



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

JOSÉ ACHILLES DE LIMA NEVES

**CITOGENÉTICA DE SANTALALES: HETEROCROMATINA E
QUANTIFICAÇÃO DE DNA**

AREIA

2022

JOSÉ ACHILLES DE LIMA NEVES

Citogenética de Santalales: Heterocromatina e Quantificação de DNA

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Agronomia da Universidade Federal da Paraíba, como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Agronomia.

Orientador: Prof. Dr. LEONARDO PESSOA FELIX

Coorientadora: Profa. Dra; FABIANE RABELO DA COSTA BATISTA

Areia

2022

Catálogo na publicação
Seção de Catalogação e Classificação

N518c Neves, Jose Achilles de Lima.

Citogenética de Santalales: Heterocromatina e
Quantificação de DNA / Jose Achilles de Lima Neves. -
Areia, 2022.

76 f. : il.

Orientação: Leonardo Pessoa Felix.

Coorientação: Fabiane Rabelo da Costa Batista.

Tese (Doutorado) - UFPB/CCA.

1. Agronomia. 2. Bandeamento cromossômico. 3.
Citometria de fluxo. 4. Genomas gigantes. 5.
Hemiparasitas. I. Felix, Leonardo Pessoa. II. Batista,
Fabiane Rabelo da Costa. III. Título.

UFPB/CCA-AREIA

CDU 631/635(043.2)

JOSÉ ACHILLES DE LIMA NEVES

Citogenética de Santalales: Heterocromatina e Quantificação de DNA

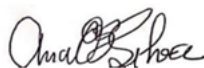
Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Agronomia da Universidade Federal da Paraíba, como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Agronomia.

Aprovado em: 28/02/2022.

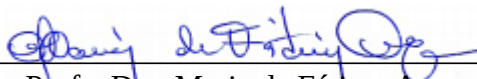
Banca Examinadora



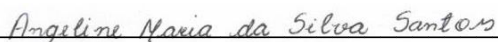
Prof. Dr. Leonardo Pessoa Felix (Orientador)
Universidade Federal da Paraíba (UFPB)



Prof. Dra. Ana Emília Barros e Silva
Universidade Federal da Paraíba (UFPB)



Prof. Dra. Maria de Fátima Agra
Universidade Federal da Paraíba (UFPB)



Dra. Angeline Maria da Silva Santos
Universidade Federal da Paraíba (UFPB)

*Aos meus dois maiores amores, Mainha e seu neto, José Bernardo.
O primeiro, um sabor perdido, e o segundo, não desfrutado.*

Dedico.

Agradecimentos

A Deus, criador do céu e da terra, pelo sopro de vida, pela graça de pensar e agir em busca dos seus sonhos sonhados por mim.

A Nossa Senhora da Conceição, por interceder sempre por mim ao seu Filho, Cristo Jesus. Por preencher o vazio do regaço materno em minha vida.

A Mainha e a Painha, Dona Rosilda e Seu Bastinho, pelas renúncias e batalhas diárias em meu favor, desde o saber da minha existência. Aos meus irmãos Kleyton e Karolyne pelo amor silencioso, pelo olhar e abraços fraternos.

A minha esposa flor, Verônica Remígio, pelo Amor e amparo em minhas quedas no caminho, pelo olhar confiante e pela coragem compartilhada. Em meu coração, canto mais uma vez: “Eu preciso tanto de você, o seu amor é o que me faz crescer. E conhece como a própria mão, cada medo do meu coração” (Apenas uma canção de Amor – Rosa de Saron).

Ao meu filho, José Bernardo, por sua força que me ensinou tanto, que sua pequenez foi contraditória. Sua passagem tão rápida neste mundo revelou-nos que eras um anjo, e anjos devem estar nos céus. Assim, você hoje é meu Anjo da Guarda. Meu gigante, EU TE AMO!

Ao meu orientador, Professor Leonardo P. Felix, pela enorme contribuição nesta etapa de minha vida, pelos ensinamentos e, principalmente, pelo exemplo de ser humano que é, tornando-se exemplo para mim de “Pessoa” e profissional.

A Fabiane Rabelo, por sua orientação e contribuição neste trabalho, principalmente, pelo exemplo de mulher cientista destemida e enfática.

A Greta, mesmo distante geograficamente, por toda sua atenção e conhecimento compartilhado sobre as ervas-de-passarinho, transformando-se em uma das partes essenciais desta lida, além da amizade emergente.

A professora Ana Emília, também pelos ensinamentos e, principalmente, pelos momentos de escuta e sábios conselhos dados a mim.

A professora Fátima Agra e Angeline Maria, por toda disponibilidade e prazer em participar das bancas de qualificação e tese, contribuindo para melhoria dos trabalhos resultantes desta tese.

A Lânia Isis, pela presença constante em minha vida e apoio incondicional. Me ensinando a ser um pesquisador artista, que age com as mãos, cabeça e coração, transformando sua pesquisa em obra de arte.

A Erton Mendonça, pelas aventuras em campo e brincadeiras, pela amizade crescente ao longo da caminhada, o descobrir do limiar entre a seriedade e a ludicidade, além do respeito livre das aparências.

A Eliane Araújo, ser a portadora da “boa nova” e por me acolher no programa de pós-graduação em Agronomia do Centro de Ciências Agrárias, Eclesiastes 3 sempre estará presente.

Aos meus amigos da equipe *Cacti*, pelos ensinamentos e partilha do saber, a Pollyana Karla, Enoque Medeiros e Clayton Ferreira.

A seu Saulo, por toda atenção, desprendimento de si em prol do próximo e pelas palavras impulsionadoras, pelos cafés e pães, além da Coca-Cola e outras guloseimas.

A Vanda e Danda, sempre atenciosos e dispostos a ajudar na simplicidade e cordialidade do sorriso.

Aos meus amigos e minhas amigas que contribuíram e tornaram esta etapa mais branda a Assys Mota, Otília Ricardo, Bruna Regina, Daniela Duarte, Ana Gabriela, Joana Gomes, Erifranklin Nascimento e Lanna Cecília que concorreram nesta etapa.

A Alice Cardoso, pelo reencontro no caminho e partilha das mesmas angústias e anseios trazidos pela formação acadêmica, a ajuda mútua das palavras na pergunta: Como você está?

Aos colegas e amigos do Laboratório de Citogenética Vegetal pela convivência a Angeline Santos, Felipe Nollet, Harrison Luiz, Karla Mariana, Luciana Ledra, Rosemere Silva, Talita Kelly, José Lourivaldo, Rodrigo Garcia, Charlys Dornellas, Jade Litran e William Santana.

Ao Instituto Nacional do Semiárido (INSA) pela disponibilidade de seus equipamentos e infraestrutura para realização deste trabalho.

Ao Programa de Pós-Graduação em Agronomia do Centro de Ciências Agrárias (CCA), Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Federal da Paraíba (UFPB), por permitir o uso de suas dependências.

E a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão de bolsa.

Olha aí, é o meu guri!

Chico Buarque

RESUMO

Santalales é a maior ordem entre as 12 ordens de angiospermas com espécies parasitas, distribuída em regiões tropicais e temperadas, ausente apenas na Antártida. Ximeniaceae, Loranthaceae, Santalaceae e Viscaceae são quatro das 20 famílias da ordem Santalales, constituídas por plantas hemiparasitas de raízes ou ramos com haustórios primários e/ou secundários, caracterizadas por apresentar geralmente cromossomos grandes, números cromossômicos estáveis e grandes genomas. Neste trabalho objetivamos: (1) Relatar a variação cromossômica numérica em representantes de Santalales, particularmente, Loranthaceae e Viscaceae, uma vez que os estudos citológicos, em sua maioria, são baseados principalmente em análises meióticas; (2) Compreender os mecanismos atuantes na evolução cariotípica desse grupo de plantas hemiparasitas. Para tanto, foi utilizado a coloração com DAPI, bem como, a dupla CMA/DAPI e quantificação do DNA nuclear através da citometria de fluxo. Todas as espécies analisadas apresentaram núcleos interfásicos reticulados, com $2n = 16$, 18 e 28 para Loranthaceae, $2n = 16$ e 28 para Viscaceae, $2n = 28$ para Santalaceae e $2n = 24$ para Ximeniaceae. Os maiores cromossomos foram observados para os gêneros *Phoradendron* e *Psittacanthus*, e os menores *Ximenia*, *Dendrophthoe* e *Santalum*. O bandeamento CMA/DAPI revelou a presença de bandas CMA⁺ terminais para Ximeniaceae, bandas CMA⁺ intersticiais, subterminais e terminais em Loranthaceae, enquanto que em representantes de Santalaceae e Viscaceae foram observadas bandas CMA⁺ intersticiais e pericentroméricas. O tamanho dos genomas teve uma variação de oito vezes em Loranthaceae, e de sete vezes em Viscaceae. Loranthaceae apresentou, em média, genomas menores ($2C = 54,62$ pg) em comparação a Viscaceae ($2C = 74,64$ pg). Os principais gêneros das famílias Loranthaceae e Viscaceae se mostraram numericamente variáveis com números cromossômicos sugerindo eventos de dispoloidia e poliploidia como mecanismos importantes na evolução desses grupos de plantas. Entre as espécies analisadas da ordem Santalales não foi possível correlacionar número, tamanho cromossômico médio e conteúdo de DNA nuclear. Assim como na frequência de poliploidia em Viscaceae e Santalaceae, é necessária uma análise conjunta de número, tamanho cromossômico médio e conteúdo de DNA nuclear nas mesmas populações. A obtenção desses dados se torna particularmente difícil pelos problemas técnicos relacionados às análises cromossômicas em membros de plantas com hábito parasítico.

Palavras-chave: bandeamento cromossômico; citometria de fluxo; genomas gigantes; hemiparasitas; Santalales.

ABSTRACT

Santalales is the largest order among the 12 orders of angiosperms with parasitic species, distributed in tropical and temperate regions, absent only in Antarctica. Ximeniaceae, Loranthaceae, Santalaceae and Viscaceae are four of the 20 families of the order Santalales, consisting of hemiparasitic plants with roots or branches and primary and/or secondary haustoria, characterized by presenting generally large chromosomes, stable chromosome numbers and large genomes. In this work we aim to: (1) Report numerical chromosome variation in representatives of Santalales, particularly Loranthaceae and Viscaceae, since cytological studies are mainly based on meiotic analyses; and (2) Understand the mechanisms acting in the karyotypic evolution of this hemiparasitic group of plants. For that, staining with DAPI was used, as well as the double CMA/DAPI and quantification of nuclear DNA through flow cytometry. All analyzed species presented reticulated interphase nuclei, with $2n = 16$, 18 and 28 for Loranthaceae, $2n = 16$ and 28 for Viscaceae, $2n = 28$ for Santalaceae and $2n = 24$ for Ximeniaceae. The largest chromosomes were observed for *Phoradendron* and *Psittacanthus*, and the smallest ones for *Ximenia*, *Dendrophthoe* and *Santalum*. CMA/DAPI banding technique revealed the presence of terminal CMA⁺ bands for Ximeniaceae, interstitial, subterminal and terminal CMA⁺ bands in Loranthaceae, while in representatives of Santalaceae and Viscaceae were observed interstitial and pericentromeric CMA⁺ bands. The size of the genomes varied eightfold in Loranthaceae and sevenfold in Viscaceae. Loranthaceae presented, on average, smaller genomes ($2C = 54,62$ pg) compared to Viscaceae ($2C = 74,64$ pg). The chromosome numbers of main genera in Loranthaceae and Viscaceae were numerically variable suggesting dysploidy and polyploidy events as important mechanisms on the evolution of these plant groups. Among the analyzed species of the order Santalales, it was not possible to correlate number, mean chromosome size and nuclear DNA content. As well as the frequency of polyploidy in Viscaceae and Santalaceae, a combined analysis of number, mean chromosome size and nuclear DNA content in the same populations is necessary. Obtain these data is particularly difficult due to technical problems related to chromosome analysis in plant members with parasitic habits.

Keywords: chromosome banding, flow cytometry; giant genomes; hemiparasites; Santalales.

LISTA DE FIGURAS

MANUSCRITO I: Santalales - IAPT chromosome data 35/9

- Figure 1.** Lorantheaceae species, metaphases stained with DAPI. **A**, *Amyema congener* ($2n = 18$); **B**, *A. miquelii* ($2n = 18$); **C**, *Dendrophthoe vitellina* ($2n = 18$); **D**, *Passovia pyrifolia* ($2n = 16$); **E**, *Psittacanthus cordatus* ($2n = 16$); **F**, *P. dichroos* ($2n = 16$).....48
- Figure 2.** Lorantheaceae species, metaphases stained with DAPI. **A**, *Struthanthus flexicaulis*, interphase nucleus reticulate; **B**, *Struthanthus flexicaulis* ($2n = 16$); **C**, *S. marginatus* ($2n = 16$); **D**, *S. podopterus* ($2n = 16$); **E**, *S. thyrsiflorus* ($2n = 16$); **F**, *S. thyrsiflorus* ($2n = 28$).....49
- Figure 3.** Santalaceae species, metaphases stained with DAPI. **A**, *Phoradendron dipterum* ($2n = 16$); **B**, *P. obtusissimum* ($2n = 56$); **C**, *P. perrottetii* ($2n = 28$); **D**, *P. pteroneuron* ($2n = 28$); **E**, *P. quadrangulare* ($n = 28$); **F**, *P. strongylocados* ($2n = 28$); **G**, *P. tunaeforme* ($n = 14$); **H**, *Santalum lanceolatum* ($2n = 28$).....50

MANUSCRITO II: Citogenética de Santalales: números cromossômicos, heterocromatina, quantidade de DNA e sua contribuição para a cariosistemática

- Figura 1.** Metáfases mitóticas de espécies de Santalales coradas com CMA₃ (amarelo) e DAPI (azul). **A**, *Ximenia americana* ($2n = 24$; $4t/CMA^+$ e $44t/DAPI$); **B**, *Amyema congener* ($2n = 18$; $2st/CMA^+$); **C**, *A. miquelii* ($2n = 18$; $2p+2st/CMA^+$); **D**, *Cladocolea lonicerioides* ($n = 8$); **E**, *Dendrophthoe vitelina* ($2n = 18$); **F**, *Passovia pyrifolia* ($2n = 16$; $2t/CMA^+$); **G**, *Psittacanthus cordatus* ($2n = 16$); **H**, *P. dichroos* ($2n = 16$; $4i+4st+2t/CMA^+$); **I**, *P. dichroos* ($2n = 16$; $8i+4st/CMA^+$ e $2p+2t/DAPI^+$); **J**, *Psittacanthus* sp. ($2n = 16$, $2i+2st+2t/CMA^+$); **K**, *Struthanthus flexicaulis* ($2n = 16$, $2i+2t/CMA^+$); **L**, *S. interruptus* ($2n = 16$). Setas indicam bandas menos visíveis.....74
- Figura 2.** Metáfases mitóticas de espécies de Santalales coradas com CMA₃ (amarelo) e DAPI (azul). **A**, *Struthanthus marginatus* ($2n = 16$, $6i/CMA^+$); **B**, *S. marginatus* ($2n = 16$, $2st+2t/CMA^+$); **C**, *S. podopterus* ($2n = 16$, $2t/CMA^+$); **D**, *S. thyrsiflorus* ($2n = 16$, $2st/CMA^+$); **E**, *S. thyrsiflorus* ($2n = 28$, $2p+4i/CMA^+$); **F**, *Santalum lanceolatum* ($2n = \text{ca. } 28$, $8pe/CMA^+$); **G**, *Phoradendron dipterum* ($2n = 16$, $2st/CMA^+$); **H**, *P. obtusissimum* ($2n = \text{ca. } 56$, $2i + 8pe/CMA^+$); **I**, *P. perrottetii* ($2n = \text{ca. } 28$); **J**, *P. pteroneuron*; **K**, *P. quadrangulare* ($2n = \text{ca. } 28$, $2i + 20pe/CMA^+$); **L**, *P. strongylocados* ($2n = 28$, $2i + 12pe/CMA^+$); **M**, *P. tunaeforme* ($2n = \text{ca. } 28$, $2i + 4pe/CMA^+$). Setas indicam bandas menos visíveis.....75
- Figura 3.** Histogramas de intensidades relativas de fluorescência (conteúdo relativo de DNA nuclear) dos menores e maiores genomas de Lorantheaceae (**A-B**) e Viscaceae (**C-D**), obtidos após as análises dos núcleos isolados das amostras (pico 1) e padrão de referência utilizado (pico 2, *Vicia faba*, $2C = 26,90 \text{ pg}$). **A**, *Pusillanthus pubescens* ($2C = 12,64 \text{ pg}$); **B**, *Psittacanthus dichroos* ($2C = 108,60 \text{ pg}$); **C**, *Phoradendron tunaeforme* ($2C = 24,31 \text{ pg}$); **D**, *P. pteroneuron* ($2C = 175,86 \text{ pg}$).....76

LISTA DE TABELAS

MANUSCRITO I: Santalales - IAPT chromosome data 35/9

Table 1. Chromosome data of the studied Santalales species.....	51
--	----

MANUSCRITO II: Citogenética de Santalales: números cromossômicos, heterocromatina, quantidade de DNA e sua contribuição para a cariossistemática

Tabela 1. Dados cariológicos das espécies analisadas de Santalales.....	70
--	----

Tabela 2. Conteúdo de DNA nuclear (2C) de espécies de Santalales com procedência, desvio padrão (DP%), coeficiente de variação (CV%) e diferença intraespecífica de conteúdo de DNA nuclear.....	72
---	----

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	13
2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA.....	14
2.1 Evolução cromossômica.....	14
2.1.2 Número cromossômico.....	14
2.1.2 Poliploidia	15
2.1.3 Disploidias.....	16
2.1.4 Agmatoploidia e Simploidia.....	17
2.1.5 Cromossomos Bs.....	18
2.1.6 Estabilidade genômica.....	18
2.2 Tamanho do genoma.....	20
2.3 Citotaxonomia vegetal.....	22
2.4 Santalales.....	23
2.4.1 Filogenia de Santalales.....	24
2.4.2 Citogenética de Santalales.....	25
2.4.3 Ximeniaceae.....	26
2.4.4 Loranthaceae.....	27
2.4.5 Santalaceae.....	28
2.4.6 Viscaceae.....	29
REFERÊNCIAS.....	30
MANUSCRITO I: Santalales - IAPT chromosome data 35/9.....	42
Literature cited.....	46

MANUSCRITO II: Citogenética de Santalales: números cromossômicos, heterocromatina, quantidade de DNA e sua contribuição para a cariossistemática.....	52
Resumo.....	53
1 Introdução.....	53
2 Material e métodos.....	55
2.1 Amostragem taxonômica.....	55
2.2 Procedimentos citológicos.....	55
2.2.1 Preparação cromossômica.....	55
2.2.2 Bandeamento cromossômico.....	56
2.2.3 Citometria de Fluxo.....	56
3 Resultados.....	57
3.1 Número cromossômico e padrões de bandas heterocromáticas.....	57
3.2 Conteúdo de DNA nuclear.....	58
4 Discussão.....	60
4.1 Variação cromossômica numérica.....	60
4.2 Bandeamento cromossômico.....	61
4.3 Variação no conteúdo de DNA nuclear.....	62
5 Considerações finais.....	63
Agradecimentos.....	63
Referências.....	64

1 INTRODUÇÃO

A ordem Santalales é constituída por 179 gêneros e 2.428 espécies distribuídas em 20 famílias distribuídas em regiões tropicais e temperadas, inexistente apenas na Antártida (APG III, 2009; APG IV, 2016; CHRISTENHUSZ & BYNG, 2016; NICKRENT, 2020). Assim, Santalales é a maior das 12 ordens de angiospermas parasitas (NICKRENT, 2011; SU et al., 2015). Esse modo trófico surgiu uma única vez na ordem, e representa uma das 12 vezes em que o parasitismo surgiu de forma independente nas angiospermas (NICKRENT et al., 1998). A maioria das espécies da ordem são hemiparasitas clorofiladas, apresentando como sinapomorfias a placentação axial e ácidos graxos de 18 carbonos poli-insaturados, inexistentes ou raros em outras angiospermas (DER & NICKRENT, 2008; NICKRENT et al., 2010).

Ximeniaceae, Loranthaceae, Santalaceae e Viscaceae são famílias de Santalales, destacando-se por representarem mais de 54% dos gêneros e 67% das espécies da ordem (CHRISTENHUSZ & BYNG, 2016). As quatro famílias, geralmente, são constituídas por plantas hemiparasitas de raízes ou ramos, monoicas ou dioicas, com haustórios primários e/ou secundários. As flores são diclamídeas, com inflorescências umbeladas em Ximeniaceae, com cálice reduzido a uma bainha acima do ovário (calículo) em Loranthaceae, monoclamiídeas em Santalaceae; actinomorfas (raro zigomorfas), ovário ínfero, unilocular e fruto monospérmico (NICKRENT et al., 2010).

No presente estudo realizamos a caracterização dos cromossomos e identificação dos padrões de distribuição da heterocromatina constitutiva em diferentes espécies das famílias supracitadas utilizando corantes fluorescentes como CMA/DAPI, que tem auxiliado na comparação de cariótipos e no esclarecimento das relações evolutivas entre e dentro dos táxons. Estas comparações e relações podem ter respostas no entendimento das alterações cromossômicas numéricas ou estruturais, bem como, através do conhecimento da evolução dos cariótipos das espécies analisadas (GUERRA, 2008). A detecção da ocorrência e da posição física de diferentes famílias de DNA altamente repetitivo, geralmente blocos de heterocromatina, implica na melhor compreensão de como os genomas estão organizados; das relações entre espécies, gêneros e famílias, bem como dos mecanismos de ajustes genéticos que ocorrem nos cariótipos de diferentes organismos durante o processo evolutivo (SOUZA et al., 2008; SOARES-SCOTT, 1998).

Outro caráter citogenético também investigado nesse estudo foi a estimativa da quantidade de DNA nuclear para as espécies de Santalales (Loranthaceae e Viscaceae). O

conteúdo de DNA nuclear pode sofrer alterações após mecanismos evolutivos como a poliploidia e as sequências de DNA repetitivo (BIÉMONT, 2008; ZONNEVELD, 2010). Vale realçar que a quantidade de DNA não tem relação com a complexidade do organismo ou até mesmo o número de genes. Esta ausência de relação entre a complexidade dos organismos e a quantidade de DNA nuclear é conhecida como paradoxo do valor C (THOMAS, 1971; GREGORY, 2002; CHOI et al., 2020). Este paradoxo foi em parte respondido pela descoberta de que a maior dos genomas eucariotos são compostos de DNA repetitivo, porém a origem e razão da variabilidade persistem, passando a ser chamado enigma do valor C (GREGORY, 2001).

Nesse sentido, os objetivos deste trabalho foi caracterizar citogeneticamente espécies hemiparasitas pertencentes às famílias Ximeniaceae, Loranthaceae, Santalaceae e Viscaceae, através dos fluorocromos CMA/DAPI e citometria de fluxo, examinando a relação entre o tamanho genômico, número e tamanho cromossômico em espécies de Santalales, visando avaliar a implicação desses dados na evolução do grupo.

2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1 Evolução cromossômica

2.1.1 Número cromossômico

Por ser de fácil obtenção, o número cromossômico (NC) é um dos parâmetros citogenéticos mais comuns e utilizados na citotaxonomia vegetal, sendo um caráter bem conservado em populações panmíticas (GUERRA, 1990; 2008; 2012). Essas populações são caracterizadas pelo equilíbrio genético oriundo dos cruzamentos ao acaso dentro de uma população. Porém, este tipo de população ideal é praticamente teórico, uma vez que, fatores evolutivos como mutações, seleção natural, eventos estocásticos e migrações são excluídos. Dentre as mutações fáceis de serem visualizadas na linha evolutiva de um táxon através do NC estão as variações cromossômicas numéricas como poliploidia e disiploidia. Números cromossômicos são largamente utilizados na avaliação das alterações genômicas, na estimação do número básico e na reconstrução da história evolutiva dos táxons (RICE et al., 2014). Nos vegetais há uma alternância de gerações heteromórficas relacionadas aos ciclos de vida haploide (gametofítica - n) seguido pelo diploide (esporofítica - $2n$). A letra n representa o número de

conjuntos cromossômicos, independentemente do nível ploidia (PERUZZI, 2013). Assim, o NC haploide é representado por n , enquanto que o NC diploide, por $2n$. O número cromossômico básico de um táxon é apresentado pela letra x . Guerra (2000) definiu número cromossômico básico (x) como um dos números haploides encontrado em um táxon que de maneira mais parcimoniosa explica a variabilidade do NC de um táxon e de táxons relacionados. Desse modo, NC tem sido um parâmetro citogenético útil no auxílio de inferências na filogenia de muitos grupos vegetais.

