



**UNIVERSIDADE FEDERAL DA PARAÍBA  
PRÓ-REITORA DE PÓS-GRADUAÇÃO E PESQUISA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM DESENVOLVIMENTO E MEIO  
AMBIENTE  
DOUTORADO EM DESENVOLVIMENTO E MEIO AMBIENTE**

***Pilosocereus pernambucoensis* F.RITTER (Cactaceae – Cactoideae):  
ETNOBOTÂNICA, CITOGENÉTICA, EVOLUÇÃO CARIOTÍPICA**

**Cattleya do Monte Pessoa Felix**

**João Pessoa, PB  
2023**

**CATTLEYA DO MONTE PESSOA FELIX**

***Pilosocereus pernambucoensis* F.RITTER (Cactaceae – Cactoideae):  
ETNOBOTÂNICA, CITOGENÉTICA, EVOLUÇÃO CARIOTÍPICA**

Tese apresentado ao Programa de Pós-Graduação  
em Meio Ambiente da Universidade Federal da  
Paraíba, como parte dos requisitos para obtenção do  
título de doutora em Meio Ambiente.

**Orientador:** Prof. Dr. Reinaldo Farias Paiva de Lucena

**Coorientadora:** Prof<sup>ª</sup>. Dr<sup>ª</sup>. Camilla Marques de Lucena

**João Pessoa, PB  
2023**

**Catálogo na publicação Seção  
de Catálogo e Classificação**

F316p Felix, Cattleya do Monte Pessoa.

Pilosocereus Pernambucoensis F.ritter (cactaceae ? cactoideae): etnobotânica, citogenética, evolução cariotípica / Cattleya do Monte Pessoa Felix. - João Pessoa, 2024.

86 f. : il.

Orientação: Reinaldo Farias Paiva de Lucena. Coorientação: Camilla Marques de Lucena.

Tese (Doutorado) - UFPB/CCEN. Catálogo na publicação Seção de Catálogo e Classificação

1. Etnobotânica. 2. Plantas medicinais. 3. Citotaxonomia. I. Lucena, Reinaldo Farias Paiva de. II. Lucena, Camilla Marques de. III. Título.

UFPB/BC

CDU 581(043)

Aos vinte e um dias do mês de dezembro do ano de dois mil e vinte e três, às 03h00min, no Prodema, instalouse a banca examinadora de tese de Doutorado do(a) aluno(a) CATTLEYA DO MONTE PESSOA FELIX. A banca examinadora foi composta pelos professores Dra. ANGELINE MARIA DA SILVA SANTOS, UFPB, examinador externo à instituição, Dr. EZEQUIEL DA COSTA FERREIRA, UFMS, examinador externo à instituição, Dr. RAFAEL RODOLFO DE MELO, UFERSA, examinador externo à instituição, Dr. BARTOLOMEU ISRAEL DE SOUZA, UFPB, examinador interno, Dr. REINALDO FARIAS PAIVA DE LUCENA, UFPB, presidente. Deu-se início a abertura dos trabalhos, por parte do professor EDUARDO VIANA, coordenador do Programa, que, após apresentar os membros da banca examinadora e esclarecer a tramitação da defesa, passou a presidência dos trabalhos ao professor Dr. REINALDO FARIAS PAIVA DE LUCENA, que de imediato solicitou a(o) candidato (a) que iniciasse a apresentação da TESE, intitulada *Pilosocereus pernambucoensis* F.RITTER (Cactaceae Cactoideae): ETNOBOTÂNICA, CITOGENÉTICA, EVOLUÇÃO CARIOTÍPICA, marcando um tempo de 50 minutos para a apresentação. Concluída a exposição, o professor Dr. REINALDO FARIAS PAIVA DE LUCENA, presidente, passou a palavra ao professor Dra. ANGELINE MARIA DA SILVA SANTOS, para arguir o(a) candidato(a), e, em seguida, ao professor Dr. EZEQUIEL DA COSTA FERREIRA, e, em seguida, ao professor Dr. RAFAEL RODOLFO DE MELO, para que fizessem o mesmo; após o que fez suas considerações sobre o trabalho em julgamento; tendo sido (aprovado ou reprovado) o (a) candidato (a), conforme as normas vigentes na Universidade Federal da Paraíba. A versão final da tese deverá ser entregue ao programa, no prazo de 90 dias; contendo as modificações sugeridas pela banca examinadora e constante na folha de correção anexa. O(A) candidato(a) não terá o título se não cumprir as exigências acima.

**Dra. ANGELINE MARIA DA SILVA SANTOS, UFPB**

Examinador Externo à Instituição

*Angeline Maria da Silva Santos*

**Dr. EZEQUIEL DA COSTA FERREIRA, UFMS**

Examinador Externo à Instituição

Documento assinado digitalmente



**EZEQUIEL DA COSTA FERREIRA**

Data: 11/03/2024 11:35:52-0300

Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

**Dr. RAFAEL RODOLFO DE MELO, UFERSA**

Examinador Externo à Instituição

Documento assinado digitalmente



**RAFAEL RODOLFO DE MELO**

Data: 12/03/2024 14:19:32-0300

Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

**Dr. BARTOLOMEU ISRAEL DE SOUZA, UFPB**

Examinador Interno

Documento assinado digitalmente



**BARTOLOMEU ISRAEL DE SOUZA**

Data: 14/03/2024 10:24:18-0300

Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

**Dr. REINALDO FARIAS PAIVA DE LUCENA, UFPB**

Presidente

Documento assinado digitalmente



**REINALDO FARIAS PAIVA DE LUCENA**

Data: 18/03/2024 15:15:27-0300

Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

**CATTLEYA DO MONTE PESSOA FELIX**

Doutorando

*Cattleya do monte P. Felix*

## FOLHA DE CORREÇÕES

ATA Nº 73

**Autor:Título:**

**CATTLEYA DO MONTE PESSOA FELIX**

**Pilosocereus pernambucoensis F.RITTER (Cactaceae Cactoideae): ETNOBOTÂNICA,CITOGENÉTICA, EVOLUÇÃO CARIOTÍPICA**

**Banca examinadora:**

Prof. ANGELINE MARIA DA SILVA SANTOS Examinador Externo à Instituição *Angeline Maria da Silva Santos*

Prof. EZEQUIEL DA COSTA FERREIRA Examinador Externo à Instituição

Documento assinado digitalmente  
EZEQUIEL DA COSTA FERREIRA  
Data: 11/03/2024 11:25:50-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof. RAFAEL RODOLFO DE MELO Examinador Externo à Instituição

Documento assinado digitalmente  
gov.br RAFAEL RODOLFO DE MELO  
Data: 12/03/2024 14:19:32-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof. BARTOLOMEU ISRAEL DE SOUZA Examinador Interno

Documento assinado digitalmente  
gov.br BARTOLOMEU ISRAEL DE SOUZA  
Data: 14/03/2024 10:24:18-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof. REINALDO FARIAS PAIVA DE LUCENA Presidente

Documento assinado digitalmente  
gov.br REINALDO FARIAS PAIVA DE LUCENA  
Data: 18/03/2024 15:15:27-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Os itens abaixo deverão ser modificados, conforme sugestão da banca examinadora.

COMENTÁRIOS GERAIS:

---

Declaro, para fins de homologação, que as modificações, sugeridas pela banca examinadora, acima mencionadas, foram aceitas e serão cumpridas integralmente.

**Prof. REINALDO FARIAS PAIVA DE LUCENA**

Orientador



## **AGRADECIMENTO**

Ao meu orientador, Prof. Dr. Reinaldo Farias Paiva de Lucena, por ter aceitado me orientar, pela sua confiança, conhecimentos, profissionalismo demonstrado no decorrer dessa pesquisa, em especial por ter acreditado na minha proposta;

A minha coorientadora, Profa. Dra. Camilla Marques de Lucena pelos seus conhecimentos, ajuda, acolhimento, profissionalismo, confiança e disposição em ajudar;

Ao Programa de Pós-Graduação em Desenvolvimento e Meio Ambiente por me ter recebido;

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de estudos;

A todos que de forma direta ou indiretamente contribuíram para a realização desse trabalho.



Aos botânicos antigos que com suas viagens realizadas em condições de extrema precariedade nos séculos XVIII, XIX e XX tornaram possível a identificação e conhecimento da flora brasileira atual e pretérita. Sem isso, qualquer ramo da botânica seria inviável.

