação/adaptação (Carta et al., 2018). Contudo, os cariótipos em diversos grupos de plantas nem sempre variam em número de cromossomos, e clados inteiros com diferentes gêneros e espécies revelam uma impressionante estabilidade numérica, independentemente da distribuição geográfica e relações ecológicas que se apresentem (ver, por exemplo, Querino et al., 2020).

Por outro lado, análises cariológicas mais detalhadas em grupos de plantas com estabilidade cromossômica numérica têm revelado uma extensa reorganização cromossômica entrutural entre as diferentes espécies, incluindo a quebra da sintenia e colinearidade, reposicionamento centromérico, inversões e translocações envolvendo muitos pares de cromossomos não homólogos (Montenegro et al., 2022). Algumas dessas reorganizações parecem ser bastante rápidas, como no alotetraploide *Tragopogon miscellus*, cuja geração F1 exibe elevada ocorrência de translocações intergenômicas e monossomia-trissomia ou nulissomia-tetrassomia recíprocas de cromossomos homólogos sem modificação no número total de cromossomos (Chester et al., 2012). Este cenário é um forte indicativo de que as mudanças cariotípicas podem ser muito extensas e ainda assim não resultarem em modificações cromossômicas numéricas, sugerindo haver algum mecanismo não aleatório envolvido na manutenção do número cromossômico em um clado.

Este parece ser o caso da subfamília Convolvuloideae, um grupo consistentemente formado por gêneros com $n = 15$ e elevada estabilidade de números cromossômicos. Apesar de monofilética, as relações intergenéricas na subfamília ainda são mal compreendidas, sendo a tribo Merremieae (já dissolvida) consistentemente parafilética enquanto a monofilia de Ipomoeae é fortemente suportada por dados moleculares e palinológicos (Simões et al., 2022). Convolvuloideae é pouco conhecida em termos cariológicos, com diversos gêneros sem nenhuma contagem cromossômica registrada na literatura, e muitos outros com apenas um registro. Além disso, apenas os gêneros *Calystegia* e *Ipomoea* apresentam dados de tamanho do genoma na literatura.

O gênero em Convolvuloideae mais conhecido cariológicamente é *Ipomoea*, que também se destaca por apresentar o maior número de espécies, com cerca de 800 nomes atualmente reconhecidos (Wood *et al.*, 2020). O gênero apresenta maior ocorrência nas regiões tropicais e subtropicais (Wood, 2017), com 430 espécies registradas nas Américas (Wood & Scotland, 2017), sendo citado como o mais importante economicamente para a indústria alimentícia e com potencial ornamental (Simões *et al.*, 2022). Apesar de estável cromossomicamente, com $2n = 30$ na maioria das espécies (72% dos registros), a poliploidia é o principal mecanismo de evolução cariotípica registrado para o grupo e parece relacionado a eventos de especiação, como em *I. argillicola*, *I. biflora* (L.) Pers., *I. cairica* (L.) Sweet, *I. cordatotriloba* Dennst., *I. gracilis* R. Br., *I. littoralis* Blume, *I. lonchophylla* J. M. Black, *I. racemigera* F. Muell., *I. repens* (L.) Lam., *I. saintronanensis* R. W. Johnson, *I. tabascanana* J. A. McDonald & D. F. Austin, *I. tiliacea* (Willd.) Choisy, *I. trifida* (Kunth) G. Don com $2n = 60$, ou à domesticação como em *Ipomoea* × *leucantha* Jacq. com $2n = 90$ e *I. batatas* (L.) Lam. com $2n = 45, 60, 84, 90, 120$. Além disso, há registros de cromossomos B em *I. carnea* Jacq., sugerindo que o grupo apresenta algum evento cariológico ancestral relacionado a rearranjos estruturais envolvendo o genoma A. *Ipomoea* também é o mais estudado em relação ao tamanho do genoma em toda a família Convolvulaceae, variando de $1C = 0,63\text{pg}$ em *I. quamoclit* (Veselý *et al.*, 2012) até $1C = 2,30$ em *I. batatas* (Ozias-Akins & Jarret, 1994).

A poliploidia (ou duplicação de todo o genoma) consiste no acúmulo de múltiplas cópias de um genoma em um mesmo núcleo, acima do nível diploide. Pode ser definida como alopoliploidia quando associada a hibridização entre duas ou mais espécies, ou autopoliploidia quando ocorre dentro de uma única espécie. A principal contribuição da poliploidia para a evolução das angiospermas é a geração de variabilidade genética (Soltis *et al.*, 2016), que pode servir de matéria prima para a origem de novidades evolutivas (Jiao *et al.*, 2011; Carta *et al.*, 2018). Um evento ancestral de poliploidia foi mapeado na filogenia das angiospermas, bem como na origem das plantas com sementes, indicando que todas as angiospermas são paleopoliploides (Wendel, 2000; Cui *et al.*, 2006; Soltis, 2009; Jiao *et al.*, 2011). É possível afirmar que a poliploidia faz parte de um processo promotor de diversidade em plantas, o que em parte explica o “mistério abominável” descrito por Darwin (1879) sobre a rápida diversificação e domínio das angiospermas nos ambientes terrestres. Diversas linhagens de plantas apresentam o mesmo padrão de diversificação rápida quando relacionadas a alopoliploidia, como em *Nicotiana* L. seção *Suaveolentes* Lehm. (Chase *et al.*, 2022), bem como a autopoliploidia como no complexo *Epidendrum nocturnum* Jacq.

(Cordeiro et al., 2022), podendo também estar relacionada a origem de novos gêneros, como em *Aniseia* na subfamília Convolvuloideae (Rice et al., 2015).

Em grupos cromossomicamente estáveis, como na subfamília Convolvuloideae, análises mais sofisticadas, como por exemplo a genômica comparativa e oligo-FISH, podem revelar uma ampla diversidade de alterações estruturais e diferenças cariotípicas em um grupo de espécies relacionadas (Montenegro et al., 2022). Contudo, essas análises são caras e exigem o sequenciamento de todo o genoma e montagem em nível de cromossomo de algumas espécies de referência, o que nem sempre está disponível. Uma forma eficiente, rápida e barata de acessar a variação cromossômica em grupos estáveis é por meio do uso de diferentes abordagens citogenéticas, que possam indicar diferenças na estrutura dos cromossomos.

Técnicas de bandeamento com fluorocromos são fundamentais para a identificação de variações na estrutura dos cromossomos em um cariótipo (Guerra, 1988). A utilização de fluorocromos base-específicos cromomicina A₃ (CMA) e 4'-6, diamidino-2-fenilindol (DAPI) possibilita distinguir a heterocromatina constitutiva com base na constituição molecular, formando bandas amarelas em regiões ricas em GC, ou bandas azuis em regiões ricas em AT, respectivamente. A técnica permite a análise citogenética comparativa mais detalhada em grupos filogeneticamente relacionados (Barros e Silva & Guerra, 2010; Oliveira *et al.* 2015). Adicionalmente, a citometria de fluxo possibilita a quantificação do tamanho do genoma de forma rápida e eficiente, fornecendo informações sobre a variação e dinâmica evolutiva do componente repetitivo dos genomas, especialmente em grupos de espécies diploides. Dessa forma, o uso combinado de informações citogenéticas, incluindo número de cromossomos, padrões de bandas e tamanho do genoma, em um contexto filogenético, é extremamente importante para o entendimento dos fatores relacionados à diversificação, especiação e evolução das espécies em um clado (Souza *et al.*, 2012; Oliveira *et al.*, 2015; Acosta *et al.*, 2016; Moraes *et al.*, 2017).

O presente trabalho objetivou analisar comparativamente os cariótipos de representantes diploides de diferentes gêneros em Convolvuloideae, com ênfase em *Ipomoea*, utilizando a técnica de bandeamento com os fluorocromos CMA e DAPI e a quantificação do tamanho do genoma por meio de citometria de fluxo. Além disso, realizou-se a reconstrução do número básico ancestral em Convolvuloideae por meio da análise da variação cromossômica numérica registrada para a subfamília no contexto filogenético proposto por Simões et al., (2022), visando responder as seguintes questões: (1) Quais os tipos e padrões de bandas heterocromáticas em representantes de Convolvuloideae? (2) Há variação nas bandas

heterocromáticas entre gêneros e espécies em Convolvuloideae? (3) Como o tamanho do genoma varia entre gêneros e espécies em Convolvuloideae? (4) Essa variação é informativa sobre a dinâmica evolutiva dos genomas em Convolvuloideae? (5) Qual é o número cromossômico básico mais provável para a subfamília Convolvuloideae? (6) O conjunto de dados cariológicos analisados suportam algum modelo de evolução cromossômica para a subfamília Convolvuloideae?

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Coleta e documentação botânica

Foram analisadas 17 espécies pertencentes a subfamília Convolvuloideae, das quais 14 foram usadas em análises citogenéticas e 12 usadas em análise de quantificação de DNA, além de duas populações de *I. bahiensis* usadas em ambas as análises (Tabela 1). As espécies foram provenientes de coletas realizadas em campo, bem como doações de sementes oriundas de institutos de pesquisa, e mantidas em cultivo no jardim experimental do Laboratório de Citogenética Vegetal do Departamento de Ciências Biológicas do Centro de Ciências Agrárias, da Universidade Federal da Paraíba (UFPB). Todo o material estudado foi herborizado e as exsiccatas foram depositadas junto ao acervo do Herbário Prof. Jayme Coelho de Moraes do Centro de Ciências Agrárias da UFPB e Professor Vasconcelos Sobrinho da Universidade Federal Rural de Pernambuco. Com relação a identificação das espécies, foi utilizada literatura pertinente e consulta a especialistas, além de comparações com materiais previamente identificados.

2.2 Variação cromossômica numérica

Inicialmente realizou-se uma revisão de todos os registros de números cromossômicos das espécies de Convolvuloideae disponíveis na literatura (Tabela Suplementar 1). Para tanto, foram consultados três bancos de dados: The Chromosome Counts Database – CCDB (Rice et al. 2015), Index to Plant Chromosome Numbers - IPCN (Goldblatt & Johnson, 1979) e IAPT/IOPB Chromosome data, além dos registros disponíveis na literatura especializada.

2.3 Número cromossômico básico

Os registros de números cromossômicos, bem como as contagens realizadas durante a execução do trabalho, foram utilizados para a reconstrução do número cromossômico básico para cada clado, bem como para os gêneros, por meio do ChromEvol v.2 (<http://www.zoology.ubc.ca/prog/chromEvol.html>) (Mayrose et al., 2010; Glick & Mayrose, 2014). A abordagem de máxima verossimilhança foi utilizada para testar o número e as direções das mudanças nos números cromossômicos ao longo dos ramos na filogenia proposta por Simões et al. (2022). Essa estimativa possibilitou inferir qual modelo de evolução cromossômica melhor explica a variação cromossômica numérica em Convolvuloideae. O melhor modelo foi selecionado por meio do critério de informação Akaike (AIC). Os números cromossômicos haploides foram utilizados para reconstruir o número cromossômico ancestral básico, através da filogenia, por meio do programa ChromEvol. Os números cromossômicos haploides foram plotados como dados categóricos sob máxima verossimilhança, aplicando a análise de reconstrução do caráter ancestral.

Alguns números cromossômicos registrados para certos gêneros em Convolvuloideae são muito discrepantes no contexto individual em cada gênero. Durante a realização da revisão da literatura, observou-se que muitos registros nas publicações originais, especialmente aqueles registros entre as décadas de 10 e 80, careciam de documentação fotográfica das metáfases, algumas vezes sendo mencionados em listagens de números cromossômicos, ou se referiam a análises de híbridos. Dessa forma, para a reconstrução do número básico, foram utilizados os números cromossômicos confirmados para cada gênero, ou aqueles cujas publicações originais apresentavam documentação fotográfica das metáfases. Também foram excluídos os números cromossômicos de híbridos quando mencionados nas publicações.