Em Loranthaceae, por exemplo, há vários números básicos ($x = 8, 9, 10, 11$ e 12). De acordo com filogenia molecular da família o número básico primário sugerido é $x = 12$, em que alguns estudos indicaram a ocorrência de quatro reduções aneuploides na linha evolutiva da família (BARLOW & WIENS, 1971; NICKRENT et al., 2010). A primeira redução em *Ligaria* para $x = 10$, a segunda em Psittacanthinae para $x = 8$. A terceira redução em Ileostylinae para $x = 11$ e a última no clado formado pelas subtribos Loranthinae, Amyeminae, Scurrulinae, Dendrophthoinae, Emelianthinae e Tapinanthinae para $x = 9$ (NICKRENT et al., 2010).

2.1.2 Poliploidia

A poliploidia tem sido reconhecida como força evolutiva em animais e vegetais (WENDEL, 2000; MABLE, 2004; RICE et al., 2019). Nos vegetais, especialmente nas angiospermas, a poliploidia é o principal evento evolutivo, sendo um estado recorrente duas vezes, pelo menos (JIAO et al., 2011; GUERRA, 2012). A poliploidia ocasiona alterações, como também ajustes, no genoma nuclear. As principais alterações são aumento do número cromossômico e tamanho do genoma. Entretanto, com o aumento do número cromossômico, o aumento do tamanho do genoma é esperado. Os ajustes (diploidização) ocorridos após as alterações, conferem ao genoma poliploide o caráter diploide, em que sequências de DNA podem ser perdidas ou silenciadas, e muitas vezes acompanhadas por uma redução no tamanho do genoma (SOLTIS et al., 2015).

Com a duplicação do número cromossômico e aumento da quantidade de DNA, poliploides são facilmente diagnosticados. Podem surgir via duplicações de células somáticas, fusão de gametas não reduzidos e pontes triploides, ou através do intercruzamento de espécies seguido da duplicação total do genoma (RIESEBERG & WILLIS, 2007; GUERRA, 2008). O sucesso dos poliploides na natureza pode ser explicado por vários fatores como, por exemplo,

predisposição das novas espécies aos ambientes mais severos, e versatilidade do genoma que pode aumentar a especiação das espécies e/ou meio de reprodução (BEEST et al., 2011)

O aumento do nível de ploidia (aumento do número de conjunto haploide cromossômico) sugere aumento do conteúdo de DNA (“efeito gigas”), refletido em órgãos e células que aumentam na mesma proporção do tamanho do genoma (STEBBINS, 1971; PEREIRA et al., 2012). Contudo, essa relação é inapropriada para todos os táxons devido às interações com fatores ambientais e genéticos. Em relação aos diploides, há grupos que apresentam aumento no conteúdo de DNA, outros que mostram decréscimo e outros que apresentam uma baixa adição de DNA (LEITCH & BENNETT, 2004; SOLTIS et al., 2015).

Em *Brassica* apesar do aumento no nível de ploidia não houve correspondência com a quantidade de DNA, tendo um evento de diploidização ao longo da evolução, mesmo com a multiplicação do genoma do gênero (LYSAK, 2007). Por outro lado, em *Atriplex confertiflora* (Chenopodiaceae) existe uma relação positiva entre os níveis de ploidia e conteúdo de DNA, que é refletida nas taxas de fotossíntese por células nas folhas e atividade da ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase oxigenase (Rubisco) (WARNER & EDWARDS, 1989), indicando uma relação entre dosagens de genes e produtos dos genes.

2.1.3 Disploidias

Nas angiospermas, disploidias parecem ser menos comuns que a poliploidia, mas não menos significativa na evolução das espécies (JONES, 1998). As disploidias resultam em uma variação cromossômica numérica a partir de uma variação estrutural, sem alteração no conteúdo do genoma. A variação numérica é gradativa no complemento cromossômico haploide entre táxons próximos ou relacionados, comumente, formando uma série dispoloide (GUERRA, 2008). Essa variação pode ser ascendente ou descendente, ou seja, o número cromossômico haploide pode aumentar ou diminuir, simultaneamente. As possíveis origens das disploidias são fusões, fissões e translocações cromossômicas (translocações Robertsonianas).

As fissões (quebra na região centromérica do cromossomo) ocorrem em apenas um cromossomo. Por exemplo, quebras (fissões) em cromossomos metacêntricos resultam em cromossomos telocêntricos. Isto também resulta no aumento do número cromossômico haploide (disploidia ascendente). Análises moleculares no gênero *Phyteuma* (Campanulaceae) apresentaram uma disploidia ascendente em *P. globulariifolium* e táxons próximos, aumentando o número cromossômico diploide de $2n = 26$ para $2n = 28$ (SCHNEEWEISS et al.,

2013). Por outro lado, as fusões ocorrem entre dois cromossomos, pela região centromérica e, diferentemente das fissões, diminuem o número cromossômico (disploidia descendente). As mesmas análises moleculares em *Phyteuma*, acima citadas, apresentaram disploidias descendentes (fusões cromossômicas) progressivas a partir de números cromossômicos ancestrais $2n = 26$ ou $2n = 28$. Na seção *Spicta* é possível inferir duas reduções a partir de $2n = 26$ para $2n = 22$ em *P. spicatum* e espécies próximas, bem como reduções a partir de $2n = 28$ para $2n = 20$ em *P. sieberi* da seção *Capitata*.

A última origem das disploidias são as translocações robertsonianas, que são fissões ou fusões cêntricas entre cromossomos acrocêntricos ou telocêntricos não homólogos (GUERRA, 2008). No gênero *Nothoscordum* (Amaryllidaceae) é facilmente encontrado espécies com $2n = 8$, todos os cromossomos metacêntricos, e $2n = 10$, seis cromossomos metacêntricos e quatro acrocêntricos, evidenciando disploidia ascendente ou descendente influenciado diretamente no número cromossômico. Em *Artemisia* (Asteraceae) a redução dispoloide de $x = 9$ para $x = 8$ tem sido observada recorrentemente em várias populações alpinas de *A. eriantha* e *A. umbelliformis* muito provavelmente relacionada às translocações robertsonianas (XAXARS et al., 2015).

A redução do número cromossômico via disploidias descendentes é uma forma comum na evolução dos vegetais. Em muitos grupos obscurece os sinais de eventos poliploides anteriores aos eventos de disploidia (LEITCH et al., 2010). Por outro lado, as fissões cromossômicas tem sido menos frequente na evolução das plantas (SUMMER, 2003; GUERRA, 2000)

2.1.4 Agmatoploidia e Simploidia

Outros mecanismos de variação cromossômica numérica responsáveis pelo aumento ou decréscimo do número cromossômico são a agmatoploidia e simloidia. São caracterizadas por eventos de fissão e fusão, respectivamente, em organismos que apresentam cromossomos com cinetócoro difuso (cromossomos holocêntricos). Esse tipo de alteração numérica é observado em algumas famílias de plantas como Juncaceae e Cyperaceae. Todavia, essas alterações numéricas têm sido poucas vezes bem demonstradas como em algumas espécies de *Luzula* em Juncaceae e de *Carex* em Cyperaceae (revisado por GUERRA, 2016). Recentemente foi demonstrado que em Juncaceae os eventos de agmatoploidia e simloidia parece ser restrita ao gênero *Luzula*, não tendo sido observada em nenhuma das espécies de *Juncus* para as quais a presença de centrômero foi investigada com a utilização de imunodeteção para histonas

centrômero específicas (GUERRA et al., 2019). Em Cyperaceae, vários gêneros apresentam uma grande variação cromossômica numérica ($2n = 4$ a $2n = 228$) e estrutural, devido principalmente a eventos de agmatoploidia, simpliploidia e poliploidia, considerados como os principais eventos responsáveis pela evolução cariotípica do grupo (LUCENÑO et al., 1998; VANZELA et al., 2000).

2.1.5 Cromossomos Bs

A ocorrência de cromossomos Bs resulta em variações numéricas, não apresentando significado evolutivo além do nível de espécie (GUERRA, 2008). Os cromossomos Bs são pequenos cromossomos extras (supranumerários), diferindo dos demais cromossomos do cariótipo no tamanho e por serem em geral heterocromáticos (GUERRA, 1988). São considerados dispensáveis e podem estar presentes ou ausentes em indivíduos dentro de uma população. Aparecem sem par ou recombinado com qualquer um dos cromossomos na meiose do conjunto diploide ou poliploide, e sua herança é irregular e não mendeliana (JONES & HOUBEN, 2003; HOUBEN et al., 2013).

O número de famílias com ocorrência de cromossomos Bs é relativamente pequeno, destacando-se os registros em Asparagaceae, Asteraceae, Poaceae, Fabaceae, Liliaceae, Orchidaceae, Iridaceae, Campanulaceae e Ranunculaceae (LEVIN et al., 2005). Todavia, a presença de Bs é bem mais frequente em alguns grupos de plantas do que em outros. Nos gêneros *Asparagus* e *Scilla* (Asparagaceae) há um grande número de espécies com registro de cromossomos Bs, por exemplo, *A. adscendens* com $2n = 20 + 3B$, *A. gonocladus* com $2n = 60 + 4B$, *A. densiflorus* com $2n = 40 + 3B$ (SHEIDAI & INAMDAR, 1993), e *S. sinensis* com $2n = 16$, $18 + 2B$, $27 + 2B$ e 34 (DING et al., 2004). Para o gênero *Anthurium* cromossomos Bs tem sido detectado em aproximadamente 13% das espécies com registro cromossômico conhecido. Em uma amostra de sete espécies de *Anthurium* para a região Nordeste, três delas evidenciaram a presença de um número variável de cromossomos Bs heterocromáticos e eucromáticos (NASCIMENTO et al., 2019). Entre os gêneros de Loranthaceae e Viscaceae foram raros os registros de cromossomos Bs, *Phoradendron*, por exemplo, se destaca com ocorrência em algumas de suas espécies (ver Wiens, 1964).

2.1.6 Estabilidade genômica

A estabilidade genômica pode ser considerada como a ausência de alterações estruturais ou numéricas (polimorfismos), ou apenas pequenas alterações sem danos aos genomas dos táxons como, por exemplo, mutações silenciosas (GUERRA, 1988; KOVALCHUK, 2016). Genomas estáveis possuem a normalidade dos ciclos celulares, por conseguinte, mutações como, por exemplo, deleção, duplicação ou translocação de material genético dentro do genoma são praticamente inexistentes. Estes genomas são característicos de espécies adaptadas a determinados ambientes. A estabilização genômica tem um importante papel na transmissão das características hereditárias nas espécies, pois a estrutura e frequência da comunidade não são alteradas, além do fluxo gênico não é reduzido (ver KOVALCHUK, 2016).

A detecção de erros e reparo da fita de DNA são mecanismos de estabilização do genoma (ROY, 2014). Consequentemente, o cariótipo também é estabilizado, sendo este a apresentação do genoma, ou seja, o fenótipo das informações genéticas em um número específico de cromossomos lineares. Em um contexto mais amplo, a estabilidade genômica se refere tanto ao número cromossômico como, também, a quantidade de DNA (SCHUBERT & VU, 2016). Apesar da estabilidade genômica ser importante para a manutenção de fenótipos adaptados, uma estabilidade “perfeita” impede uma adaptação destas mesmas espécies as alterações ambientais. Assim, para alcançar um equilíbrio entre a estabilidade genética e a capacidade de se adaptar as mudanças ambientais, a estrutura cariotípica estará sujeita a seleção durante a evolução, chegando a um *fitness* cromossômico com número, forma e tamanho do cromossomo ideal para sua propagação e sobrevivência no ambiente (SCHUBERT & VU, 2016).

Variando de forma independente, a relação entre quantidade de DNA, forma e número cromossômico é ainda especulativa. Pois, pode haver conservação da quantidade de DNA com estabilidade cariotípica, conservação da quantidade de DNA com rearranjo cariotípico, e aumento ou diminuição da quantidade de DNA (GUERRA, 1988). Em *Caesalpinia* (Fabaceae), grupo com estabilidade numérica ($2n = 24$) e variável quanto a número e posição de bandas heterocromáticas. Souza et al. (2019) encontraram uma relação positiva entre a quantidade de DNA e o aumento da latitude, em que esses foram relacionados ao índice pluviométrico e temperatura dos ambientes. Nesse estudo, foi evidenciado que as espécies com quantidades menores DNA estavam mais próximas a linha do Equador e em ambientes áridos, enquanto as que apresentaram quantidades maiores de DNA estavam mais distantes da linha do Equador e em ambientes mais frios e úmidos.

A diminuição da quantidade de DNA, sub ou neofuncionalização de sequências DNA (genes) do genoma, ou até mesmo a redução de um cromossomo são processos estabilizadores em espécies que sofreram eventos de poliploidia (DODSWORTH et al., 2015). Esses processos são conhecidos como diploidização do genoma, com respostas genéticas e epigenéticas diferentes em espécies autopoliploides e alopoliploides (CIFUENTES et al., 2010; MANDÁKOVÁ et al., 2017).

2.2 Tamanho do genoma

A quantidade de bases nitrogenadas no núcleo celular haploide (DNA nuclear ou genoma) é mais ou menos estável em cada espécie em particular, por isso essa quantidade é conhecida como valor C (1C). Este valor é mensurado em picogramas ($1 \text{ pg} = 1 \times 10^{-9}$) ou em mega pares de base ($1 \text{ pg} = 978 \text{ Mpb}$). O valor do tamanho do genoma pode sofrer alterações após mecanismos evolutivos como a poliploidia e as sequências de DNA repetitivo (BIÉMONT, 2008; ZONNEVELD, 2010). O tamanho do genoma não tem relação com a complexidade do organismo, como também com o número de cromossomos ou até mesmo o número de genes. Esta ausência de relação entre a complexidade dos organismos e a quantidade de DNA nuclear, conhecida como paradoxo do valor C, indica que a variação no conteúdo de DNA nuclear parece estar sujeita a outros fatores, como a distribuição geográfica, relações ecológicas e amplificação ou deleção das sequências de DNA não-codificantes (THOMAS, 1971; GREGORY, 2002; CHOI et al., 2020).

O tamanho do genoma de cada organismo tem evoluído ao longo do tempo de forma independente. Isso pode ser visualizado na variação do tamanho do genoma dentro de famílias e entre espécies de um único gênero, sem está necessariamente ligado ao nível de ploidia (BENNETT & LEITCH, 2009). Nas angiospermas, por exemplo, é encontrada uma variação de mais 250 vezes no tamanho do genoma, de $1C = 0,6 \text{ pg}$ em *Genlisea margaretae* (Lentibulariaceae) a $1C = 152,20 \text{ pg}$ em *Paris japonica* (Melanthiaceae) (GREILHUBER et al., 2006; PELLICER et al., 2010). Loranthaceae apresenta conteúdos de DNA similares entre seus representantes, sem variações discrepantes, com uma variação aproximada de seis vezes, de $2,93 \text{ pg}$ em *Nuytsia floribunda* a $17,53 \text{ pg}$ em *Macrosolen cochinchinensis* (BENNETT & LEITCH, 2012). Por outro lado, entre espécies de Santalaceae e Viscaceae há uma variação de mais de 390 vezes, de $0,21 \text{ pg}$ em *Santalum album* a 82 pg em *Viscum crassulae* (ZONNEVELD, 2010; MAHESH et al., 2018).

A quantidade de DNA nuclear pode ser utilizada para explicar a relação entre táxons (GREGORY, 2001). Análises filogenéticas realizadas utilizando DNA nuclear e plastidial foram congruentes com o tamanho do genoma em *Filago* (Asteraceae) e gêneros relacionados, cujos dados suportaram a monofilia do gênero incluindo *Evax*, *Cymbolaena* e *Evacidium* (ANDRÉS-SÁNCHEZ et al., 2012). Em *Betula* (Betulaceae), uma análise filogenética demonstrou que táxons com genomas maiores, tendem a apresentar uma distribuição mais ampla (WANG et al., 2016). Em *Capsicum* (Solanaceae) também houve uma correlação positiva entre a quantidade de DNA e relações filogenéticas derivadas das análises cariotípicas (MOSCONI et al., 2003).

Uma das consequências esperadas após eventos de poliploidia é o aumento no tamanho do genoma. Em *Camellia* (Theaceae) o aumento do tamanho do genoma aumentou de acordo com o nível de ploidia (x), tendo uma variação de 7,9 vezes. *Camellia pitardii* var. *pitardii*, espécie diploide ($2n = 2x = 30$), apresenta $1C = 1,59$ pg, enquanto *C. mairei* var. *lapidea*, decaploide ($2n = 10x = 90$) apresenta $1C = 12,6$ pg (HUANG et al., 2013). Nas samambaias também há uma correlação positiva entre o tamanho do genoma e o número cromossômico (ver CLARK et al., 2016).

Sequências de DNA repetitivas intercaladas como, por exemplo, os elementos transponíveis (ETs) constituem grande parte do genoma nuclear e também podem ser a causa da expansão do genoma nuclear. Os retrotransposons *Gypsy-Ty3* e *Copia-Ty1* são as famílias de retrotransposons mais abundantes e dinâmicas nos vegetais (PELLICER et al., 2018). Isto pode ser visto em 23 espécies da tribo Fabeae (Fabaceae) que apresentaram 85% do genoma formado por retrotransposons, sendo 53% composto apenas por uma única linhagem do tipo *Gypsy-Ty3*, o elemento Ogre (MACAS et al., 2015). Biémont & Vieira (2006) identificaram os ETs como a porção do genoma nuclear do milho (*Zea mays*), em que mais 60% do genoma é composto de ETs.

Implicações evolutivas e ecológicas podem ser visualizadas no tamanho do genoma, tal como observado nos estudos realizadas com populações de *Galium pusillum* (Rubiaceae), no norte da Europa, utilizando a citometria de fluxo (CF) e avaliações de preferências ecológicas, que sugeriu uma evolução independente das populações do centro europeu (KOLÁŘ et al., 2013). O tamanho do genoma também pode ser refletido nas estratégias de vida dos vegetais. Genomas de 265 espécies perenes do gênero *Cyanus* (Asteraceae) com genomas pequenos tendem a se concentrar nas regiões secas e com baixas altitudes, enquanto espécies com os genomas maiores tendem a se concentrar em altitudes mais elevadas (OLŠAVSKÁ et al., 2012).

2.3 Citotaxonomia vegetal

O uso de dados cariotípicos na taxonomia é chamado de citotaxonomia. Espécies com cariótipos similares entre si, provavelmente, são mais próximas do que espécies com cariótipos divergentes. Este é o princípio básico da citotaxonomia, ou seja, quanto mais similares dois táxons são cariotipicamente, mais relacionados estão (GUERRA, 2012; XIN et al., 2019). Princípios da similaridade também é utilizado na taxonomia tradicional para características morfológicas, anatômicas, bioquímicas e moleculares. Nesse sentido, a análise das características dos cromossomos metafásicos ou da cromatina interfásica proporcionam informações importantes para o entendimento da evolução e taxonomia. Esses dados cariotípicos podem apresentar, segundo Guerra (2012), uma variação contínua (morfologia, número e tamanho cromossômico ou do genoma), ou descontínua (distribuição da heterocromatina, número e localização dos sítios de DNA ribossomal).

Os cromossomos metafásicos (mitóticos) são a expressão fenotípica do genoma, e esta expressão independe de fatores externos como, por exemplo, mudanças climáticas (GUERRA, 2012). Por isso, análises dos cromossomos metafásicos são utilizadas desde cedo para entender as relações entre os táxons, bem como apontar possíveis mecanismos de especiação (DOBIGNY et al., 2004). Posição dos centrômeros, constrições secundárias, tamanho, morfologia e número dos cromossomos podem ser utilizados como características úteis na delimitação de táxons, sendo possível inferir os tipos de variações numéricas (disploidias e poliploidia) e alterações estruturais (inversões, deleções, translocações, etc).

Variações cromossômicas numéricas são mais fáceis de serem visualizadas, uma vez que, o número cromossômico é prontamente obtido através de análises citogenéticas utilizando antimitóticos e colorações convencionais. Além de ser fácil, é a forma mais barata e rápida para obter informações a respeito do genoma dos táxons (GUERRA, 2008). Por estas características, o número cromossômico é o mais simples e principal caráter citogenético utilizado na citotaxonomia (GUERRA, 2012). Poliploidia, aneuploidia e disploidias são variações numéricas que podem ser facilmente inferidos através de uma simples contagem dos cromossomos. Rearranjos estruturais, por meio de inversões, duplicações, fusão ou fissão e translocações, também podem ser detectados com uso de técnicas de citogenética que incluam a localização das regiões heterocromáticas, hibridização *in situ* fluorescente ou simples análises do comportamento meiótico. A localização das bandas heterocromáticas, além de revelar

variações cariotípicas estruturais presentes na linha evolutiva, podem fornecer informações a respeito das relações genéticas entre táxons (MIAO et al., 2017).

Estudos citotaxonômicos são melhores compreendidos entre táxons com grande diversidade cromossômica como, por exemplo, gêneros com maior número de espécies, da família ou tribo (FELIX & GUERRA, 2000). Mesmo assim, dados cariotípicos são muitas vezes ignorados em análises filogenéticas apesar de constituírem elementos hereditários e unidades independentes (DOBIGNY et al., 2004).

2.4 Santalales

A ordem Santalales é composta por 20 famílias, 179 gêneros e cerca de 2.428 espécies (NICKRENT, 2020) distribuídas em regiões tropicais e temperadas, ausentes apenas na Antártida. Santalales é a maior das 12 ordens de angiospermas, compreendendo espécies parasitas (NICKRENT, 2011; SU et al., 2015). Esse modo trófico surgiu uma única vez na ordem, e representa uma das 12 vezes em que o parasitismo surgiu de forma independente nas angiospermas (NICKRENT et al., 1998). É geralmente, composta por hemiparasitas clorofiladas com parasitismo obrigatório ou facultativo, sendo distinguidas pela participação essencial ou não do hospedeiro no ciclo de vida da hemiparasita (SHIN & LEE, 2018). As plantas com parasitismo facultativo são autótrofas, mas oportunisticamente parasitarão as plantas hospedeiras quando disponíveis. Por outro lado, as plantas com parasitismo obrigatório são fotossintetizantes, mas dependerão das plantas hospedeiras para completar seus ciclos de vida, obtendo água e sais minerais da hospedeira via haustórios (NICKRENT, 2002; WESTWOOD et al., 2010). A ordem também apresenta plantas de vida de livre (não parasitas), como as espécies do gênero *Erythralium* (WANNTORP & CRAENE, 2009). Como sinapomorfias, Santalales apresenta placentação axial e ácidos graxos de 18 carbonos poli-insaturados, inexistentes ou raros em outras angiospermas (DER & NICKRENT, 2008; NICKRENT et al., 2010).

As espécies de Santalales possuem flores com alto grau de redução, que parece ser similar ao grau de parasitismo (WANNTORP & CRAENE, 2009). Além disso, suas flores podem ser monoclâmídeas ou diclâmídeas, actinomorfas, pentâmeras a tetrâmeras, com gineceu reduzido, com ovário ínfero ou súpero. A ordem ainda possui frutos monospermicos, exceto em algumas espécies de Viscaceae que possuem duas sementes compartilhando o mesmo endosperma (KUIJT & HANSEN, 2014). Outras características morfológicas e anatômicas

apresentam uma grande diversidade, sendo melhor detalhadas nas famílias separadamente como inflorescências, grãos de pólen e androceu.

2.4.1 Filogenia de Santalales

Santalales passou por vários tratamentos taxonômicos Kuijt (1968), por exemplo, utilizou características florais para delimitar as relações familiares na ordem, tendo Olacaceae como basal e as demais famílias derivadas desta, em que análises moleculares utilizando sequências de DNA ribossomal (DNAr) – 18S também suportam esta hipótese (NICKRENT, 1996). O monofiletismo da ordem é bem suportado, excluindo Balanophoraceae (APG, 2016), tendo como grupo irmão Caryophyllales. Foi inserido no clado das eudicotiledôneas core, porém sua relação com outras angiospermas não é clara, devido a politomia com Berberidopsidales, Dilleniaceae e Saxifragales (SOLTIS et al., 2000; JUDD & OLMSTEAD, 2004). As relações das famílias dentro de Santalales são bem suportadas tanto por dados morfológicos quanto moleculares, mas em alguns estudos divergiram quanto a divisão da ordem em famílias.

Baseado em análises moleculares e morfológicas, Nickrent et al. (2010) propuseram uma revisão na classificação, na qual dividem a ordem em 18 famílias: Amphorogynaceae, Aptandraceae, Cervantesiaceae, Comandraceae, Coulaceae, Erythropalaceae, Loranthaceae, Misodendraceae, Nanodeaceae, Octoknemaceae, Olacaceae, Opiliaceae, Santalaceae, Schopfiaceae, Strombosiaceae, Thesiaceae, Viscaceae e Ximeniaceae (DER & NICKRENT, 2008; MALÉCOT & NICKRENT, 2008; VIDAL-RUSSELL & NICKRENT, 2008). Nickrent (2020) em sua última revisão acrescentou mais duas novas famílias a ordem: Balanophoraceae e Mystropetalaceae. Em ambos tratamentos Loranthaceae foi dividida em tribos e subtribos, baseadas em árvores topológicas, clados bem suportados, morfologia e número cromossômico. Kuijt & Hansen (2015) também conciliaram dados morfológicos e moleculares a fim de reconhecer e definir famílias, porém organizaram a ordem em 12 famílias, incluindo Amphorogynaceae, Cervantesiaceae, Comandraceae, Nanodeaceae e Thesiaceae em Santalaceae, e Strombosiaceae em Olacaceae.