*Dedico*

## RESUMO

A família Cactaceae é caracterizada por apresentar partes vegetativas carnosas, ramos modificados em aréolas e folhas modificadas em espinhos, flores monoclâmídeas, polistêmones de ovário ínfero. São plantas geralmente adaptadas aos ambientes áridos e semiáridos com distribuição exclusiva para o Continente Americano. Neste trabalho foi, inicialmente, realizada uma revisão da literatura, abordando os usos etnobotânicos, a sistemática e a variação cromossômica numérica na família Cactaceae, particularmente, no gênero *Pilosocereus*, com ênfase especial em *P. pernambucoensis*. Também foram incluídos aspectos históricos da etnobotânica e da citogenética, além dos usos e potencialidades para a produção de metabólitos secundários. Tem amplo emprego etnobotânico no Continente Americano, especialmente por populações de ambientes áridos e semiáridos, sendo utilizada como recurso alimentício, madeireiro, medicinal, forrageiro e ornamental, dentre outros. A família é composta por 94 gêneros e 1.150 espécies, sendo dividida em quatro subfamílias: Pereskioideae, Opuntioideae, Cactoideae e Maihuenioideae. *Pilosocereus* tem ampla distribuição no Continente Americano, é composto por 42 espécies, das quais 29 ocorrem no Brasil. É de ocorrência frequente no semiárido nordestino com várias espécies utilizadas pelas populações locais, principalmente como suplemento forrageiro durante as grandes estiagens. Além de *Pilosocereus*, muitas outras espécies de Cactaceae são amplamente utilizadas pelas populações locais principalmente como forragem, mas também como medicinais, ornamentais, alimentícias, etc. Para o gênero, são conhecidos registros cromossômicos de  $2n = 22$  na maioria das espécies,  $2n = 44$  para quatro espécies e  $2n = 88$  para uma única população de *P. gounellei*. Para *P. pernambucoensis* há registro de  $2n = 44$  para várias populações da Paraíba, Pernambuco e Alagoas e  $2n = 22$  para uma única população de Pernambuco. Esta espécie tem problemas de delimitação taxonômica, com pelo menos três nomes envolvidos nos seus limites. *Pilosocereus pachycladus*, uma espécie morfológicamente relacionada a *P. pernambucoensis*, ocorre na Bahia e Minas Gerais, com algumas áreas de simpatria com *P. pernambucoensis*, onde ocorrem formas intermediárias entre as duas espécies. Analisamos através da coloração convencional com Giemsa e com os fluorocromos CMA (Cromomicina A3) e DAPI (4',6-diamidino-2-fenilindol) várias populações de *P. pernambucoensis*, objetivando documentar a ocorrência de variações cromossômicas numéricas. Todas as populações de *P. pernambucoensis* foram tetraploides com  $2n = 44$  e apresentaram padrão de bandas idênticos entre si e com a espécie supostamente relacionada, *P. pachycladus*. Apesar da ocorrência de poliploidia em todas as populações analisadas de *P. pernambucoensis* e *P. pachycladus*, outras espécies do gênero foram diploides e, parece não haver correlação entre a incidência de poliploidia nessas espécies e o processo de domesticação das mesmas. A contagem para Pernambuco de uma espécie morfológicamente similar a *P. pernambucoensis* com  $2n = 22$  em local geograficamente próximo de onde foi coletada uma suposta população diploide de *P. pernambucoensis*, torna questionável este registro prévio como consequência de um possível erro de identificação.

**Palavras-chave:** Bandeamento CMA/DAPI, citotaxonomia, etnobotânica, plantas medicinais, poliploidia, uso forrageiro

## ABSTRACT

Cactaceae are plants perfectly adapted to arid and semi-arid environments with exclusive distribution in the American continent. Initially, a literature review was conducted, addressing ethnobotanical uses, systematic and numerical chromosomal variation in the Cactaceae family, particularly in the genus *Pilosocereus*, with special emphasis on *P. pernambucoensis*. Historical aspects of ethnobotany and cytogenetics, as well as uses and potentials for secondary metabolite production, were also included. Cactaceae have extensive ethnobotanical use in the American continent, especially by populations in arid and semi-arid environments, serving as food resources, timber, medicinal plants, fodder, and ornamental plants, among others. The family comprises 94 genera and 1,150 species, divided into four subfamilies: Pereskioideae, Opuntioideae, Cactoideae, and Maihuenioideae. *Pilosocereus* has a wide distribution in the American continent, consisting of 42 species, 29 of which occur in Brazil. For the genus, chromosomal records of  $2n = 22$  are known in most species,  $2n = 44$  for four species, and  $2n = 88$  for a single population of *P. gounellei*. For *Pilosocereus pernambucoensis*, there are records of  $2n = 44$  for several populations in Paraíba, Pernambuco, and Alagoas, and  $2n = 22$  for a single population in Pernambuco. This species faces taxonomic delimitation issues, with at least three names involved within its boundaries. The genus is frequently found in the northeastern semi-arid region, with several species used by rural communities, primarily as fodder supplements during prolonged droughts. *Pilosocereus pachycladus*, a species morphologically related to *P. pernambucoensis*, has a broad distribution in the Northeast Region, with some areas of sympatry and the occurrence of intermediate forms. We analyzed various populations of *P. pernambucoensis* using conventional staining with Giemsa and the fluorochromes CMA (Chromomycin A3) and DAPI (4',6-diamidino-2-phenylindole) to document the occurrence of numerical chromosomal variations. All populations of *P. pernambucoensis* were tetraploid with  $2n = 44$  and exhibited identical banding patterns among themselves and with the supposedly related species, *P. pachycladus*. Despite the occurrence of polyploidy in all analyzed populations of *P. pernambucoensis* and *P. pachycladus*, other semi-domesticated species are diploid, and there seems to be no correlation between polyploidy incidence in these species and the domestication process. Counting a morphologically similar species to *P. pernambucoensis* with  $2n = 22$  in Pernambuco, geographically close to where a supposed diploid population of *P. pernambucoensis* was collected, raises questions about this previous record, which might have been the result of a possible identification error.

**Keywords:** CMA/DAPI banding, cytotaxonomy, ethnobotany, medicinal plants, polyploidy, forage use.

## SUMÁRIO

|                                                                                                                                                                     |           |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| <b>1. INTRODUÇÃO.....</b>                                                                                                                                           | <b>11</b> |
| <b>2. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICA .....</b>                                                                                                                           | <b>17</b> |
| <b>Capítulo I .....</b>                                                                                                                                             | <b>22</b> |
| <b>Etnobotânica, sistemática e citogenética da família Cactaceae com ênfase em <i>Pilosocereus pernambucoensis</i> F.Ritter (Cactaceae: Cactoideae) .....</b>       | <b>22</b> |
| <b>Introdução .....</b>                                                                                                                                             | <b>24</b> |
| <b>Desenvolvimento .....</b>                                                                                                                                        | <b>27</b> |
| <i>História da Etnobotânica .....</i>                                                                                                                               | <i>27</i> |
| <i>Cactaceae: aspectos gerais e etnobotânica.....</i>                                                                                                               | <i>28</i> |
| <i>A família Cactaceae: aspectos taxonômicos e filogenia.....</i>                                                                                                   | <i>29</i> |
| <i>Etnobotânica de Cactaceae no México e Mesoamérica .....</i>                                                                                                      | <i>30</i> |
| <i>Etnobotânica de Cactaceae no Brasil e Região Nordeste .....</i>                                                                                                  | <i>31</i> |
| <i>O gênero Pilosocereus Byles e Rowley .....</i>                                                                                                                   | <i>34</i> |
| <i>Pilosocereus pachyladus e P. pernambucoensis.....</i>                                                                                                            | <i>34</i> |
| <i>Etnobotânica de Pilosocereus pernambucoensis (facheiro).....</i>                                                                                                 | <i>36</i> |
| <i>Citogenética vegetal.....</i>                                                                                                                                    | <i>38</i> |
| <i>O bandeamento cromossômico .....</i>                                                                                                                             | <i>39</i> |
| <i>Hibridização in situ fluorescente (FISH).....</i>                                                                                                                | <i>41</i> |
| <i>Citogenética de Cactaceae .....</i>                                                                                                                              | <i>42</i> |
| <i>Coloração convencional.....</i>                                                                                                                                  | <i>42</i> |
| <i>Bandeamento cromossômico e FISH.....</i>                                                                                                                         | <i>43</i> |
| <b>Conclusão .....</b>                                                                                                                                              | <b>44</b> |
| <b>Referências bibliográficas .....</b>                                                                                                                             | <b>45</b> |
| <b>Capítulo II .....</b>                                                                                                                                            | <b>64</b> |
| <b>A poliploidia está relacionada a domesticação de espécies de <i>Pilosocereus</i> Byles &amp; G.D.Rowley? Uma avaliação de duas etnoespécies da Caatinga.....</b> | <b>64</b> |
| <b>Introdução .....</b>                                                                                                                                             | <b>66</b> |
| <b>Material e Métodos.....</b>                                                                                                                                      | <b>69</b> |
| <i>Levantamento de números cromossômicos.....</i>                                                                                                                   | <i>69</i> |
| <i>Material vegetal.....</i>                                                                                                                                        | <i>69</i> |
| <i>Preparo das lâminas e análises cromossômicas.....</i>                                                                                                            | <i>70</i> |
| <b>Resultados .....</b>                                                                                                                                             | <b>72</b> |
| <i>Números cromossômicos.....</i>                                                                                                                                   | <i>72</i> |
| <i>Coloração CMA/DAPI .....</i>                                                                                                                                     | <i>76</i> |
| <b>Discussão .....</b>                                                                                                                                              | <b>78</b> |

|                                         |    |
|-----------------------------------------|----|
| <i>Números cromossômicos</i> .....      | 78 |
| <i>Bandeamento CMA/DAPI</i> .....       | 81 |
| <b>Referências bibliográficas</b> ..... | 82 |

## 1. INTRODUÇÃO

A família Cactaceae compreende 94 gêneros e 1.150 espécies, subdivididas em quatro subfamílias: Maihuenioideae, Pereskioideae, Opuntioideae e Cactoideae (Ortega-Baes & Godínez-Alvarez, 2006; Bárcenas *et al.*, 2011; Christenhusz & Byng, 2016). É um grupo de ocorrência quase exclusiva nos neotrópicos com exceção de *Rhipsalis baccifera* Stearn que também ocorre na África e no Sudeste Asiático (Korotkova *et al.*, 2011; Hernández-Hernández *et al.*, 2014; Judd *et al.*, 2015). São plantas carnosas que ocorrem principalmente em regiões áridas e semiáridas, podendo também ocorrer em outros tipos de climas, exceto regiões árticas e antárticas. Para o Brasil, são referidas 273 espécies e 39 gêneros, com 195 espécies endêmicas (Zappi & Taylor, 2023). Apesar de serem plantas que visualmente se destacam no domínio fitogeográfico da Caatinga, as Cactaceae também são bastante diversificadas em outros domínios fitogeográficos, especialmente Floresta Atlântica e Cerrado (Cruz & Casas, 2002; Bárcenas *et al.*, 2011; Zappi & Taylor, 2023). Entre as regiões brasileiras, a maior riqueza em número de espécies ocorre na região Sudeste (29 gêneros, 137 espécies), seguida pelas regiões Nordeste (25 gêneros, 114 espécies), Sul (16 gêneros, 89 espécies), Centro-Oeste (22 gêneros, 53 espécies) e Norte (11 gêneros e 26 espécies). Para o Nordeste, a maior riqueza de espécies ocorre no domínio fitogeográfico da Caatinga, totalizando 24 gêneros e 89 espécies (Zappi & Taylor, 2023).