2.4 Análise Citogenética

A análise de metáfases mitóticas foi feita a partir de pontas de raízes de plantas cultivadas em vasos no jardim experimental do Laboratório de Botânica e Citogenética Vegetal da UFPB - Universidade Federal da Paraíba, Campus II. As pontas de raízes foram pré-tratadas com 8 hidroxiquinoleína (8-HQ) 0,002 M por 24 horas a 10° C, fixadas em etanol absoluto/ácido acético glacial (v/v) 3:1 por 2 horas a temperatura ambiente e estocada em freezer a – 20°C.

No preparo das lâminas as raízes foram digeridas em solução contendo 2% de celulase (Onozuka) e 20% de pectinase (Sigma) (w/v) a 37°C por 120 min. O material foi esmagado

em ácido acético 45% e congelado em nitrogênio líquido para remoção da lamínula. As lâminas foram coradas com DAPI glicerol (2µg/mL) (1:1, v/v) para seleção das melhores lâminas. Subsequentemente, as lâminas foram descoradas em Carnoy por 30 min. e mantidas em etanol absoluto à temperatura ambiente por duas horas (Guerra & Souza, 2002).

2.5 Coloração com CMA e DAPI

A dupla coloração com os fluorocromos cromomicina A3 (CMA) e 4'-6- diamidinino-2-fenilindol (DAPI) foi realizada conforme descrito por Barros e Silva & Guerra (2010). As lâminas foram coradas com 10µL de CMA (0.2 mg mL⁻¹) por 1h, e posteriormente com 10µL de DAPI (1 µg mL⁻¹) por 30 min. As lâminas montadas em tampão glicerol/McIlvaine. Em seguida, as lâminas foram envelhecidas por três dias em câmara escura para a estabilização dos fluorocromos. As melhores metáfases foram fotografadas em fotomicroscópio de epifluorescência Zeiss equipado com câmera de vídeo AxioCam MRC5 com o auxílio do software Axiovision 4.8. As imagens foram sobrepostas e processadas em brilho e contraste por meio do software Photoshop CS3.

2.6 Tamanho do genoma

Para cada espécie foram selecionadas, folhas jovens e completamente expandidas onde foi preparada uma suspensão de núcleos com tampão WPB (Tris-MgCl₂) conforme descrito por Loureiro et al. (2007). O tamanho do genoma foi estimado por citometria de fluxo com citômetro BD Accuri™. O conteúdo de DNA foi calculado com base em três medições diferentes para cada indivíduo analisado de acordo com a proporcionalidade da intensidade de fluorescência obtida. Os histogramas foram gerados pelo software BD Accuri™ C6 Plus v1.0.1. por meio do uso da área do histograma do pulso de fluorescência para análise. O pico G1 da espécie diploide de *Pisum sativum* (2C = 9,09 pg de conteúdo de DNA) e *Zea mays* (2C = 5,46 pg) foi usado como padrão interno. As sementes de *P. sativum* e *Zea mays* foram obtidas no Institute of Experimental Botany, Olomouc, Czech Republic.

3. RESULTADOS

3.1 Variação cromossômica numérica

Os números cromossômicos, vouchers, locais de coleta, números cromossômicos, tamanho do genoma e padrões de bandas heterocromáticas encontram-se organizados na Tabela 1. O número cromossômico de todas as espécies analisadas foi $2n = 30$ (Figs. 1 e 2), registrado para cinco gêneros em Convolvuloideae (Tabela 1). Novas contagens cromossômicas foram registradas para sete espécies pertencentes a três gêneros de Convolvuloideae, como segue: $2n = 30$ para *Camonea umbellata* (Fig. 1A), *I. acanthocarpa* Hochst. ex Choisy (Fig. 1E), *I. bahiensis* Willd. (Fig. 2A, B), *I. bonsai* (Fig. 2C), *I. eriocalyx* Meisn (Fig. 2D), *I. quamoclit* L (Fig. 2F), *Operculina hamiltonii* (G.Don) DFAustin & Staples (Fig. 2H). Foi registrada também uma contagem de $2n = 30$ para uma espécie indeterminada, *Ipomoea* sp. (Fig. 2G).

Cromossomo B foi registrado em uma população de *I. bahiensis* Willd. (Fig. 2A, inserto). Foram confirmados os registros prévios de $2n = 30$ para *Distimake dissectus* (Jacq.) ARSimões & Staples (Fig. 1C), *D. macrocalyx* (Ruiz & Pav.) AR Simões & Staples, (Fig. 1D), *I. asarifolia* (Desr.) Roem. & Schult (Fig. 1F), *I. indica* (Burm.) Merr (Fig. 2E), *O. turpethum* (L.) Silva Manso (Fig. 2I) e *Stictocardia tillifolia* (Desr.) Hallier fil (Fig. 2J).

3.2 Reconstrução do número cromossômico básico

A hipótese de evolução cromossômica apresentada aqui se baseou na árvore filogenética proposta por Simões *et al.* (2002) (Fig. 3). O melhor modelo de evolução cromossômica, de acordo com AIC, foi “Constant rate” (Tabela 2), que considera três parâmetros: taxa de ganho de um cromossomo, taxa de perda de um cromossomo, taxa de duplicação do genoma. O número básico $x = 15$ foi sugerido para a subfamília Convolvuloideae. Na análise da árvore filogenética o modelo sugere que a poliploidia é o evento mais frequente ($f = 1.38$, Tabela 2). A análise sugere que a subfamília Convolvuloideae apresenta um padrão de evolução cromossômica baseada na estabilidade cromossômica numérica, e a poliploidia, quando presente, é restrita a eventos de especiação dentro das linhagens terminais.

3.3 Tamanho do genoma

O valor 1C DNA foi quantificado para 13 espécies e quatro gêneros (Tabela 1). O conteúdo de DNA nas espécies analisadas variou de $1C = 0,78\text{pg}$ em *Ipomoea bahiensis* até $1C = 1,38\text{pg}$ em *Distimake dissectus*, ambos inéditos. São apresentados também os primeiros

registros de tamanho do genoma para os gêneros *Camonea*, *Distimake* e *Stictocardia*, sendo *C. umbellata* com $1C = 0,97\text{pg}$ e *S. tilifolia* com $1C = 1,08\text{pg}$. Dados inéditos de tamanho do genoma também foram registrados para *I. asarifolia* com $1C = 1,0\text{pg}$, *I. brasiliana* com $1C = 1,23$, *I. carnea* com $1C = 1,24\text{pg}$, *I. indica* com $1C = 0,84\text{pg}$, *I. queirozzi* com $1C = 1,18\text{pg}$. Além disso, foi registrado o tamanho do genoma para *Ipomoea* sp. com $1C = 1,04\text{pg}$. O tamanho do genoma para *I. quamoclit* com $1C = 0,86\text{pg}$ e *I. nili* com $1C = 0,87$ diferiu do registro prévio disponível na literatura ($1C = 0,63\text{pg}$, Veselý et al., 2012 e $1C = 1,20\text{pg}$, Ozias-Akins & Jarret, 1994, respectivamente).

3.4 Bandeamento cromossômico

Foram identificados dois tipos de bandas heterocromáticas dentre as espécies analisadas, formando bandas CMA^+ e DAPI^+ , com variação para número e localização das bandas (Tabela 1). Todas as espécies analisadas apresentaram bandas CMA^+ (Figs. 1, e 2). Apenas duas espécies, *Distimake dissectus* (Fig. 1B, setas azuis) e *Ipomoea bahiensis* (Fig. 2B, inserto), apresentaram bandas DAPI^+ . Algumas espécies apresentaram cromossomos com regiões terminais e/ou pericentroméricas mais fortemente coradas com DAPI do que com CMA, sem, contudo, formarem bandas conspícuas.

De acordo com a localização das bandas, quatro padrões foram identificados.

(1) Oito espécies com bandas CMA^+ apenas nas regiões terminais dos cromossomos: duas bandas em *Operculina hamiltonii* (Fig. 3H); quatro bandas em *Distimake macrocalyx* (Fig. 1C), *Ipomoea acanthocarpa* (Fig. 1D); seis bandas em *I. bonsai* (Fig. 1F), *I. quamoclit* (Fig. 2F), e *Stictocardia tillifolia* (Fig. 2J); sete bandas em *I. indica* (Fig. 2E); oito bandas em *Camonea umbellata* (Fig. 1A);

(2) Cinco espécies com bandas CMA^+ terminais e pericentroméricas: uma banda terminal e três pericentroméricas em *Ipomoea bahiensis* (Fig. 2A), três bandas terminais e uma pericentromérica em *Ipomea* sp (Fig. 2G), quatro terminais e uma pericentromérica em *Ipomoea eriocalyx* (Fig. 2D), seis bandas terminais e duas bandas pericentroméricas em *I. asarifolia* (Fig. 1E) e em *O. turpethum* (Fig. 3I);

(3) Uma espécie, *D. dissectus*, com três bandas terminais CMA^+ e duas bandas pericentroméricas DAPI^+ (Fig. 1B);

(4) Uma espécie com bandas terminais CMA^+ e DAPI^+ , e bandas pericentroméricas CMA^+ : cinco bandas CMA^+ terminais, 16 bandas terminais DAPI^+ e quatro bandas CMA^+ pericentroméricas em *I. bahiensis* (Fig. 2B).

Algumas bandas terminais CMA⁺, provavelmente correspondendo a RONS, formam satélites nas seguintes espécies: quatro em *Camonea umbellata* (Fig. 1A), dois em *Distimake dissectus* (Fig. 1B), três em *D. macrocalyx* (Fig. 1C), três em *Ipomoea acanthocarpa* (Fig. 1D), dois em *Ipomoea bahiensis* (Fig. 2B), quatro em *I. eriocalyx* (Fig. 2D), três em *I. indica* (Fig. 2E), três em *I. quamoclit* (Fig. 2F), dois em *Ipomoea* sp. (Fig. 2G).

4. DISCUSSÃO

4.1 Variação cromossômica numérica

Para a subfamília Convolvuloideae, o número mais frequente nos registros é consistentemente $2n = 30$, ocorrendo em todos os gêneros. Com um número razoável de espécies citologicamente conhecidas, *Ipomoea* conserva $2n = 30$ na maioria de suas espécies, ocasionalmente quebrando a estabilidade cromossômica numérica com eventos de poliploidia e ocorrência de cromossomos B (Yeh & Tsai, 1995). Algumas espécies apresentam citótipos diplóides e poliplóides, como *Ipomoea cairica* (L.) Sweet., *I. cordatotriloba* Dennst., *I. gracilis* R. Br., e *I. trifida* (Kunth) G. Don (Darlington & Wylie, 1956; Jones, 1970; Ozias-Akins & Jarret, 1994; Yen et al., 1992; Yeh & Tsai, 1995; Chiarini, 2000), sugerindo que se tratam de populações autopoliploides. Por outro lado, outras espécies possivelmente apresentam origem poliploide, como *I. batatas*, *I. biflora* (L.) Pers., *I. lonchophylla* JM Black., *I. racemigera* F. Muell. e *I. saintronanensis* RW Johnson (Sampathkumar, 1968; Yen et al., 1992; Ozias-Akins & Jarret, 1994) que não possuem registros de $2n = 30$.