Baseado inteiramente em princípios filogenéticos, o *Angiosperm Phylogeny Group* (APG, 2009, 2016) dividiu a ordem em sete famílias, incluindo em Olacaceae as famílias Aptandraceae, Coulaceae, Erythropalaceae, Octoknemaceae, Strombosiaceae e Ximeniaceae. Em Santalaceae foram incluídas Amphorogynaceae, Cervantesiaceae, Comandraceae,

Nanodeaceae, Thesiaceae e Viscaceae. A inclusão das famílias em outras, antes independentes, ocorreu em virtude da falta de maior robustez de dados moleculares que suportem bem estas relações, especialmente, em Olacaceae.

A relação entre as famílias de Santalales e Balanophoraceae não é bem resolvida. Alguns tratamentos não excluem as relações com Santalales, mas tratam como família única e em uma ordem distinta, Balanophorales (KUJIT & HANSEN, 2015). A proximidade das espécies holoparasitas, Balanophoraceae, com Santalales é baseada unicamente em genes nucleares e mitocondriais, sendo, portanto, dados insuficientes para uma delimitação filogenética. A ocorrência de óvulos pêndulos com placentação central livre, ácidos graxos com 18 carbonos (ácido ximeninico ou santalbico), e parasitismo são as principais sinapomorfias de Santalales (DER & NICKRENT, 2008). O parasitismo é resultado da diminuição ou perda da capacidade da produção de fotoassimilados, e absorção de água e nutrientes do hospedeiro via haustório, estrutura utilizada para parasitar o hospedeiro. Outra relação do hábito está relacionada com a redução do ovário na ordem (KUIJT & HANSEN, 2014).

2.4.2 Citogenética de Santalales

Estudos citotaxonômicos na ordem Santalales baseiam-se, principalmente, em contagens cromossômicas e estimativas do conteúdo de DNA nuclear. As contagens cromossômicas para ordem, até o momento representam apenas 13,6%, o que corresponde a 335 espécies com registros cromossômicos. Loranthaceae e Viscaceae são as famílias que apresentam o maior número de registros numéricos, com 162 e 100 espécies amostradas, respectivamente. Poucos desses trabalhos incluem técnicas de coloração diferencial para reconhecimento das regiões heterocromáticas e/ou hibridização fluorescente *in situ* (DE ANDRADE et al., 2005; MORAES et al., 2017).

Cromossomos grandes e números cromossômicos estáveis são características dos cariótipos das famílias de Santalales. Os números cromossômicos variam entre $n = 6$ (Loranthaceae e Misodendraceae) a $n = 26$ (Comandraceae). As maiores famílias e as mais estudadas citologicamente, Loranthaceae e Viscaceae têm $x = 12$ e $x = 14$ como números cromossômicos básicos, respectivamente. Embora casos de poliploidia tenham sido observados em várias espécies de Loranthaceae, em Santalaceae e Olacaceae este fenômeno tem sido raro nessas famílias de plantas.

Loranthaceae tem número básico sugerido $x = 12$, embora os números básicos secundários $x = 11, 10, 9$ e 8 também são encontrados em representantes da família. Os números $x = 11$ e 10 estão presentes em grupo pequeno, enquanto $x = 9$ e 8 estão presentes em um grupo maior, principalmente, em espécies do Velho e Novo mundo, respectivamente (BARLOW & WIENS, 1971).

Viscaceae tem o número básico $x = 14$, apresenta uma variação cromossômica numérica entre $n = 10$ a $n = 20$, tendo os números intermediários $n = 11, 12, 13, 15$ (NICKRENT et al., 2010; KUIJT & HANSEN, 2014), sendo possível inferir eventos de dispoloidia e poliploidia na família. *Viscum* L. é o principal gênero estudado cariologicamente na família (ver APARICIO, 1993), neste translocações recíprocas são descritas na maioria das espécies do gênero, e este tipo de rearranjo cromossômico é comum nas espécies dioicas (WIENS & BARLOW, 1975).

Com cromossomos grandes e simétricos, expressão fenotípica do genoma, Santalales apresenta, em seus representantes, conteúdos de DNA nuclear significativamente grandes, entre os maiores genomas para as eudicotiledôneas (PAZY & PLITMANN, 2002). A grande quantidade de DNA em Santalales dentro das eudicotiledôneas, Liliales nas monocotiledôneas e Ophioglossales nas samambaias indicam que o aumento na quantidade de DNA surgiu várias vezes e de forma independente na evolução das plantas (KELLY & LEITCH, 2011). Não há evidências sobre dados citotaxonômicos e o hábito parasita de Santalales.

2.4.3 Ximeniaceae

Ximeniceae era uma tribo da subfamília Anacoloioideae de Olacaceae, segundo o sistema de classificação de Engler (1897). Estudos moleculares (MALÉCOT et al., 2004; NICKRENT et al., 2010) reorganizaram radicalmente os táxons parasitas de Santalales, sendo Ximeniceae um dos grupos revisados. Após estes estudos, a tribo foi elevada a família, além da adição de mais três gêneros. Assim, Ximieniaceae é composta por 13 espécies tropicais ou subtropicais distribuídas em quatro gêneros (NICKRENT et al., 2010), sendo que destes o parasitismo é conhecido apenas no gênero *Ximenia* L. (KUIJT & HANSEN, 2015). Ácidos graxos acetilénicos, compostos cianogênicos ou taninos condensados são alguns dos compostos naturais sistematicamente significativos da família.

Ximieniaceae é constituída por arbustos altos ou árvores, parasitas de raízes como, por exemplo, *Ximenia*. As folhas são simples alternadas, pinadas ou palmadas. Inflorescência umbelada com flores bissexuais tetrâmeras, estames diplostêmones, ovário superior com óvulos

pendentes em uma columela central, frutos do tipo drupa. Cariologicamente, a família apresenta poucos registros cromossômicos. Apenas há registros para as espécies *Malania oleifera* Chun & S. K. Lee com $2n = 26$ e *Ximenia americana* L. com $2n = 24, 26$ e 46 (YANG et al., 2003; HUNZIKER et al., 1985; KONDO et al., 1981).

2.4.4 Loranthaceae

Loranthaceae, maior família de Santalales, possui cerca de 76 gêneros e 1.050 espécies que ocorrem no Velho e Novo Mundo, raramente em zonas temperadas (KUIJT & HANSEN, 2015; CHRISTENHUSZ & BYNG, 2016). Tem vários centros de diversidade como América do Sul e Nova Zelândia, e de maneira especial em regiões sazonais áridas da África e Austrália (VIDAL-RUSSELL & NICKRENT, 2008). No Brasil ocorrem 11 gêneros e cerca de 86 espécies, com a Amazônia e o Cerrado como maiores centros de diversidade brasileira (ARRUDA et al., 2012; FLORA DO BRASIL, 2020), tendo *Oryctina* Tiegh. como o único gênero endêmico do Brasil (FLORA DO BRASIL, 2020). A família é constituída principalmente por hemiparasitas de ramos através de haustórios primários ou secundários (raramente, de raízes), e árvores ou arbustos terrestres hemiparasitas de raízes (KUIJT & HANSEN, 2015). As folhas das lorantáceas são, geralmente, opostas e simples com margens inteiras. As flores podem ser actinomorfas ou zigomorfas, bissexuais ou unissexuais. Podem ser diclamídeas com cálice reduzido (calículo), gamo ou dialipétalas, ovário ínfero e unilocular. Os frutos são do tipo baga, com sementes cobertas por viscina (VIDAL-RUSSELL & NICKRENT, 2008; NICKRENT et al., 2010).

Assim como outras espécies de angiospermas, as lorantáceas também dependem de agentes bióticos como polinizadores. Essa dependência é evidenciada pela morfologia floral, tendo duas principais síndromes de polinização, a entomofilia e ornitofilia. A primeira é formada por pequenas flores, brancas ou verdes, dialipétalas tendo como agente biótico os insetos. A segunda síndrome é formada por flores grandes, coloridas e gamopétalas e os pássaros como agentes polinizadores (VIDAL-RUSSELL & NICKRENT, 2008), por esse motivo muitas espécies de Loranthaceae são conhecidas como de ervas-de-passarinho (DETTKE & WAECHTER, 2014).

Relógios moleculares demonstram que Loranthaceae surgiu no Cretáceo, com uma grande dispersão pela Gondwana (VIDAL-RUSSELL & NICKRENT, 2007). Esta rápida radiação adaptativa e especiação coincidiram com o surgimento das savanas (VIDAL-

RUSSELL & NICKRENT, 2008). A família é fortemente monofilética, tendo como grupos irmãos Misodendraceae e Schoepfiaceae (MALÉCOT & NICKRENT, 2008; VIDAL-RUSSELL & NICKRENT, 2008). Nickrent et al. (2010) dividiram a família em cinco tribos: Nuytsieae, Gaiadendreae, Elytrantheae, Psittacanthae e Lorantheae, sendo as duas últimas tribos subdivididas em 4 e 7 subtribos, respectivamente.

Os números cromossômicos em Lanthaceae são relativamente estáveis, com número básico $x = 12$ e números básicos secundários $x = 11, 10, 9$ e 8 (BARLOW & WIENS, 1971; KUIJT & HANSEN, 2015). Uma das possíveis hipóteses para a evolução decrescente do número cromossômico na família é a decorrência de quatro eventos de aneuploidia (BARLOW & WIENS, 1971; NICKRENT et al., 2010). As tribos basais, Nuytsieae, Gaiadendreae e Elytrantheae apresentam $x = 12$, com redução para $x = 10$ na tribo Psittacanthae e subtribo Ligarinae, e $x = 8$ em Psittacanthinae. As duas últimas reduções aneuploides na tribo Lorantheae. Em Ileostylinae é $x = 11$ e, $x = 9$ no clado que compreende Lanthinae, Amyeminae, Scurrulinae, Dendrophthoinae, Emelianthinae e Tapinanthinae. Outra hipótese para as reduções do número cromossômico na família são as disploidias descendentes (DE ANDRADE et al., 2005). A poliploidia também ocorre em Lanthaceae, mas é um evento raro e aparentemente de pouca significância na evolução do grupo.

2.4.5 Santalaceae

A família Santalaceae é composta por árvores, arbustos ou ervas, terrestres ou epífitas, hemiparasitas de raízes ou ramos. Está distribuída por todo mundo, com metade dos gêneros em biomas temperados e áridos, e a outra metade em biomas tropicais (DER & NICKRENT, 2008; NICKRENT et al., 2010). Possui mais de 61 espécies distribuídas em mais de 11 gêneros (NICKRENT et al., 2010). No Brasil são encontrados sete gêneros, com 54 espécies, das quais 16 são endêmicas (FLORA DO BRASIL, 2020). As espécies da família possuem folhas simples alternas ou opostas, sem estípulas, caducas ou persistentes, crassas ou coriáceas, geralmente com margens inteiras, algumas vezes escamiformes. As inflorescências podem ser cimosas ou racemosas formadas por flores actinomorfas e inconspícuas com ovários ínfero ou semi-ínfero e uniloculares, tanto em plantas monoicas ou dioicas, além de andromonoicas e androdioicas (DER & NICKRENT, 2008; NICKRENT et al., 2010). Com pólen isopolares, a polinização das santaláceas é realizada por abelhas, besouros ou moscas. Os frutos, geralmente, são do tipo drupa, com semente única e embrião reto (CAETANO et al., 2002). Uma característica

marcante das santaláceas são os nectários no receptáculo floral que produzem grandes quantidades de néctar (MACKLIN & PARNELL, 2002). Mesmo com essas características descritas, a família não tem sinapomorfias morfológicas claras, o que dificulta a distinção de outras famílias da ordem, principalmente entre Olacaceae e Opiliaceae (DER & NICKRENT, 2008; DETTKE, 2013).

Dados moleculares e morfológicos estão sendo reunidos para uma melhor classificação de Santalaceae por ainda não haver consenso entre as propostas de classificação. Filogenias moleculares, utilizando sequências cloroplastidiais (*matK* e *rbcL*), da família propõem seis clados (Comandra, Thesium, Cervantesia, Nanodea, Santalum e Amphorogyne), em que cada um deles representa uma família (DER & NICKRENT, 2008; NICKRENT et al., 2010), resultando em uma cladística que mantenha Viscaceae como família independente (KUIJT & HANSEN, 2015). Contudo, Santalaceae *sensu* APG (2009, 2016) uni todos estes clados, incluindo também Viscaceae, formando Santalaceae *s.l.*

Cromossomicamente, a família tem uma pequena variação numérica, indicando possíveis eventos de diferenciação cromossômica como, por exemplo, disploidia e poliploidia (ver DE ANDRADE et al., 2005; HARBAUGH, 2008). Os números conhecidos na família incluem $n = 13, 14$ e 26 (NICKRENT et al., 2010). Estes números sugerem disploidias ascendentes ou descendentes, ou seja, aumento ou diminuição do número cromossômico, respectivamente, além de uma poliploidia.

2.4.6 Viscaceae

Viscaceae é uma família cosmopolita composta por 521 espécies distribuídas em sete gêneros (NICKRENT et al., 2010). Suas espécies são exclusivamente parasitas de ramos tanto de gimnospermas como de angiospermas. Possui caules e folhas frágeis, glabras ou pubescentes. Suas folhas opostas simples são pecioladas ou sésseis. Flores monoclâmídeas, unissexuais diminutas, monoicas ou dioicas, frutos altamente ricos em viscina com uma única semente, raramente duas (KUIJT & HANSEN, 2015). Com pólen esférico, a polinização é feita através de pequenos insetos, exceto em *Arceuthobium* M. Bieb. que é anemogâmica (KUIJT & HANSEN, 2015).

Viscaceae passou por vários sistemas de classificação. Tradicionalmente, Viscaceae foi tratada como subfamília (Viscoideae) de Loranthaceae (EICHLER, 1868; RIZZINI, 1956), mesmo sendo reconhecida como família por Miquel (1856) que reuniu evidências

morfológicas, especialmente, características embriológicas. Análises filogenéticas evidenciaram que Viscaceae era um grupo distinto de Loranthaceae, tendo uma estreita relação com Santalaceae. No APG III – *Angiosperm Phylogeny Group* (2009) a família foi incluída em Santalaceae, tornando-a a segunda maior família em número de gêneros, depois de Loranthaceae, e a primeira em número de espécies na ordem Santalales. Isso após o APG III (2009) assumir a monofilia da ordem, considerando Olacaceae e Santalaceae polifiléticas, e incluindo Viscaceae em Santalaceae. Der & Nickrent (2008) mostraram em suas análises moleculares que o clado *Viscum* (Viscaceae) é monofilética, e sequências gênicas plastidiais de *matK* são divergentes das encontradas em Santalaceae. Nickrent et al. (2010) propuseram que cada clado formado nesta análise, além de outras (ver MALÉCOT et al., 2004; MALÉCOT & NICKRENT, 2008) fosse considerado a nível de família. Estas análises utilizaram tanto dados moleculares como dados morfológicos.

Cromossomicamente, Viscaceae tem número básico primário $x = 14$, exceto nos gêneros *Notothixos* Oliver. e *Viscum* L. Cromossomos grandes, característicos da ordem Santalales, ocorrem em gêneros como, por exemplo, *Dendrophthora* Eichl. e *Notothixos*. O gênero mais estudado cariologicamente da família é *Viscum* (ver APARICIO, 1993). *Viscum* apresenta translocações recíprocas que são descritas na maioria das espécies do gênero, este tipo de rearranjo cromossômico é comum nas espécies dioicas (WIENS & BARLOW, 1975), ainda apresenta uma série aneuplóide com variação $n = 15, 14, 13, 12, 11$ e 10 , evidenciando uma redução no número cromossômico.

REFERÊNCIAS

- ANDRÉS-SÁNCHEZ, S.; TEMSCH, E.M.; RICO, E.; MARTÍNEZ-ORTEGA, M.M. Genome size in *Filago* L. (Asteraceae, Gnaphalieae) and related genera: phylogenetic, evolutionary and ecological implications. **Plant Systematics and Evolution**, v. 299, p. 331-345, 2012. <http://dx.doi.org/10.1007/s00606-012-0724-3>.
- APARICIO, A. Sex-determining and floating translocation complexes in *Viscum cruciatum* Sieber ex Boiss. (Viscaceae) in southern Spain. Some evolutionary and ecological comments. **Botanical Journal of The Linnean Society**, v. 111, 359-369, 1993. <http://dx.doi.org/10.1006/bojl.1993.1025>.
- APG. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. **Botanical Journal of The Linnean Society**, v. 161, p. 105-121, 2009. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8339.2009.00996.x>.

APG. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. **Botanical Journal of The Linnean Society**, v. 181, p. 1-20, 2016. <http://dx.doi.org/10.1111/boj.12385>.

ARRUDA, R.; FADINI, R.F.; CARVALHO, L.N.; DEL-CLARO, K.; MOURÃO, F.A.; JACOBI, C.M.; TEODORO, G.S.; BERG, E.D.; CAIRES, C.S.; DETTKE, G.A. Ecology of neotropical mistletoes: an important canopy-dwelling component of Brazilian ecosystems: an important canopy-dwelling component of Brazilian ecosystems. **Acta Botanica Brasilica**, v. 26, p. 264-274, 2012. <http://dx.doi.org/10.1590/s0102-33062012000200003>.

BARLOW, B.A.; WIENS, D. The cytogeography of the Loranthaceous mistletoes. **Taxon**, v. 20, p. 291-312, 1971. <http://dx.doi.org/10.2307/1218882>.

BEEST, M.T.; ROUX, J.J.L.; RICHARDSON, D.M.; BRYSTING, A.K.; SUDA, J.; KUBESOVA, M.; PYSEK, P. The more the better? The role of polyploidy in facilitating plant invasions. **Annals of Botany**, v. 109, p. 19-45, 2011. <http://dx.doi.org/10.1093/aob/mcr277>.

BENNETT, M.D.; LEITCH I.J. 2012. Angiosperm DNA C-values database (release 8.0, Dec. 2012) Disponível em: <http://www.kew.org/cvalues/>.

BIÉMONT, C. Genome size evolution: within-species variation in genome size. **Heredity**, v. 101, p. 297-298, 2008. <http://dx.doi.org/10.1038/hdy.2008.80>.

BIÉMONT, C.; VIEIRA, C. Junk DNA as an evolutionary force. **Nature**, v. 443, p. 521-524, 2006. <http://dx.doi.org/10.1038/443521a>.

CAETANO, A.C.; ASSIS, M.A.; FURLAN, A. Santalaceae in: WANDERLEY, M.G.L. et al. (eds.) Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo. **Instituto de Botânica**, São Paulo, v. 2, p. 311-312, 2002.

CHOI, I.; KWON, E.; KIM, N. The C- and G-value paradox with polyploidy, repeatomes, introns, phenomes and cell economy. **Genes & Genomics**, v. 42, p. 699-714, 2020. <https://doi.org/10.1007/s13258-020-00941-9>

CIFUENTES, M.; GRANDONT, L.; MOORE, G.; CHÈVRE, A.M.; JENCZEWSKI, E. Genetic regulation of meiosis in polyploid species: new insights into an old question. **New Phytologist**, v. 186, p. 29-36, 2009. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03084.x>.

CLARK, J.; HIDALGO, O.; PELLICER, J.; LIU, H.; MARQUARDT, J.; ROBERT, Y.; CHRISTENHUSZ, M.; ZHANG, S.; GIBBY, M.; LEITCH, I.J. Genome evolution of ferns: evidence for relative stasis of genome size across the fern phylogeny. **New Phytologist**, v. 210, p. 1072-1082, 2016. <http://dx.doi.org/10.1111/nph.13833>.

DE ANDRADE, M.J.; GIULIETTI, A.M.; GUERRA, M. Mitotic karyotype stability and meiotic irregularities in the families Loranthaceae Juss. and Viscaceae Miq. **Caryologia**, v. 58, p. 70-77, 2005. <http://dx.doi.org/10.1080/00087114.2005.10589435>.

DER, J.P.; NICKRENT, D.L. A molecular phylogeny of Santalaceae (Santalales). **Systematic Botany**, v. 33, p. 107-116, 2008. <http://dx.doi.org/10.1600/036364408783887438>.

DETTKE, G.A.; WAECHTER, J.L. Estudo taxonômico das ervas-de-passarinho da Região Sul do Brasil: II. Viscaceae (*Phoradendron*). **Rodriguésia**, v. 65, p. 955- 985, 2014. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201465409>.

DETTKE, G.A., CAIRES, C.S. 2015. Santalaceae in: Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB215>>.

DING, K.; GE, S.; HONG, D.; YU, Z. Cytotype variation and cytogeography of *Scilla Sinensis* (LOURIRO) Merrill (Hyacinthaceae) in China. **Hereditas**, v. 129, p. 151-160, 2004. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1601-5223.1998.00151.x>.

DOBIGNY, G.; DUCROZ, J.; ROBINSON, T.J.; VOLOBOUEV, V. Cytogenetics and Cladistics. **Systematic Biology**, v. 53, p. 470-484, 2004. <http://dx.doi.org/10.1080/10635150490445698>.

DODSWORTH, S.; CHASE, M.W.; LEITCH, A.R. Is post-polyploidization diploidization the key to the evolutionary success of angiosperms? **Botanical Journal of The Linnean Society**, v. 180, p. 1-5, 2015. <http://dx.doi.org/10.1111/boj.12357>.

EICHLER, A.W. Loranthaceae In: MARTIUS, C.F.P. (ed.). **Flora Brasiliensis** 5, p. 1-136, 1868.

FÉLIX, L.P.; GUERRA, M. Cytogenetics and cytotaxonomy of some Brazilian species of Cymbidioid orchids. **Genetics and Molecular Biology**, v. 23, p. 957-978, 2000. <http://dx.doi.org/10.1590/s1415-47572000000400041>.

GREGORY, T.R. A bird's-eye view of the c-value enigma: genome size, cell size, and metabolic rate in the class aves. **Evolution**, v. 56, p. 121-130, 2002. <http://dx.doi.org/10.1111/j.0014-3820.2002.tb00854.x>.

GREGORY, T.R. Coincidence, coevolution, or causation? DNA content, cellsize, and the C-value enigma. **Biological Reviews**, v. 76, p. 65–101, 2001. <http://dx.doi.org/10.1017/s1464793100005595>.

GREILHUBER, J.; BORSCH, T.; MÜLLER, K.; WORBERG, A.; POREMBSKI, S.; BARTHLOTT, W. Smallest Angiosperm Genomes found in Lentibulariaceae, with Chromosomes of Bacterial Size. **Plant Biology**, v. 8, p. 770-777, 2006. <http://dx.doi.org/10.1055/s-2006-924101>.

GUERRA, M. A situação da Citotaxonomia de angiospermas nos trópicos e, em particular, no Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 4, p. 75-86, 1990. <http://dx.doi.org/10.1590/s0102-33061990000300009>.

GUERRA, M. Chromosome numbers in plant cytotaxonomy: concepts and implications. **Cytogenetic and Genome Research**, v. 120, p. 339-350, 2008. <http://dx.doi.org/10.1159/000121083>.

GUERRA, M. Cytotaxonomy: The end of childhood. **Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology**, v. 146, p. 703-710, 2012. <https://doi.org/10.1080/11263504.2012.717973>.

GUERRA, M. **Introdução à Citogenética geral**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 1988. 142p.

GUERRA, M. Agmatoploidy and symploidy: a critical review. **Genetics and Molecular Biology**, v. 39, p. 492-496, 2016. <http://dx.doi.org/10.1590/1678-4685-gmb-2016-0103>.

GUERRA, M.; RIBEIRO, T.; FELIX, L.P. Monocentric chromosomes in *Juncus* (Juncaceae) and implications for the chromosome evolution of the family. **Botanical Journal of The Linnean Society**, v. 191, p. 475-483, 2019. <http://dx.doi.org/10.1093/botlinnean/boz065>.

HARBAUGH, D.T. Polyploid and hybrid origins of pacific island sandalwoods (*Santalum*, Santalaceae) inferred from low-copy nuclear and flow cytometry data. **International Journal of Plant Sciences**, v. 169, p. 677–685, 2008. <https://doi.org/10.1086/533610>

HOUBEN, A.; BANAEI-MOGHADDAM, A.M.; KLEMME, S.; TIMMIS, J.N. Evolution and biology of supernumerary B chromosomes. **Cellular and Molecular Life Sciences**, v. 71, p. 467-478, 2013. <http://dx.doi.org/10.1007/s00018-013-1437-7>.