Plantas domesticadas resultam de um processo de seleção artificial que favorece indivíduos que apresentam algum tipo de vantagem para o ser humano, o que ocasiona modificações no fenótipo e genótipo das espécies ou populações domesticadas (Lira & Casas, 1998; Gepts, 2004; Casas *et al.*, 2007), tornando propriedade do homem elementos da natureza (Harlan, 1975). O ato de domesticar ajusta os organismos aos interesses humanos, que de fato praticam uma seleção artificial, onde os fenótipos desejáveis são selecionados, enquanto os fenótipos e genótipos indesejáveis são eliminados (Harlan, 1992; Casas *et al.*, 2007). Essas alterações resultantes do processo de domesticação incluem variações morfológicas e alterações na biologia reprodutiva (Casas *et al.*, 2003; Cruz & Casas, 2002; Oaxaca-Villa *et al.*, 2006), as quais acarretam uma maior dependência do vegetal em relação ao manejo humano (Lira & Casas, 1998).

Entre espécies cultivadas, ocorre uma maior incidência de poliploidia que por si só ocasiona alterações no fenótipo geralmente desejáveis do ponto de vista agrônomo, incluindo gigantismo e maior resistência ao estresse (Fang & Morrell, 2016; Akagi *et al.*,

2022). Espécies mundialmente cultivadas, como *Solanum tuberosum* L. (Raimondi *et al.*, 2005), *Nicotiana tabacum* L. (Leitch *et al.*, 2008) e *Musa* spp. (Akagi *et al.*, 2022), entre outras, são poliploides há muito reconhecidos (Zhang *et al.*, 2019). Também plantas de domesticação recente ou silvestres em processo de domesticação, como em *Zingiber* Mill. e *Curcuma* L., a poliploidia é notavelmente dominante (Anamthawat-Jónsson & Umpunjun, 2020). Para a família Cactaceae, especialmente na subfamília Opuntioideae, que possui um bom número de espécies domesticadas, a incidência de poliploidia é mais significativa, principalmente entre espécies de *Opuntia* Mill., como em *O. undulata* Griffiths e *O. larreyi* F.A.C. Weber e *O. ficus-indica* (L.) Mill. (Silva *et al.*, 2022).

Povos mesoamericanos possuem uma ampla tradição de uso e manejo de plantas nativas, com várias espécies de Cactaceae empregadas para usos culturais, sociais, econômicos e tecnológicos (Casas *et al.*, 1999a,b; Casas *et al.*, 1997; Arellano & Casas, 2003). Na região Nordeste, as tradições de uso e manejo de plantas nativas pelos povos originais tem se perdido como consequência da ação do colonizador português no sentido da aculturação, escravismo e genocídio de muitos dos povos indígenas originais. Na Paraíba e em outros estados da região é de amplo conhecimento o extermínio total dos povos tapuias que compunham a nação Cariri, junto ao seu legado milenar de sua cultura, incluindo o uso e manejo da flora local hoje desconhecido em grande parte pelas populações locais (Almeida, 1978). No estado de Pernambuco, entretanto, o povo Fulni-ô mantém a maioria das suas tradições, possibilitando o resgate desse conhecimento e sua influência nas ações de conservação da fauna e flora de suas terras (Soldati & Albuquerque, 2012; Silva, 2015). Atualmente, Região Nordeste, iniciativas de investigar práticas de manejo voltadas para o uso das cactáceas nativas têm sido implementadas através de estudos etnobotânicos, evidenciando as utilizações mais frequentes desses recursos (Lucena *et al.*, 2014, 2015; Nunes *et al.*, 2015, 2021).

O principal objetivo da etnobotânica consiste no entendimento de como se processa o uso dos recursos naturais e a interação de diferentes etnias junto a esses recursos (Albuquerque, 2000). Nesse sentido, as pesquisas em etnobotânica têm contribuído para identificar as práticas de uso sustentável desenvolvidas por populações locais, de modo a contribuir com alternativas para o planejamento de estratégias de desenvolvimento sustentável, correlacionando estudos científicos com a realidade local (Albuquerque & Andrade, 2002). Pesquisas etnobotânicas voltadas para o manejo de Cactaceae têm sido realizadas em diversas partes do mundo (Pérez-Negron *et al.*, 2014; Casas *et al.*, 1997, 2007; Lucena *et al.*, 2013), especialmente em países como México

(Casas *et al.*, 2001; Blancas *et al.*, 2010), Cuba (Fuentes, 2005), Colômbia (Fernández-Alonso, 2006), Estados Unidos (Heinrich & Bremner, 2006) e Brasil (Lucena *et al.*, 2012ab, 2013, 2015). Essas pesquisas são desenvolvidas junto a comunidades tradicionais, especialmente agricultores, caçaras, entre outros, de modo a influenciar o uso diferenciado dos recursos em cada ambiente (Lins-Neto *et al.*, 2012). De um modo geral, as Cactaceae possuem potencial de uso para as populações humanas em diferentes regiões neotropicais (Fuentes, 2005; Blancas *et al.*, 2010; Lucena *et al.*, 2012b). Suas necessidades sociais e abundância das plantas estão relacionadas aos seus usos e atreladas à cultura e economia local (Lucena *et al.*, 2015).

Na região semiárida do Nordeste do Brasil, populações tradicionais, geralmente agricultores, utilizam as partes das plantas para produzir artefatos para construções rurais (ripas e cercas-vivas) e também como forragem para o gado (Lucena *et al.*, 2012a, 2013). Além disso, frutos são utilizados *in natura* como alimento humano, ou utilizados na fabricação de doces e cocadas (Lucena *et al.*, 2015), enquanto os cladódios são usados principalmente para alimentação animal. Por outro lado, populações tradicionais do México e Mesoamérica empregam as partes vegetativas e frutos de cactos principalmente para alimentação humana (Casas *et al.*, 2003; Wolf & Del Rio, 2003).

As cactáceas, constituem uma família de plantas com uso bastante antigo, havendo registro do uso religioso do "peyote", *Lophophora williamsii* (Lem. ex J.F.Cels) J.M.Coult. por povos pré-colombianos devido ao seu conteúdo em alcaloides psicotrópicos (Terry & Trout, 2017). Na Região Nordeste, cactáceas são utilizadas na medicina tradicional, como planta ornamental, na produção de cosméticos, como material de construção, e na alimentação de rebanhos e humanos (Andrade *et al.*, 2006; Chiacchio *et al.*, 2006; Andrade, 2006, 2008; Lucena *et al.*, 2012ab; Portal *et al.*, 2014). Dentre os diversos usos das Cactáceas pela população humana, a aplicação na medicina tradicional é a atividade mais antiga e que agrega o maior número de tipos diferentes espécies de cactos (Albuquerque *et al.*, 2010), incluindo o uso como vermífugo de *Pilosocereus pernambucoensis* F.Ritter (Andrade, 2008).

O gênero *Pilosocereus* é formado por 42 espécies, na maioria sul-americanas (Hunt *et al.*, 2006), embora esse número seja algumas vezes superdimensionado, com estimativas de até 93 espécies (The Plant List, 2022; WFO, 2023). Na região semiárida do Nordeste, *P. pachycladus* F.Ritter se destaca pela sua ampla ocorrência (Zappi, 1994), sendo as maiores densidades populacionais dessa espécie referida para o estado da Paraíba, principalmente na microrregião Cariri Paraibano (Barbosa *et al.*, 2015). São



plantas arborescentes que chegam a atingir dez metros de altura, possuem caules eretos verdes, verdes azulados ou glaucos. Até recentemente eram reconhecidas duas subespécies sob a denominação de *Pilosocereus pachycladus*: *P. pachycladus* subsp. *pachycladus* que se distribui na Bahia e em Minas Gerais e *P. pachycladus* subsp. *pernambucoensis* (F.Ritter) Zappi que ocorre principalmente ao norte da Bahia nos estados do Piauí, Ceará, Pernambuco e Bahia (Zappi, 1994; Anderson, 2001). Contudo, com base em análise filogenética molecular *P. pachycladus* subsp. *pernambucoensis*, foi elevado à categoria de espécie (Lavor *et al.*, 2018, 2020). Essa proposta, entretanto, não foi acatada pela equipe de Cactaceae da Flora e Funga do Brasil que continua tratando esse táxon em nível de subespécie (Zappi & Taylor, 2023). Recentemente, Taylor e Albuquerque-Lima (2020) descreveram uma nova subespécie, *P. pachycladus* subsp. *viridis* Taylor & Albuquerque-Lima com distribuição mais restrita à leste de Pernambuco, Paraíba e Rio Grande do Norte (Taylor & Albuquerque-Lima, 2020, Zappi & Taylor, 2023). *Pilosocereus pernambucoensis* apresenta frutos coloridos e sementes envolvidas por uma polpa carnosa adocicada, dispersas primariamente por pássaros (Santos *et al.*, 2019) e secundariamente por formigas (Leal *et al.*, 2007). Trata-se de uma planta utilizada por comunidades locais da região Nordeste (revisado por Silva, 2015), com registros de uso como forrageira, construção civil, alimentação, combustível, tecnologia, medicinal, sombra, ornamental e veterinário (Alves *et al.*, 2014; Lucena *et al.*, 2015). A espécie possui compostos secundários com atividade antioxidante e antienzimática (Souza *et al.*, 2015; Rodrigues *et al.*, 2019), além de compostos que inibiram a resistência bacteriana aos antibióticos (Brito-Filho *et al.*, 2017). Populações locais do Cariri Paraibano manejam essa espécie para fins forrageiros através da retirada parcial e cuidadosa dos cladódios (o que permite a regeneração do espécime utilizado), bem como pelo cultivo para uso como forragem, cerca viva e/ou ornamental (Pedrosa *et al.*, 2020).