Algumas espécies em diferentes gêneros, incluindo *Ipomoea*, apresentam registros de números cromossômicos discrepantes, como $2n = 28$ ou 32-38, sugerindo a ocorrência de disploidia no grupo. Espécies de *Ipomoea* com $2n = 28$, como por exemplo, *I. coptica*, *I. hederifolia*, *I. lobata* (Sampathkumar, 1979), *I. rubriflora* (Chiarini, 2000), também apresentam contagens de $2n = 30$ (Yen et al., 1992; Ward, 1984; Rice et al., 2015). Contudo, a maioria são contagens antigas e mencionadas em bancos de dados (Rice et al., 2015), cujas publicações originais não estão disponíveis, ou apresentam apenas listas de números cromossômicos sem registros fotográficos das metáfases, o que dificulta a análise da natureza dessa variação. Não obstante a ocorrência de variação disploide no gênero, certas contagens podem se tratar de identificação botânica equivocada ou de falhas técnicas na contagem cromossômica. Como verificado em alguns registros, cromossomos B foram observados em *I. carnea* com $2n = 30 + 2B$ (Sampathkumar, 1968) e *I. bahiensis* com $2n = 30 + 1B$, e estes

cromossomos supranumerários podem estar relacionados aos registros de $2n = 32-38$ em *I. staphylina* (Sampathkumar, 1979), *I. indica* (Darlington, 1956) e *I. quamoclit* (Sampathkumar, 1968).

Cromossomos B, ou suprenumerários, geralmente são heterocromáticos, possuem pouco ou nenhum gene e não interferem no fenótipo (a não ser quando ocorrem em número elevado), dessa forma não apresentam valor adaptativo (Houben, 2017). Esses cromossomos apresentam herança não-mendeliana (Jones, 1991), mas se mantém nas populações por um mecanismo de distribuição dirigido de forma preferencial na meiose para uma das células gaméticas, um processo chamado “drive” (Houben, 2017). Embora seu significado evolutivo não seja conhecido, a principal hipótese para a origem dos cromossomos B indica que resultam de ajustes que ocorrem no genoma A (Pokorná & Reifová, 2021), frequentemente em linhagens com origem auto ou aloploidia (Vujošević et al., 2013; Houben, 2017). Dada a escassez de dados cromossômicos para toda a família Convolvulaceae, não é possível afirmar se a ocorrência de cromossomos B é um fenômeno raro ou frequente na família. Porém, a ocorrência de cromossomos B em *Ipomoea* e *Xenostegia* sugere que esses cromossomos supranumerários representam vestígios de rearranjos ancestrais no genoma A, possivelmente relacionados à poliploidia e/ou hibridização.

Embora relativamente comum em *Ipomoea*, os efeitos da poliploidia na diversificação dos gêneros e espécies em Convolvuloideae ainda são pouco compreendidos. *Aniseia martinicensis* com $2n = 60$ (Lewis et al., 1962) é o único representante do gênero com registro de número cromossômico, e uma potencial origem por poliploidia necessita ser investigada posteriormente. Com base nos dados de números cromossômicos disponíveis (ver Tabela Suplementar), bem como nas análises de reconstrução de número básico (ver Figura 3), nenhum outro gênero parece representar uma linhagem de origem neopoliploide. Dessa forma, o significado evolutivo da poliploidia em Convolvuloideae parece relacionado a especiação, e sua importância acima do nível de espécie na subfamília ainda não está claramente compreendida.

4.2 Número cromossômico básico

Nossas análises de reconstrução do número básico apontam um possível cenário de evolução cromossômica muito consistente ao longo da diversificação das principais linhagens em Convolvuloideae. Contudo, a análise do processo evolutivo em si, para além dos valores de probabilidade para um dado número cromossômico ancestral, deve ser melhor construída a

partir das evidências disponíveis em um contexto mais amplo. Infelizmente a escassez de dados de números cromossômicos para a família Convolvulaceae como um todo é muito elevada, estando a presente discussão limitada a apenas estabelecer a melhor hipótese em consonância com os dados disponíveis atualmente.

Convolvulaceae e Solanaceae são famílias irmãs em Solanales, e apresentam padrões de variação cromossômica semelhantes, com registros de séries dispolides intergenéricas. A diferença mais marcante entre as famílias é a ocorrência de linhagens de diversificação mais recente e originalmente aloploidoides em Solanaceae. Em Convolvulaceae não há nenhuma evidência consistente de gêneros de origem poliploide, apenas *Aniseia martinicensis* com $2n = 60$ (Rice et al., 2015), única contagem para o gênero, representa uma possibilidade que precisa ser melhor investigada.

Estima-se que o “crown group” de Convolvulaceae tenha se diversificado há 68 milhões de anos, provavelmente em Madagascar ou na Ásia tropical. Estas estimativas são suportadas por registros fósseis do Paleoceno tanto em Convolvulaceae (Srivastava et al., 2018) como em Solanaceae (Wikström et al., 2001; Magallón et al., 2015). Diversas evidências corroboram a ocorrência de um evento de poliploidia há 120 milhões de anos (denominado evento hexaploide gama) compartilhado pelas Rosideas e Asterideas, bem como a ocorrência de outro evento de hexaploidia (denominado evento hexaploide alfa) anterior a divergência entre *Petunia* com $x = 7$ e o “crown group” com $x = 12$ em Solanaceae (Jaillon et al., 2007; Bombarely et al., 2016). Este é um cenário muito semelhante ao proposto aqui para Convolvulaceae, especialmente porque é o grupo irmão de Solanaceae, e da mesma forma compartilha o evento de poliploidia ancestral gama.

Nossos resultados propõem um ancestral com $x = 7$ para Convolvulaceae, relacionado ao ancestral com $x = 7$ proposto para Solanaceae (Bombarely et al., 2016). Após a divergência, um evento de poliploidia possivelmente originou o ancestral com $x = 14$ das principais linhagens em Convolvulaceae, na origem do clado com o gênero *Dinetus*, grupo irmão do grande clado que abriga as duas principais linhagens da família designadas por Simões et al. (2022) como Dicranostyloideae e Convolvuloideae (Figura 3). O gênero *Cuscuta*, apesar de sua posição incerta na família, foi extensamente estudado em termos de números cromossômicos, cujo número básico $x = 15$ foi sugerido como o mais provável por Ibiapino et al. (2022).

Alterações nos genomas via dispolidia, ao longo da diversificação de Convolvulaceae, é sugerida aqui também para a origem de Convolvuloideae, partindo de $x_1 = 14$ pós-poliploidia para $x_2 = 15$ por dispolidia na origem da subfamília. O mesmo

possivelmente ocorreu na origem de *Cuscuta*, mesmo não sendo possível determinar se de forma independente ou como consequência de um evento compartilhado, em virtude de sua posição incerta na família. Apesar de facilmente corroborada nos registros de números cromossômicos, ainda é especulativo afirmar que a displodia apresentou um papel predominante na origem de Convolvuloideae, bem como determinar com absoluta certeza que $x = 15$ é o número básico da subfamília. Apesar dessas limitações, já está claramente demonstrado que há uma diversidade de cenários, representados pelas linhagens em nível de gênero, evidenciando diferentes padrões de variação cromossômica que parecem não ser aleatórios em Convolvulaceae. Estas questões deverão ser revisitadas no futuro, norteadas por contextos filogenéticos mais esclarecidos, e por registros de números cromossômicos mais completos.

4.3 Tamanho do genoma

Convolvuloideae é um grupo de plantas pouco conhecido em termos de tamanho do genoma, com apenas dois gêneros com estimativas de valor 1C disponíveis na literatura: *Calystegia* (duas espécies: Bai et al., 2012) e *Ipomoea* (26 espécies: Ozias-Akins & Jarret, 1994; Bennett et al., 1998; Veselý et al., 2012; Bou Dagher-Kharrat et al., 2013). Ampliamos estes registros por meio da inclusão dos gêneros *Camonea*, *Distimake* e *Stictocardia* nas nossas análises, bem como apresentamos dados inéditos de tamanho do genoma para oito espécies de *Ipomoea*. Com base nesses registros, incluindo os previamente disponíveis, Convolvuloideae apresenta uma variação de 1C = 0,63pg em *I. quamoclit* (Veselý et al., 2012) até 1C = 2,30pg em poliploides de *I. batatas* (Ozias-Akins & Jarret, 1994), uma variação de 3,6-vezes. Considerando apenas as espécies diploides a variação é ainda menor, de 1C = 0,63pg até 1C = 1,70pg em *I. saintroanensis* (Ozias-Akins & Jarret, 1994), uma variação de 2,7-vezes.

Em Convolvuloideae, e especialmente no gênero *Ipomoea*, parece haver uma tendência não aleatória para a ocorrência de genomas pequenos. Espécies que ocorrem em regiões tropicais, como no gênero *Ipomoea*, geralmente apresentam genomas pequenos. Esta tendência parece relacionada à maior disponibilidade de luz e temperaturas mais elevadas nesses ambientes, que selecionam ciclos mitóticos curtos, crescimento rápido e, conseqüentemente, menor conteúdo de DNA nuclear (da Silva et al., 2017; Muller et al., 2019; Santos et al., 2021). Corroborando esta hipótese, tem sido verificada uma tendência oposta para espécies que ocorrem em regiões de clima frio, que em geral apresentam genomas

maiores (Santos et al., 2021). Outros fatores ambientais, como a disponibilidade de nitrogênio e fósforo, necessários para a síntese de DNA e proteínas, também têm sido relacionados à seleção de espécies com genomas pequenos (Leitch & Leitch, 2008). De fato, muitas espécies de Angiospermas tendem a reduzir o tamanho de seus genomas após um evento de poliploidia, por meio da eliminação do excesso de DNA durante a diploidização (Lysak et al., 2006; Soltis et al. 2015, 2016; Dodsworth et al., 2015), um fenômeno cuja relação com habitats de clima quente já foi amplamente demonstrado (Chase et al., 2022).

Variações no tamanho do genoma, não causadas pela poliploidia, geralmente estão relacionadas a deleções, duplicações, inserções e atividade de retrotransposons, que ocorrem principalmente em sequências de DNA repetitivo (Shao et al., 2019), como por exemplo DNA ribossomal, sequências satélites, repites em tandem, elementos transponíveis, tipos de sequências comumente relacionadas a heterocromatina em plantas (Barros e Silva et al., 2010; Evtushenko et al., 2016). Espécies com o mesmo nível de ploidia e padrões regulares de heterocromatina são conhecidas em alguns gêneros como *Lycium* (Stiefkens et al., 2010), *Pereskia* (Castro et al., 2016) e *Ceiba* (Figueredo et al., 2016). Contudo, não há nenhuma proporcionalidade entre a variação no tamanho do genoma e o número de bandas heterocromáticas das espécies diploides em Convolvuloideae. Em *Distimake dissectus*, por exemplo, verificou-se o maior genoma e ocorrência de apenas cinco bandas enquanto em *I. bahiensis*, a espécie com o menor genoma, foram detectadas 25 bandas heterocromáticas. Estes dados evidenciam a ocorrência de evolução não paralela entre o tamanho do genoma e a heterocromatina em *Ipomoea*, bem como na subfamília Convolvuloideae. Este cenário sugere que o tamanho do genoma e o número cromossômico possivelmente representam estratégias evolutivamente estáveis associadas à adaptação e especiação na subfamília, enquanto o legado da variação na heterocromatina permanece desconhecido.

4.4 Bandeamento cromossômico

Apesar da estabilidade de números cromossômicos em Convolvuloideae, em especial no gênero *Ipomoea* cuja amostragem foi mais representativa no presente trabalho, a elevada variação nos padrões de bandas heterocromáticas é sugestiva de alterações estruturais, ao menos relacionadas ao componente repetitivo dos genomas. O primeiro nível de variação pode ser indicado pela ocorrência de dois tipos de bandas: as mais frequentes que correspondem a regiões ricas em GC (bandas CMA⁺), e o tipo incomum que corresponde as regiões ricas em AT (bandas DAPI⁺). O segundo nível de variação corresponde a forma como

essas bandas estão distribuídas e organizadas entre os gêneros e espécies. De acordo com a ocorrência dos tipos de bandas, bem como a localização destas nos cromossomos, quatro padrões de bandeamento foram estabelecidos aqui para a subfamília, indicando que o grupo de espécies diploides não apresenta a mesma estabilidade em relação a evolução da heterocromatina.