HUANG, H.; TONG, Y.; ZHANG, Q.; GAO, L. Genome size variation among and within *Camellia* species by using Flow Cytometric analysis. **Plos One**, v. 8, p. 1-14, 2013. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0064981>.

HUNZIKER, J.H.; XIFREDA, C.C.; WULFF, A.F. Estudios cromosómicos en angiospermas de Sudamérica. **Darwiniana**, v. 26, p. 7–14, 1985.

JIAO, Y.; WICKETT, N.J.; AYYAMPALAYAM, S.; CHANDERBALI, A.S.; LANDHERR, L.; RALPH, P.E.; TOMSHO, L.P.; HU, Y.; LIANG, H.; SOLTIS, P.S. Ancestral polyploidy in seed plants and angiosperms. **Nature**, v. 473, p. 97-100, 2011. <http://dx.doi.org/10.1038/nature09916>.

JONES, K. Robertsonian fusion and centric fission in karyotype evolution of higher plants. **The Botanical Review**, v. 64, p. 273-289, 1998. <http://dx.doi.org/10.1007/bf02856567>.

JONES, N.; HOUBEN, A. B chromosomes in plants: escapees from the A chromosome genome? **Trends in Plant Science**, v. 8, p. 417-423, 2003. [http://dx.doi.org/10.1016/s1360-1385\(03\)00187-0](http://dx.doi.org/10.1016/s1360-1385(03)00187-0).

JUDD, W.S.; OLMSTEAD, R.G. A survey of tricolpate (eudicot) phylogenetic relationships. **American Journal of Botany**, v. 91, p. 1627-1644, 2004. <http://dx.doi.org/10.3732/ajb.91.10.1627>.

KELLY, L.J.; LEITCH, I.J. Exploring giant plant genomes with next-generation sequencing technology. **Chromosome Research**, v. 19, p. 939-953, 2011. <http://dx.doi.org/10.1007/s10577-011-9246-z>.

KOLÁŘ, F.; LUČANOVÁ, M.; VÍT, P.; URFUS, T.; CHRTEK, J.; FÉR, T.; EHRENDORFER, F.; SUDA, J. Diversity and endemism in deglaciated areas: ploidy, relative genome size and niche differentiation in the *Galium pusillum* complex (Rubiaceae) in Northern and Central Europe. **Annals of Botany**, v. 111, p. 1095-1108, 2013. <http://dx.doi.org/10.1093/aob/mct074>.

KONDO, K.; SEGAWA, M.; MUSSELMAN, L.J.; MANN, W.F.J. Comparative ecological study of the chromosome races in certain root parasitic plants of the southeastern U.S.A. **Bol. Soc. Brot., ser.** v. 2, p. 793–807, 1981.

KOVALCHUK, I. Genome Stability: an evolutionary perspective. In: KOVALCHUK, I.; KOVALCHUK, O. (eds.). *Genome Stability*. Canada: **Academic Press**, p. 1-18, 2016. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-803309-8.00001-X>.

KUIJT, J. Mutual affinities of Santalalean families. **Brittonia**, v. 20, p. 136-147, 1968. <http://dx.doi.org/10.2307/2805616>.

KUIJT, J.; HANSEN, B. Family Classification. **Flowering Plants. Eudicots**, p. 53-55, 2014. <http://dx.doi.org/10.1007/978-3-319-09296-69>.

KUIJT, J.; HANSEN, B. Fruits, Seeds and Seedlings. **Flowering Plants. Eudicots**, p. 21-23, 2014. http://dx.doi.org/10.1007/978-3-319-09296-6_4.

KUIJT, J.; HANSEN, B. **Flowering Plants. Eudicots**: Santalales, Balanophorales. Springer International Publishing, 2015. 213.

KUIJT, J.; HANSEN, B. Ximeniaceae. **Flowering Plants. Eudicots**, p. 187–189, 2014. https://doi.org/10.1007/978-3-319-09296-6_22.

LEITCH, I.J.; BEAULIEU, J.M.; CHASE, M.W.; LEITCH, A.R.; FAY, M.F. Genome size dynamics and evolution in Monocots. **Journal of Botany**, v. 2010, p. 1-18, 2010. <http://dx.doi.org/10.1155/2010/862516>.

LEITCH, I.J.; BENNETT, M.D. Genome size and its uses: The impact of Flow Cytometry. **Flow Cytometry with Plant Cells**, p. 153-176, 2007. <http://dx.doi.org/10.1002/9783527610921.ch7>.

LEVIN, D.A.; PALESTIS, B.G.; JONES, R.N.; TRIVERS, R. Phyletic hot spots for B chromosomes in angiosperms. **Evolution**, v. 59, p. 962-969, 2005. <http://dx.doi.org/10.1554/04-148>.

LUCEÑO, M.; VANZELA, A.L.; GUERRA, M. Cytotaxonomic studies in Brazilian *Rhynchospora* (Cyperaceae), a genus exhibiting holocentric chromosomes. **Canadian Journal of Botany**, v. 76, p. 440-449, 1998. <http://dx.doi.org/10.1139/b98-013>.

MACAS, J.; NOVÁK, P.; PELLICER, J.; ČÍŽKOVÁ, J.; KOBLÍŽKOVÁ, A.; NEUMANN, P.; FUKOVÁ, I.; DOLEŽEL, J.; KELLY, L.J.; LEITCH, I.J. In depth characterization of

repetitive DNA in 23 plant genomes reveals sources of genome size variation in the legume tribe Fabeae. **Plos One**, v. 10, p. 1-23, 2015. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0143424>.

MACKLIN, J.; PARNELL, J. An introduction to the Santalaceae of Thailand. **Thai Forest Bulletin (Botany)**, n. 28, p. 112-122, 2000.

MAHESH, H.B.; SUBBA, P.; ADVANI, J.; SHIRKE, M.D.; LOGANATHAN, R.M.; CHANDANA, S.L.; SHILPA, S.; CHATTERJEE, O.; PINTO, S.M.; PRASAD, T.S.K. Multi-Omics Driven Assembly and Annotation of the Sandalwood (*Santalum album*) Genome. **Plant Physiology**, v. 176, p. 2772-2788, 2018. <http://dx.doi.org/10.1104/pp.17.01764>.

MALÉCOT, V.; NICKRENT, D.L. Molecular phylogenetic relationships of Olacaceae and related Santalales. **Systematic Botany**, v. 33, p. 97-106, 2008. <http://dx.doi.org/10.1600/036364408783887384>.

MALÉCOT, V.; NICKRENT, D.L.; BAAS, P.; VAN DEN OEVER, L.; LOBREAU-CALLEN, D. A morphological cladistic analysis of Olacaceae. **Systematic Botany**, v. 29, p. 569-586, 2004. <https://doi.org/10.1600/0363644041744301>.

MANDÁKOVÁ, T.; POUCH, M.; HARMANOVÁ, K.; ZHAN, S.H.; MAYROSE, I.; LYSÁK, M.A. Multispeed genome diploidization and diversification after an ancient allopolyploidization. **Molecular Ecology**, v. 26, p. 6445-6462, 2017. <http://dx.doi.org/10.1111/mec.14379>.

MIAO, Y.; MA, N.; HUA, B. Cytotaxonomy and molecular phylogeny of the genus *Cerapanorpa* Gao, Ma & Hua, 2016 (Mecoptera: Panorpididae). **Scientific Reports**, v. 7, p. 1-9, 2017. <http://dx.doi.org/10.1038/s41598-017-04926-9>.

MIQUEL, F. Viscaceae. **Fl. Ind. Bat**, v. 1, p. 803-804, 1856.

MORAES, A.P.; DETTKE, G.A.; ANDRADE, M.J.G. Loranthaceae in: MARHOLD, K.; BREITWIESER, I.; KUCERA, J. IOPB Column. **Taxon**, v. 66, p. 1-17, 2017. <http://dx.doi.org/10.12705/661.37>.

MOSCONE, E.A.; BARANYI, M.; EBERT, I.; GREILHUBER, J.; EHRENDORFER, F.; HUNZIKER, A.T. Analysis of Nuclear DNA Content in *Capsicum* (Solanaceae) by Flow Cytometry and Feulgen Densitometry. **Annals of Botany**, v. 92, p. 21-29, 2003. <http://dx.doi.org/10.1093/aob/mcg105>.

NASCIMENTO, S.; COELHO, M.A.N.; CORDEIRO, J.M.P.; FELIX, L.P. [PROVISIONAL] Chromosomal variability in Brazilian species of *Anthurium* Schott (Araceae): heterochromatin, polyploidy, and B chromosomes. **Genetics and Molecular Biology**, 2019.

NICKRENT, D.L. Parasitic angiosperms: how often and how many? **Taxon**, v. 69, p. 5-27, 2020. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1002/tax.12195>.

NICKRENT, D.L. Santalales (Including Mistletoes). **Encyclopedia of Life Sciences**, p. 1-6, 2011. <http://dx.doi.org/10.1002/9780470015902.a0003714.pub2>.

NICKRENT, D.L. Parasitic Plants of the World. In: LOPEZ-SAEZ J.A.; CATALAN, P.; SAEZ, L. (eds). **Parasitic Plants of the Iberian Peninsula and Balearic Islands**. Madrid: MundiPrensa Libros S.A., p. 7–27, 2002.

NICKRENT, D.L.; DUFF, R.J.; COLWELL, A.E.; WOLFE, A.D.; YOUNG, N.D.; STEINER, K.E.; DEPAMPHILIS, C.W. Molecular phylogenetic and evolutionary studies of parasitic plants. **Molecular Systematics of Plants II**, p. 211-241, 1998. http://dx.doi.org/10.1007/978-1-4615-5419-6_8.

NICKRENT, D.L.; MALÉCOT, V.; VIDAL-RUSSELL, R.; DER, J.P. A revised classification of Santalales. **Taxon**, v. 59, p. 538-558, 2010. <http://dx.doi.org/10.1002/tax.592019>.

OLŠAVSKÁ, K.; PERNÝ, M.; ŠPANIÉL, S.; ŠINGLIAROVÁ, B. Nuclear DNA content variation among perennial taxa of the genus *Cyanus* (Asteraceae) in Central Europe and adjacent areas. **Plant Systematics and Evolution**, v. 298, p. 1463-1482, 2012. <http://dx.doi.org/10.1007/s00606-012-0650-4>.

PAZY, B.; PLITMANN, U. New perspectives on the mechanisms of chromosome evolution in parasitic flowering plants. **Botanical Journal of The Linnean Society**, v. 138, p. 117-122, 2002. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1095-8339.2002.00006.x>.

PELLICER, J.; FAY, M.F.; LEITCH, I.J. The largest eukaryotic genome of them all? **Botanical Journal of The Linnean Society**, v. 164, p. 10-15, 2010. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8339.2010.01072.x>.

PELLICER, J.; HIDALGO, O.; DODSWORTH, S.; LEITCH, I. J. Genome size diversity and its impact on the evolution of land plants. **Genes**, v. 9, p. 1-14, 2018. <http://dx.doi.org/10.3390/genes9020088>.

PERUZZI, L. “x” is not a bias, but a number with real biological significance. **Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology**, v. 147, p. 1238-1241, 2013. <http://dx.doi.org/10.1080/11263504.2013.861533>.

RICE, A.; GLICK, L.; ABADI, S.; EINHORN, M.; KOPELMAN, N.M.; SALMAN-MINKOV, A.; MAYZEL, J.; CHAY, O.; MAYROSE, I. The Chromosome Counts Database (CCDB) - a community resource of plant chromosome numbers. **New Phytologist**, v. 206, p. 19-26, 2014. <http://dx.doi.org/10.1111/nph.13191>.

RICE, A.; ŠMARDA, P.; NOVOSOLOV, M.; DRORI, M.; GLICK, L.; SABATH, N.; MEIRI, S.; BELMAKER, J.; MAYROSE, I. The global biogeography of polyploid plants. **Nature Ecology & Evolution**, v. 3, p. 265-273, 2019. <http://dx.doi.org/10.1038/s41559-018-0787-9>.

RIESEBERG, L.H.; WILLIS, J.H. Plant speciation. **Science**, v. 317, p. 910-914, 2007. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1137729>.

RIZZINI, C.T. Pars specialis prodromi monographiae Loranthacearum Brasiliae terrarumque finitimarum. **Rodriguésia**, v. 30-31, p. 87-234, 1956.

ROY, S. Maintenance of genome stability in plants: repairing DNA double strand breaks and chromatin structure stability. **Frontiers in Plant Science**, v. 5, p. 1-6, 2014. <http://dx.doi.org/10.3389/fpls.2014.00487>.

SANTALACEAE in Flora do Brasil 2020 em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB215>>. Acesso em: 04 jun. 2020

SCHNEEWEISS, G.M.; PACHSCHWÖLL, C.; TRIBSCH, A.; SCHÖNSWETTER, P.; BARFUSS, M.H.; ESFELD, K.; WEISS-SCHNEEWEISS, H.; THIV, M. Molecular phylogenetic analyses identify Alpine differentiation and dysploid chromosome number changes as major forces for the evolution of the European endemic *Phyteuma* (Campanulaceae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 69, p. 634-652, 2013. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2013.07.015>.

SCHUBERT, I.; VU, G.T.H. Genome stability and evolution: attempting a holistic view. **Trends in Plant Science**, v. 21, p. 749-757, 2016. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tplants.2016.06.003>.

SOARES-SCOTT, M.D. 1998. **Caracterização citogenética de algumas espécies e híbridos interespecíficos de Passiflora**. (Dissertação). Campinas. UNICAMP. 89p.

SHEIDAI, M.; INAMDAR A. C. B-Chromosomes in *Asparagus* L. nucleus. **Calcutta**, v. 36, p. 141–144, 1993.

SHIN, H.W.; LEE, N.S. Understanding plastome evolution in hemiparasitic Santalales: complete chloroplast genomes of three species, *Dendrotrophe varians*, *Helixanthera parasitica* and *Macrosolen cochinchinensis*. **Plos One**, v. 13, p. 1-15, 2018. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0200293>.

SOLTIS, D.E.; ALBERT, V.A.; LEEBENS-MACK, J.; BELL, C.D.; PATERSON, A.H.; ZHENG, C.; SANKOFF, D.; PAMPHILIS, C.W.; WALL, P.K.; SOLTIS, P.S. Polyploidy and angiosperm diversification. **American Journal of Botany**, v. 96, p. 336-348, 2009. <http://dx.doi.org/10.3732/ajb.0800079>.

SOLTIS, D.E; SOLTIS, P. S.; CHASE, M. W.; MORT, M. E.; CALBACH, D.; ZANIS, M.; SAVOLAINEN, V.; HAHN, W. H.; BHOOT, S.; FAY, M. F.; AXTELL, M.; SWENSEN, S. M.; PRINCE, L. M.; KRESS, W. J.; NIXON, K. C.; FARRIS, J. S. Angiosperm phylogeny inferred from 18S rDNA, *rbcL*, and *atpB* sequences. **Botanical Journal of The Linnean Society**, v. 133, p. 381-461, 2000. <http://dx.doi.org/10.1006/bojl.2000.0380>.

SOLTIS, P.S.; MARCHANT, D.B.; PEER, Y.; SOLTIS, D.E. Polyploidy and genome evolution in plants. **Current Opinion in Genetics & Development**, v. 35, p. 119-125, 2015. <http://dx.doi.org/10.1016/j.gde.2015.11.003>.

SOUZA, G.; COSTA, L.; GUIGNARD, M.S.; VAN-LUME, B.; PELLICER, J.; GAGNON, E.; LEITCH, I. J.; LEWIS, G.P. Do tropical plants have smaller genomes? Correlation between genome size and climatic variables in the *Caesalpinia* Group (Caesalpinioideae, Leguminosae). **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 38, p. 13-23, 2019. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ppees.2019.03.002>.

SOUZA, V.C.; LORENZI, H. 2012. **Botânica Sistemática**: guia ilustrado para identificação das famílias de fanerógamas nativas e exóticas no Brasil, baseado em APG III. 3ª ed. Instituto Plantarum, Nova Odessa, São Paulo, 2012, 768p.

SOUZA, M.M.; PEREIRA, T.N.S.; VIEIRA, M.L.C. Cytogenetic studies in some species of *Passiflora* L. (Passifloraceae): a review emphasizing Brazilian species. **Braz. Arch. Biol. Technol.** v. 51, p. 247-258, 2008. <http://dx.doi.org/10.1590/s1516-89132008000200003>.

SU, H.; HU, J.; ANDERSON, F.E.; DER, J.P.; NICKRENT, D.L. Phylogenetic relationships of Santalales with insights into the origins of holoparasitic Balanophoraceae. **Taxon**, v. 64, p. 491-506, 2015. <http://dx.doi.org/10.12705/643.2>.

SUMMER, A.T. 2003. Chromosomes: Organization and Function. **Blackwell Publishing**. 287p.

THOMAS, C.A. The Genetic Organization of Chromosomes. **Annual Review of Genetics**, v. 5, p. 237-256, 1971. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ge.05.120171.001321>.

VANZELA, A.L.L.; LUCEÑO, M.; GUERRA, M. Karyotype evolution and cytotaxonomy in Brazilian species of *Rhynchospora* Vahl (Cyperaceae). **Botanical Journal of The Linnean Society**, v. 134, p. 557-566, 2000. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8339.2000.tb00551.x>.

VIDAL-RUSSELL, R.; NICKRENT, D.L. The biogeographic history of Loranthaceae. **Darwiniana**, v. 45, p. 52–54, 2007.

VIDAL-RUSSELL, R.; NICKRENT, D.L. Evolutionary relationships in the showy mistletoe family (Loranthaceae). **American Journal of Botany**, v. 95, p. 1015-1029, 2008. <http://dx.doi.org/10.3732/ajb.0800085>.

VIDAL-RUSSELL, R.; NICKRENT, D.L. The first mistletoes: origins of aerial parasitism in Santalales. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 47, p. 523-537, 2008. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2008.01.016>.

WANG, N.; MCALLISTER, H.A.; BARTLETT, P.R.; BUGGS, R.J.A. Molecular phylogeny and genome size evolution of the genus *Betula* (Betulaceae). **Annals of Botany**, v. 117, p. 1023-1035, 2016. <http://dx.doi.org/10.1093/aob/mcw048>.

WANNTORP, L.; CRAENE, L.P.R. Perianth evolution in the sandalwood order Santalales. **American Journal of Botany**, v. 96, p. 1361-1371, 2009. <http://dx.doi.org/10.3732/ajb.0800236>.

WENDEL, J.F. Genome evolution in polyploids. **Plant Molecular Evolution**, p. 225-249, 2000. http://dx.doi.org/10.1007/978-94-011-4221-2_12.

WESTWOOD, J.H.; YODER, J.I.; TIMKO, M.P.; DEPAMPHILIS, C.W. The evolution of parasitism in plants. **Trends in Plant Science**, v. 15, p. 227-235, 2010. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tplants.2010.01.004>.

WIENS, D.; BARLOW, B.A. Permanent translocation heterozygosity and sex determination in East African mistletoes. **Science**, v. 187, p. 1208-1209, 1975. <http://dx.doi.org/10.1126/science.187.4182.1208>.

XAXARS, G.M.; GARNATJE, T.; PELLICER, J.; SILJAK-YAKOVLEV, S.; VALLÈS, J.; GARCIA, S. Impact of dysploidy and polyploidy on the diversification of high mountain *Artemisia* (Asteraceae) and allies. **Alpine Botany**, v. 126, p. 35-48, 2015. <http://dx.doi.org/10.1007/s00035-015-0159-x>.

XIN, H.; ZHANG, T.; WU, Y.; ZHANG, W.; ZHANG, P.; XI, M.; JIANG, J. An extraordinarily stable karyotype of the woody *Populus* species revealed by chromosome painting. **The Plant Journal**, v. 101, p. 253-264, 2019. <http://dx.doi.org/10.1111/tpj.14536>.

XIN-HUA, Z.; SILVA, J.A.T.; MA, G. Karyotype analysis of *Santalum album* L. **Caryologia**, v. 63, p. 142-148, 2010. <http://dx.doi.org/10.1080/00087114.2010.10589719>.

YANG, L.H., DING, K.Y. & LU, S.G. The karyotype of *Malania oleifera*. **Acta Bot. Yunnan**, v. 25, p. 428-430, 2003.

ZONNEVELD, B.J.M. New Record Holders for maximum Genome Size in Eudicots and Monocots. **Journal of Botany**, v. 2010, p. 1-4, 2010. <http://dx.doi.org/10.1155/2010/527357>.

Manuscrito I

Santalales - IAPT chromosome data 35/9

IAPT chromosome data 35/9

José Achilles L. Neves,* Lânia I.F. Alves, Greta A. Dettke, Enoque M. Neto, Fabiane R.C. Batista, Maarten J.M. Christenhusz, Mark W. Chase & Leonardo P. Felix

* Address for correspondence: achillesneves@yahoo.com.br

This study was supported by CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior), UFPB (Universidade Federal da Paraíba) and INSA (Instituto Nacional do Semiárido).

All materials CHN.

LORANTHACEAE

Amyema congener (Schult. & Schult.f.) Tiegh., $2n = 18$; Australia, Queensland, M.J.M. Christenhusz 7353 (EAN).
Amyema miquelii (Lehm. ex Miq.) Tiegh., $2n = 18$; Australia, Queensland, M.J.M. Christenhusz 7363 (EAN).
Dendrophthoe vitellina (F.Muell.) Tiegh., $2n = 18$; Australia, Queensland, M.J.M. Christenhusz 7362 (EAN).
Passovia pyrifolia (Kunth) Tiegh., $2n = 16$; Brazil, Paraíba, J.A.L. Neves 31 (EAN).
Psittacanthus cordatus (Hoffmanns.) G.Don., $2n = 16$; Brazil, Bahia, L.P. Felix 18158 (EAN).
Psittacanthus dichroos (Mart.) Mart., $2n = 16$; Brazil, Bahia, L.P. Felix 18061 (EAN).
Struthanthus flexicaulis (Mart. ex Schult.f.) Mart., $2n = 16$; Brazil, Paraíba, L.P. Felix 17350 (EAN).
Struthanthus marginatus (Desr.) G.Don., $2n = 16$; Brazil, Paraíba, J.A.L. Neves 30 (EAN).
Struthanthus podopterus (Cham. & Schltdl.) G.Don., $2n = 16$; Brazil, Sergipe, L.P. Felix 18045 (EAN).
Struthanthus thyrsoflorus (Cham. & Schltdl.) Kuijt, $2n = 16$; Brazil, Bahia, Morro do Chapéu, L.P. Felix 18140 (EAN). $2n = 28$; Brazil, Sergipe, L.P. Felix 18049 (EAN).

SANTALACEAE

Phoradendron dipterum Eichler, $2n = 16$; Brazil, Sergipe, L.P. Felix 18035 (EAN).
Phoradendron obtusissimum (Miq.) Eichler, $2n = 56$; Brazil, Pernambuco, L.P. Felix 17305 (EAN).
Phoradendron perrottetii (DC.) Eichler, $2n = 28$; Brazil, Bahia, L.P. Felix 18137 (EAN).
Phoradendron pteroneuron Eichler, $2n = 28$; Brazil, Pernambuco, L.P. Felix 17976 (EAN).
Phoradendron quadrangulare (Kunth) Griseb., $n = 28$; Brazil, Paraíba, L.P. Felix 17111 (EAN).
Phoradendron strongylocados Eichler, $2n = 28$; Brazil, Paraíba L.P. Felix 17119 (EAN).
Phoradendron tunaeforme (DC.) Eichler, $n = 14$; Brazil, Alagoas, L.P. Felix 18014 (EAN).
Santalum lanceolatum R.Br., $2n = 28$; Australia, Queensland, M.J.M. Christenhusz 7366 (PG).

IAPT chromosome data 35/9 – Extended version

José Achilles L. Neves,* Lânia I.F. Alves, Greta A. Dettke, Enoque M. Neto, Fabiane R.C. Batista, Maarten J.M. Christenhusz, Mark W. Chase & Leonardo P. Felix

* Address for correspondence: achillesneves@yahoo.com.br

This study was supported by CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior), UFPB (Universidade Federal da Paraíba) and INSA (Instituto Nacional do Semiárido).

Methods for chromosome analysis are according to Guerra & Souza (2002).

- * First chromosome count for the species.
- ** First sporophytic chromosome count for the species.
- ▼ New cytotype for the species.

LORANTHACEAE

*****Amyema congener*** (Schult. & Schult.f.) Tiegh.

$2n = 18$, CHN. Australia, Queensland, Bunya Mountains NP, 950 m, 26°51'57"S, 151°35'09"E, 09 Sep 2018, M.J.M. Christenhusz 7353 (EAN) [Fig. 1A].