Na família Cactaceae, a poliploidia constitui um mecanismo importante de especiação, com ocorrência de autopoliploides (sem hibridização interespecífica) e alopoliploides (híbridos interespecíficos), o que é observado majoritariamente na subfamília Opuntioideae (Majure *et al.*, 2012; Castro *et al.*, 2013, 2016, 2020). *Pilosocereus* apresenta registro numérico para 20 das suas 42 espécies conhecidas e apenas três números cromossômicos conhecidos:  $2n = 22$  para 18 espécies,  $2n = 44$  em quatro, duas delas com poliploidia intraespecífica (Castro *et al.*, 2016, 2020) e  $2n = 88$  para uma única espécie hoje incluída no gênero *Xiquexique* Lavor, Calvente & Versieux. Para *Pilosocereus pernambucoensis*, são conhecidos dois números cromossômicos,  $2n =$

22 para uma única população de Pernambuco e  $2n = 44$  para várias populações da Paraíba e Alagoas (Pitrez *et al.*, 2014; Castro *et al.*, 2013, 2020). Nesse caso, sendo esta uma espécie manejada por populações locais e incipiente processo de especiação, o predomínio de poliploides é compatível com a hipótese de que genótipos poliploides são melhores adaptados ao manejo, cultivo e ambientes ecologicamente alterados (Stebbins, 1950, 1971). Este trabalho abordou os seguintes questionamentos: 1) Será que populações de *P. pernambucoensis* de áreas manejadas apresentam incidência de poliploidia diferentes do que previamente registrado na literatura para essa espécie? 2) Quais os usos e efeitos do uso pelas populações locais nas comunidades vegetais manejadas de *P. pernambucoensis*? Adicionalmente, as hipóteses centrais da pesquisa incluem: 1) Populações de *Pilosocereus pernambucoensis* irão apresentar uma variação cariotípica distinta do que se tem previamente registrado na literatura; 2) Assim como ocorre com outras espécies de *Pilosocereus* da região Nordeste, o principal uso *P. pernambucoensis* pelas comunidades tradicionais da Paraíba é sua utilização como forragem na época de secas mais prolongadas.

Esta tese está organizada em dois capítulos: No primeiro, será revisada a literatura, buscando entender os principais usos etnobotânicos da família Cactaceae, com ênfase em *P. pernambucoensis*, sua sistemática, limites taxonômicos e variação cromossômica. Além disso, serão abordados aspectos relacionados aos usos etnobotânicos, sistemática e variação cromossômica numérica em Cactaceae como um todo e no gênero *Pilosocereus* em particular. Também serão contemplados nessa revisão, aspectos históricos da etnobotânica, citogenética e usos, além das potencialidades para a produção de metabólitos secundários e seus empregos. O capítulo II consta de uma análise cariotípica voltada especialmente para *P. pernambucoensis* através de um estudo cromossômico em 20 populações dos estados da Paraíba e Pernambuco, utilizando técnicas de coloração convencional com Giemsa e do bandejamento CMA/DAPI para identificação das regiões heterocromáticas e sua composição em pares de base. Adicionalmente, foi realizado um levantamento dos números cromossômicos em *Pilosocereus* e analisadas cariotipicamente todas as espécies de *Pilosocereus* com ocorrência simpátrica com *P. pernambucoensis* e de uma população da espécie relacionada *P. pachycladus*.

## 2. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AKAGI, T.; JUNG, K.; MASUDA, K.; SHIMIZU, K. K. Polyploidy before and after domestication of crop species. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 69, p.102255, 2022.

ALBUQUERQUE, U. P. **A etnobotânica no Nordeste Brasileiro**. In: T.B.Cavalcanti e B.M.T Walter (Eds). Tópicos atuais em Botânica. Brasília, p. 241-249. São Paulo: Embrapa/Sociedade Botânica do Brasil. 2000.

ALBUQUERQUE, U. P.; ANDRADE, L. H. C. Conhecimento botânico tradicional e conservação em uma área de Caatinga no Estado de Pernambuco, Nordeste do Brasil. **Acta Botânica Brasílica**, v. 16, p. 273-285, 2002.

ALBUQUERQUE, U. P.; LUCENA, R. F. P.; ALENCAR, N. L. **Métodos e técnicas para a coleta de dados etnobiológicos**. In: U. P Albuquerque, R.F.P. Lucena, L.V.F.C. Cunha, (Eds). Métodos e técnicas na pesquisa etnobotânica, p. 40-64. Editora NUPEEA, Recife. 2010.

ALMEIDA, H. **História da Paraíba**, v 1. UFPB, Editora Universitária: João Pessoa. 1978.

ALVES, C. M.; LUCENA, C. M.; SANTOS, S. S.; LUCENA, R. F. P.; TROVÃO, D. M. B. M. Ethnobotanical study of useful vegetal species in two rural communities in the semi-arid region of Paraíba state (Northeastern Brazil). **Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão**, v. 34, p. 75-96, 2014.

ANAMTHAWAT-JÓNSSON, K.; UMPUNJUN, P. 2020. **Polyploidy in the Ginger Family from Thailand**. In: T. A. Celik, S. Dey (Eds). Chromosomal Abnormalities, 2020. 166p.

ANDRADE, C. T. S.; MARQUES, J. G. W.; ZAPPI, D. C. Utilização medicinal de Cactáceas por sertanejos baianos. **Revista Brasileira Plantas Medicinais**, v. 8, p. 36-42, 2006.

ANDRADE, C. T. S. Cactos Úteis na Bahia: Ênfase do Semiárido. 1. Ed. USEB, Salvador, 2008. 125p.

ARELLANO, E.; CASAS, A. Morphological variation and domestication of *Escontria chiotilla* (Cactaceae) under silvicultural management in the Tehuacán Valley, Central Mexico. **Genetic Resources and Crop Evolution**, v. 50, p. 439-453, 2003.

BARBOSA, A. S.; NETO, M. A. B.; ANDRADE, A. P.; BARBOSA, A. J. S.; SOUZA, V. C.; ANJOS, F. **Population Structure of *Pilosocereus pachycladus* F.Ritter in the**

**Anthropized *Caatingas* Areas from Westland of Paraíba, Brazil.** In: J. Van Huylbroeck, E. Dhooghe. Proc. XXVth Int. Eucarpia Symp. – Section Ornamentals. Acta Horticulture, 1087, 234-248, 2015.

BÁRCENAS, R. T.; YESSON, C.; HAWKINS, J. A. Molecular systematics of the Cactaceae. **Cladistics**, v. 27, p. 470–489, 2011.

BLANCAS, J.; CASAS, A.; RANGEL-LANDA, S.; TORRES, I.; PÉREZ-NEGRÓN, E.; SOLIS, I.; DELGADO-LEMUS, A.; PARRA, F.; ARELLANES, Y.; CABALLERO, J.; CORTES, I.; LIRA, R.; DÁVILA, P. Plant management in the Tchuacán Cuicatlán Valley, México. **Economic Botany**, v. 64, p. 287-302, 2010.

BRITO-FILHO, S. G. A.; MACIEL, J. K. S.; TELES, Y. C. F.; FERNANDES, M. M. S. F.; CHAVES, O. S.; FERREIRA, M. D. L. F.; FERNANDES, P. D.; FELIX, L. P.; CIRINO, I. C. S.; SIQUEIRA-JÚNIOR, J. P.; BRAZ-FILHO, R.; SOUZA, M. F. W. Phytochemical study of *Pilosocereus pachycladus* and antibiotic-resistance modifying activity of syringaldehyde. **Revista Brasileira de Farmacognosia**, v. 27, p. 453–458, 2017.

CASAS, A.; CABALLERO, J.; MAPES, C.; ZARATES, S. Manejo de la vegetación domesticación de plantas y origen de la agricultura em mesoamerica. **Boletín de la Sociedad Botánica**, v. 61, p. 17-31, 1997.

CASAS, A.; VALIENTE-BANUET, A.; ROJAS-MARTÍNEZ, A.; PATRICIA DÁVILA, P. Reproductive biology and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in Central Mexico. **American Journal of Botany**, v. 86, p. 534–542, 1999<sup>a</sup>.

CASAS, A.; CABALLERO, J.; VALIENTE-BANUET, A.; SORIANO, J. A.; DÁVILA, P. Morphological variation and the process of domestication of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in Central México. **American Journal of Botany**, v. 84, p. 522-533, 1999<sup>b</sup>.

CASAS, A.; OTERO-ARNAIZ, A.; PÉREZ-NEGRÓN, E.; VALIENTE-BANUET, A. In situ management and domestication of plants in Mesoamerica. **Annals of Botany**, v. 100, p. 1101-1115, 2007.

CASAS, A.; OTERO-ARNAIZ, A.; PÉREZ-NEGRON, E.; VALIENTE-BANUET, A. Manejo y domesticación de Cactáceas em Mesoamérica. **Zonas áridas**, v. 7, p. 76-104, 2003.

CASAS, A.; VALIENTE-BANUET, A.; VIVEROS, J. L.; CABALLERO, J.; CORTÉS, L.; DÁVILA, P.; LIRA, R.; RODRÍGUEZ, I. Plant resources of the Tehuacán-Cuicatlán Valley, **Mexico. Economic Botany**, v. 55, p. 129-166, 2001.

CASTRO, J. P.; MEDEIROS-NETO, E.; SOUZA, G.; ALVES, L. I. F.; BATISTA, F. R. C.; FELIX, L. P. CMA band variability and physical mapping of 5S and 45S rDNA

sites in Brazilian Cactaceae: Pereskioideae and Opuntioideae. **Brazilian Journal of Botany**, v. 39, p. 613–620, 2016.

CASTRO, J. P.; MORAES, A. P.; CHASE, M. W.; SANTOS, A. M. S.; BATISTA, F. R. C.; FELIX, L. P. Karyotype characterization and evolution of chromosome number in Cactaceae with special emphasis on subfamily Cactoideae. *Acta Botânica Brasílica*, v. 34, p. 135-148, 2020.

CASTRO, J. P.; SOUZA, L. G. R.; ALVES, L. F.; BARROS & SILVA, A. E.; GUERRA, M.; FELIX, L. P. In: K. Mahold, (Ed.) IAPT/IOPB, Chromosome data 18, **Taxon**, v. 15, p. E1-E6, 2013.