Em Convolvuloideae, todas as espécies analisadas são diplodes, e apresentaram bandas CMA⁺ terminais, algumas vezes associadas a RONS formando satélites, um padrão comumente observado em outros grupos de plantas (Fernandes *et al.*, 2009; Las Peñas *et al.*, 2014; Moreno *et al.*, 2015; Oliveira *et al.*, 2015; Bolsheva *et al.*, 2016; Castro *et al.*, 2016; Ibiapino *et al.*, 2020). Diversas espécies diploides apresentam um único par de bandas CMA⁺ relacionadas às RONS, com um aumento correspondente e regular no número de bandas em neopoliploides, como se observa em Cactaceae (Castro *et al.*, 2016, 2019). Após eventos de poliploidia ancestral, especialmente quando uma linhagem adentra uma nova zona adaptativa, os genomas podem experimentar ajustes complexos que resultam na variação das sequências de DNA repetitivo. Ao longo da diversificação da linhagem, parte das sequências redundantes dos paleopoliploides pode ser eliminada do genoma durante o processo de diploidização (Stebbins, 1950; Dodsworth *et al.*, 2015; Wendel, 2015; Escudero & Wendel, 2020), como também podem ser amplificadas ou mantidas estáveis. A variação observada no número de bandas terminais CMA⁺ nas espécies de Convolvuloideae analisadas aqui (que variam de 1 até 8), bem como a ocorrência de cromossomos B completamente heterocromáticos parece corroborar esta hipótese.

Regiões centroméricas e pericentroméricas em plantas apresentam sequências repetitivas, especialmente DNA satélite e retrotransposons, cuja função epigenética é de fundamental importância para a formação do cinetócoro e divisão celular (Simon *et al.*, 2015). Pela natureza heterocromática e diversidade de sequências repetitivas dessas regiões (Garrido-Ramos, 2015), as plantas geralmente apresentam bandas pericentroméricas que comumente variam entre espécies e até mesmo entre diferentes populações (Nollet *et al.*, 2022). Em Convolvuloideae, a heterocromatina pericentromérica não forma bandas na maioria dos cromossomos, e a detecção dessas regiões com fluorocromos foi restrita a poucos cromossomos. Contudo, tanto bandas pericentroméricas CMA⁺ quanto DAPI⁺ foram identificadas nas espécies analisadas, evidenciando a ocorrência de diferentes famílias de DNA repetitivo nas regiões pericentroméricas das espécies de Convolvuloideae. A ocorrência de bandas CMA⁺ pericentroméricas na maioria das espécies analisadas pode ser um indicativo

de que essas regiões em Convolvuloideae são preferencialmente ricas em GC, um padrão comumente observado em muitos grupos de plantas (Ibiapino et al., 2022b).

Ipomoea bahiensis, uma espécie amplamente distribuída e morfológicamente variável (Wood et al., 2020), apresentou citótipos com padrões de bandas completamente distintos entre duas populações analisadas. Um padrão único de bandas DAPI⁺ terminais puntiformes foi observado em uma das populações de *I. bahiensis*, semelhantes as bandas DAPI⁺ terminais observadas no cromossomo B da outra população analisada. Essas bandas foram melhores visualizadas especialmente em células profásicas e prometáfásicas o que pode está relacionado ao tamanho dessa porção heterocromática mais facilmente observada com a cromatina mais distendida. Curiosamente, as regiões terminais dos cromossomos A do citótipo que apresenta o B não apresentam bandas DAPI⁺. Estes dados sugerem uma origem interpopulacional para o cromossomo B em *I. bahiensis*. A transferência interespecífica de cromossomos B é um fenômeno já registrado em alguns grupos de plantas. No gênero *Hypsiboas*, o cromossomo B de *H. albopunctatus* é predominantemente constituído pelos mesmos tipos de DNA repetitivo dos cromossomos A de *H. raniceps*, e completamente desprovido de repites característicos dos cromossomos A de *H. albopunctatus* (Gruber et al., 2014). Além disso, a elevada divergência cariotípica observada entre as populações de *I. bahiensis* analisadas pode ser indicativo de diferenciação genética entre as populações, que podem estar em processo de especiação ou até mesmo se tratarem de um grupo de espécies crípticas, como já demonstrado para outros gêneros (Almeida et al., 2016; Cordeiro et al., 2018, 2022). Esta possibilidade é corroborada por alguns autores que consideram *I. bahiensis* como um complexo morfológico de difícil delimitação (Buri, 2022, comunicação pessoal), cujo status taxonômico precisa ser melhor esclarecido no futuro.

5. CONCLUSÕES

Há dois tipos de bandas, quanto a composição molecular, em Convolvuloideae. O tipo predominante é representado por bandas CMA⁺, evidenciando regiões heterocromáticas ricas em GC, enquanto o tipo incomum é representado por bandas DAPI⁺, que exibem regiões heterocromáticas ricas em AT. Considerando os tipos e localização das bandas, há quatro padrões de bandamento nos cariótipos dos representantes da subfamília: (1) Cariótipos que apresentam cromossomos com bandas apenas nas regiões terminais, exclusivamente CMA⁺; (2) Cariótipos que apresentam cromossomos com bandas CMA⁺ tanto terminais quanto pericentroméricas; (3) Cariótipos que apresentam cromossomos com bandas terminais CMA⁺

e bandas pericentroméricas DAPI⁺; (4) Cariótipos que apresentam cromossomos com bandas terminais CMA⁺, e outros com bandas terminais DAPI⁺, e cromossomos com bandas pericentroméricas CMA⁺.

As bandas heterocromáticas variam em número, tamanho, tipos e padrões entre gêneros, bem como entre espécies de um mesmo gênero em Convolvuloideae. Em alguns casos, ocorre variação nos padrões de bandas entre populações de uma mesma espécie. O gênero *Ipomoea*, o mais representativo na nossa amostragem, é muito variável em termos de bandejamento cromossômico, exibindo todos os tipos de bandas e três padrões de localização e distribuição da heterocromatina (padrões 1, 2 e 4).

O tamanho do genoma varia ligeiramente (apenas 1,7-vezes) entre gêneros e espécies diploides em Convolvuloideae, e entre a maioria das espécies a diferença é desprezível estatisticamente. No geral, pode-se considerar que existe uma tendência em Convolvuloideae de apresentar genomas pequenos.

Com base nos registros de números cromossômicos disponíveis na literatura, bem como nas análises realizadas no presente trabalho, incluindo a reconstrução de número cromossômico ancestral por meio do ChromEvol no contexto filogenético proposto por Simões et al. (2022), o número básico mais provável para a subfamília Convolvuloideae é $x = 15$.

O conjunto de dados cariológicos analisados suportam que a estabilidade no número cromossômico da subfamília Convolvuloideae é mantida por algum mecanismo não aleatório de evolução cromossômica. Por outro lado, o modelo de evolução cromossômica do chromEvol (Constant rate) sugere que a poliploidia é recorrente em alguns gêneros, especialmente *Ipomoea*, e está relacionada a eventos de especiação possivelmente recentes, uma vez que não há evidências suficientes para afirmar que algum gênero na subfamília apresenta origem poliploide.

6. REFERÊNCIAS

ACOSTA, MARÍA CRISTINA; MOSCONE, EDUARDO ALBERTO; COCUCCHI, ANDREA ARISTIDES. Using chromosomal data in the phylogenetic and molecular dating

framework: karyotype evolution and diversification in *Nierembergia* (Solanaceae) influenced by historical changes in sea level. **Plant Biology**, v. 18, n. 3, p. 514-526, 2016.

MENDONÇA DE ALMEIDA, ERTON et al. A new species of *Ameroglossum* (Scrophulariaceae) growing on inselbergs in northeastern Brazil. **Systematic Botany**, v. 41, n. 2, p. 423-429, 2016..

BAI, CHENGKE et al. New reports of nuclear DNA content for 407 vascular plant taxa from the United States. **Annals of botany**, v. 110, n. 8, p. 1623-1629, 2012.

BARROS E SILVA, A. E.; GUERRA, M. The meaning of DAPI bands observed after C-banding and FISH procedures. **Biotechnic & Histochemistry**, v. 85, n. 2, p. 115-125, 2010.

BENNETT, MICHAEL D.; LEITCH, ILIA J.; HANSON, LYNDIA. DNA amounts in two samples of Angiosperm weeds. **Annals of Botany**, v. 82, p. 121-134, 1998.

BOLSHEVA, N. L. et al. Karyotype of *Mesembryanthemum crystallinum* (Aizoaceae) studied by chromosome banding, FISH with rDNA probes and immunofluorescence detection of DNA methylation. **Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology**, v. 150, n. 5, p. 916-922, 2016.

BOMBARELY, AURELIANO et al. Insight into the evolution of the Solanaceae from the parental genomes of *Petunia hybrida*. **Nature plants**, v. 2, n. 6, p. 1-9, 2016.

BOU DAGHER-KHARRAT, M. et al. Nuclear DNA C-values for biodiversity screening: Case of the Lebanese flora. **Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology**, v. 147, n. 4, p. 1228-1237, 2013

CARTA, ANGELINO; BEDINI, GIANNI; PERUZZI, LORENZO. Unscrambling phylogenetic effects and ecological determinants of chromosome number in major Angiosperm clades. **Scientific Reports**, v. 8, n. 1, p. 1-14, 2018.

CASTRO, JULIANA P. et al. CMA band variability and physical mapping of 5S and 45S rDNA sites in Brazilian Cactaceae: Pereskioideae and Opuntioideae. **Brazilian Journal of Botany**, v. 39, n. 2, p. 613-620, 2016.

CASTRO, JULIANA P. et al. Karyotype characterization and evolution of chromosome number in Cactaceae with special emphasis on subfamily Cactoideae. **Acta Botanica Brasilica**, v. 34, p. 135-148, 2019..

CHASE, MARK W. et al. Down, then up: non-parallel genome size changes and a descending chromosome series in a recent radiation of Australian allotetraploid plant species, *Nicotiana* section *Suaveolentes* (Solanaceae). **Ann Bot**, 2022.

CHESTER, MICHAEL et al. Extensive chromosomal variation in a recently formed natural allopolyploid species, *Tragopogon miscellus* (Asteraceae). **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 109, n. 4, p. 1176-1181, 2012.

CHIARINI, FRANCO E. Números cromosómicos en dos especies de *Ipomoea* (Convolvulaceae) argentinas. **Kurtziana**, v. 28, n. 2, p. 309-311, 2000.

CORDEIRO, JOEL MP et al. Chromosome number, heterochromatin, and genome size support recent polyploid origin of the *Epidendrum nocturnum* group and reveal a new species (Laeliinae, Orchidaceae). **Botany**, v. 100, n. 5, p. 409-421, 2022.

CORDEIRO, JOEL MP et al. A new species of *Gomesa* (Oncidiinae, Orchidaceae) from inselbergs in Brazilian caatinga: morphological and karyological evidence. **Phytotaxa**, v. 374, n. 2, p. 147-154, 2018.

CUI, LIYING et al. Widespread genome duplications throughout the history of flowering plants. **Genome research**, v. 16, n. 6, p. 738-749, 2006.

DARLINGTON, CYRIL DEAN et al. Chromosome atlas of flowering plants. **Chromosome atlas of flowering plants.**, n. 2nd Ed, 1956.

DARWIN, C. **Carta a Joseph Hooker**, 1879

DA SILVA RA, SOUZA G, LEMOS LSL, LOPES UV, PATROCÔNIO NGRB, ALVES RM, et al. Genome size, cytogenetic data and transferability of EST-SSRs markers in wild and cultivated species of the genus *Theobroma* L. (Byttnerioideae, Malvaceae). **PLoS ONE** 12(2): e0170799, 2017

DE OLIVEIRA, IRENICE GOMES et al. Chromosomal evolution in Pleurothallidinae (Orchidaceae: Epidendroideae) with an emphasis on the genus *Acianthera*: chromosome numbers and heterochromatin. **Botanical journal of the Linnean Society**, v. 178, n. 1, p. 102-120, 2015.