*****Amyema miquelii*** (Lehm. & Miq.) Tiegh.

$2n = 18$, CHN. Australia, Queensland, Blackall, Barcoo River, 280 m, 24°25'34"S, 145°27'15"E, 18 Sep 2018, M.J.M. Christenhusz 7363 (EAN) [Fig. 1B].

*****Dendrophthoe vitellina*** (F.Muell.) Tiegh.

$2n = 18$, CHN. Australia, Queensland, Banana, Leichhardt Hwy, 149 m, 24°26'26"S, 150°08'45"E, 16 Sep 2018, M.J.M. Christenhusz 7362 (EAN) [Fig. 1C].

****Passovia pyrifolia*** (Kunth) Tiegh.

$2n = 16$, CHN. Brazil, Paraíba, Areia, 522 m, 06°58'12"S, 35°42'47"W, 13 Nov 2017, J.A.L. Neves 31 (EAN) [Fig. 1D].

****Psittacanthus cordatus*** (Hoffmanns.) G.Don.

$2n = 16$, CHN. Brazil, Bahia, Morro do Chapéu, 878 m, 11°29'37"S, 41°20'30"W, 12 Apr 2019, L.P. Felix 18158 (EAN) [Fig. 1E].

Psittacanthus dichroos (Mart.) Mart.

$2n = 16$, CHN. Brazil, Bahia, Itatim, 200 m, 12°40'23"S, 39°39'19"W, 10 Apr 2019, L.P. Felix 18061 (EAN) [Fig. 1F].

*****Struthanthus flexicaulis*** (Mart. ex Schult.f.) Mart.

$2n = 16$, CHN. Brazil, Paraíba, Areia, 520 m, 06°55'16"S, 35°43'31"W, 03 Apr 2018, L.P. Felix 17350 (EAN) [Fig. 2A,B].

*****Struthanthus marginatus*** (Desr.) G.Don.

$2n = 16$, CHN. Brazil, Paraíba, Areia, 533 m, 06°58'12"S, 35°42'54"W, 31 Jan 2018, J.A.L. Neves 30 (EAN) [Fig. 2C].

****Struthanthus podopterus*** (Cham. & Schltdl.) G.Don.

2n = 16, CHN. Brazil, Sergipe, Pinhão, 133 m, 10°37'11"S, 37°44'59"W, 09 Apr 2019, *L.P. Felix 18045* (EAN) [Fig. 2D].

*▼ *Struthanthus thyrsiflorus* (Cham. & Schltdl.) Kuijt

2n = 16, CHN. Brazil, Bahia, Morro do Chapéu, 1078 m, 11°35'36"S, 41°09'48"W, 12 Apr 2019, *L.P. Felix 18140* (EAN) [Fig. 2E].

2n = 28, CHN. Brazil, Sergipe, Simão Dias, 344 m, 10°46'05"S, 37°53'41"W, 09 Apr 2019, *L.P. Felix 18049* (EAN) [Fig. 2F].

SANTALACEAE

**Phoradendron dipterum* Eichler

2n = 16, CHN. Brazil, Sergipe, Carira, 297 m, 10°26'16"S, 37°40'39"W, 09 Apr 2019, *L.P. Felix 18035* (EAN) [Fig. 3A].

**Phoradendron obtusissimum* (Miq.) Eichler

2n = 56, CHN. Brazil, Pernambuco, Taquaritinga do Norte, 770 m, 07°54'11"S, 36°22'29"W, 28 Jan 2018, *L.P. Felix 17305* (EAN) [Fig. 3B].

Phoradendron perrottetii (DC.) Eichler

2n = 28, CHN. Brazil, Bahia, Ruy Barbosa, 756 m, 12°01'33"S, 41°10'30"W, 12 Apr 2019, *L.P. Felix 18137* (EAN) [Fig. 3C].

**Phoradendron pteroneuron* Eichler

2n = 28, CHN. Brazil, Pernambuco, Maraial, 543 m, 08°47'15"S, 35°58'28"W, 05 Apr 2019, *L.P. Felix 17976* (EAN) [Fig. 3D].

▼ *Phoradendron quadrangulare* (Kunth) Griseb.

n = 28, CHN. Brazil, Paraíba, São João do Tigre, 704 m, 08°06'56"S, 36°41'57"W, 30 Nov 2017, *L.P. Felix 17111* (EAN) [Fig. 3E].

**Phoradendron strongylocados* Eichler

2n = 28, CHN. Brazil, Paraíba, Maturéia, 1196 m, 07°15'11"S, 37°23'04"W, 02 Dec 2017, *L.P. Felix 17119* (EAN) [Fig. 3F].

**Phoradendron tunaeforme* (DC.) Eichler

n = 14, CHN. Brazil, Alagoas, Maravilha, 785 m, 09°16'16"S, 37°18'54"W, 07 Apr 2019, *L.P. Felix 18014* (EAN) [Fig. 3G].

**Santalum lanceolatum* R.Br.

2n = 28, CHN. Australia, Queensland, Adel's Grove, 131 m, 18°41'27"S, 138°31'47"E, 25 Sep 2018, *M.J.M. Christenhusz 7366* (PG) [Fig. 3H].

Loranthaceae and Santalaceae are composed of hemiparasitic plants growing on branches of angiosperms and gymnosperms, characterized by the presence of a reduced ovary and undifferentiated eggs, commonly known as mistletoes (Dettke & Waechter, 2014). Loranthaceae is quite diverse, has about 76 genera and 1050 species that occur in the Old and New World, rarely in temperate zones (Kuijt & Hansen, 2015; Christenhusz & Byng, 2016), while Santalaceae exhibit nearly 1000 species distributed in more than 43 genera, occurring in temperate, arid and tropical regions (Der & Nickrent, 2008; Nickrent & al., 2010; Christenhusz & Byng, 2016). Cytologically, these two families are poorly known, which most important contributions in terms of chromosome number records were

Barlow (1963), Wiens (1968), Wiens & Barlow (1971), Barlow & Wiens (1971), Barlow & Martin (1984), Andrade & al. (2005) and Moraes & al. (2017) for Australian, North American, African and Brazilian species. The present study aimed to report the numerical chromosome variation in representatives of Loranthaceae and Santalaceae, since cytological studies, for the most part, are based principally on meiotic analyzes.

Immature seeds and inflorescences were pretreated with 8-hydroxyquinoline 0.002 M at 6°C for 24 h, fixed in Carnoy 3 : 1 absolute ethanol/glacial acetic acid (v/v) for 2 h at room temperature and subsequently stored in freezer at -20°C. To prepare the slides, the immature seeds and inflorescences were washed twice in distilled water and digested in an enzymatic solution containing 2% cellulase and 20% pectinase, and kept in a moist chamber at 37°C for 40 min. The slides were aged for three days at room temperature and then stained with 10 µl DAPI (1 µg/ml) for 30 min, mounted in glycerol/McIlvaine buffer (pH 7.0) (1 : 1, v/v) (Guerra & Souza, 2002). The best metaphases were captured in photomicroscope Zeiss with Axio Cam MRC5 using Axio vision v.4.8 software.

The families presented new chromosome counts for almost all the analyzed species, in which $2n = 16$ for Loranthaceae and $2n = 28$ for Santalaceae were relatively more constant and conserved among their Neotropical representatives (Table 1). The obtained data in the present study support the basic number $x = 8$ for the Neotropical genera of Loranthaceae, as well as $x = 14$ for Santalaceae, suggesting dysploidy events (Andrade & al., 2005). Nevertheless, in Santalaceae, out of the eight analyzed species, only one was diploid (*Phoradendron dipterum*, with $2n = 16$), which shows a numerical variability compatible with the incidence of dispoloidy by increasing a chromosome pair.

All previous counts using pollen grain stem cells were confirmed, as well as mitotic cell counts for *Psittacanthus dichroos* and *Phoradendron perrottetii* (Andrade & al., 2005). *Struthanthus thyrsoiflorus* was the only species with two populations analyzed in this study, which presented $2n = 16$ for the population of Morro do Chapéu - BA and $2n = 28$ for the population of Simão Dias - SE. This last count is consistent with the incidence of polyploidy followed by descending dysploidy. Structural rearrangements are relatively frequent, being often responsible for the reduction of chromosome numbers and speciation in polyploids (Soltis & al., 2015). For some groups of plants, such as *Arabidopsis thaliana* and related genera, numerical chromosome alterations were followed by deep morphological alterations and speciation (Lysak & al., 2006). However, as in Loranthaceae, numerical chromosome alterations are generally not followed by obvious morphological variations, as observed in different groups of plants, such as the representatives of Cactaceae (Castro & al., 2019) and Fabaceae in the genus *Inga* Mill. (Figueiredo & al., 2014).

Literature cited

- Andrade, M.J.G., Giulietti, A.M. & Guerra, M.** 2005. Mitotic karyotype stability and meiotic irregularities in the families Loranthaceae Juss. and Viscaceae Miq. *Caryologia* 58: 70–77. <https://doi.org/10.1080/00087114.2005.10589435>
- Barlow, B.A.** 1963. Studies in Australian Loranthaceae IV. Chromosome numbers and their relationships. *Proc. Linn. Soc. New South Wales* 88: 151–160.
- Barlow, B.A. & Martin, N.J.** 1984. Chromosome evolution and adaptation in mistletoes. Pp. 117–140 in: Grant, W.F. (ed.), *Plant biosystematics*. New York: Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-295680-5.50013-5>
- Barlow, B.A. & Wiens, D.** 1971. The cytogeography of the Loranthaceous mistletoes. *Taxon* 20: 291–312. <https://doi.org/10.2307/1218882>
- Castro, J.P., Moraes, A.P., Chase, M.W., Santos, A.M.S., Batista, F.R.C. & Felix, L.P.** 2019. Karyotype characterization and evolution of chromosome number in Cactaceae with special emphasis on subfamily

Cactoideae. *Acta Bot. Brasil.* 34: 135–148. <https://doi.org/10.1590/0102-33062019abb0218>

Christenhusz, M.J.M. & Byng, J.W. 2016. The number of known plants species in the world and its annual increase. *Phytotaxa* 261: 201–217. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.261.3.1>

Der, J.P. & Nickrent, D.L. 2008. A molecular phylogeny of Santalaceae (Santalales). *Syst. Bot.* 33: 107–116. <https://doi.org/10.1600/036364408783887438>

Dettke, G.A. & Waechter, J.L. 2014. Estudo taxonômico das ervas-de-passarinho da Região Sul do Brasil: II. Viscaceae (*Phoradendron*). *Rodriguésia* 65: 955–985. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201465409>

Figueiredo, M.F., Bruno, R.L.A., Silva, A.E.B., Nascimento, S., Oliveira, I.G. & Felix, L.P. 2014. Intraspecific and interspecific polyploidy of Brazilian species of the genus *Inga* (Leguminosae: Mimosoideae). *Genet. Molec. Res.* 13: 3395–3403. <https://doi.org/10.4238/2014.april.29.18>

Guerra, M. & Souza, M.J. 2002. *Como observar cromossomos – Um guia de técnicas em citogenética vegetal, animal e humana*, 1st ed. Ribeirão Preto: FUNPEC.

Kuijt, J. & Hansen, B. 2015. Loranthaceae. Pp. 73–119 in: Kuijt, J. & Hansen, B. (eds.), *The families and genera of vascular plants*, vol. 12, *Flowering plants: Eudicots; Santalales, Balanophorales*. New York: Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-319-09296-6_14

Lysak, M.A., Berr, A., Pecinka, A., Schmidt, R., McBreen, K. & Schubert, I. 2006. Mechanisms of chromosome number reduction in *Arabidopsis thaliana* and related Brassicaceae species. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 103: 5224–5229. <https://doi.org/10.1073/pnas.0510791103>

Moraes, A.P., Dettke, G.A. & Andrade, M.J.G. 2017. [Reports]. In: Marhold, K. & Kučera, J. (eds.), IAPT/IOPB chromosome data. *Taxon* 66: 276, E5–E8. <https://doi.org/10.12705/661.37>

Nickrent, D.L., Malecót, V., Vidal-Russell, R. & Der, J.P. 2010. A revised classification of Santalales. *Taxon* 59: 538–558. <https://doi.org/10.1002/tax.592019>

Soltis, P.S., Marchant, D.B., Peer, Y. & Soltis, D.E. 2015. Polyploidy and genome evolution in plants. *Curr. Opin. Genet. Development* 35: 119–125. <https://doi.org/10.1016/j.gde.2015.11.003>

Wiens, D. 1968. Chromosomal and flowering characteristics in dwarf mistletoes (*Arceuthobium*). *Amer. J. Bot.* 55: 325–334. <https://doi.org/10.2307/2440419>

Wiens, D. & Barlow, B.A. 1971. The cytogeography and relationships of the Viscaceous and Eremolepidaceous Mistletoes. *Taxon* 20: 313–332. <https://doi.org/10.2307/1218883>

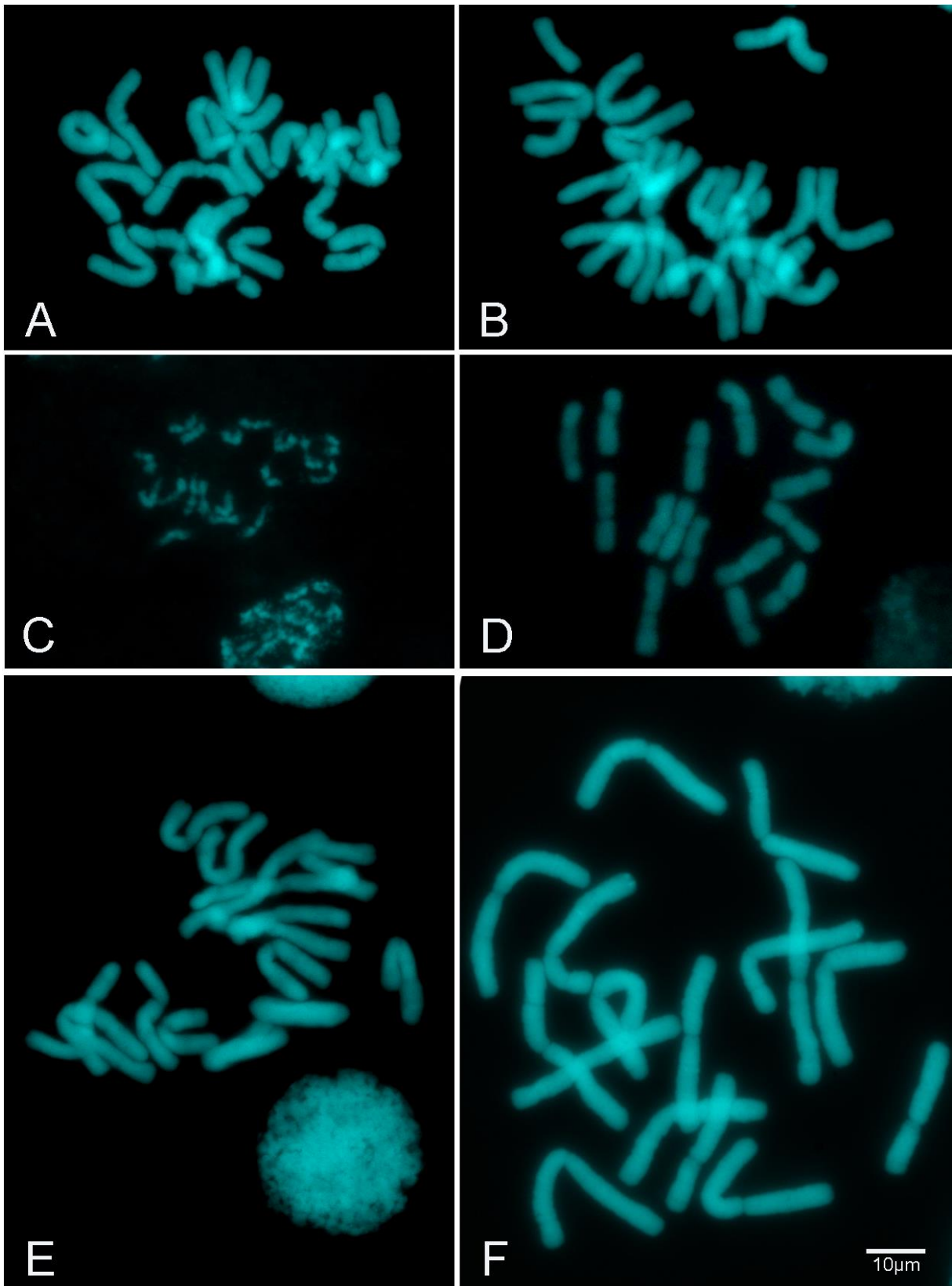


Figure 1. Loranthaceae species, metaphases stained with DAPI. **A**, *Amyema congener* ($2n = 18$); **B**, *A. miquelii* ($2n = 18$); **C**, *Dendrophthoe vitellina* ($2n = 18$); **D**, *Passovia pyrifolia* ($2n = 16$); **E**, *Psittacanthus cordatus* ($2n = 16$); **F**, *P. dichroos* ($2n = 16$).

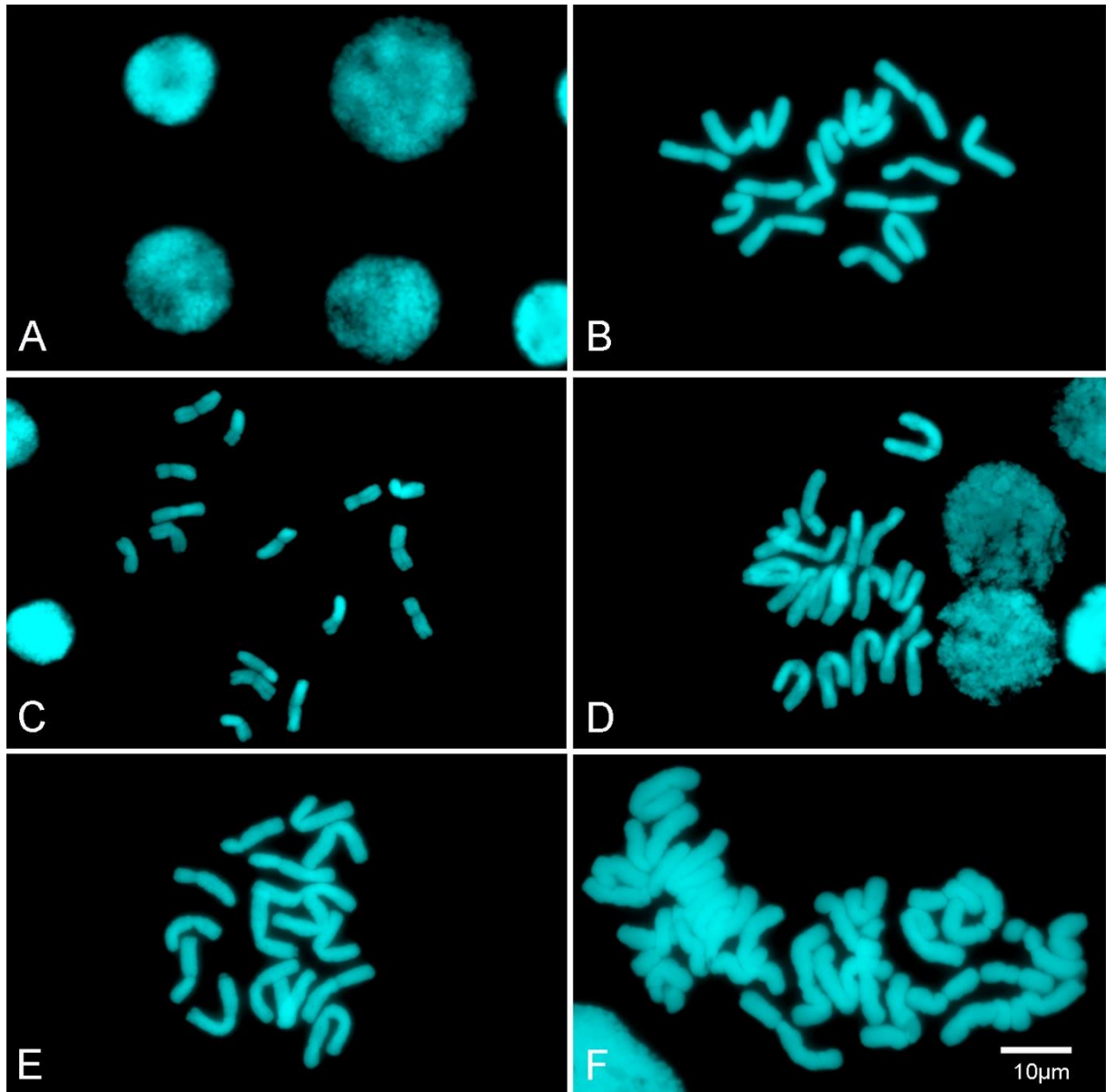


Figure 2. Loranthaceae species, metaphases stained with DAPI. **A**, *Struthanthus flexicaulis*, interphase nucleus reticulate; **B**, *Struthanthus flexicaulis* ($2n = 16$); **C**, *S. marginatus* ($2n = 16$); **D**, *S. podopterus* ($2n = 16$); **E**, *S. thyrsiflorus* ($2n = 16$); **F**, *S. thyrsiflorus* ($2n = 28$).

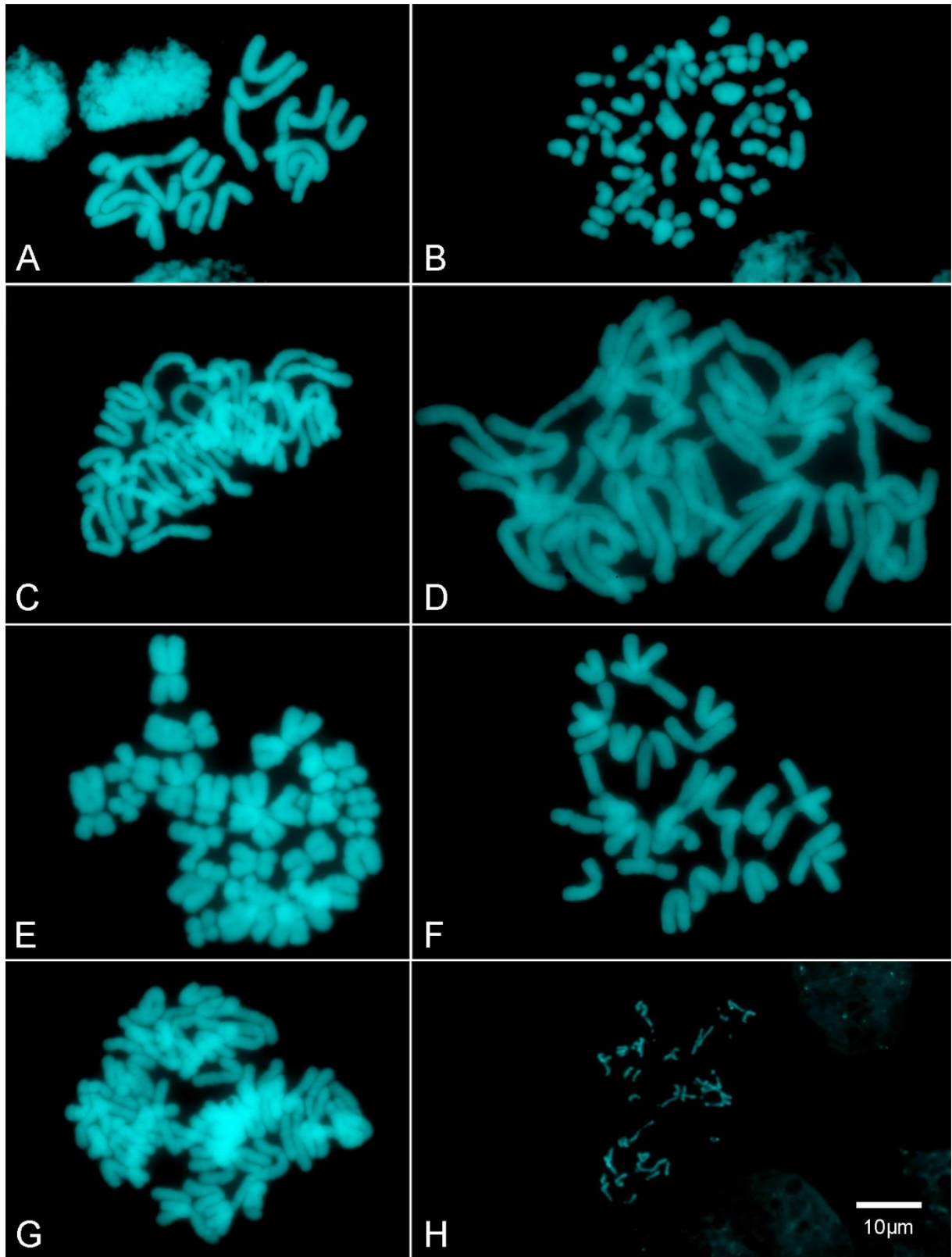


Figure 3. Santalaceae species, metaphases stained with DAPI. **A**, *Phoradendron dipterum* ($2n = 16$); **B**, *P. obtusissimum* ($2n = 56$); **C**, *P. perrottetii* ($2n = 28$); **D**, *P. pteroneuron* ($2n = 28$); **E**, *P. quadrangulare* ($n = 28$); **F**, *P. strongylocados* ($2n = 28$); **G**, *P. tunaeforme* ($n = 14$); **H**, *Santalum lanceolatum* ($2n = 28$).