CHIACCHIO, P. B.; MESQUITA, A. S.; SANTOS, J. R. Palma forrageira: uma oportunidade econômica ainda desperdiçada para o semiárido baiano. **Revista Bahia Agrícola**, v. 7, p. 39-49, 2006.

CHRISTENHUSZ, M. J. M.; BYNG, J. W. The number of known plants species in the world and its annual increase. **Phytotaxa**, v. 261, p. 201–217, 2016.

CRUZ, M.; CASAS, A. Morphological variation and reproductive biology of *Polaskia chende* (Cactaceae) under domestication in Central Mexico. **Journal of Arid Environments**, v. 51, p. 561-576, 2002.

FANG, Z.; MORRELL, P. L. Domestication: Polyploidy boosts domestication. **Nature Plants**, v. 2, p. 1-2, 2016.

FUENTES, V. R. **Etnobotânica de cactáceas em Cuba**. In: L.R. González-Torres; A. Palmadora, A., A. Rodriguez (eds). *Memorias del Taller 17 nutrientes de cactus cubanos*. La Habana: Jardim Botânico Nacional. Universidad La Habana, p. 15-24. 2005.

GEPTS, P. Crop domestication as a long-term selection experiment. In: J JANICK, (Ed.), **Plant Breeding Reviews**, v. 24, p. 1-44, 2004.

HARLAN, J. R. **Crops and man**. Foundation for modern crop science series, American Society of Agronomy. Madison, Wisconsin. 1975.

HARLAN, J. R. **Crops and Man**. 2ed. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, Madison, Wisconsin. 1992.

HEINRICH, M.; BREMNER, P. Ethnobotany and Ethnopharmacy – Their Role for Anti-Cancer Drug Development. **Current Drug Targets**, v. 7, p. 239-245, 2006.

HERNÁNDEZ-HERNÁNDEZ, T.; BROWN, J. W.; SCHLUMPBERGER, B. O.; EGUIARTE, L. E.; MAGALLÓN, S. Beyond aridification: multiple explanations for the

elevated diversification of cacti in the New World Succulent Biome. **New Phytologist**, v. 202, p. 1382–1397, 2014.

JUDD, W. S.; CAMPBELL, C. S.; KELLOGG, E. A.; STEVENS, P. F.; DONOGHUE, M. J. **Plant Systematics: A Phylogenetic Approach**, Fourth Edition. Oxford University Press, New York. 2015. 696p.

KOROTKOVA, N.; BORSCH, T.; QUANDT, D.; TAYLOR, N. P.; MÜLLER, K. F.; BARTHLOTT, W. What does it take to resolve relationships and to identify species with molecular markers? An example from the epiphytic Rhipsalideae (Cactaceae). **American Journal of Botany**, v.98, p. 1549–1572, 2011.

LEAL, I. R.; WIRTH, E.; TABARELLI, M. Seed Dispersal by Ants in the Semi-arid Caatinga of North-east Brazil. **Annals of Botany**, v. 99, p. 885–894, 2007.

LEITCH, I. J.; HANSON, L.; LIM, K. Y.; KOVARIK, A.; CHASE, M. W.; CLARKSON, J. J.; LEITCH, A. R. The Ups and Downs of Genome Size Evolution in Polyploid Species of *Nicotiana*. **Annals of Botany**, v. 101, p. 805–814, 2008.

LINS-NETO, E. M. F.; PERONI, N.; MARANHÃO, C. M. C.; MACIEL, M. I. S.; ALBUQUERQUE, U. P. Analysis of umbu (*Spondias tuberosa*) Arruda (Anacardiaceae) in different landscape management regimes: A 18utrien of incipient domestications? **Environmental Monitoring and Assessment**, v. 184, p. 4489–4499, 2012.

LIRA, R.; CASAS, A. Uso y manejo de *Ibervillea millspaughii* (Cogn.) C. Jeffrey, *Melothria pendula* L. y otras especies silvestres de la familia Cucurbitaceae: posibles procesos de domesticación incipiente. **Boletín de la Sociedad Botánica del México**, v. 62, p. 77–89, 1998.

LUCENA, R. F. P.; SOARES, T. C.; VASCONCELOS-NETO, C. F. A.; CARVALHO, T. C. N.; LUCENA, C. M.; ALVES, R. R. N. Uso de recursos vegetais da Caatinga em uma comunidade rural do Curimataú paraibano (Nordeste do Brasil). **Polibotânica**, v. 34, p. 217–238, 2012<sup>a</sup>.

LUCENA, C. M.; COSTA, G. M.; SOUSA, R. F.; CARVALHO, T. K. N.; MARREIROS, N. A.; ALVES, C. A. B.; PEREIRA, D. D.; LUCENA, R. F. P. Conhecimento local sobre cactáceas em comunidades rurais na mesorregião do sertão da Paraíba (Nordeste, Brasil). **Biotemas**, v. 25, p. 281–291, 2012<sup>b</sup>.

LUCENA, C. M.; LUCENA, R. F. P.; COSTA, G. M.; CARVALHO, T. K. N.; COSTA, G. G. S.; ALVES, R. R. N.; PEREIRA, D. D.; RIBEIRO, J. E. S.; ALVES, C. A. B.; QUIRINO, Z. G. M.; NUNES, E. N. Use and knowledge of Cactaceae in Northeastern Brazil. **Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine**, v. 62, p. 1–11, 2013.

LUCENA, C. M.; CARVALHO, T. K. N.; MARÍN, E. A.; NUNES, E. N.; OLIVEIRA, R. S.; MELO, J. G.; CASAS, A.; LUCENA, R. F. P. Potencial medicinal de cactáceas en la región semiárida del Nordeste de Brasil. **Gaia Scientia**, Volume Especial Populações Tradicionais, p. 36–50, 2014.

LUCENA, C. M.; CARVALHO, T. K. N.; RIBEIRO, J. E. S.; QUIRINO, Z. G. M.; CASAS, A.; LUCENA, R. F. P. Conhecimento Botânico Tradicional Sobre Cactáceas no Semiárido do Brasil. **Gaia Scientia**, v. 9, p. 77-90, 2015.

MAJURE, L. C.; JUDD, W. S.; SOLTIS, P. S.; SOLTIS, D. E. Cytogeography of the *Humifusa* clade of *Opuntia* s.s. Mill. 1754 (Cactaceae, Opuntioideae, Opuntieae): correlations with 19 nutrients and morphological traits in a polyploid complex. **Comparative Cytogenetics**, v. 6, p. 53–77, 2012.

NUNES, A. T.; LUCENA, R. F. P.; SANTOS, M. V. F.; ALBUQUERQUE, U. P. Local knowledge about fodder plants in the semi-arid region of Northeastern Brazil. **Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine**, v. 11, p. 1-12, 2015.

NUNES, M. N.; LUCENA, C. M.; FERREIRA, E. C.; CARVALHO, T. K. N.; PEDROSA, K. M.; LIMA-NASCIMENTO, A. M.; NUNES, G. M.; BRASILEIRO, D. P.; LUCENA, R. F. P. Utilização medicinal de espécies da família Cactaceae no semiárido do Brasil: Um estudo de caso na Paraíba. **Revista Brasileira de Gestão Ambiental e Sustentabilidade**, v. 8, p. 593–609, 2021.

OAXACA-VILLA, B.; CASAS, A.; VALIENTE-BANUET, A. Reproductive biology in wild and silvicultural managed populations of *Escontria chiotilla* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. **Genetic Resources and Crop Evolution**, v. 53, p. 277-287, 2006.

ORTEGA-BAES, P.; GODÍNEZ-ALVAREZ, H. 2006. Global diversity and conservation priorities in the Cactaceae. **Biodiversity and Conservation**, v. 15, p. 817–827, 2006.

PEDROSA, K. M.; LOPES, S. L.; CARVALHO, T. K. N.; LUCENA, C. M.; LIMA-NASCIMENTO, A. M.; LUCENA, R. F. P. Traditional management of Cactaceae by local populations in the semi-arid region of Brazil. **Ethnobiology and Conservation**, v. 9, p. 1-13, 2020.

PÉREZ-NEGRÓN, E.; DÁVILA, P.; CASAS, A. Use of columnar cacti in the Tehuacán Valley, Mexico: perspectives for sustainable management of non-timber forest products. **Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine**, v. 10, p. 1-16, 2014.

PITREZ, S. R.; RAMALHO, F. C.; ANDRADE, L. A.; CORDEIRO, J. M. P.; ASSIS, F. N. M.; FELIX, L. P. In: K. Mahold IAPT/IOPB, Chromosome Data 18, **Taxon**, 63, E20-E24, 2014.

PORTAL, R. K. V. P.; LAMEIRA, O. A.; ASSIS, R. M. A.; BARBOSA, S. M. **Avaliação dos aspectos fenológicos da espécie *Cereus jamacarau* L.** Seminário de Iniciação Científica, 18 e Seminário de Pós-graduação da Embrapa Amazônia Oriental, 2, 2014, Belém – PA. Belém: Embrapa Amazônia Oriental, p. 1-5, 2014.

RAIMONDI, J. P.; PERALTA, I. E.; MASUELLI, R. W.; FEINGOLD, S.; CAMADRO, E. L. Examination of the hybrid origin of the wild potato *Solanum ruiz-lealii* Brücher. **Plant Systematics and Evolution**, v. 253, p. 33–51, 2005.

RODRIGUES, T. L.; SOUSA, A. S. B.; SILVA, M. C. A.; NASCIMENTO, R. S.; SOUSA, F. A. R. M.; SILVA, S. M. Quality, 20 nutrients and enzymatic activities of facheiro (*Pilosocereus pachycladus* Ritter) fruits during maturation. **Revista Caatinga**, v. 32, p. 1092 – 1103, 2019.

SANTOS, L. D. N.; PEREIRA, I. M. S.; RIBEIRO, J. R.; LAS-CASAS, F. M. G. 2019. Frugivoria por aves em quatro espécies de Cactaceae na Caatinga, uma floresta seca no Brasil. **Iheringia**, Série Zoologia, v. 109, p. e2019034, 2019.