DOS SANTOS, EWERTON VIEIRA et al. Genome size drives ecological breadth in Pomacentridae reef fishes. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 540, p. 151544, 2021.

DODSWORTH, STEVEN et al. Genomic repeat abundances contain phylogenetic signal. **Systematic biology**, v. 64, n. 1, p. 112-126, 2015.

ESCUDERO, MARCIAL; WENDEL, Jonathan F. The grand sweep of chromosomal evolution in Angiosperms. **New Phytologist**, v. 228, n. 3, p. 805-808, 2020.

EVTUSHENKO, E. V. et al. The expansion of heterochromatin blocks in rye reflects the co-amplification of tandem repeats and adjacent transposable elements. **BMC genomics**, v. 17, n. 1, p. 1-16, 2016.

FERNANDES, THIAGO et al. Karyotype differentiation of four *Cestrum* species (Solanaceae) revealed by fluorescent chromosome banding and FISH. **Genetics and Molecular Biology**, v. 32, p. 320-327, 2009..

FIGUEREDO, AMANDA et al. Karyotypic stability in the paleopolyploid genus *Ceiba* Mill.(Bombacoideae, Malvaceae). **Brazilian Journal of Botany**, v. 39, n. 4, p. 1087-1093, 2016.

GARRIDO-RAMOS, MANUEL A. Satellite DNA in plants: more than just rubbish. **Cytogenetic and Genome Research**, v. 146, n. 2, p. 153-170, 2015.

GLICK, LIOR; MAYROSE, Itay. ChromEvol: assessing the pattern of chromosome number evolution and the inference of polyploidy along a phylogeny. **Molecular biology and evolution**, v. 31, n. 7, p. 1914-1922, 2014.

GOLDBLATT P & JOHNSON DE. Index to Plant Chromosome Numbers. **Missouri Botanical Garden**, St. Louis, 1979

GRUBER, SIMONE LILIAN et al. Possible interspecific origin of the B chromosome of *Hypsiboas albopunctatus* (Spix, 1824)(Anura, Hylidae), revealed by microdissection, chromosome painting, and reverse hybridisation. **Comparative Cytogenetics**, v. 8, n. 3, p. 185, 2014.

GUERRA, MARCELO; SOUZA, MJ de. Como observar cromossomos: um guia de técnicas em citogenética vegetal, animal e humana. **Ribeirão Preto: FUNPEC**, v. 201, 2002.

GUERRA, M. DOS S. **Introdução à citogenética geral**. Guanabara Koogan, 1988.

HOUBEN, ANDREAS. B chromosomes—a matter of chromosome drive. **Frontiers in plant science**, v. 8, p. 210, 2017.

IBIAPINO, AMALIA et al. Karyotype asymmetry in *Cuscuta* L. subgenus *Pachystigma* reflects its repeat DNA composition. **Chromosome Research**, v. 30, n. 1, p. 91-107, 2022.

IBIAPINO, AMÁLIA et al. Intense proliferation of rDNA sites and heterochromatic bands in two distantly related *Cuscuta* species (Convolvulaceae) with very large genomes and symmetric karyotypes. **Genetics and Molecular Biology**, v. 43, 2020.

IBIAPINO, AMALIA et al. The Evolution of Cytogenetic Traits in *Cuscuta* (Convolvulaceae), the Genus With the Most Diverse Chromosomes in Angiosperms. **Frontiers in plant science**, v. 13, p. 842260-842260, 2022.

JAILLON, OLIVIER et al. The grapevine genome sequence suggests ancestral hexaploidization in major Angiosperm phyla. **Nature**, v. 449, n. 7161, p. 463-7, 2007.

JIAO, YUANNIAN et al. Ancestral polyploidy in seed plants and Angiosperms. **Nature**, v. 473, n. 7345, p. 97-100, 2011.

JOHNSON POKORNÁ, MARTINA; REIFOVÁ, RADKA. Evolution of B chromosomes: from dispensable parasitic chromosomes to essential genomic players. **Frontiers in Genetics**, v. 12, p. 727570, 2021.

JONES, ALFRED et al. Asynapsis in *Ipomoea gracilis*. **Journal of Heredity**, v. 61, p. 151-52, 1970.

JONES, R. N. B-chromosome drive. **The American Naturalist**, v. 137, n. 3, p. 430-442, 1991.

LAS PEÑAS, MARIA LAURA et al. Classical and molecular cytogenetics and DNA content in *Maihuenia* and *Pereskia* (Cactaceae). **Plant Systematics and Evolution**, v. 300, n. 3, p. 549-558, 2014.

LEITCH, A. R.; LEITCH, I. J. Genomic plasticity and the diversity of polyploid plants. **Science**, v. 320, n. 5875, p. 481-483, 2008.

LEWIS, WALTER H.; STRIPLING, H. LARRY; ROSS, RICHARD G. Chromosome numbers for some Angiosperms of the southern United States and Mexico. **Rhodora**, v. 64, n. 758, p. 147-161, 1962.

LOUREIRO, JOÃO et al. Two new nuclear isolation buffers for plant DNA flow cytometry: a test with 37 species. **Annals of botany**, v. 100, n. 4, p. 875-888, 2007.

LYSAK, MARTIN A. et al. Ancestral chromosomal blocks are triplicated in Brassiceae species with varying chromosome number and genome size. **Plant physiology**, v. 145, n. 2, p. 402-410, 2007.

MAGALLÓN, SUSANA et al. A metacalibrated time-tree documents the early rise of flowering plant phylogenetic diversity. **New Phytologist**, v. 207, n. 2, p. 437-453, 2015.

MAYROSE, ITAY; BARKER, MICHAEL S.; OTTO, SARAH P. Probabilistic models of chromosome number evolution and the inference of polyploidy. **Systematic biology**, v. 59, n. 2, p. 132-144, 2010.

MONTENEGRO, CLAUDIO et al. Comparative cytogenomics reveals genome reshuffling and centromere repositioning in the legume tribe Phaseoleae. **Chromosome Research**, v. 30, n. 4, p. 477-492, 2022.

MORAES, A. P. et al. Karyotype diversity and genome size variation in Neotropical Maxillariinae orchids. **Plant Biology**, v. 19, n. 2, p. 298-308, 2017.

.

MORENO, NATALIA C. et al. Molecular cytogenetic insights into the evolution of the epiphytic genus *Lepismium* (Cactaceae) and related genera. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 177, n. 2, p. 263-277, 2015.

MÜLLER, LILIAN-LEE B.; ZOTZ, GERHARD; ALBACH, DIRK C. Bromeliaceae subfamilies show divergent trends of genome size evolution. **Scientific Reports**, v. 9, n. 1, p. 1-12, 2019.

NOLLET, FELIPE et al. Chromosome numbers and heterochromatin variation in introgressed and non-introgressed populations of *Epidendrum* (Orchidaceae: Epidendroideae): interspecific transfers of heterochromatin lead to divergent variable karyotypes in the parental populations. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 199, n. 3, p. 694-705, 2022.

OZIAS-AKINS, PEGGY; JARRET, ROBERT L. Nuclear DNA content and ploidy levels in the genus *Ipomoea*. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v. 119, n. 1, p. 110-115, 1994.

QUERINO, BRUNO C. et al. Cytochemical diversity of the subtribe Laeliinae (Epidendroideae, Orchidaceae) suggests no relationship between genome size and heterochromatin abundance. **Plant systematics and evolution**, v. 306, n. 2, p. 1-15, 2020.

RICE, ANNA et al. The Chromosome Counts Database (CCDB)—a community resource of plant chromosome numbers. **New Phytologist**, v. 206, n. 1, p. 19-26, 2015.

SAMPATHKUMAR R. On the chromosome number of some Convolvulaceae from South India. **Proc. Indian Sci. Congr. Assoc.** 55: 361-362, 1968

SAMPATHKUMAR, R. Karyomorphological studies in some south Indian Convolvulaceae. **Cytologia**, v. 44, n. 2, p. 275-286, 1979.

SHAO, FENG; HAN, MINJIN; PENG, ZUOGANG. Evolution and diversity of transposable elements in fish genomes. **Scientific reports**, v. 9, n. 1, p. 1-8, 2019.

SIMÕES, ANA RITA G. et al. A bird's eye view of the systematics of Convolvulaceae: novel insights from nuclear genomic data. **Frontiers in Plant Science**, p. 2313, 2022.

SIMON, LAURIANE et al. Structure and function of centromeric and pericentromeric heterochromatin in *Arabidopsis thaliana*. **Frontiers in Plant Science**, v. 6, p. 1049, 2015.

SOLTIS, PAMELA S.; SOLTIS, DOUGLAS E. The role of hybridization in plant speciation. **Annual review of plant biology**, v. 60, p. 561-588, 2009.

SOLTIS, PAMELA S. et al. Polyploidy and genome evolution in plants. **Current opinion in genetics & development**, v. 35, p. 119-125, 2015.

SOLTIS, DOUGLAS E. et al. Polyploidy: pitfalls and paths to a paradigm. **American journal of botany**, v. 103, n. 7, p. 1146-1166, 2016.

SOUZA, LUIZ GUSTAVO RODRIGUES et al. Cytogenetic and molecular evidence suggest multiple origins and geographical parthenogenesis in *Nothoscordum gracile* (Alliaceae). **Annals of Botany**, v. 109, n. 5, p. 987-999, 2012.

SRIVASTAVA, GAURAV; MEHROTRA, RAKESH C.; DILCHER, DAVID L. Paleocene *Ipomoea* (Convolvulaceae) from India with implications for an East Gondwana origin of Convolvulaceae. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 115, n. 23, p. 6028-6033, 2018.

STEBBINS, G. LEDYARD. Variation and evolution in plants. In: **Variation and evolution in plants**. Columbia University Press, 1950.

LAURA, STIEFKENS et al. Karyotypes and fluorescent chromosome banding patterns in southern African *Lycium* (Solanaceae). **Caryologia**, v. 63, n. 1, p. 50-61, 2010.

VESELÝ, PAVEL et al. Genome size and DNA base composition of geophytes: the mirror of phenology and ecology?. **Annals of Botany**, v. 109, n. 1, p. 65-75, 2012.

VUJOŠEVIĆ, M.; JOVANOVIĆ, V.; BLAGOJEVIĆ, JELENA. Polyploidy and B chromosomes in *Alium flavum* from Serbia. **Archives of Biological Sciences**, v. 65, n. 1, p. 23-32, 2013.

WARD, D. E. Chromosome counts from New Mexico and Mexico [List of plant species, cytogeography]. **Phytologia**, 1984.

WENDEL, JONATHAN F. Genome evolution in polyploids. **Plant molecular evolution**, p. 225-249, 2000.

WENDEL, JONATHAN F. The wondrous cycles of polyploidy in plants. 2015.

WIKSTRÖM, NIKLAS; SAVOLAINEN, VINCENT; CHASE, Mark W. Evolution of the Angiosperms: calibrating the family tree. **Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v. 268, n. 1482, p. 2211-2220, 2001.

WOOD, J. R. I. An evaluation of taxonomists studying *Ipomoea*. 2017.

WOOD, JOHN RI et al. A foundation monograph of *Ipomoea* (Convolvulaceae) in the New World. **PhytoKeys**, v. 143, p. 1, 2020.

WOOD, JOHN RI; SCOTLAND, R. W. Misapplied names, synonyms and new species of *Ipomoea* (Convolvulaceae) from South America. **Kew Bulletin**, v. 72, n. 1, p. 1-26, 2017.