Table 1. Chromosome data of the studied Santalales species.

Taxa	Locality*	<i>n</i>	2 <i>n</i>	Figure	Previous counts**
Loranthaceae Juss.					
<i>Amyema</i> Tiegh.					
<i>A. congener</i>	Bunya Mountains NP – QLD		18	1A	B63 (<i>n</i> = 9) / UCN
<i>A. miquelii</i>	Blackall – QLD		18	1B	B63 (<i>n</i> = 9) / UCN
<i>Dendrophthoe</i> Mart.					
<i>D. vitellina</i>	Banana – QLD		18	1C	B63 (<i>n</i> = 9) / UCN
<i>Passovia</i> Karsten					
<i>P. pyrifolia</i>	Areia – PB		16	1D	UCN
<i>Psittacanthus</i> Mart.					
<i>P. cordatus</i>	Morro do Chapéu – BA		16	1E	UCN
<i>P. dichroos</i>	Areia – PB		16	1F	A05 (2 <i>n</i> = 16)
<i>Struthanthus</i> Mart.					
<i>S. flexicaulis</i>	Areia – PB		16	2A,B	BW71 (<i>n</i> = 8) / A05 (<i>n</i> = 8)
<i>S. marginatus</i>	Areia – PB		16	2C	BW71 (<i>n</i> = 8) / A05 (<i>n</i> = 8)
<i>S. podopterus</i>	Pinhão – SE		16	2D	UCN
<i>S. thyrsiflorus</i>	Morro do Chapéu – BA		16	2E	UCN
<i>S. thyrsiflorus</i>	Simão Dias – SE		28	2F	UCN
Santalaceae R.Br.					
<i>Phoradendron</i> Nutt.					
<i>P. dipterum</i>	Carira – SE		16	3A	UCN
<i>P. obtusissimum</i>	São João do Tigre – PB		56	3B	UCN
<i>P. perrottetii</i>	Ruy Barbosa – BA		28	3C	A05 (2 <i>n</i> = 28)
<i>P. pteroneuron</i>	Maraial – PE		28	3D	UCN
<i>P. quadrangulare</i>	Taquaritinga do Norte – PE	28		3E	UCN
<i>P. strongylocados</i>	Maturéia – PB		28	3F	UCN
<i>P. tunaeforme</i>	Maravilha – AL	14		3G	UCN
<i>Santalum</i> L.					
<i>S. lanceolatum</i>	Adel's Grove – QLD		28	3H	UCN

*States of Brazil and Australia: AL = Alagoas; BA = Bahia; PB = Paraíba; PE = Pernambuco; SE = Sergipe; QLD = Queensland.

**Abbreviation of previous counts: A05 = Andrade & al., 2005; B63 = Barlow, 1963; BW71 = Barlow & Wiens, 1971; WB71 = Wiens & Barlow, 1971; UCN = unpublished chromosome numbers.

Manuscrito II

Citogenética de Santalales: números cromossômicos, heterocromatina, quantidade de DNA e sua contribuição para a cariosistemática

Citogenética de Santalales: números cromossômicos, heterocromatina, quantidade de DNA e sua contribuição para a cariossistemática

José Achilles de Lima Neves^{a,*}, Lânia Isis Ferreira Alves^b, Greta Aline Dettke^c, Fabiane Rabelo da Costa Batista^b, Maarten J. M. Christenhusz^{d,e}, Mark W. Chase^e, Leonardo P. Felix^a.

^aLaboratório de Citogenética Vegetal, Universidade Federal da Paraíba – UFPB, Areia, Paraíba, Brazil

^bLaboratório de Citogenética Vegetal, Instituto Nacional do Semiárido – INSA, Campina Grande, Paraíba, Brazil

^cHerbário HUEM, Departamento de Biologia, Universidade Estadual de Maringá, Maringá, Paraná, Brazil

^dPlant Gateway, Hertford, SG13 7BX, United Kingdom

^eRoyal Botanic Gardens, Kew, Richmond TW9 3DS, United Kingdom

*Autor correspondente: achilleslneves@yahoo.com.br

Resumo: Ximeniaceae, Loranthaceae, Santalaceae e Viscaceae são famílias da ordem Santalales, constituídas por plantas hemiparasitas de raízes ou ramos, caracterizadas por apresentar geralmente cromossomos grandes, números cromossômicos estáveis e grandes genomas. Neste trabalho objetivamos caracterizar citogeneticamente representantes de Santalales, com ênfase nas espécies de Loranthaceae e Viscaceae, com base na coloração CMA/DAPI e na quantificação do DNA nuclear através da citometria de fluxo. Todas as espécies analisadas apresentaram núcleos interfásicos reticulados, com $2n = 16$, 18 e 28 para Loranthaceae, $2n = 16$ e 28 para Viscaceae, $2n = 28$ para Santalaceae e $2n = 24$ para Ximeniaceae. Os maiores cromossomos foram observados para os gêneros *Phoradendron* e *Psittacanthus*, e os menores *Ximenia*, *Dendrophthoe* e *Santalum*. O bandeamento CMA/DAPI revelou a presença de bandas CMA⁺ terminais para Ximeniaceae, bandas CMA⁺ intersticiais, subterminais e terminais em Loranthaceae, enquanto que em representantes de Santalaceae e Viscaceae foram observadas bandas CMA⁺ intersticiais e pericentroméricas. Bandas DAPI⁺ foram observadas apenas em *Ximenia americana* e em uma única população de *Psittacanthus dichoroos* (Loranthaceae). O tamanho dos genomas teve uma variação de oito vezes em Loranthaceae, e de sete vezes em Viscaceae. Loranthaceae apresentou, em média, genomas menores ($2C = 54,62$ pg) em comparação a Viscaceae ($2C = 74,64$ pg). Em Viscaceae foi observada uma relação positiva entre o número cromossômico e o conteúdo de DNA nuclear, enquanto em Loranthaceae a expansão do genoma foi mais dinâmica.

Palavras-chave: bandeamento cromossômico; citometria de fluxo; genomas gigantes; hemiparasitas; Santalales.

1 Introdução

Santalales, composta por 20 famílias, 179 gêneros e 2.428 espécies, é a maior das doze ordens de angiospermas que possuem como modo trófico o parasitismo (Nickrent, 2011, 2020; Su et al., 2015). Está distribuída pelas regiões tropicais e temperadas de todos os continentes, sendo ausente apenas na Antártida. A ordem é constituída por plantas clorofiladas com parasitismo obrigatório (holoparasitas ou hemiparasitas) ou facultativo (Shin e Lee, 2018), bem

como por plantas de vida de livre, não parasitas, a exemplo do gênero *Erythropalum* Blume (Wanntorp e Craene, 2009). Como sinapomorfias, Santalales apresenta placentação axial e ácidos graxos de 18 carbonos poli-insaturados, inexistentes ou raros em outras angiospermas (Der e Nickrent, 2008; Nickrent et al., 2010).

Ximeniaceae, Loranthaceae, Santalaceae e Viscaceae são quatro das 20 famílias da ordem Santalales, distribuídas nas regiões tropicais e subtropicais do mundo; sendo Ximeniaceae composta por quatro gêneros e cerca de 13 espécies, Loranthaceae por 76 gêneros e mais de 1.050 espécies, Santalaceae por 11 gêneros e 61 espécies e Viscaceae com 7 gêneros e 521 espécies (Nickrent et al., 2010). As quatro famílias são constituídas geralmente por plantas hemiparasitas de raízes ou ramos, monoicas ou dioicas, com haustórios primários e/ou secundários. As flores são diclamídeas, com cálice reduzido a uma bainha acima do ovário (calículo) em Loranthaceae, monoclamídeas em Santalaceae; actinomorfas (raro zigomorfas), ovário ínfero, unilocular e fruto monospérmico (Nickrent et al., 2010).

As famílias apresentam tipicamente cromossomos grandes e números cromossômicos estáveis. Essa característica poderia ser uma vantagem para análises citogenéticas (Moraes et al., 2017), em especial para visualização e identificação de certas marcas cromossômicas como as constrições primárias e secundárias e localização das bandas heterocromáticas. Contudo, a ausência de meristema radicular e a presença de uma mucilagem viscosa em tecidos meristemáticos dificultam a penetração de agentes antimitóticos e fixadores, tornando difícil a obtenção de boas preparações cromossômicas (Andrade et al., 2005). Loranthaceae tem número básico sugerido de $x = 12$, com a ocorrência de $x = 8, 9, 10$ e 11 como números básicos secundários. Os números $x = 10$ e 11 estão presentes em um pequeno grupo de espécies, enquanto $x = 8$ e 9 estão presentes em um grupo maior de espécies do Novo e do Velho Mundo (Barlow e Wiens, 1971). Santalaceae, por sua vez, tem como provável número básico $x = 13$ com registro de $n = 13, 14$ e 26 (Nickrent et al., 2010; Kuijt e Hansen, 2014), o que sugere eventos de disploidia e poliploidia para a família. Em Viscaceae, *Viscum* L. é o gênero mais bem estudado com $n = 10, 12, 14$ e 20 (Aparicio, 1993; Xin-Hua et al., 2010; Nickrent et al., 2010). Translocações recíprocas são descritas para o gênero, um tipo de rearranjo cromossômico especialmente comum nas espécies dioicas do gênero (Wiens e Barlow, 1975). Embora casos de poliploidia tenham sido observados em Santalales, esse fenômeno é considerado relativamente raro nas famílias.

O tamanho dos cromossomos geralmente é positivamente correlacionado com a quantidade de DNA nuclear. Assim, os representantes de Santalales com cromossomos grandes

também apresentam genomas nucleares significativamente grandes, estando entre os maiores genomas conhecidos para as Eudicotiledôneas (Pazy e Plitmann, 2002). Grandes quantidades de DNA parecem ter surgido de forma independente na evolução de grupos não relacionados de Angiospermas, como na ordem Santalales, entre as eudicotiledôneas, na ordem Liliales nas monocotiledôneas e Ophioglossales nas pteridófitas (Kelly e Leitch, 2011). Entretanto, o tamanho do genoma nuclear varia entre diferentes grupos taxonômicos e entre níveis hierárquicos de diferentes abrangências, entre diferentes indivíduos de uma espécie, populações e mesmo entre células de um mesmo indivíduo. Essas alterações decorrem de eventos como poliploidia, amplificação de elementos transponíveis, de sequências de DNA satélite e de genes ribossomais (Biémont, 2008; Zonneveld, 2010).

Este trabalho objetivou caracterizar citogeneticamente espécies hemiparasitas pertencentes à representantes da ordem Santalales, com ênfase em Loranthaceae e Viscaceae, através da coloração CMA/DAPI e da quantificação do DNA nuclear através da citometria de fluxo. Buscou-se com isso responder as seguintes questões: (1) Qual o número básico das principais famílias de Santalales? (2) Existe uma relação entre número cromossômico, composição e localização da heterocromatina e os diferentes grupos taxonômicos estudados? (3) Existe relação entre número, tamanho cromossômico, número e tamanho de bandas heterocromáticas e o conteúdo de DNA nuclear?

2 Material e métodos

2.1 Amostragem taxonômica

Foram analisados materiais coletados no campo das famílias Ximeniaceae (1 sp.), Loranthaceae (12 spp.), Santalaceae (1 sp.) e Viscaceae (7 spp.) das regiões Nordeste e Sudeste do Brasil, além de duas espécies provenientes do Nordeste da Austrália e outras duas do México (Tabela 1). Exsiccatas do material estudado encontram-se depositadas nos herbários Jayme Coelho de Moraes (EAN) do Centro de Ciências Agrárias da Universidade Federal da Paraíba e Plant Gateway (PG) em Kingston no Reino Unido (acrônimos de acordo com Thiers, 2016).

2.2 Procedimentos citológicos

2.2.1 Preparação cromossômica

Para as análises citogenéticas foram utilizadas sementes imaturas e/ou botões florais jovens e raízes (no caso de *Ximenia americana*) pré-tratadas com 0,002 M de 8-hidroxiquinoleína (8-HQ) por 24h a 6 °C, fixadas em Carnoy 3:1 (etanol: ácido acético) por 2h a temperatura ambiente e estocados a -20 °C no próprio fixador. Posteriormente, ambos os tecidos fixados foram lavados em água destilada e digeridos em uma solução enzimática (3% celulase (Onozuka)/1% pectoliase (Sigma)) por 40 minutos e depois esmagados em ácido acético 60% e congelados em nitrogênio líquido para remoção da lamínula. Posteriormente, as lâminas envelhecidas por três dias a temperatura ambiente.

2.2.2 Bandeamento cromossômico

As lâminas envelhecidas foram coradas com 0,1 mg mL⁻¹ cromomicina A₃ (CMA) por 60 minutos e com 1 µg mL⁻¹ de 4',6-diamidino-2-fenilindol (DAPI) por 30 minutos a temperatura ambiente. Em seguida, foram lavadas com água destilada, secas ao ar e montadas em glicerol:tampão McIlvaine (pH 7,0) (v/v, 1:1) contendo 2,5 mM MgCl₂ e depois estocadas por três dias em câmara escura para estabilização dos fluorocromos. As melhores metáfases foram capturadas utilizando um fotomicroscópio Zeiss® Axio Scope. A1 com câmera Axio Cam MRC5® acoplada. Todas as imagens foram processadas homogeneamente para brilho e contraste usando o Adobe Photoshop CC® versão 19.1.4. O comprimento total dos cromossomos foi mensurado através do software IdeoKar versão 1.3 (Mirzaghaderi e Marzangi, 2015).

2.2.3 Citometria de Fluxo

Para determinação do conteúdo de DNA nuclear, folhas jovens foram coletadas no campo e estocadas em ambiente refrigerado a vácuo para diminuir a atividade metabólica dos tecidos vegetais. Em laboratório, a extração dos núcleos foi baseada na metodologia descrita por Ebihara et al. (2005). Inicialmente, 50mg de folhas da amostra e do padrão interno, *Vicia faba* L. cv. 'Inovec' (2C = 26,90 pg) (Doležel et al., 1998), foram macerados em uma placa de Petri com 1ml do tampão Ebihara (50 mM Na₂SO₃, 50 mM Tris, 40 mg/mL PVP-40, 1% Triton™ X-100, pH 7,5), a temperatura ambiente. A suspensão de núcleos foi filtrada em malha de 50 µm e adicionado 12,5 µl de iodeto de propídeo (IP). A intensidade de fluorescência relativa dos núcleos foi mensurada por meio do citômetro de fluxo BD Accuri™ C5, e todos os histogramas foram plotados e avaliados por meio do software Flowing, versão 2.5.1. Cada amostra foi analisada três vezes (5.000 – 10.000 núcleos), com coeficiente de variação menor

que 5%. Os cálculos do conteúdo de DNA nuclear das amostras foram realizados a partir da seguinte fórmula: $2C \text{ DNA da amostra} = \text{FL da amostra (G1)} / \text{FL do padrão de referência (G1)} \times 2C \text{ DNA do padrão interno (pg)}$.

3 Resultados

3.1 Número cromossômico e padrões de bandas heterocromáticas

Foram analisadas 22 espécies de nove gêneros pertencentes às famílias Ximeniaceae, Loranthaceae, Santalaceae e Viscaceae. Todas as espécies analisadas apresentaram núcleos interfásicos do tipo reticulado (Figs. 1C, 2A e 2B).

Os números cromossômicos variaram desde $2n = 16$ para todas as espécies dos gêneros de *Cladocolea*, *Passovia*, *Psittacanthus* e *Struthanthus* até $2n = 56$ em *Phoradendron obtusissimum*. *Ximenia americana* e *Santalum lanceolatum* apresentaram números cromossômicos intermediários com $2n = 24$ e $2n = \text{ca. } 28$, respectivamente, enquanto que as duas espécies analisadas do gênero *Amyema*, bem como *Dendrophthoe vitellina*, apresentaram $2n = 18$. Diferentemente de *Phoradendron*, em *Passovia*, *Psittacanthus* e *Struthanthus* não houve variação numérica intraespecífica, exceto para a população de *S. thyrsoiflorus* coletada em Simão Dias, Sergipe, que apresentou $2n = 28$, ao invés de $2n = 16$ como as populações de Juazeiro e Morro do Chapéu, municípios da Bahia. Em *Phoradendron* foram registrados números cromossômicos com $2n = 16$, 28 e 56. *Phoradendron dipterum* apresentou $2n = 16$, diferindo dos demais representantes do gênero que foram todos poliploides: *P. obtusissimum* ($2n = \text{ca. } 56$), *P. perrottetii* e *P. strongylocados* com $2n = 28$, *P. quadrangulare* e *P. tunaeforme* com $2n = \text{ca. } 28$ (Tabela 1).

O tamanho cromossômico médio (Clm) variou intraespecificamente entre as espécies analisadas. Os menores cromossomos foram observados em *Ximenia americana* (1,73 μm), *Dendrophthoe vitellina* (2,72 μm) e *Santalum lanceolatum* (2,19 μm), enquanto que, os gêneros *Amyema* (10,50 - 11,45 μm), *Passovia* (7,06 - 10,88 μm), *Psittacanthus* (17,22 - 33,17 μm), *Struthanthus* (8,10 - 14,95 μm) e *Phoradendron* (3,53 - 14,85 μm) apresentaram cromossomos grandes, uma vez que suas espécies, quase sempre, apresentaram Clm com valores $\geq 10 \mu\text{m}$ (Tabela 1).

Os cariótipos foram relativamente simétricos formados por grandes cromossomos metacêntricos ou submetacêntricos, exceto em *Phoradendron* que se destacou entre os demais

gêneros analisados de Santalales por apresentar espécies com cariótipos ligeiramente mais assimétricos (Figs. 2G-M).

O padrão de bandas CMA/DAPI foi caracterizado pela presença de bandas CMA⁺ intersticiais, proximais, pericentroméricas, subterminais e terminais. Bandas DAPI⁺ foram visualizadas apenas em *Ximenia americana* e em uma população de *Psittacanthus dichroos* coletada em Itatim, Bahia (Figs. 1A e 1I). Em *Cladocolea lonicerioides* (Fig. 1D), *Dendrophthoe vitellina* (Fig. 1E), *Psittacanthus cordatus* (Fig. 1G), *Phoradendron pteroneuron* (Fig. 2J) e *Struthanthus interruptus* (Fig. 1L) não foi possível visualizar bandas CMA⁺, o que pode ser atribuído a problemas de limitação da técnica de preparação e/ou coloração, ao tamanho muito reduzido das bandas, ou mesmo a ausência de bandas heterocromáticas.

Ximenia americana apresentou quatro bandas CMA⁺ terminais, além de exibir regiões proximais ligeiramente mais coradas com o CMA do que com o DAPI, além de regiões terminais mais fortemente coradas com DAPI (Fig. 1A). *Amyema congener* diferiu de *A. miquelii* pela ausência de duas bandas CMA⁺ proximais, que foram presentes nessa última (Figs. 1B e 1C), enquanto *Passovia pyrifolia* apresentou duas bandas CMA⁺ terminais (Fig. 1D). Em *Psittacanthus* houve diferenças visíveis quanto aos padrões de bandas heterocromáticas: *P. cordatus* com 2st/CMA⁺ visíveis, população de Morro do Chapéu (BA); *P. dichroos* com 4i + 4st + 2t/CMA⁺ para a população de Areia (PB) e para população de Itatim (BA) 8i + 4st/CMA⁺, além de 2p + 2t/DAPI⁺; *Psittacanthus* sp. com 2i + 2st + 2t/CMA⁺ de Serrinha – BA (Figs. 1G, 1H, 1I e 1J, respectivamente). As espécies de *Struthanthus* divergiram entre si, quanto aos padrões de bandas CMA⁺: *S. flexicaulis* com 2i + 2t/CMA⁺ (Fig. 1K); *S. marginatus* com 6i/CMA⁺ para uma população de Areia (Fig. 2A) e 2st + 2t/CMA⁺ para as demais populações analisadas dessa espécie (Fig. 2B); *S. podopterus* com 2t/CMA⁺ (Fig. 2C), bem como a maioria das populações analisadas de *S. thyrsiflorus*, exceto a população de Simão Dias que apresentou 2p + 4i/ CMA⁺ (ver Figs. 2E e 2D). *Santalum lanceolatum* foi caracterizado, principalmente, pela presença de pelo menos 8pe/CMA⁺ (Fig. 2F). Para o gênero *Phoradendron* observou-se variação nos padrões de bandas CMA⁺: *Phoradendron dipterum* apresentou 2st/CMA⁺ (Fig. 2G); *P. obtusissimum*, 2i + 8pe/CMA⁺ (Fig. 2H); *P. perrottetii*, 8pe + 2st/CMA⁺ (Fig. 2I); *P. quadrangulare*, 2i + 20pe/CMA⁺ (Fig. 2K); *P. strongylocados* com 2i + 12pe/CMA⁺ para ambas espécies analisadas (Fig. 2L); e *P. tunaeforme* com 2i + 4pe/CMA⁺ (Fig. 2M).

3.2 Conteúdo de DNA nuclear

As quantidades de DNA estimadas das 18 espécies de Santalales estão sumarizadas na Tabela 2, com a maior quantidade de 2C DNA registrada para a população de Maraial de *Phorandendron pteroneuron*, com 175,86 pg e o menor valor para a única população analisada de *Pusillanthus pubescens* com 12,64 pg. Os coeficientes de variação variaram de 1,40 a 2,85% (média de 2,08%), enquanto os desvios-padrões, entre 0,02 e 4,49% (média de 1,26%).

Para a família Loranthaceae, o tamanho do genoma apresentou uma variação de aproximadamente oito vezes, com 2C DNA variando desde 12,64 pg em *Pusillanthus pubescens* a 108,60 pg uma população de *Psittacanthus dichroos* (Fig 3A-B). Os gêneros *Passovia* e *Pusillanthus* tiveram uma única espécie e população analisadas com 2C = 13,56 e 12,64 pg, respectivamente, os menores genomas registrados aqui para a família. Para as duas espécies de *Psittacanthus*, a quantidade de DNA nuclear variou de 60,84 pg para *P. cordatus*, até 99,79 e 108,60 pg para as populações de *P. dichroos* de Itatim e Morro do Chapéu, respectivamente. O gênero *Struthanthus* apresentou a maior variação na quantidade de DNA da família, com valores de 2C = 17,05 pg para *S. concinnus* a 2C = 100,53 para a população de Simão Dias de *S. thyrsiflorus*. A outra população estudada dessa espécie, Carira também do estado de Sergipe, apresentou 2C = 42,27 pg, sugerindo uma duplicação do genoma para a população de Simão Dias.

Para Viscaceae foram quantificados o DNA nuclear de 11 espécies e 32 indivíduos do gênero *Phoradendron* de diferentes populações, predominantemente do Nordeste do Brasil. Para essa família foi observada uma variação no tamanho do genoma de aproximadamente sete vezes, desde 24,31 a 175,86 pg em *P. tunaeforme* de Maturéia e *P. pteroneuron* de Maraial, respectivamente (Figs. 4C-D). Para esse gênero, todas as espécies que tiveram mais de uma população analisada apresentaram variações aproximadas no tamanho do genoma de 1,6 vezes em *P. bathyoryctum* (31,69 a 49,49 pg), de 2,1 em *P. dipterum* (40,23 a 85,3 pg), 1,8 em *P. mucronatum* (54,13 a 100,47 pg), 1,4 em *P. obtusissimum* (75,67 a 105,25 pg), 2,6 em *P. perrottetii* (58,68 a 152,53 pg), 1,4 em *P. piperoides* (71,72 a 102,55 pg), 1,1 em *P. pteroneuron* (156,81 a 175,86 pg), 2 em *P. quadrangulare* (45,23 a 89,64 pg), 2,1 em *P. strongylocados* (50,83 a 106,63 pg) e 2,6 vezes em *P. tunaeforme* (63,91 a 24,31 pg) (ver Tabela 2).

Curiosamente, independente da espécie, gênero ou família, as populações de Santalales da Chapada Diamantina, Bahia, apresentaram genomas maiores, em geral com médias pouco menores ou superiores a 100 pg. Por outro lado, os genomas menores e/ou intermediários, compreenderam as populações da Paraíba, Pernambuco, Rio grande do Norte, Alagoas e Sergipe, com valores em média de 2C = 31,69 pg e 2C = 68,53 pg em uma população alagoana

de *P. bathyoryctum* e uma pernambucana de *P. mucronatum*, respectivamente, com raras exceções (Tabela 2).