SILVA, V. A. Diversidade de Uso das Cactáceas no Nordeste do Brasil: Uma Revisão. **Gaia Scientia**, Edição Especial Cactaceae, v. 9, p. 137-154, 2015.

SILVA, R. T.; NOLLET, F.; SANTOS, D. J.; FELIX, L. P.; BURIL, M. T.; BRUNO, R. L. A. Heterochromatin and polyploidy in *Opuntia* Mill. (Cactaceae: Opuntioideae): implications for plant breeding. **New Zeland Journal of Crop and Horticultural Science**, p. 1-20, 2022.

SOLDATI, G. T.; ALBUQUERQUE, U. P. Ethnobotany in Intermedical Spaces: The Case of the Fulni-ô Indians (Northeastern Brazil). **Evidence-Based Complementary and Alternative Medicine**, v. 2012, p. 1- 13, 2012.

SOUZA, R. L. A.; SANTANA, M. F. S.; MACEDO, E. M. S.; BRITO, E. S.; CORREIA, R. T. P. Physicochemical, bioactive and functional evaluation of the exotic fruits *Opuntia ficus-indica* and *Pilosocereus pachycladus* Ritter from the Brazilian caatinga. **Journal of Food Science and Technology**, v. 52, p. 7329–7336, 2015.

STEBBINS, G. L. **Chromosome Evolution in Higher Plants**. Edward Arnold (Publishers) Ltd., London. 1971. 216p.

STEBBINS, G. L. **Variation and Evolution in Plants**. Columbia University Press, New York. 1950. 643p.

TAYLOR, N. P.; ALBUQUERQUE-LIMA, S. Annotated checklist of Cactaceae in the Catimbau National Park, Pernambuco, Brazil. **Bradleya**, v. 38, p. 231–246, 2020.



TERRY, M.; TROUT, K. Regulation of Peyote (*Lophophora williamsii* Cactaceae) in the U.S.A.: a historical 21utrien of religion and politics over 21utrien and medicine. **Journal of the Botanical Research Institute of Texas**, v. 11, p. 147- 156, 2017.

THE PLANT LIST. *Pilosocereus* Byles & G.D.Rowley. Disponível em: <<http://www.theplantlist.org/1.1/browse/>>. Acesso: 10 de outubro de 2022.

WFO. **World Flora Online**. Version 2023, June. Published on the Internet; Disponível em: <<http://www.worldfloraonline.org.>>. Acesso: 10 de junho de 2023.

WOLF, B. O.; DEL RIO, C. M. How 21utrientes are columnar cacti as sources of water and 21utrientes for desert consumers? A review. **Isotopes in Environmental and Health Studies**, v. 39, 53–67, 2003.

ZAPPI, D. *Pilosocereus* (Cactaceae): the genus in Brazil. 3. D. Hunt, N. Taylor (Eds.). Succulent Plant Research Sherborne v. 3. Royal Botanic Garden, Kew, England. 1994. 135p.

ZAPPI, D.; TAYLOR, N. P. *Cactaceae in Flora e Funga do Brasil*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB1434>>. Acesso: 13 de novembro de 2023.

ZHANG, K.; WANG, X.; CHENG, F. Plant Polyploidy: Origin, Evolution, and Its Influence on Crop Domestication. **Horticultural Plant Journal**, v. 5, p. 231-239, 2019.

## **Capítulo I**

**Etnobotânica, sistemática e citogenética da família Cactaceae com ênfase em  
*Pilosocereus pernambucoensis* F.Ritter (Cactaceae: Cactoideae)**

Artigo de revisão a ser enviado a Revista Brasileira de Geografia Física

Qualis A2

# Etnobotânica, sistemática e citogenética da família Cactaceae com ênfase em *Pilosocereus perambuensis* F.Ritter (Cactaceae: Cactoideae)

Cattleya do Monte Pessoa Felix<sup>1</sup>, Reinaldo Farias Paiva de Lucena<sup>2</sup>, Camilla Marques de Lucena<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Programa de Pós-Graduação em Desenvolvimento e Meio Ambiente, Centro de Ciências Exatas e da Natureza, Campus I Lot. Cidade Universitária, PB, 58051-900.

<sup>2</sup> Universidade Federal do Mato Grosso do Sul. Instituto de Biociências. Laboratório de Etnobotânica, Grupo de Pesquisa em Estudos Multidisciplinares e Socioecológicos, Campo Grande, Mato Grosso do Sul, Brasil, CEP 79070-900.

## Resumo

A família Cactaceae é um grupo de plantas perfeitamente adaptado aos ambientes áridos e semiáridos do Continente Americano, com destacada participação na paisagem florística desses ambientes. Nessa revisão abordamos questões relacionadas aos usos etnobotânicos, sistemática da família e variação cromossômica numérica em Cactaceae como um todo e no gênero *Pilosocereus* em particular, com ênfase especial para *P. perambuensis*. São contemplados aspectos históricos da etnobotânica, citogenética, usos e potencialidades para a produção de metabólitos secundários. A família é amplamente utilizada por diferentes populações do Continente Americano, em especial como recurso alimentício, forrageiro, medicinal, ornamental e madeireiro, dentre outros. É um grupo neotropical monofilético com 94 gêneros e 1.150 espécies subdividido em quatro subfamílias: Pereskioideae, Opuntioideae, Cactoideae e Maihuenioideae. Compreende aproximadamente 94 gêneros e 1.150 espécies, enquanto *Pilosocereus* tem ampla distribuição no Continente Americano, sendo formado por 42 espécies, 29 das quais ocorrem no Brasil. Os números cromossômicos variam  $2n = 22$  na maioria das espécies, a  $2n = 88$  para uma única população de *Pilosocereus gounellei*. Para *P. perambuensis* há registro de  $2n = 44$  para várias populações da Paraíba, Pernambuco e Alagoas e  $2n = 22$  para uma única população de Pernambuco. Esta espécie tem problemas de delimitação taxonômica, com pelo menos três nomes envolvidos nos seus limites: *Pilosocereus perambuensis*, *P. pachycladus* subsp. *perambuensis* e *P. pachycladus* subsp. *viridis*.

**Palavras-chave:** Cactaceae na alimentação, Domesticação de Cactaceae, Facheiro, Uso Medicinal, Poliploidia

## Abstract

The Cactaceae family is a group of plants perfectly adapted to the arid and semi-arid environments of the American Continent. In this review, we address issues related to ethnobotanical uses, family systematics, and numerical chromosomal variation in Cactaceae as a whole and in the genus *Pilosocereus* in particular, with emphasis on *P. perambuensis*. Historical aspects of ethnobotany, cytogenetics, uses, and potential for the production of secondary metabolites are considered. The family is widely used by different populations in the American Continent, especially as a food resource, fodder, medicinal, ornamental, and timber resource, among others. It is a monophyletic neotropical group with 94 genera and 1,150 species subdivided into four subfamilies: Pereskioideae, Opuntioideae, Cactoideae, and Maihuenioideae. The Cactaceae family comprises approximately 94 genera and 1,150 species, while *Pilosocereus* has a wide distribution in the American Continent, consisting of 42 species, of which 29 occur in Brazil. Chromosomal numbers vary from  $2n = 22$  in most species to  $2n = 88$  for a single population of

*Pilosocereus gounellei*. For *P. pernambucoensis*,  $2n = 44$  is recorded for several populations in Paraíba, Pernambuco, and Alagoas, and  $2n = 22$  for a single population in Pernambuco. This species has taxonomic delimitation issues, with at least three names involved within its boundaries.

**Keywords:** Domestication of Cactaceae, Facheiro, Medicinal uses, Cactaceae in food, Polyploidy.

## Introdução

A família Cactaceae é uma das grandes famílias de Angiospermas de ocorrência quase exclusiva do Continente Americano, com 94 gêneros e 1.150 espécies, subdivididas em quatro subfamílias: Maihuenioideae, Pereskioideae, Opuntioideae e Cactoideae (Ortega-Baes e Godínez-Alvarez, 2006; Bárcenas et al., 2011; Christenhusz e Byng, 2016). São plantas que tipicamente ocorrem climas áridos, embora também ocorram em uma ampla diversidade de climas, solos e ecossistemas, sendo conhecidos quatro centros de diversidade (Taylor, 1997; Ortega-Baes e Godínez-Alvarez, 2006): Estados Unidos, México, Região Andina e Brasil, onde ocorrem 273 espécies e 39 gêneros, sendo 195 espécies endêmicas do país (Zappi e Taylor, 2022). É um grupo de plantas mais evidente no domínio fitogeográfico da Caatinga, mas é bastante diverso nos domínios da Floresta Atlântica e Cerrado (Cruz e Casas, 2002; Bárcenas et al., 2011; Zappi et al., 2023). Apesar de serem plantas típicas de regiões secas, a maior riqueza de Cactaceae para o território Brasileiro é referida para a região Sudeste (29 gêneros, 137 espécies), seguida pelas regiões Nordeste (25 gêneros, 114 espécies), Sul (16 gêneros, 89 espécies), Centro-Oeste (22 gêneros, 53 espécies) e Norte (11 gêneros e 26 espécies). A Região se destaca por apresentar a maior diversidade de Angiospermas decorrente das condições climáticas e edáficas favoráveis (e Castuera-Oliveira et al., 2020). Para o Nordeste, a maior riqueza de espécies ocorre no domínio fitogeográfico da Caatinga, totalizando 24 gêneros e 89 espécies (Zappi e Taylor, 2023). Esse domínio fitogeográfico apresenta uma riqueza florística relativamente elevada de Angiospermas, com 3.347, 962 gêneros e 153 famílias, se destaca pelo percentual elevado endemismos para esse domínio, em torno de 15% de sua flora (Fernandes et al., 2020).