YEH, H. C.; TSAI, J. L. Karyotype analysis of the Convolvulaceae in Taiwan. **Annual Taiwan Mus**, v. 38, p. 58-61, 1995.

YEN, D. E.; GAFFEY, P. M.; COATES, D. J. Chromosome numbers of Australian species of *Ipomoea* L.(Convolvulaceae). **Austrobaileya**, p. 749-755, 1992.

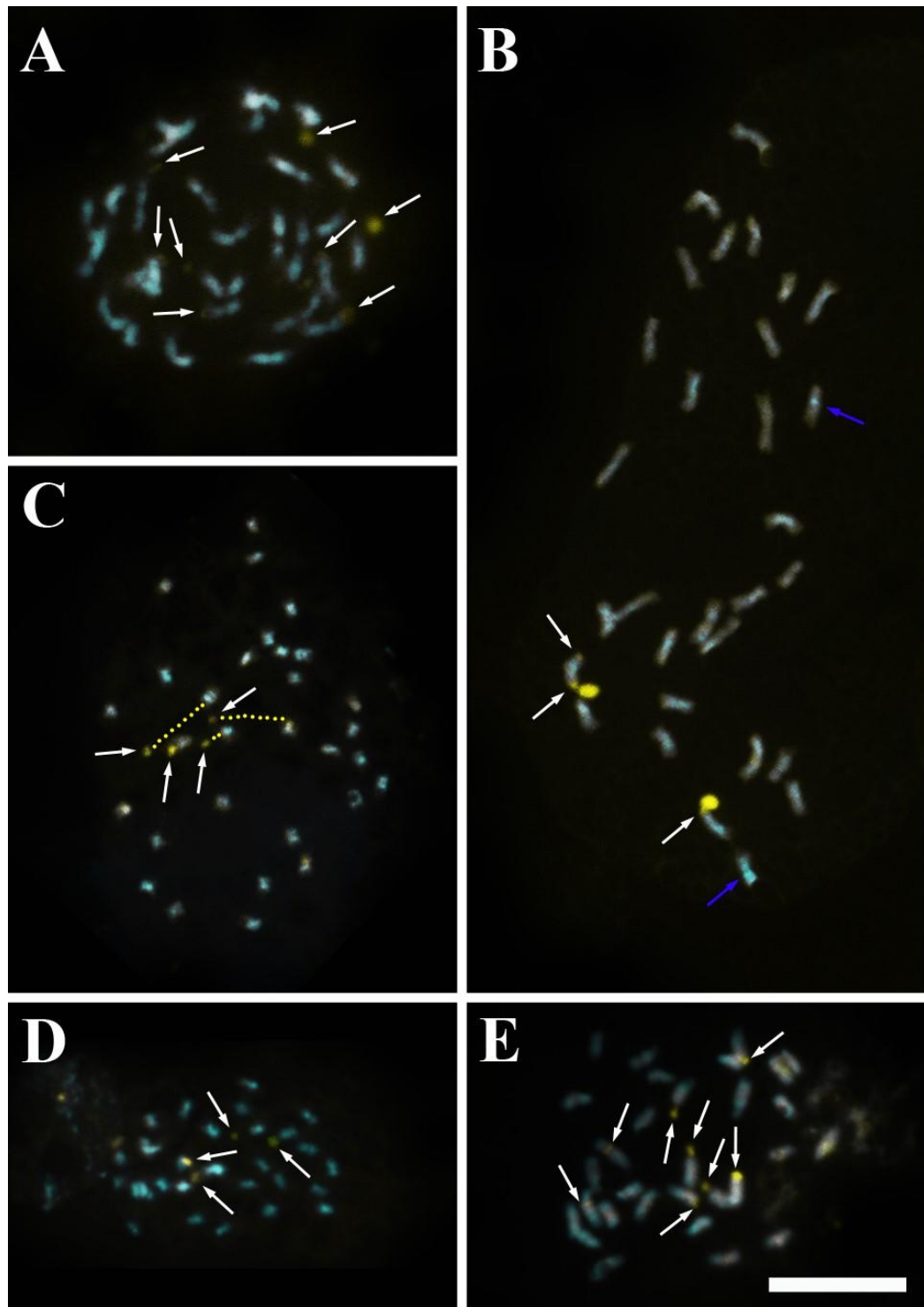


Figura 1. Células mitóticas coradas com os fluorocromos CMA e DAPI em representantes diploides da sufamília Convolvuloideae com $2n = 30$. **A.** *Camonea umbellata*; **B.** *Distimake dissectus*; **C.** *D. macrocalyx*; **D.** *Ipomoea acanthocarpa*; **E.** *I. asarifolia*; Setas brancas indicam bandas CMA⁺. Setas azuis em **B** indicam bandas DAPI⁺. Linhas pontilhadas em **C** representam distensão das RONS. Barra em **E** = 10μm.

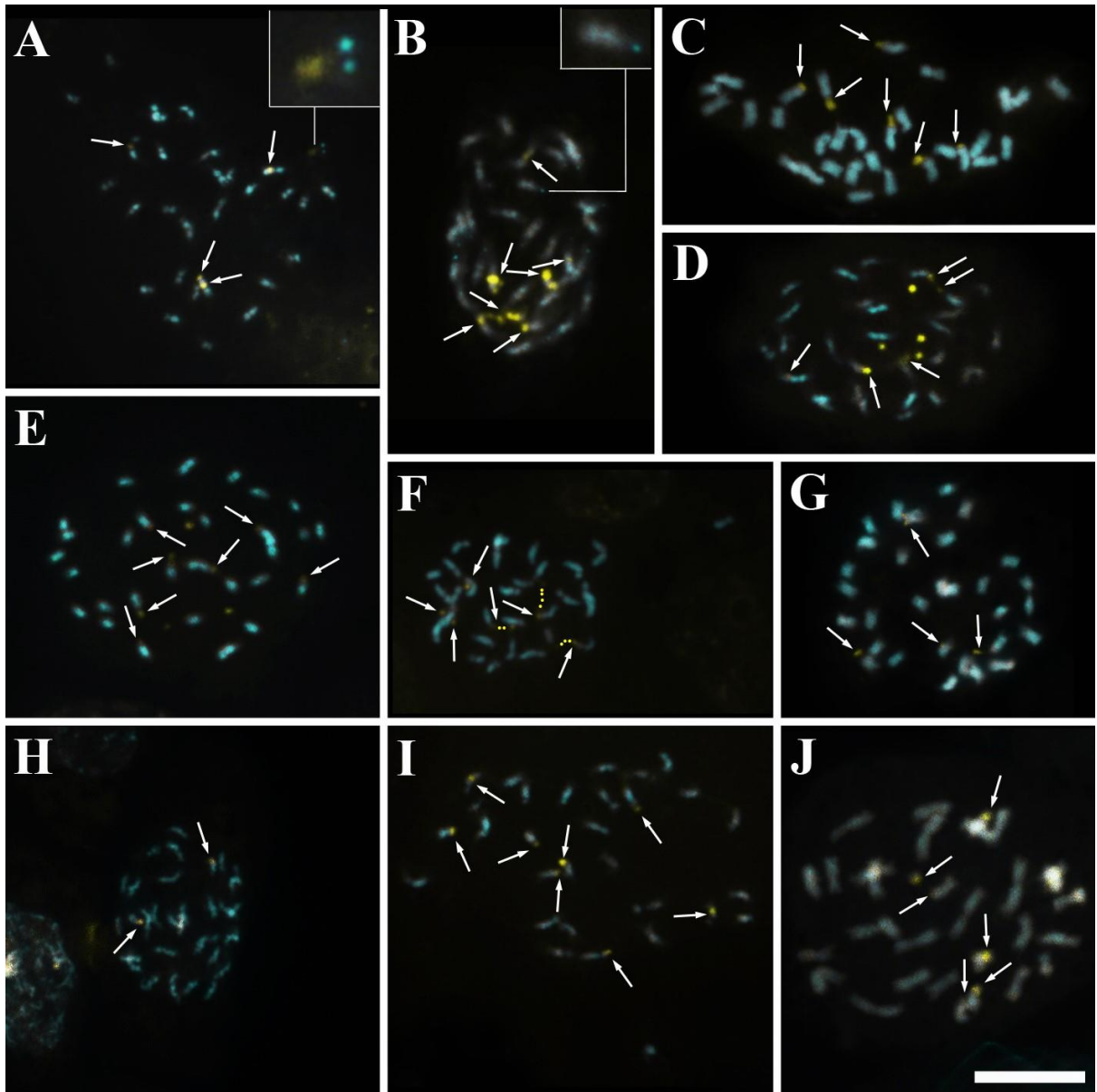


Figura 2. Células mitóticas coradas com os fluorocromos CMA e DAPI em representantes diploides da sufamília Convolvuloideae com $2n = 30$. **A.** *I. bahiensis* (+1B); **B.** *I. bahiensis*; **C.** *I. bonsai*; **D.** *Ipomoea criocalyx*; **E.** *I. indica*; **F.** *I. quamoclit*; **G.** *Ipomoea* sp.; **H.** *Operculina hamiltonii*; **I.** *O. turpethum*; **J.** *Stictocardia tillifolia*. Setas brancas indicam bandas CMA⁺. Inseto em **A** destaca cromossomo B heterocromático, e em **B** destaca banda terminal DAPI⁺ puntiforme. Linhas pontilhadas em **F** representam distensão das RONS. Barra em **J** = 10µm.

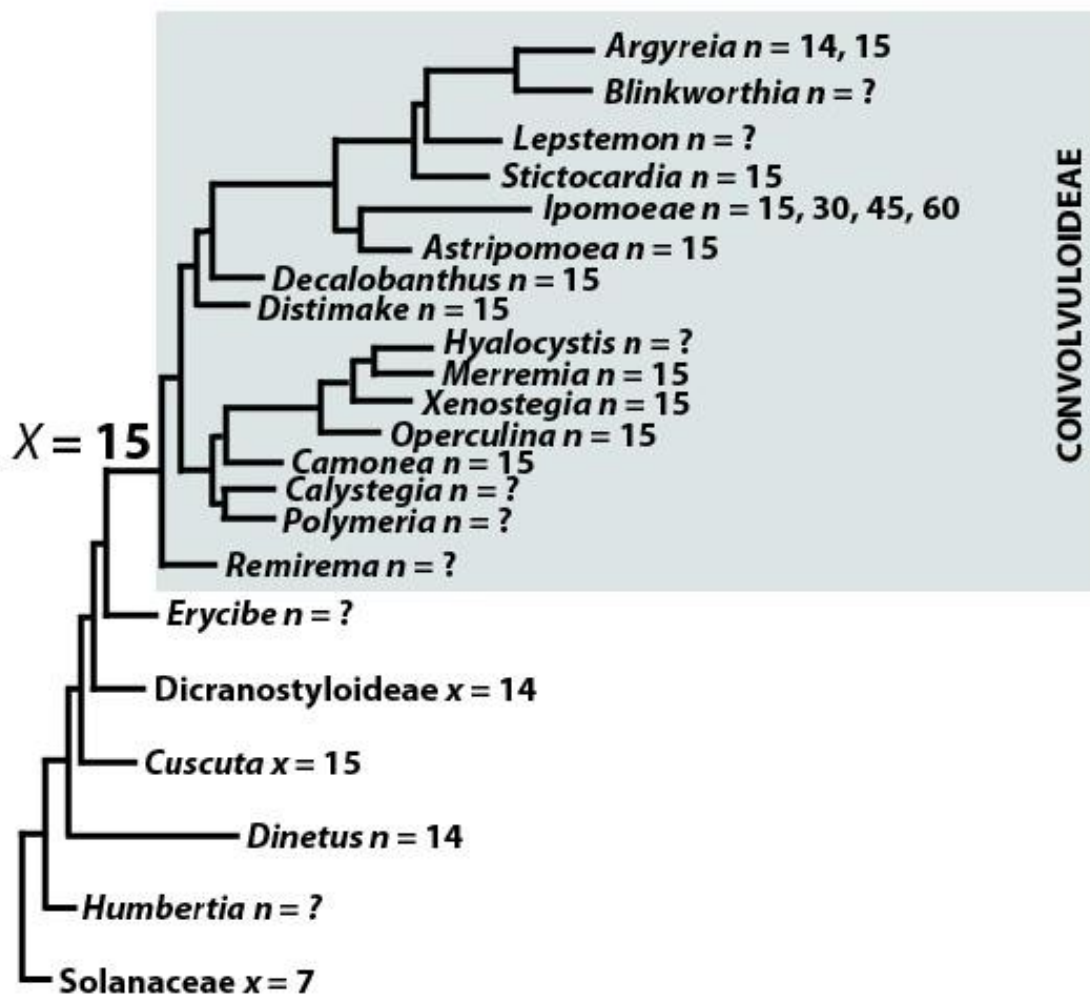


Figura 3. Número cromossômico básico mais provável para Convolvuloideae por estimativa de máxima probabilidade no ChromEvol, com base na filogenia proposta por Simões et al. (2022). Para cada clado (incluindo subfamília e gênero) são apresentados os registros de números cromossômicos haploides.