4 Discussão

4.1 Variação cromossômica numérica

Todas as contagens cromossômicas prévias foram confirmadas, incluindo os números básicos de $x = 8$ e $x = 14$ propostos previamente para os gêneros neotropicais de Lorantheae e Viscaceae, respectivamente (Wiens e Barlow, 1971; Andrade et al., 2005; Nickrent, 2011). Das 19 espécies distribuídas em sete gêneros dessas duas famílias analisados na presente amostra, $x = 8$ foi observado para nove espécies de Lorantheae e $x = 14$ para quatro espécies de Viscaceae (ver Tabela 1). Números divergentes, como $x = 9$ para *Dendrophthoe miquelli* e $x = 14$ para uma população de *Strutanthus thyrsoiflorus* são resultantes de disploidia ou poliploidia seguida de disploidia descendente, no caso dessa última espécie, ou simples poliploidia, como no caso de $x = 28$ para *Phoradendron obtusissimum* da família Viscaceae. Todavia, o registro de $2n = 16$ para *P. dipterum* diverge de todos os registros de números cromossômicos observados por nós, bem como de todas as contagens prévias da literatura para *Phoradendron*. Só existem dois caminhos possíveis para explicar esse número: primeiro, que $2n = 16$ seja resultante de disploidia descendente, a partir de um ancestral com $x = 14$; segundo, que esse número seja um remanescente de um estoque diploide com $x = 8$. Nesse caso, o número básico primário de Viscaceae seria $x = 8$ ao invés de $x = 14$ como tradicionalmente sugerido para esta família (Andrade et al., 2005; Nickrent, 2011). Para esclarecer essas hipóteses seria importante a análise mitótica e meiótica em um maior número de indivíduos e populações dessa espécie.

A variabilidade de tamanho cromossômico médio (comprimento cromossômico) observada entre os diferentes táxons estudados foi de aproximadamente 25 vezes com os menores valores para *Ximenia americana* (Ximeniaceae) e os maiores para *Psittacanthus* sp. Os maiores cromossomos, observados entre as espécies de *Psittacanthus*, das quais os menores valores foram observados em *P. cordatus* e os maiores em *Psittacanthus* sp. totalizando uma diferença de aproximadamente 1,9 vezes. Curiosamente em *P. dichroos* as duas populações analisadas apresentaram uma variabilidade em relação ao tamanho cromossômico médio de aproximadamente 1,7 vezes.

Quando se comparou a relação entre número e tamanho cromossômico entre diploides e poliploides de um mesmo gênero ou espécie observou-se que espécies com maior número cromossômico em geral apresentaram cromossomos menores como no caso de *Phoradendron obtusissimum*, com $2n = 56$ e menor tamanho cromossômico médio entre as espécies estudadas do gênero. Por outro lado, para *Strutanthus thyrsoiflorus*, a população poliploide apresentou cromossomos maiores, embora, de um modo geral, o tamanho cromossômico seja inversamente proporcional ao nível de ploidia, essa proporção nem sempre ocorre (Choi et al., 2020). Essas alterações no tamanho cromossômico assim como no tamanho genômico resultam de profundas alterações no genoma posteriores ao evento de poliploidia que de um modo geral resulta numa redução do tamanho genômico (Leitch e Bennett, 2004). De um modo geral, a variabilidade de número e tamanho cromossômico foi bem menor dentro de um gênero do que entre os diferentes gêneros de diferentes famílias, indicando que essas características cariotípicas são filogeneticamente relacionadas.

4.2 Bandeamento cromossômico

Com exceção de uma única população de *Psittacanthus dichroos* e de *Ximenia americana*, as demais espécies apresentaram apenas heterocromatina rica em GC. Esse tipo de heterocromatina, reconhecido como bandas CMA brilhantes, é o tipo de heterocromatina mais frequente nas angiospermas e estão preponderantemente localizadas nos terminais cromossômicos e nas regiões pericentroméricas (Guerra, 2000). Em nossa amostra, bandas CMA terminais ocorreram sozinhas ou juntamente com bandas subterminais, pericentroméricas e intersticiais. Bandas terminais e pericentroméricas geralmente estão associadas a heterocromatina telomérica e centromérica, respectivamente, a qual desempenha papéis importantes no "fechamento" dos cromossomos, na união e segregação das cromátides e na segregação dos cromossomos homólogos (Comai et al., 2017; Kim e Kim, 2018). Quando regiões heterocromáticas são observadas fora das regiões teloméricas e pericentroméricas, normalmente sugerem a ocorrência de alterações cromossômicas estruturais conforme observado em *Eleutherine bulbosa* (Guerra, 1988), em *Ipheion* e *Nothoscordum* (Souza et al., 2016) e em *Senna tora* (Waminal et al., 2021). Em Viscaceae e Loranthaceae diferentes alterações estruturais têm sido documentadas em *Viscum* (Wiens e Barlow 1979) e *Psittacanthus* (Andrade et al., 2005). A presença de bandas subterminais em diferentes gêneros de Loranthaceae e Viscaceae indicam que essas alterações estruturais estão amplamente

distribuídas entre os membros parasíticos de Santalales e parecem ser característicos dessas famílias.

4.3 Variação no conteúdo de DNA nuclear

A ordem Santalales é, de um modo geral, muito pouco estudada em relação ao conteúdo do DNA nuclear, com registros limitados apenas para as famílias Loranthaceae e Viscaceae, com valores elevados especialmente para o gênero *Viscum* com valores 2C desde 124,6 a 164 pg (Leitch e Leitch, 2012; Pellicer et al., 2018). Em nossa amostra a análise do conteúdo de DNA se caracterizou por apresentar enormes diferenças entre espécies de um mesmo gênero. Nesse sentido, os gêneros *Struthanthus* (Loranthaceae), cujo conteúdo variou de 17,05 a 100,53 pg, e *Phoradendron* (Viscaceae) com uma variação de 24,31 a 175,86 pg exemplificam muito bem essa elevada variabilidade. No caso de *Phoradendron* essa variação de 7,22 vezes é a maior até agora registrada para a ordem Santalales, assim como o valor de 175,86 pg para uma população de *P. pteroneuron* é a maior quantidade de DNA registrada para essa ordem e para as eudicotiledôneas como um todo. Valores elevados para quantidade de DNA nuclear em representantes de Loranthaceae e Viscaceae sugere que realmente ocorreu importantes expansões do genoma em Santalales. Por outro lado, a ocorrência de genomas pequenos em espécies de gêneros com genomas grandes, como as variações de 5,9 vezes em *Struthanthus* e 7,2 vezes em *Phoradendron* é compatível com o surgimento independente de grandes genomas nessas duas famílias de Santalales (Bennett e Leitch, 1995). O acúmulo de sequências de DNA responsável pelo incremento no tamanho do genoma tem sido considerado um caráter derivado para as angiospermas e deve representar uma sinapomorfia para esses grupos de plantas (Soltis et al., 2003).

Considerando a estabilidade cariotípica, o elevado comprimento cromossômico médio (2,72 – 33,17 μm) e a variação do valor de 2C DNA observados em Loranthaceae, o processo de expansão do genoma parece ter sido bem mais dinâmico nessa família. Embora sequências de DNA de cópia única tenham permanecido relativamente constantes, o aumento no tamanho dos cromossomos pode ser o resultado da proliferação de sequências repetidas em *tandem* distribuídos uniformemente ao longo do comprimento dos braços cromossômicos (Andrade et al., 2005; Garrido-Ramos, 2017). Em cariótipos simétricos, a expansão do genoma se deve ao aumento das inserções de elementos transponíveis e igualmente distribuídos nos braços cromossômicos (Levin, 2002; Ibiapino et al., 2020). Esses mecanismos são contrabalançados por outros processos (recombinação homóloga desigual e recombinação ilegítima) que resultam

em um aumento no tamanho do genoma (Pellicer et al., 2018). Além disso, diversos estudos de quantificação de DNA nuclear em plantas têm demonstrado que o tamanho do genoma pode ser influenciado não apenas pelas características genômicas (tamanho do cromossomo, quantidade e composição da heterocromatina e elementos transponíveis), mas também pelas variantes ambientais e ecológicas, como latitude, altitude, temperatura e precipitação (Souza et al., 2019). Implicações evolutivas e ecológicas para as variações do genoma para Santalales, ainda não foram claramente definidas, embora tenha sido visualizado nas amostras quantificadas que as espécies neotropicais atingiram valores de 2C mais altos que muitas espécies do Velho Mundo.

5 Considerações finais

Os principais gêneros das famílias Santalaceae e Viscaceae se mostraram numericamente variáveis com números cromossômicos sugerindo eventos de disploidia e poliploidia como mecanismos importantes na evolução desses grupos de plantas. Todavia, a ocorrência de bandas CMA subterminais e intersticiais comumente distribuídas entre os diferentes gêneros dessa família é fortemente sugestiva da ocorrência de alterações cromossômicas estruturais fixadas na maioria das espécies estudadas dessas duas famílias. Essas alterações, entretanto, parecem não ter modificado significativamente a simetria cariotípica, com todas as espécies apresentando cariótipos simétricos.

Em todos os gêneros onde foi quantificado o DNA nuclear de mais de uma espécie e, em todas espécies com mais de uma população analisada, a quantidade de DNA nuclear mostrou-se amplamente variável. Essa variação foi particularmente notável nos gêneros *Psittacanthus*, *Sthruanthus* e *Phoradendron*. Algumas vezes uma variação igual ou maior que duas vezes dentro de algumas espécies sugere a ocorrência de poliploidia intraespecífica. Todavia, seriam necessárias a análise cromossômica e a quantificação de DNA nuclear nessas mesmas populações para que essa hipótese seja confirmada.

Entre as espécies analisadas da ordem Santalales não foi possível correlacionar número, tamanho cromossômico médio e conteúdo de DNA nuclear. Assim como na frequência de poliploidia em Viscaceae e Santalaceae, é necessária uma análise conjunta de número, tamanho cromossômico médio e conteúdo de DNA nuclear nas mesmas populações. A obtenção desses dados se torna particularmente difícil pelos problemas técnicos relacionados às análises cromossômicas em membros de plantas com hábito parasítico.

Agradecimentos

Agradecemos ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq, Projeto Proc. N.309215 / 2013-7) pela bolsa concedida ao LPF, a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES - Brasil, Código de Financiamento 001) pela bolsa de doutorado concedida ao JALN, e ao Instituto Nacional do Semiárido (INSA) pelo apoio as coletas, além da disponibilização de infraestrutura, equipamentos e reagentes.

Referências

- Alves, L.I.F., Batista, F.R.C., Neves, J.A.L., Alves, J.C.F., Almeida, E.M., Zappi, D.C., 2019. Cytogenetics characterization of *Tacinga* Britton & Rose (Opuntioideae/Cactaceae). In: Zuffo, A.M. (Org.). As Regiões Semiáridas e suas Especificidades II, Ponta Grossa, PR: Atena, pp 43-51.
- Andrade, M.J.G., Giulietti, A.M., Guerra, M., 2005. Mitotic karyotype stability and meiotic irregularities in the families Loranthaceae Juss. and Viscaceae Miq. *Caryologia* 1, 70-77.
- Aparicio, A. 1993. Sex-determining and floating translocation complexes in *Viscum cruciatum* Sieber ex Boiss. (Viscaceae) in southern Spain. Some evolutionary and ecological comments. *Botanical Journal of The Linnean Society* 111, 359-369.
- APG III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of The Linnean Society* 161, 105-121.
- APG IV. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181,1-20.
- Barlow, B.A. 1963. Studies in Australian Loranthaceae IV. Chromosome numbers and their relationships. *Proceedings of the Linnean Society. New South Wales* 88, 151- 160.
- Barlow, B.A. 1964. Classification of the Loranthaceae and Viscaceae. *Proceedings of the Linnean Society* 89, 268-272.
- Barlow, B.A., Wiens, D. 1971. The cytogeography of the Loranthaceous mistletoes. *Taxon* 20, 291-312.

Barlow, B.A., Martin, N.J. 1984. Chromosome evolution and adaptation in mistletoes. In: Grant, W.F. (ed.). *Plants Systematics*, Academic Press, New York. pp. 117-140.

Barros e Silva, A., Guerra, M. 2010. The meaning of DAPI bands observed after C-banding and FISH procedures. *Biotechnic & Histochemistry* 85, 115-125.

Bennett, M.D., Leitch, I.J. 1995. Nuclear DNA amounts in angiosperms. *Annals of Botany* 76, 113- 176.

Biémont, C. 2008. Genome size evolution: Within-species variation in genome size. *Heredity* 101, 297-298.

Christenhusz, M.J.M., Byng, J.W. 2016. The number of known plants species in the world and its annual increase. *Phytotaxa* 261, 201-217.

Choi, I-Y., Kwon, E-C., Kim, N-S. 2020. The C- and G-value paradox with polyploidy, repeatomes, introns, phenomes and cell economy. *Genes and Genomics* 42, 699-714.

Comai, L., Maheshwari, S., Marimuthu, M.P.A. 2017. Plant centromeres. *Current Opinion in Plant Biology* 36: 158-167.

Der, J.P., Nickrent, D.L. 2008. A Molecular Phylogeny of Santalaceae (Santalales). *Systematic Botany* 33, 107-116.

Doležel, J., Greilhuber, J., Lucretti, S., Meister, A., Lysak, M.A., Nardi, L., Obermayer, R. 1998. Plant Genome Size Estimation by Flow Cytometry: Interlaboratory Comparison. *Annals of Botany*, 82, 17–26.

Ebihara, A., Ishikawa, H., Matsumoto, S., Lin, S.J., Iwatsuki, K., Takamiya, M., Watano, Y., Ito, M. 2005. Nuclear DNA, chloroplast DNA, and ploidy analysis clarified biological complexity of the *Vandenboschia radicans* complex (Hymenophyllaceae) in Japan and adjacent areas. *American Journal of Botany* 92, 1535-1547.

Forni-Martins, E.R., Guerra, M. 1999. Longitudinal differentiation in chromosomes of some *Sesbania* Scop. species (Fabaceae). *Caryologia* 52, 97-103.

Garrido-Ramos, M.A. 2017. Satellite DNA: An Evolving Topic. *Genes* 8, 230.

Grant, V. 1963. The origin of adaptations. Columbia Univ. Press, New York.

Gregory, T.R. 2002. A bird's-eye view of the c-value enigma: genome size, cell size, and metabolic rate in the class aves. *Evolution* 56, 121-130.

Guerra, M. 2000. Patterns of heterochromatin distribution in plant chromosomes. *Genetics and Molecular Biology* 23, 1029-1041.

Heitz, E. 1957. Die Chromosomenstruktur im Kern während der Kernteilung und der Entwicklung des Organismus. In: Conference on Chromosomes. W.E.J. Tjeenk Willink Verlagsgesellschaft, Zwolle, pp. 1-22.

Ibiapino, A., García, M.A., Costea, M., Stefanovi, S., Guerra, M. 2020. 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* 43, 1-9.

Kelly, L.J., Leitch, I.J. 2011. Exploring giant plant genomes with next-generation sequencing technology. *Chromosome Research* 19, 939-953.

Kim, M.K., Kim, W.T. 2018. Telomere Structure, Function, and Maintenance in Plants. *Journal of Plant Biology* 61: 131-136.

Kuijt, J., Hansen, B. 2014. Santalaceae. Flowering Plants. Eudicots. Springer International.

Leitch, I.J., Leitch, A.R. 2012. Genome size diversity and evolution in land plants. In: Leitch I.J., Greilhuber, J., Dolezel, J., Wendel J.F. (eds) *Plant Genome Diversity*. Springer-Verlag, Wien.

Levin, D.A. 2002. The Role of Chromosomal Change in Plant Evolution. Oxford University Press, New York.

Löve, A., Löve, D. 1982. In IOPB chromosome number reports LXXIV. *Taxon*, 31: 120-126.

Mirzaghaderi, G., Marzangi, K. 2015. IdeoKar: an ideogram constructing and karyotype analyzing software. *Caryologia*, 68: 31-35.

Moraes, A.P., Dettke, G.A., Santos, G. S., Andrade, M.J.G. 2017. IOPT/IAPT chromosome data 24 - Chromosome counts in Loranthaceae. *Taxon*, 66: 1-17.

Neves, J.A.N., Alves, L.I.F., Dettke, G.A., Medeiros Neto, E., Batista, F.R.C., Christenhusz, M.J.M., Chase, M.W., FELIX, L.P. Chromosome counts in Santalales. IAPT/IOPB chromosome data 35. *Taxon* 70: 1402-1411, 2021. <https://doi.org/10.1002/tax.12638>.

Nickrent, D.L., Malecót, V., Vidal-Russel, R., Der, J.P. 2010. A revised classification of Santalales. *Taxon*, 59: 538-558.

Nickrent, D.L. 2011. Santalales (Including Mistletoes). In: *Encyclopedia of Life Sciences (ELS)*. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester.

Nickrent, D.L. 2020. Parasitic angiosperms: how often and how many? *Taxon* 69, 5-27.

Pazy, B., Plitmann, U. 1995. Chromosome divergence in the genus *Cuscuta* and its systematic implications. *Caryologia* 48,173-180.

Pazy, B., Plitmann, U. 2002. New perspectives on the mechanisms of chromosome evolution in parasitic flowering plants. *Botanical Journal of The Linnean Society*, 138, 117-122.

Pellicer, J., Hidalgo, O., Dodsworth, S., Leitch, I.J. 2018. Genome size diversity and its impact on the evolution of land plants. *Genes* 9, 1-14.

Romero-da Cruz, M.V., Urdampilleta, J.D., Forni Martins, E.R., Moscone, E.A. 2015. Cytogenetic markers for the characterization of *Capsicum annuum* L. cultivars. *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with All Aspects of Plant Biology* 151, 84-91.

Shin, H.W., Lee, N.S. 2018. Understanding plastome evolution in Hemiparasitic Santalales: complete chloroplast genomes of three species, *Dendrotrophe varians*, *Helixanthera parasitica*, and *Macrosolen cochinchinensis*. *Plos One* 7, 1-15.

Soltis, D.E., Segovia-Salcedo, M.C., Jordon-Thaden, I., Majure, L., Miles, N.M., Mavrodiev, E.V., Mei, W., Cortez, M.B., Soltis, P.S., Gitzendanner, M.A. 2014. Are polyploids really evolutionary dead-ends (again)? A critical reappraisal of Mayrose et al. (2011). *New Phytologist* 202, 1105–1117.

Soltis, D.E., Senter, A.E., Zanis, M.J., Kim, S., Thompson, J.D., Soltis, P.S., Ronse de Craene, L.P., Endress, P.K., Farris, J. 2003. Gunnerales are sister to other core eudicots: implications for the evolution of pentamery. *American Journal of Botany* 90, 461– 470.

Souza, G., Costa, L., Guignard, M.S., Van-Lumea, B., Pellicer, J., Gagnond, E., Leitch, I.L., Lewis, G.P. 2019. Do tropical plants have smaller genomes? Correlation between genome size and climatic variables in the Caesalpinia Group (Caesalpinioideae, Leguminosae). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 38, 13–23.

Su, H., Hu, J., Anderson, F. E., Der, J. P., Nickrent, D. L. 2015. Phylogenetic relationships of Santalales with insights into the origins of holoparasitic Balanophoraceae. *Taxon* 3, 491-506.

Suda, J., Meyerson, L.A., Leitch, I.J., Pyšek, P. 2014. The hidden side of plant invasions: the role of genome size. *New Phytologist* 205, 994-1007.

Swift, H. 1950. The Constancy of Desoxyribose Nucleic Acid in Plant Nuclei. *Proceedings of The National Academy of Sciences* 36, 643-654.

Thomas, C.A. 1971. The Genetic Organization of Chromosomes. *Annual Review of Genetics* 5, 237-256.

Thiers, B. 2016. Index Herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Disponível em <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>

Waminal, N.E., Pellerin, R.J., Kang, S., Kim, H.H. Chromosomal mapping of tandem repeats revealed massive chromosomal rearrangements and insights into *Senna tora* dysploidy. *Frontiers in Plant Science*, 12: 1-13, 2021. <http://dx.doi.org/10.3389/fpls.2021.629898>.

Wanntorp, L., Ronse De Craene, L.P. 2009. Perianth evolution in the sandalwood order Santalales. *American Journal of Botany* 96, 1361-1371.

Wiens, D. Barlow, B.A. 1971. The cytogeography and relationships of the Viscaceae and Eremolepidaceae Mistletoes. *Taxon* 20, 313-332.

Wiens, D., Barlow, B.A. 1975. Permanent translocation heterozygosity and sex determination in East African mistletoes. *Science* 187, 1208-1209.

Wiens, D.; BARLOW, B.A. Translocation heterozygosity and the origin of dioecy in *Viscum*. *Heredity*, 42: 201-222, 1979.

Wiens, D., Barlow, B.A. 1980. Translocation heterozygosity in southern African Species of *Viscum*. *Bothalia* 13, 161-169.

Wiens, D. 1964. Chromosome numbers in North American Loranthaceae: (*Arceuthobium*, *Phoradendron*, *Psittacanthus*, *Struthanthus*). *American Journal of Botany* 51, 1-6.

Wiens, D. 1968. Chromosomal and flowering characteristics in dwarf mistletoes (*Arceuthobium*). *American Journal of Botany* 55, 325-334.

Xin-Hua, Z., Silva, J.A.T., Ma, G. 2010. Karyotype analysis of *Santalum album* L. *Caryologia* 63: 142-148.

Zonneveld, B.J.M. 2010. New Record Holders for maximum Genome Size in Eudicots and Monocots. *Journal of Botany*, 2010, 1-4.

Tabela 1. Dados citológicos das espécies analisadas de Santalales

Taxa	Voucher	Local de coleta	n	2n	Cl (µm)	Clm (µm)	Bandas heterocromáticas		Figura	Contagens prévias
							CMA ⁺	DAPI ⁺		
Ximeniaceae Horan										
<i>Ximenia</i> L.										
<i>Ximenia americana</i> L.				24	1,64 – 2,56	1,73	4t	44t	1A	
Loranthaceae Juss										
<i>Amyema</i> Tiegh.										
<i>A. congener</i> (Schult. & Schult. f.) Tiegh.	MJMC 7.353	Bunya Mountains NP – QLD		18	9,26 – 10,78	10,50	2st	NV	1B	B63 (n = 9)
<i>A. miquelii</i> (Lehm. ex Miq.) Tiegh.	MJMC 7.363	Blackall – QLD – AUS		18	8,65 – 13,40	11,45	2p + 2st	NV	1C	B63 (n = 9)
<i>Cladocolea</i> Tiegh.										
<i>Cladocolea lonicerioides</i> (Pav. ex Tiegh.) Kuijt	LPF 18.233	Ciudad de México – MEX	8	16			NV	NV	1D	
<i>Dendrophthoe</i> Mart.										
<i>D. vitellina</i> (F. Muell.) Tiegh.	MJMC 7.362	Banana – QLD		18	1,83 – 3,79	2,72	NV	NV	1E	B63 (n = 9)
<i>Passovia</i> Karsten										
<i>P. pyrifolia</i> (Kunth) Tiegh.	JALN 31	Areia – PB		16	6,07 – 8,42	7,06	2t	NV	1F	N21
<i>P. pyrifolia</i> (Kunth) Tiegh.	JALN 33	Areia – PB		16	8,22 – 14,01	10,88	2t	NV	-	N21
<i>Psittacanthus</i> Mart.										
<i>P. cordatus</i> (Hoffmanns.) G. Don	LPF 18.158	Morro do Chapéu – BA		16	12,89 – 21,10	17,22	NV	NV	1G	N21
<i>P. dichroos</i> (Mart.) Mart.	JALN 35	Areia – PB		16	25,41 – 41,20	19,82	4i + 4st + 2t	NV	1H	A05 (2n = 16)
<i>P. dichroos</i> (Mart.) Mart.	LPF 18.061	Itatim – BA		16	14,59 – 23,96	29,29	8i + 4st	2p+2t	1I	N21
<i>Psittacanthus</i> sp.	LPF 18.055	Serrinha – BA		16	17,80 – 39,80	33,17	2i + 2st + 2t	NV	1J	N21
<i>Struthanthus</i> Mart.										
<i>S. flexicaulis</i> (Mart.) Mart.	LPF 17.350	Areia – PB		16	8,16 – 12,38	10,09	2i + 2t	NV	1K	N21
<i>S. interruptus</i> G. Don	LPF 18.234	Ciudad de México – MEX	8	16	9,19 – 15,49	12,08	NV	NV	1L	
<i>S. marginatus</i> (Desr.) G. Don	JALN 30	Areia – PB		16	7,38 – 18,05	10,39	6i	NV	2A	N21
<i>S. marginatus</i> (Desr.) G. Don	JMPC 1.378	Areia – PB		16	6,32 – 10,55	8,14	2st + 2t	NV	2B	A05 (n = 8)
<i>S. marginatus</i> (Desr.) G. Don	LPF 17.070	Mamanguape – PB		16	7,37 – 9,86	8,10	2st + 2t	NV	-	A05 (n = 8)
<i>S. podopterus</i> (Cham. & Schltdl.) G. Don	LPF 18.045	Pinhão – SE		16	8,44 – 14,68	11,52	2t	NV	2C	N21
<i>S. thyrsiflorus</i> (Cham. & Schltdl.) Kuijt	LPF 18.141	Morro do Chapéu –BA		16	9,99 – 17,75	13,26	2t	NV	2D	A05 (2n = 16)
<i>S. thyrsiflorus</i> (Cham. & Schltdl.) Kuijt	LPF 17.573	Juazeiro – BA		16	7,78 – 18,97	12,96	2t	NV	-	N21
<i>S. thyrsiflorus</i> (Cham. & Schltdl.) Kuijt	LPF 18.049	Simão Dias – SE		28	9,5 – 19,80	14,95	2p + 4i	NV	2E	N21

Taxa	Voucher	Local de coleta	n	2n	Cl (µm)	Clm (µm)	Bandas heterocromáticas		Figura	Contagens prévias
							CMA ⁺	DAPI ⁺		
Santalaceae R.Br.										
Santalum L.										
S. lanceolatum R. Br.	MJMC 7.366	Adel's Grove – QLD		ca. 28	1,50 – 3,49	2,19	8pe	NV	2F	N21
Viscaceae Batsch										
Phoradendron Nuttall										
P. dipterum Eichler	LPF 18.035	Carira – SE		16	12,07 – 16,86	7,65	2st	NV	2G	N21
P. obtusissimum (Miq.) Eichler	LPF 17.305	Taquaritinga do Norte – PE		ca. 56	3,51 – 10,73	3,53	2i + 8pe	NV	2H	N21
P. perrottetii (DC.) Eichler	LPF 18.137	Ruy Barbosa – BA		28	19,50 – 35,18	12,52	8pe + 2st	NV	2I	A05 (2n = 28)
P. pteroneuron Eichler	LPF 17.976	Maraial – PE		ca. 28	10,36 – 32,40	6,96	NV	NV	2J	N21
P. quadrangulare (Kunth) Griseb.	LPF 17.111 A	São João do Tigre – PB		ca. 28	4,47 – 13,23	4,66	2i + 20pe	NV	2K	WB71 (n = 14)
P. strongylocados Eichler	LPF 17.119	Maturéia – PB		28	4,96 – 10,98	4,01	2i + 12pe	NV	2L	N21
P. strongylocados Eichler	LPF 17.068	Mamanguape – PB		28	5,23 – 10,56	4,18	2i + 12pe	NV	-	N21
P. tunaeforme (DC.) Eichler	LPF 18.014	Maravilha – AL		ca. 28	9,40 – 16,60	14,85	2i + 4pe	NV	2M	N21

Tabela 1. Cont.