Para o Brasil relativamente poucos estudos abordam o uso e manejo de cactáceas (Lucena et al., 2012; Pedrosa et al., 2020). Tais pesquisas destacam a importância para o entendimento da experiência humana no desenvolvimento de técnicas de manejo que possam ser úteis no aproveitamento dessas espécies, suportando assim estratégias para a conservação e restauração da vegetação. Também permitem entender o processo de domesticação, valorização e conservação dos recursos ambientais, auxiliando o entendimento das ações humanas sobre a natureza e dos fatores culturais envolvidos (Albuquerque, 2005). A domesticação é um processo conduzido pelo homem, onde são favorecidos os fenótipos que apresentam algum tipo de vantagem social, cultural e/ou econômica. Essas ações têm geralmente como consequência ocasionar alterações fenotípicas e modificações na estrutura genética das populações da espécie domesticada (Lira & Casas, 1998; Gepts, 2004; Casas et al., 2006). Domesticar pode ser compreendido como “levar à casa”, se apropriando dos elementos da natureza (Harlan, 1975). Nesse sentido, domesticar significa ajustar os organismos aos contextos humanos, o que está relacionado ao processo de seleção artificial, favorecendo a frequência dos fenótipos desejáveis e desfavorecendo ou eliminando fenótipos e genótipos indesejáveis (Harlan, 1992; Casas et al., 2007). Alguns estudos têm demonstrado que a seleção artificial e o processo de domesticação podem causar variações morfológicas nas populações manejadas, assim como ocasionar alterações na biologia reprodutiva da espécie (Casas et al., 1999; Cruz e Casas, 2002; Oaxaca- Villa et al., 2006). Desse modo, a domesticação e a interação entre plantas e comunidades podem gerar numerosas alterações na planta, especialmente alterações reprodutivas e morfofisiológicas, que ocasionam uma maior dependência do vegetal em relação ao manejo humano (Lira e Casas, 1998).

Uma das alterações como consequência da domesticação, é a elevada incidência de poliploidia entre diferentes espécies cultivadas (Fang e Morrell, 2016; Akagi et al., 2022). Assim, plantas mundialmente cultivadas, como *Solanum tuberosum* L. (Raimondi et al., 2005), *Nicotiana*

*tabacum* L. (Leitch et al., 2008) e *Musa* spp. (Akagi et al., 2022), entre outras, são todas poliploides (Zhang et al., 2019). De modo similar plantas cultivadas ou silvestres em processo de domesticação, como nos gêneros *Zingiber* Mill. e *Curcuma* L., a poliploidia é notavelmente dominante (Anamthawat-Jónsson e Umpunjun, 2020). Para a família Cactaceae, especialmente na subfamília Opuntioideae, é conhecida a elevada incidência de poliploidia entre espécies domesticadas do gênero *Opuntia* (L.) Mill., como em alguns cultivares de *O. undulata* Griffiths, *O. larreyi* F.A.C.Weber e *O. ficus-indica* (L.) Mill. (Silva et al., 2022).

A Mesoamérica é considerada um dos principais centros de domesticação de vegetais, isto porque possui grande diversidade florística unida a herança cultural de povos tradicionais como indígenas ou povos estabelecidos em uma mesma área por um longo período. Esses povos tradicionalmente utilizam e manejam plantas nativas, incluindo diferentes espécies de cactos para usos culturais, sociais, econômicos e tecnológicos (Casas et al., 1999a,b; Casas et al., 1997ab; Arellano e Casas, 2003). Em nosso país essas práticas foram muitas vezes perdidas devido a ação dos colonizadores na aculturação, escravidão ou extermínio de muitos povos indígenas. Na

Paraíba e outros estados do Nordeste é amplamente conhecido o total extermínio dos povos tapuias da nação Cariri juntamente com seu milenar legado cultural relacionado ao uso e manejo da flora local totalmente esquecido pelas populações atuais da região (Almeida, 1978). Contudo, no vizinho estado de Pernambuco, o povo Fulni-ô ainda mantém muitas de suas tradições, o que

tem permitido não só o resgate desse conhecimento, como também influenciado ações de conservação para flora e fauna na área de domínio do seu território (Soldati e Albuquerque, 2012; Silva, 2015). Na região Nordeste do Brasil, investigações sobre práticas de manejo aplicadas as cactáceas estão sendo iniciadas com base em levantamentos etnobotânicos que evidenciam o uso dessas espécies para diferentes finalidades (Lucena et al., 2014, 2015; Nunes et al., 2015, 2021).

A etnobotânica busca entender a dinâmica do uso dos recursos naturais por meio da interação de diferentes etnias populacionais junto aos recursos (Albuquerque, 2000). Nessa perspectiva, essas pesquisas têm contribuído no fornecimento de dados que identificam as práticas sustentáveis pelas populações locais, fornecendo alternativas que visam contribuir com o planejamento de estratégias de desenvolvimento sustentável, uma vez que esta ciência busca correlaciona estudos científicos e a realidade local (Albuquerque e Andrade, 2002).

As Cactaceae possuem potencial utilitário para as populações humanas em várias regiões do neotrópico (Fuentes, 2005; Blancas et al., 2010; Lucena et al., 2012b). Suas necessidades sociais e abundância das plantas estão relacionadas aos seus usos e atreladas à cultura e economia local (Lucena et al., 2015). Relacionado a isso, diversas investigações etnobotânicas a respeito do manejo de Cactaceae têm sido realizadas em várias partes do mundo (Pérez-Negron et al., 2014; Casas et al., 1997, 2007; Lucena et al., 2013), notavelmente em países como México (Casas et al., 2001; Blancas et al., 2010), Cuba (Fuentes, 2005), Colômbia (Fernández-Alonso, 2006), Estados Unidos (Heinrich e Bremner, 2006) e Brasil (Lucena et al., 2012ab, 2013, 2015). Essas pesquisas buscam investigar comunidades tradicionais, como agricultores, caçaras, entre outros grupos étnicos que influenciam no uso diferenciado dos recursos em cada ambiente (Lins-Neto et al., 2012).

Na região semiárida do Brasil (Nordeste), as populações tradicionais geralmente agricultores(as), utilizam as partes úteis principalmente para produção de artefatos para construções rurais (a exemplo da confecção de ripas para telhados e cercas-vivas) e forragem animal, já que são um dos únicos recursos vegetais disponíveis durante todo o ano (Lucena et al., 2012a, 2013). Os frutos são utilizados na alimentação humana, tanto *in natura*, quanto na fabricação doces e cocadas (Lucena et al., 2015), enquanto os cladódios são usados principalmente para alimentação animal. Por outro lado, populações tradicionais do México e Mesoamérica utilizam as partes vegetativas e frutos de cactos principalmente para alimentação humana (Casas et al., 2003; Wolf e Del Rio, 2003).

As cactáceas, entre as plantas com uso etnobotânico, se destacam como uma das famílias de utilização mais antiga, com registro pelos povos pré-colombianos do uso religioso do "peyote", *Lophophora williamsii* (Lem. ex J.F.Cels) J.M.Coult. em decorrência do seu conteúdo em alcaloides (Terry e Trout, 2017). Para a Região Nordeste, as cactáceas são amplamente utilizadas na medicina tradicional, como ornamentais, na produção de cosméticos, como material de construção e na alimentação de rebanhos e humanos (Andrade et al., 2006; Chiacchio et al., 2006;

Andrade, 2006, 2008; Lucena et al., 2012ab; Portal et al., 2014). Dentre os diversos usos das Cactáceas pela população humana, a aplicação na medicina tradicional é a atividade mais antiga e que agrega o maior número de tipos diferentes de cactos (Albuquerque et al., 2010) como, por exemplo, o parênquima do cladódio *Pilosocereus perambuensis*, utilizado no combate a vermes intestinais (Andrade, 2008).

O gênero *Pilosocereus* compreende atualmente um total de 42 espécies reconhecidas, em sua maioria sul-americanas (Hunt et al., 2006), embora algumas vezes esse número seja estimado em 93 espécies (The Plant List, 2022; WFO, 2023). Entre as Cactaceae do semiárido nordestino, *P. pachycladus* Ritter se destaca pela sua ampla ocorrência (Zappi, Zappi, 1994), sendo as maiores densidades de indivíduos dessa espécie registrada para o estado da Paraíba, principalmente na microrregião Cariri Paraibano (Barbosa et al., 2015). São plantas arborescentes com até dez metros de altura, com caules eretos verdes, verdes azulados ou glaucos. Até recentemente eram reconhecidas duas subespécies sob a denominação de *Pilosocereus pachycladus*: *P. pachycladus* subsp. *pachycladus* que ocorre na Bahia e Minas Gerais e *P. pachycladus* subsp. *perambuensis* (F. Ritter) Zappi com distribuição principalmente ao norte da Bahia nos estados do Piauí, Ceará, Pernambuco, Paraíba e Rio Grande do Norte (Zappi, 1994; Anderson, 2001). Contudo, *Pilosocereus pachycladus* subsp. *perambuensis* foi elevado à categoria de espécie com base em dados da filogenia molecular (Lavor et al., 2018, 2020). Todavia, essa proposta não tem sido aceita pela Flora e Funga do Brasil que continua tratando esse táxon em nível de subespécie (Zappi e Taylor, 2023). Recentemente, Taylor e Albuquerque-Lima, 2020) descreveram uma nova subespécie, *P. pachycladus* subsp. *viridis* Taylor & Albuquerque-Lima com distribuição restrita ao leste de Pernambuco, Paraíba e Rio Grande do Norte (Taylor, Albuquerque-Lima, 2020, Zappi e Taylor, 2023). Apresenta frutos coloridos e sementes envolvidas por uma polpa carnosa adocicada, dispersas primariamente por pássaros (Santos et al., 2019) e secundariamente por formigas (Leal et al., 2007). Trata-se de uma planta utilizada por populações locais de várias localidades da região Nordeste (revisado por Silva, 2015), com registros de uso como forrageira, construção, alimentação, combustível, tecnologia, medicinal, sombra, ornamental e veterinário (Alves et al., 2014; Lucena et al., 2015). A espécie possui compostos secundários com atividade antioxidante e antienzimática (Souza et al., 2015; Rodrigues et al., 2019), além de compostos que inibiram a resistência bacteriana aos antibióticos (Brito-Filho et al., 2017). Populações locais do Cariri Paraibano manejam essa espécie para fins forrageiros através da retirada parcial e cuidadosa dos cladódios (o que permite a regeneração do espécime utilizado), bem como pelo cultivo para uso como forragem, cerca viva e/ou ornamental (Pedrosa et al., 2020).