Tabela 1. Espécies de Convolvuloideae analisadas por meio da dupla coloração com os fluorocromos CMA e DAPI e citometria de fluxo. As espécies, vouchers, locais de coleta, números cromossômicos ($2n$), tamanho do genoma (1C) em picogramas e padrões de bandas heterocromáticas são apresentadas.

Taxon	Voucher	Local de coleta	$2n^*$	1C*	Bandas heterocromáticas	
					Terminal	Proximal
<i>Camonea umbellata</i>	Dornelas 01	Areia	30	0,97	8 CMA ⁺	-
<i>Distimake dissectus</i>	Staples 1463		30	1,38	3 CMA ⁺	2 DAPI ⁺
<i>D. macrocalyx</i>	Staples 1727		30		4 CMA ⁺	-
<i>Ipomoea acanthocarpa</i>	JAAM 60	Ilha do Ferro, AL	30		4 CMA ⁺	-
<i>I. asarifolia</i>	Dornelas 06	Areia	30	1,0	6 CMA ⁺	2 CMA ⁺
<i>I. bahiensis</i>	Staples 1708		30+1B	0,81	1 CMA ⁺	3 CMA ⁺
<i>I. bahiensis</i>	LPFelix 17640		30	0,78	5 CMA ⁺ /16 DAPI ⁺	4 CMA ⁺
<i>I. bonsai</i>	SLC 90	Cratêus, CE	30		6 CMA ⁺	-
<i>I. brasiliiana</i>				1,23		
<i>I. carnea</i>				1,24		
<i>I. criocalyx</i>	JAAM 156		30		4 CMA ⁺	1 CMA ⁺
<i>I. indica</i>	Staples 1711		30	0,84	7 CMA ⁺	-

<i>I. nil</i>	Dornelas 05	Areia		0,87		
<i>I. quamoclit</i>	JAAM 30		30	0,86	6 CMA ⁺	-
<i>I. queirozzi</i>	LPF 18198			1,18		
<i>Ipomoea</i> sp.	LPFelix 17576		30	1,04	3 CMA ⁺	1 CMA ⁺
<i>Operculina hamiltonii</i>	Santos 29	Araçagi, PB	30		2 CMA ⁺	-
<i>O. turpethum</i>	Sn	Austrália	30		6 CMA ⁺	2 CMA ⁺
<i>Stictocardia tillifolia</i>	Staples 1564	Tailândia	30	1,08	6 CMA ⁺	-

* contagens cromossômicas e tamanho do genoma inéditos em negrito

Tabela 2. Sumário dos oito modelos do ChromEvol para a análise filogenética proposta por Simões et al. (2022), considerando os registros de números cromossômicos disponíveis para cada gênero. São apresentados os valores de Log-likelihood e AIC. O melhor modelo, Constant rate, é indicado com * e este modelo foi reanalisado sob a opção de Otimizar Modelo com 1000 simulações. Os valores esperados para Ganho, Perda, Duplicação e Demi-duplicação no Constant rate são apresentados, indicando que a poliploidia é a forma de mudança cromossômica mais frequente.

MODEL	ML		Expectation of events (Tev)			
	Likelihood	AIC	gain events (ascending dysploidy)	loss events (descending dysploidy)	duplication events (polyploidy)	demi-duplications events
Constant rate	-66.08	138.2*	0	0	1.38	0
Constant rate demi-polyploidy	-68.11	142.2				
Constant rate demi-polyploidy est	-65.69	139.4				
Constant rate no duplication	-73.39	150.8				
Linear rate	-65.11	140.2				
Linear rate demi-polyploidy	-65.63	141.3				
Linear rate demi-polyploidy est	-65.12	142.2				
Linear rate no duplication	-67.08	142.2				

Material suplementar

Tabela 1 suplementar. Espécies da família Convolvulaceae para as quais há registros de números cromossômicos haploides (n) e/ou diploides (2n), organizados conforme Stefanovic et al. (2002, 2003). Números cromossômicos em negrito correspondem a espécies taxonomicamente não resolvidas.

Tribo/Gênero/espécie	n	2n
Tribo Ipomoeae s.l.		
<i>Argyreia</i>		
<i>A. argentea</i> (Roxb.) Sweet		28
<i>A. bella</i> Raizada		28
<i>A. cuneata</i> K. Gawl.		30
<i>A. hirsuta</i> Arn.		30
<i>A. hookeri</i> C. B. Clarke		30
<i>A. nervosa</i> (Burm.) Bojer		30
<i>A. wallichii</i> Choisy		30
<i>Rivea hypocrateriformis</i> Choisy (<i>Argyreia hypocrateriformis</i> Choisy)	14	28, 30
<i>Astripomoea</i>		
<i>A. malvacea</i> var. <i>volkensii</i> (Dammer) Verdc.		30
<i>Ipomoea</i>		
<i>I. acanthocarpa</i>		30*
<i>I. aculeata</i> Blume		30
<i>I. alba</i> L.		30
<i>I. albivenia</i> Sweet		30
<i>I. amnicola</i> Morong	15	
<i>I. amoena</i> Choisy		30
<i>I. amparoana</i> Pilg.		30
<i>I. aquatica</i> Forssk.	15	30
<i>I. arachnosperma</i> Welw.	15	30
<i>I. arborescens</i> (Humb. & Bonpl.) G. Don	15	30

<i>I. argillicola</i> R. W. Johnson		30, 60
<i>I. asarifolia</i> (Desr.) Roem. & Schult.	15	30
<i>I. bahiensis</i>		30, 30+1B*
<i>I. batatas</i> (L.) Lam.		45, 60, 84, 90, 120
<i>I. biflora</i> (L.) Pers.		60
<i>I. bonariensis</i> Hook.		30
<i>I. bonsai</i>		30*
<i>I. brassii</i> C. T. White		30
<i>I. bullata</i> Oliv.		30
<i>I. cairica</i> (L.) Sweet	15	30, 60
<i>I. carnea</i> Jacq.	15	30, 30+2B
<i>I. carolina</i> L.		30
<i>I. cheirophylla</i> O'Donnell		30
<i>I. cholulensis</i> Kunth		28
<i>I. coptica</i> (L.) Roth ex Roem. & Schult.		30
<i>I. cordatotriloba</i> Dennst.		30, 60
<i>I. costata</i> F. Muell. ex Benth.		30
<i>I. crassicaulis</i> (Benth.) B. L. Rob.		30
<i>I. criocalyx</i>		30*
<i>I. cynanchifolia</i> Meisn.		30
<i>I. diamantinensis</i> J. M. Black		30
<i>I. dichroa</i> Choisy	15	30
<i>I. dumosa</i> (Benth.) L. O. Williams		24, 28
<i>I. emarginata</i> Kuntze		30
<i>I. eriocarpa</i> R. Br.	15	30
<i>I. fistulosa</i> Mart. ex Choisy	15	30
<i>I. gracilis</i> R. Br.	30	30, 60
<i>I. hederifolia</i> L.		30
<i>I. imperati</i> (Vahl) Griseb.		30
<i>I. indica</i> (Burm.) Merr.	15	30
<i>I. lacunosa</i> L.	15	30
<i>I. littoralis</i> Blume		30, 60
<i>I. lobata</i> (Cerv.) Thell.		30
<i>I. lonchophylla</i> J. M. Black		60
<i>I. longeramosa</i> Choisy		30
<i>I. marcellia</i> Meisn.		30
<i>I. mauritiana</i> Jacq.		30
<i>I. maxima</i> Don ex Sweet		30
<i>I. mombassana</i> Vatke	15	
<i>I. muelleri</i> Benth.		30

<i>I. muricata</i> (L.) Jacq.	15	30
<i>I. nil</i> (L.) Roth	15	30
<i>I. obscura</i> (L.) K. Gawl.		30
<i>I. pandurata</i> (L.) G. Mey.		30
<i>I. pendula</i> (S. Manso) Stellfeld	15	
<i>I. pes-caprae</i> (L.) R. Br.	15, 30	30
<i>I. pes-caprae</i> subsp. <i>brasiliensis</i> (L.) Ooststr.	15	30
<i>I. pes-tigridis</i> L.	15	30
<i>I. pileata</i> Roxb.		30
<i>I. polpha</i> R. W. Johnson		30
<i>I. polymorpha</i> Roem. & Schult.		30
<i>I. praematura</i> Eckenw.		28
<i>I. pulchella</i> Roth		30
<i>I. purga</i> (Wender.) Hayne	15	
<i>I. purpurea</i> (L.) Roth	15	30
<i>I. quamoclit</i> L.	15	30
<i>I. racemigera</i> F. Muell.		60
<i>I. ramosissima</i> (Poir.) Choisy		30
<i>I. repens</i> (L.) Lam.		30, 60
<i>I. rubriflora</i> O'Donell	15	
<i>I. sagittata</i> Poir.		30
<i>I. saintronanensis</i> R. W. Johnson		60
<i>I. splendor-sylvae</i> House		30
<i>I. staphylina</i> Roem. & Schult.	15	
<i>I. tabascana</i> J. A. McDonald & D. F. Austin		60
<i>I. tenuissima</i> Choisy		30
<i>I. ternata</i> Jacq.		30
<i>I. ternifolia</i> Cav.		30
<i>I. tiliacea</i> (Willd.) Choisy		60
<i>I. trichocarpa</i> Elliott	15	30
<i>I. tricolor</i> Cav.		30
<i>I. trifida</i> (Kunth) G. Don	15	30, 60
<i>I. triloba</i> L.	15	30
<i>I. turbinata</i> Lag. ex Choisy		30
<i>I. verbascoidea</i> Choisy		30
<i>I. violacea</i> L.	15	30
<i>I. wrightii</i> A. Gray		30
<i>Ipomoea</i> × <i>leucantha</i> Jacq.		30, 90
<i>I. yardiensis</i> A. S. George & Tate		30
<i>Stictocardia</i>		