Legenda: Estados da Austrália (AUS), do Brasil (BRA) e do México (MEX): AUS – QLD = Queensland; BRA – AL = Alagoas; BA = Bahia; PB = Paraíba; PE = Pernambuco; SE = Sergipe; Dados citológicos: Cl = variação do tamanho cromossômico; Clm = Tamanho cromossômico médio; i = intersticial, p = proximal, pe = pericentromérica, st = subtelomérica, t = telomérica; Abreviações das contagens prévias: N21 = Neves et al., 2021, A05 = Andrade et al., 2005, WB71 = Wiens e Barlow, 1971; B63 = Barlow.

Tabela 2. Conteúdo de DNA nuclear (2C) de espécies de Santalales com procedência, desvio padrão (DP%), coeficiente de variação (CV%) e diferença intraespecífica de conteúdo de DNA nuclear.

Taxa	Voucher	Local de Coleta	2C (pg) $\pm$ DP%	CV%	Diferença intraespecífica 2C DNA
Loranthaceae Juss.					
Passovia Karsten					
<i>P. pyrifolia</i> (Kunth) Tiegh.	JALN 31	Areia – PB	13,56 $\pm$ 0,03	1,60	
Psittacanthus Mart.					
<i>P. cordatus</i> (Hoffmanns.) G. Don	LPF 18.158	Morro do Chapéu – BA	60,84 $\pm$ 2,74	2,63	
<i>P. dichroos</i> (Mart.) Mart.	LPF 18.184	Morro do Chapéu – BA	108,60 $\pm$ 1,75	2,79	1,1X
<i>P. dichroos</i> (Mart.) Mart.	LPF 18.061	Itatim – BA	99,79 $\pm$ 0,91	2,01	
Pusillanthus Kuijt					
<i>P. pubescens</i> (Rizzini) Caires	LPF 17.096	Boa Vista – PB	12,64 $\pm$ 0,02	2,20	
Struthanthus Mart.					
<i>S. concinnus</i> Mart.	LPF 16.913	Biritiba Mirim – SP	17,05 $\pm$ 0,09	1,71	
<i>S. marginatus</i> (Desr.) G. Don	LPF 18.183	Morro do Chapéu – BA	36,37 $\pm$ 1,36	2,16	
<i>S. thyrsiflorus</i> (Cham. & Schltdl.) Kuijt	LPF 18.040	Carira – SE	42,27 $\pm$ 1,77	2,17	2,4X
<i>S. thyrsiflorus</i> (Cham. & Schltdl.) Kuijt	LPF 18.049	Simão Dias – SE	100,53 $\pm$ 3,41	1,84	
Viscaceae Batsch					
Phoradendron Nuttall					
<i>P. bathyoryctum</i> Eichler	LPF 17.066	Mamanguape – PB	49,49 $\pm$ 1,50	1,94	1,6X
<i>P. bathyoryctum</i> Eichler	LPF 17.099	São João do Cariri – PB	39,66 $\pm$ 1,07	1,83	
<i>P. bathyoryctum</i> Eichler	JALN 29	Carnaúba dos Dantas – RN	47,96 $\pm$ 0,34	1,69	
<i>P. bathyoryctum</i> Eichler	LPF 18.016	Maravilha – AL	31,69 $\pm$ 2,10	2,70	
<i>P. dipterum</i> Eichler	LPF 17.162	Agrestina – PE	63,53 $\pm$ 0,05	1,74	2,1X
<i>P. dipterum</i> Eichler	LPF 18.035	Carira – SE	40,23 $\pm$ 1,42	2,24	
<i>P. dipterum</i> Eichler	LPF 18.015	Maravilha – AL	85,33 $\pm$ 4,49	2,21	
<i>P. ensifolium</i> (Pohl ex DC.) Eichler	LPF 17.978	São José da Laje – AL	84,99 $\pm$ 2,65	2,01	
<i>P. mucronatum</i> (DC.) Krug & Urb.	LPF 18.091	Ruy Barbosa – BA	97,68 $\pm$ 0,10	2,07	1,8X
<i>P. mucronatum</i> (DC.) Krug & Urb.	LPF 18.068	Itatim – BA	100,47 $\pm$ 1,70	2,24	
<i>P. mucronatum</i> (DC.) Krug & Urb.	LPF 17.112	São João do Tigre – PB	54,13 $\pm$ 0,24	1,93	
<i>P. mucronatum</i> (DC.) Krug & Urb.	LPF 17.117	Maturéia – PB	59,92 $\pm$ 0,57	1,90	
<i>P. mucronatum</i> (DC.) Krug & Urb.	LPF 17.306	Taquaritinga do Norte – PE	68,53 $\pm$ 0,60	1,73	

Tabela 2. Cont.

Taxa	Voucher	Local de Coleta	2C (pg) ± DP%	CV%	Diferença intraespecífica 2C DNA
<i>P. obtusissimum</i> (Miq.) Eichler	LPF 18.136	Ruy Barbosa – BA	105,25 ± 2,25	2,69	1,4X
<i>P. obtusissimum</i> (Miq.) Eichler	LPF 17.115	Maturéia – PB	75,67 ± 0,46	2,01	
<i>P. obtusissimum</i> (Miq.) Eichler	LPF 17.305	Taquaritinga do Norte – PE	78,27 ± 0,06	1,78	
<i>P. perrottetii</i> (DC.) Eichler	LPF 18.137	Ruy Barbosa – BA	152,53 ± 1,30	2,24	2,6X
<i>P. perrottetii</i> (DC.) Eichler	LPF 17.067	Mamanguape – PB	58,64 ± 1,67	2,16	
<i>P. piperoides</i> (Kunth) Trel.	LPF 17.161	Agrestina – PE	71,72 ± 0,14	1,40	1,4X
<i>P. piperoides</i> (Kunth) Trel.	LPF 18.043	Pinhão – SE	102,55 ± 3,39	2,06	
<i>P. pteroneuron</i> Eichler	LPF 18.186	Morro do Chapéu – BA	156,81 ± 1,07	2,14	1,1X
<i>P. pteroneuron</i> Eichler	LPF 17.976	Maraial – PE	175,86 ± 2,38	2,36	
<i>P. quadrangulare</i> (Kunth) Griseb.	LPF 18.159	Morro do Chapéu – BA	89,64 ± 2,55	2,43	2X
<i>P. quadrangulare</i> (Kunth) Griseb.	LPF 17.109	Zabelê – PB	45,23 ± 0,77	1,86	
<i>P. quadrangulare</i> (Kunth) Griseb.	LPF 17.111 A	São João do Tigre – PB	47,71 ± 0,41	1,93	
<i>P. quadrangulare</i> (Kunth) Griseb.	LPF 17.111 B	São João do Tigre – PB	45,32 ± 1,15	2,04	
<i>P. quadrangulare</i> (Kunth) Griseb.	JALN 28	Carnaúba dos Dantas – RN	54,53 ± 1,31	1,49	
<i>P. strongyloclados</i> Eichler	LPF 18.146	Morro do Chapéu – BA	106,23 ± 0,55	1,94	2,1X
<i>P. strongyloclados</i> Eichler	LPF 17.068	Mamanguape – PB	60,01 ± 0,35	1,97	
<i>P. strongyloclados</i> Eichler	LPF 17.119	Maturéia – PB	50,83 ± 1,52	1,75	
<i>P. tunaeforme</i> (DC.) Eichler	LPF 17.116	Maturéia – PB	24,31 ± 0,17	2,75	2,6X
<i>P. tunaeforme</i> (DC.) Eichler	LPF 18.014	Maravilha – AL	63,91 ± 1,42	2,85	

Legenda: Estados do Brasil: AL = Alagoas; BA = Bahia; PB = Paraíba; PE = Pernambuco; SE = Sergipe; SP = São Paulo; RN = Rio Grande do Norte.

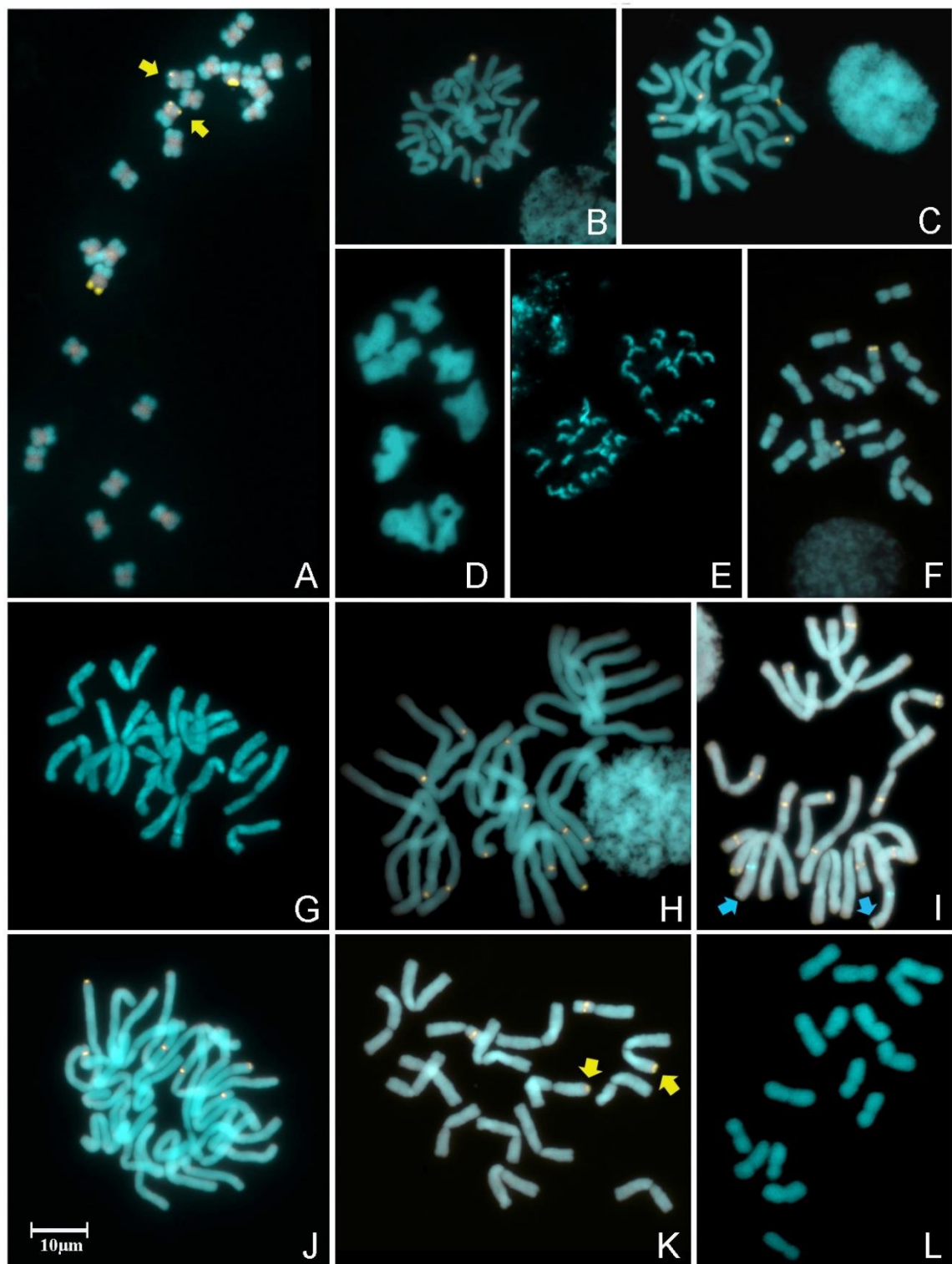


Figura 1. Metáfases mitóticas de espécies de Santalales coradas com CMA₃ (amarelo) e DAPI (azul). **A.** *Ximenia americana* ($2n = 24$, $4t/CMA^+$ e $44t/DAPI^+$); **B.** *Amyema congener* ($2n = 18$, $2st/CMA^+$); **C.** *A. miquellii* ($2n = 18$, $2p+2st/CMA^+$); **D.** *Cladocolea lonicerioides* ($n = 8$); **E.** *Dendrophthoe vitelina* ($2n = 18$); **F.** *Passovia pyrifolia* ($2n = 16$, $2t/CMA^+$); **G.** *Psittacanthus cordatus* ($2n = 16$); **H.** *P. dichroos* ($2n = 16$, $4i+4st+2t/CMA^+$); **I.** *P. dichroos* ($2n = 16$, $8i+4st/CMA^+$ e $2p+2t/DAPI^+$); **J.** *Psittacanthus* sp. ($2n = 16$, $2i+2st+2t/CMA^+$); **K.** *Struthanthus flexicaulis* ($2n = 16$, $2i+2t/CMA^+$); **L.** *S. interruptus* ($2n = 16$). Setas indicam bandas menos visíveis.

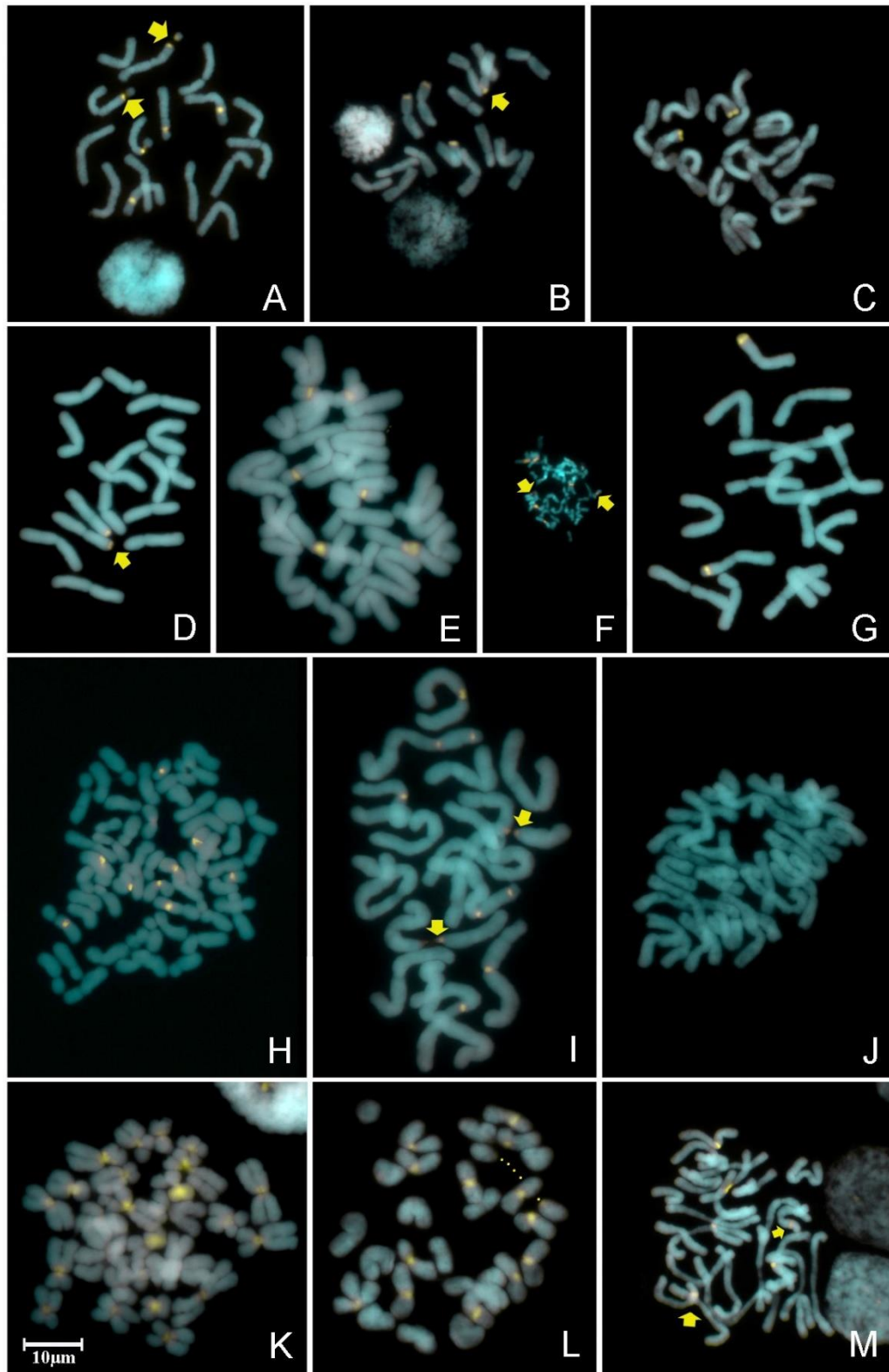


Figura 2. Metáfases mitóticas de espécies de Santalales coradas com CMA₃ (amarelo) e DAPI (azul). **A.** *Struthanthus marginatus* ($2n = 16$, 6i/CMA⁺); **B.** *S. marginatus* ($2n = 16$, 2st+2t/CMA⁺); **C.** *S. podopterus* ($2n = 16$, 2t/CMA⁺); **D.** *S. thyrsiflorus* ($2n = 16$, 2st/CMA⁺); **E.** *S. thyrsiflorus* ($2n = 28$, 2p+4i/CMA⁺); **F.** *Santalum lanceolatum* ($2n = \text{ca. } 28$, 8pe/CMA⁺); **G.** *Phoradendron dipterum* ($2n = 16$, 2st/CMA⁺); **H.** *P. obtusissimum* ($2n = \text{ca. } 56$, 2i + 8pe/CMA⁺); **I.** *P. perrottetii* ($2n = 28$, 8pe + 2st); **J.** *P. pteroneuron* ($2n = \text{ca. } 28$); **K.** *P. quadrangulare* ($2n = \text{ca. } 28$, 2i + 20pe/CMA⁺); **L.** *P. strongylocnados* ($2n = 28$, 2i + 12pe/CMA⁺); **M.** *P. tunaeforme* ($2n = \text{ca. } 28$, 2i + 4pe/CMA⁺). Setas indicam bandas menos visíveis.

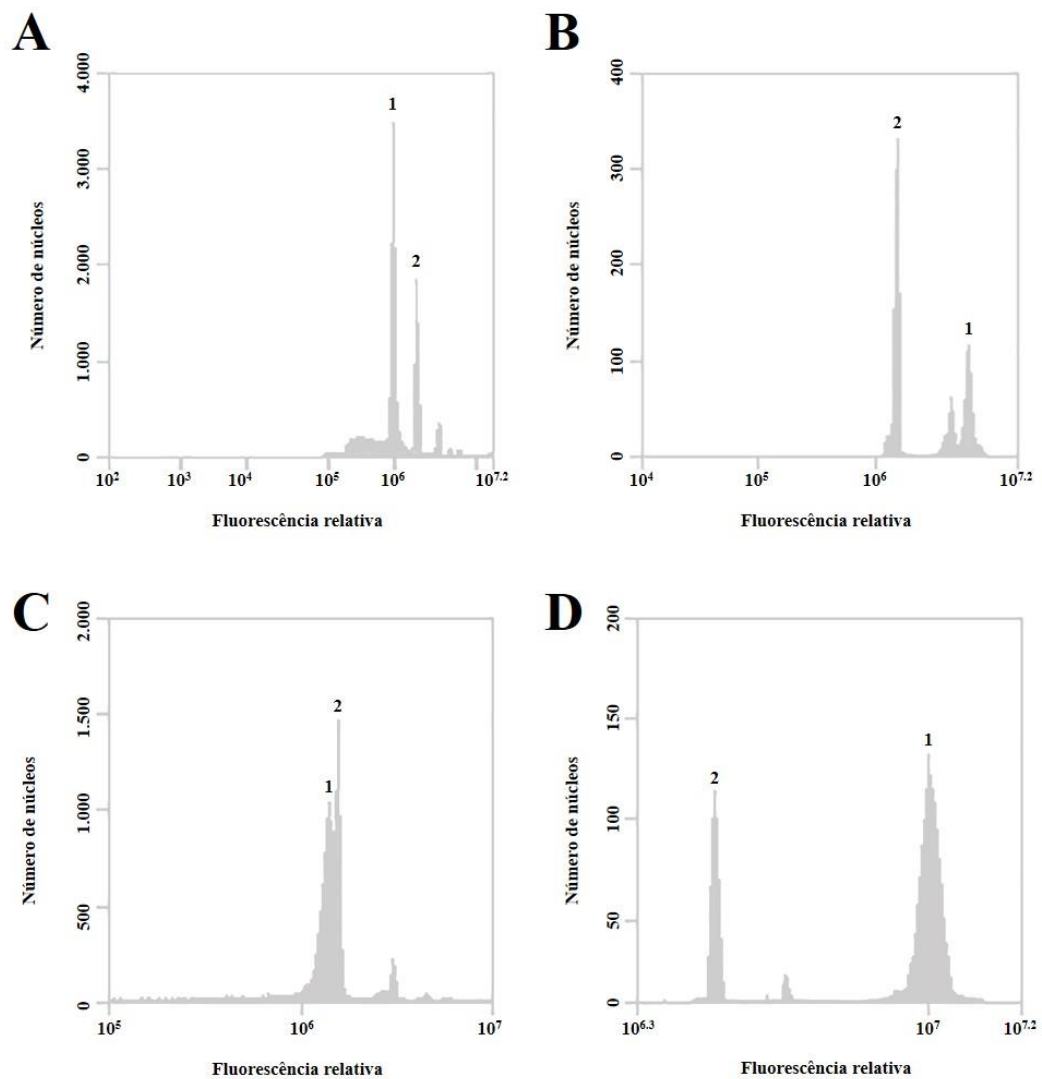


Figura 3. Histogramas de intensidades relativas de fluorescência (conteúdo relativo de DNA nuclear) dos menores e maiores genomas de Loranthaceae (A-B) e Viscaceae (C-D), obtidos após as análises dos núcleos isolados das amostras (pico 1) e padrão de referência utilizado (pico 2, *Vicia faba*, 2C = 26,90 pg). **A.** *Pusillanthus pubescens* (2C = 12,64 pg); **B.** *Psittacanthus dichroos* (2C = 108,60 pg); **C.** *Phoradendron tunaeforme* (2C = 24,31 pg); **D.** *P. pteroneuron* (2C = 175,86 pg).