<i>S. tiliifolia</i> (Desr.) Hallier		30
<i>Turbina</i>		
<i>T. corymbosa</i> (L.) Raf.		30
Tribo Merremieae		
<i>Decalobanthus</i>		
<i>D. peltatus</i> (L.) A.R.Simões & Staples (<i>Merremia peltata</i> (L.) Merr.)	15	
<i>D. similis</i> (Elmer) A.R.Simões & Staples (<i>Merremia similis</i> Elmer)		30
<i>Hewittia</i>		
<i>H. malabarica</i> (L.) Suresh	15	30
<i>Camonea</i> (<i>Merremia</i>)		
<i>C. vitifolia</i> (Burm. f.) Simões & Staples (<i>Merremia vitifolia</i> (Burm.) Hallier)		30
<i>C. umbellata</i>		30*
<i>Distimake</i> (<i>Merremia</i>)		
<i>D. aegyptius</i> (L.) Simões & Staples (<i>Merremia aegyptia</i> (L.) Urb.)	15	30
<i>D. dissectus</i> (Jacq.) Simões & Staples (<i>Merremia dissecta</i> (Jacq.) Hallier)	15	30
<i>D. macrocalyx</i> (Ruiz & Pav.) Simões & Staples (<i>Merremia macrocalyx</i> (Ruiz & Pav.) O'Donell)	15	30
<i>D. multisectus</i> (Hallier f.) Simões & Staples (<i>Merremia multisecta</i> Hallier)		30
<i>D. quinquefolius</i> (L.) Simões & Staples (<i>Merremia quinquefolia</i> (L.) Hallier)	15	30
<i>D. tuberosus</i> (L.) A.R.Simões & Staples (<i>Merremia tuberosa</i> (L.) Rendle)	15	30
<i>Merremia</i>		
<i>M. emarginata</i> (Burm.) Hallier	15	30
<i>M. gangetica</i> Cufod.	15	30
<i>M. gemella</i> (Burm.) Hallier		58
<i>M. hederacea</i> (Burm.) Hallier	15	30
<i>M. hirta</i> (L.) Merr.		30
<i>Operculina</i>		
<i>O. hamiltonii</i>		30*
<i>O. turpethum</i> (L.) S. Manso		30
<i>Xenostegia</i>		
<i>X. tridentata</i> subsp. <i>angustifolia</i> (Jacq.) Lejoly & Lisowski		30

(Merremia angustifolia)

<i>X. pinnata</i> (Hochst. ex Choisy) Simões & Staples (<i>Merremia pinnata</i> (Hochst.) Hallier)		30
<i>X. tridentata</i> (L.) D.F.Austin & Staples (<i>Merremia tridentata</i> (L.) Hallier)	15	30, 30+2B
Tribo Convolvuleae		
<i>Convolvulus</i> (incluindo <i>Calystegia</i>)		
<i>C. althaeoides</i> L.	10	20, 40
<i>C. arvensis</i> L.	12, 24, 25	32, 48, 50, 78
<i>C. betonicifolius</i> Mill.		36
<i>C. canariensis</i> L.		24
<i>C. cantabrica</i> L.	15	22, 30
<i>C. cantabricus</i> L.	15	22, 30
<i>C. caput-medusae</i> Lowe		30
<i>C. cneorum</i> L.		30
<i>C. dorycnium</i> L.		30
<i>C. elongatus</i> Salisb.		22
<i>C. fatmensis</i> Kunze		20
<i>C. farinosus</i> L.		24
<i>C. fischeranus</i> Petrov		44
<i>C. floridus</i> L.	15	30
<i>C. gharbensis</i> Batt. & Pit.		22
<i>C. glomeratus</i> Choisy	14	28
<i>C. hermanniae</i> L'Hér.	12	24
<i>C. humilis</i> Jacq.		22, 24
<i>C. lineatus</i> L.		30, 60
<i>C. meonanthus</i> Hoffmanns. & Link	13	24, 26
<i>C. microphyllus</i> Sieber ex Spreng.	9, 12, 18,	18, 24, 36
<i>C. oleifolius</i> Desr.	15	
<i>C. perraudieri</i> Coss.		30
<i>C. persicus</i> L.		26
<i>C. prostratus</i> Forssk.	9, 18, 20	18, 20, 36, 40
<i>C. sabatius</i> Viv.		22
<i>C. scammonia</i> L.		24
<i>C. scoparius</i> L.		30
<i>C. siculus</i> L.		22, 44
<i>C. stachydifolius</i> Choisy	9	
<i>C. spinosus</i> Burm.	15	
<i>C. spithameus</i> L.		22

<i>C. supinus</i> Coss. & Kralik	22, 23	
<i>C. tauricus</i> Juz.	30	
<i>C. tenuissimus</i> Sibth. & Sm.		24
<i>C. tricolor</i> L.	10	20
<i>C. undulatus</i> Cav.		Ca. 22
<i>C. valentinus</i> Cav.		44
<i>C. verecundus</i> Allan		22
<i>C. waitaha</i> Heenan & Molloy & de Lange		22
Tribo Cresseae s.l.		
<i>Bonamia</i>		
<i>B. cymosa</i> Hallier		30
<i>B. humistrata</i> (Walter) A. Gray	14	
<i>B. mossambicensis</i> (Klotzsch) Hallier	15	
<i>B. pickeringii</i> (Torr.) A. Gray	14	28
<i>Cressa</i>		
<i>C. cretica</i> L.	14	28
<i>C. nudicaulis</i> Griseb.	14	
<i>C. truxillensis</i> Kunth		28
<i>Evolvulus</i>		
<i>E. alsinoides</i> (L.) L.	13	26
<i>E. convolvuloides</i> (Willd.) Stearn	13	
<i>E. filipes</i> Mart.		26
<i>E. glomeratus</i> Nees & C. Mart.		26
<i>E. nummularius</i> (L.) L.		24
<i>E. sericeus</i> Sw.	13	26
<i>Neuropeltis</i>		
<i>N. acuminata</i> (P. Beauv.) Benth.		28
Tribo Dichondreae s.l.		
<i>Dichondra</i>		
<i>D. micrantha</i> Urb.		30
<i>D. repens</i> J. R. Forst. & G. Forst.	15	30
<i>D. brevifolia</i> Buchanan	15	30
<i>Porana</i>		
<i>P. paniculata</i> Roxb.		26
<i>P. malabarica</i> C. B. Clarke		28, 30
Tribo Aniseieae		
<i>Aniseia</i> (incluindo <i>Iseia</i>)		
<i>A. martinicensis</i> (Jacq.) Choisy		60
Tribo Cuscutae		
<i>Cuscuta</i>		

<i>C. approximata</i> Bab.		14, 28
<i>C. australis</i> R. Br.		28, 56
<i>C. babylonica</i> Aucher ex Choisy	4	8
<i>C. campestris</i> Yunck.	14, 28	56
<i>C. capitata</i> Roxb.		14, 20
<i>C. cephalanthi</i> Engelm.		60
<i>C. chinensis</i> Lam.		28, 56, 60
<i>C. compacta</i> Juss. ex Choisy		30
<i>C. coryli</i> Engelm.		30
<i>C. cuspidata</i> Engelm.		30
<i>C. denticulata</i> Engelm.	15	
<i>C. epilinum</i> Weihe		42
<i>C. epithymum</i> (L.) L.		14, 16, 28, 30, 32
<i>C. epithymum</i> var. <i>kotschy</i> (D. Moul.) Engelm.		14
<i>C. europaea</i> L.	7	14
<i>C. gigantea</i> Griff.	16	
<i>C. glomerata</i> Choisy	15	30
<i>C. gronovii</i> Willd. ex Roem. & Schult.		60
<i>C. hyalina</i> Roth	14, 30	28, 60
<i>C. indecora</i> Choisy	15	30
<i>C. japonica</i> Choisy		32
<i>C. lupuliformis</i> Krock.		28
<i>C. monogyna</i> Vahl		28, 30
<i>C. nivea</i> M. A. García	9, 10	18, 20
<i>C. pedicellata</i> Ledeb.		10
<i>C. pentagona</i> Engelm.		ca. 44, ca. 56
<i>C. planiflora</i> Ten.	7	14, 26, 28
<i>C. planiflora</i> var. <i>papillosa</i> Engelm.	17	34
<i>C. planiflora</i> var. <i>sicula</i> (Tineo) Trab.		28
<i>C. pulchella</i> Engelm.	5	
<i>C. reflexa</i> Roxb.	14, 16, 18	28, 32, 36, 42, 48
<i>C. salina</i> Engelm.		ca. 30
<i>C. sharmanum</i> Mukerjee & J. K. Bhattacharyya		32
<i>C. suaveolens</i> Ser.	14	
<i>C. tinctoria</i> Mart. ex Engelm.		38
<i>C. triumvirati</i> Lange		14
Tribo Jacquemontieae		
<i>Jacquemontia</i>		
<i>J. abutiloides</i> Benth.		18
<i>J. chrisanthera</i>		20*

<i>J. corymbulosa</i>		18*
<i>J. densiflora</i> (Meisn.) Hallier		18
<i>J. evolvuloides</i>		18*
<i>J. havanensis</i> (Jacq.) Urb.		20
<i>J. mucronifera</i>		36*
<i>J. nodiflora</i>		20*
<i>J. ovalifolia</i> (Choisy) Hallier		18
<i>J. paniculata</i> (Burm.) Hallier	9	18
<i>J. pentanthos</i> G. Don		36*
<i>J. sphaerostigma</i>		20*
<i>J. tamnifolia</i> (L.) Griseb.		18
<i>J. velutina</i> Choisy	9	
Tribo Maripeae		
<i>Calycobolus</i>		
<i>C. parviflorus</i> (Mangenot) Heine		28
<i>Dinetus</i>		
<i>D. racemosus</i> (Roxb.) B. -Ham. ex Sweet	14	28
<i>D. truncatus</i>		28*
<i>Poranopsis</i>		
<i>P. paniculata</i> (Roxb.) Roberty		26
*registros cromossômicos no presente trabalho		

Tabela 2 suplementar. Tamanho do genoma (em picogramas) para as espécies de Convolvulaceae com registros disponíveis na literatura.

Gênero/espécie	1C (pg)
<i>Calystegia sepium</i>	0.71
	0.80
<i>Convolvulus arvensis</i>	0.67
<i>C. canariensis</i>	1.03
<i>C. cantabricus</i>	1.11
<i>C. coelesyriacus</i>	0.55
<i>C. floridus</i>	1.06
<i>C. perraudieri</i>	1.07
<i>C. scoparius</i>	1.07

Gênero/espécie	1C (pg)
<i>C. secundus</i>	1.72
<i>Cuscuta campestris</i>	0.48
<i>C. cephalanthi</i>	3.93
<i>C. chilensis</i>	2.87
<i>C. compacta</i>	7.85
<i>C. epilinum</i>	3.87
<i>C. europaea</i>	1.08
<i>C. exaltata</i>	20.93
<i>C. gronovii</i>	2.19
<i>C. indecora</i>	32.77
<i>C. lupuliformis</i>	22.47
<i>C. obtusiflora</i>	0.79
<i>C. pentagona</i>	0.58
<i>C. polygonorum</i>	0.81
<i>C. rostrata</i>	4.06
<i>C. veatchii</i>	2.92
<i>Ipomoea aquatica</i>	1.00
<i>I. argillicola</i>	1.50
<i>I. batatas</i>	1.50
	2.30
<i>I. cordato-triloba</i>	0.80
	1.70
<i>I. cynanchifolia</i>	0.90
<i>I. lacunosa</i>	0.80
<i>I. littoralis</i>	1.20
<i>I. muelleri</i>	1.40
<i>I. nil</i>	1.20

Gênero/espécie	1C (pg)
<i>I. obscura</i>	1.30
<i>I. pedatisecta</i>	0.80
<i>I. pes-tigridus</i>	1.00
<i>I. purpurea</i>	1.00
<i>I. quamoclit</i>	0.63
<i>I. ramosissima</i>	0.90
<i>I. sagittata</i>	1.40
<i>I. saintrojanensis</i>	1.70
<i>I. stolonifera</i>	0.82
<i>I. tabascana</i>	1.30
<i>I. tenuissima</i>	0.90
<i>I. tiliacea</i>	2.00
<i>I. trifida</i>	0.90
<i>I. triloba</i>	0.80
<i>I. umbraticola</i>	0.90
<i>I. wrightii</i>	1.00