Para a família Cactaceae a poliploidia tem se revelado um importante mecanismo de especiação, sendo frequente a ocorrência de autopoliploides (sem hibridização interespecífica) e alopóliploides (resultantes de hibridização interespecífica), especialmente frequentes no gênero *Opuntia* (Majure et al., 2012; Castro et al., 2016, 2020). *Pilosocereus* é cariológicamente pouco estudado, com registro numérico para 13 das suas 42 espécies e três números cromossômicos conhecidos:  $2n = 22$  para 11 espécie e  $2n = 44$  em três, duas delas com poliploidia intraespecífica e  $2n = 88$  para uma única população de *P. gounellei* (F.A.C.Weber ex K.Schum.) Byles & G.D.Rowley (Castro et al., 2016, 2020). Para *Pilosocereus perambuensis* são conhecidos dois números cromossômicos,  $2n = 22$  para uma única população de Pernambuco e  $2n = 44$  para várias populações da Paraíba, Pernambuco e Alagoas (Pitrez et al., 2014; Castro et al., 2013, 2020). Nesse caso, sendo a espécie manejada por populações locais, o predomínio de poliploides é compatível com a hipótese de que genótipos poliploides são melhores adaptados ao manejo, cultivo e ambientes ecologicamente alterados (Stebbins, 1950, 1971). Nesse trabalho será revisada a literatura, buscando entender os principais usos etnobotânicos da família Cactaceae, com ênfase em *P. perambuensis*, sua sistemática, limites taxonômicos e variação cromossômica, além de serem abordados aspectos relacionadas aos usos etnobotânicos, sistemática da família e a variação cromossômica numérica em Cactaceae como um todo e no gênero *Pilosocereus* em particular, além de aspectos históricos da etnobotânica, citogenética, usos, potencialidades para a produção de metabólitos secundários.

## Material e Métodos

Esta revisão foi realizada utilizando buscas em sites como Scielo (<https://www.scielo.org/>) Google Acadêmico (<https://scholar.google.com.br/>), ScienceDirect (<https://www.sciencedirect.com/>), Periódico Capes (<https://www-periodicos-capes-gov-br.ezl.periodicos.capes.gov.br/>), Scopus (<https://www.scopus.com/home.uri>) e Sci-Hub (<https://sci-hub.hkvisa.net/>), buscando através das palavras chaves *Pilosocereus*, *Pilosocereus pernambucoensis*, *Pilosocereus pachycladus*, *Pilosocereus pachycladus* subsp. *pernambucoensis*, ethnobotany, ethnobiology, medicinal plants, medicinal uses, traditional communities, cytogenetics, Cactaceae cytogenetics, *Pilosocereus* cytogenetics, CMA/DAPI, FISH, entre outras, buscadas como palavras isoladas e associadas. Todas as referências de interesse foram obtidas como documentos em PDF disponibilizados na WEB, ou através impressos originais do acervo de bibliotecas. Quando não disponíveis, alguns artigos foram adquiridos pela solicitação direta aos autores via correio eletrônico ou via sites como “Academia” <https://www.academia.edu/>).

## Desenvolvimento

### *História da Etnobotânica*

O termo etnobotânica foi proposto, no final do século XIX, por Harsberger em 1895 que posteriormente apresentou uma definição cientificamente aceitável que consistia em um texto descritivo que buscava listar as plantas e seus usos (Hunt, 1999; Albuquerque et al., 2013). Com a publicação de “Purposes of Ethnobotany” por Harshberger (1896), a etnobotânica foi estabelecida como uma disciplina acadêmica (Camou-Guerrero et al., 2016.). Contudo, a obtenção de informações e usos de plantas pelos povos aborígenes foi iniciada pelos exploradoreseuropeus, viajantes e missionários que observaram e documentaram essas relações entre povos nativos e plantas (veja, por exemplo, Spix e Martius, 2017). Está inserida no âmbito da Etnobiologia (Albuquerque, 2002) e pode ser definida como o estudo das inter-relações entre os seres humanos e as plantas em sistemas dinâmicos (Ford, 1978; Alcorn, 1995). Com o decorrer do tempo, a construção teórica da etnobotânica evidenciou a relação entre a longevidade histórica de sua prática e os padrões acadêmicos contemporâneos associando as técnicas da etnografia e a botânica aplicada (Balick e Cox, 1996; Hamilton et al., 2003). Apesar de sua definição recente, estima-se que a etnobotânica existe desde os primeiros contatos da espécie humana com o reino vegetal (Schultes e Reis, 1995). Portanto, trata-se de um importante instrumento para levantar, registrar e compreender e qualificar os dados sobre o conhecimento e uso das plantas de uma determinada comunidade.

A etnobotânica tornou-se totalmente acadêmica após o primeiro doutorado concedido a David Barrows em 1900 pela Universidade de Chicago e, posteriormente, pelo estabelecimento de um programa de pós-graduação em nível de mestrado em etnobotânica entre os anos de 1930 e 1950 na Universidade do Novo México, envolvendo estudos de etnobotânica e botânica econômica (Cotton, 1996). Contudo, apenas a partir da década de 1990, foi estabelecido um novo cenário pelo significativo aumento das publicações de artigos científicos, desenvolvimento de novas metodologias e estabelecimento de índices quantitativos, além do constante aperfeiçoamento das metodologias então aplicadas (Oliveira et al., 2009; Ritter et al., 2015). Com isto, os estudos etnobotânicos cresceram em todo o mundo, se concentrando na América Latina que em especial na Colômbia, México e Brasil (Hamilton et al., 2003). A essa nova ciência é atribuído o estudo das inter-relações plantas/comunidades em um contexto cultural, não morfológico e/ou sistemático, considerando a conjuntura histórica, temporal e espacial que norteiam a relação homem-planta (Albuquerque, 1997).

Dentro da etnobiologia, a etnobotânica, há algumas décadas, vem sendo considerada uma das áreas com maior número de trabalhos científicos, diversidade de temas e métodos (Begossi, 1993; Albuquerque, 2001). Tem sido praticada nos últimos anos com maior intensidade por muitos cientistas que reconhecem o seu papel como uma das principais mediadoras do conhecimento tradicional e desenvolvimento dos povos (Hamilton et al. 2003).

### *Cactaceae: aspectos gerais e etnobotânica*

A família Cactaceae está inserida na ordem Caryophyllales juntamente com 36 outras famílias, incluindo muitas plantas suculentas como Aizoaceae, Talinaceae e Portulacaceae, entre outras (APG IV, 2016). Faz parte de um grupo de plantas xerófilas perenes com adaptações morfológicas, fisiológicas e funcionais, o que lhes possibilita sobreviver em climas quentes e secos (Taylor e Zappi, 2004). Apresenta metabolismo ácido das crassuláceas (CAM), o que lhes permite obter altas concentrações de CO<sub>2</sub> (dióxido de carbono) à noite enquanto os estômatos estão abertos, e armazenam o carbono para fotossíntese durante o dia, quando os estômatos estão fechados, reduzindo assim, a perda de água por evapotranspiração (Luttge, 2004; Taiz e Zeiger, 2010). Devido às adaptações aos estresses ambientais causados pelas condições edafoclimáticas das diferentes regiões áridas e semiáridas, os cactos desenvolveram uma vantagem competitiva para ambientes com escassez hídrica, como habitats áridos, semiáridos e epifíticos (Taiz e Zeiger, 2010).

As Cactaceae possuem espinhos, que são folhas modificadas que protegem contra o ataque de predadores e evitam a desidratação devido à perda excessiva de água pelas folhas (Taylor e Zappi, 2004). Seus frutos são geralmente bagas carnosas que, entretanto, variam bastante em forma e tamanho, podendo ser tomentosos, espinhosos e escamosos, de cores branca, vermelha, amarela ou azul (Almeida et al., 2018), adaptados a dispersão por animais ou por fatores abióticos como o vento e a água (Griz e Machado, 2001; Gomes et al., 2014). São reconhecidos 94 gêneros, 1.150 espécies (Christenhusz e Byng, 2016; Christenhusz et al., 2017) para as regiões tropicais e temperadas das Américas (América do Norte, Central e do Sul) (Rego et al., 2012), com quatro centros principais de diversidade (Taylon e Oldfield 1997; Ortega-Baes et al., 2010): os Estados Unidos, México, Região Andina e Brasil. No entanto, *Rhipsalis baccifera* (Sol.) Stearn, é uma espécie com distribuição mais ampla, ocorrendo na América do Sul, África continental, Madagascar e Sri Lanka, onde se suspeita que tenha sido introduzido por aves migratórias (Barthlott et al., 2005; Cavalcante et al., 2013; Oulo et al., 2020).

As espécies de Cactaceae estão distribuídas desde o sul do Canadá, até a região da Patagônia, no sul da América do Sul, incluindo algumas ilhas do Caribe (Hunt e Taylor, 1990). São mais diversificadas no México, para onde são referidas 677 espécies, considerado o segundo centro de cactos mais diversos do mundo (Villaseñor, 2016). Outro centro de diversidade são os Andes da América do Sul, principalmente os Andes Peruanos e Bolivianos (Arakaki et al., 2011, Calvente et al., 2011). A família provavelmente começou a se diversificar em ambientes áridos e semiáridos do Neotrópico, há cerca de 35 milhões de anos (Arakaki et al., 2011). Suas espécies, de um modo geral, apresentam características adaptativas que lhes permitem crescer e sobreviver em condições de baixa umidade o que proporcionou uma excepcional diversificação nas regiões áridas e semiáridas do Continente Americano (Godínez-Álvarez, 2003; Larrea-Alcázar e Soriano, 2008; Ferreira et al., 2016). Constituem uma das poucas fontes de água e alimentos disponíveis para animais silvestres e domésticos durante os períodos de seca prolongada (Cavalcanti e Resende, 2007). São plantas com uma considerável importância cultural e econômica para as populações humanas que vivem em ambientes áridos e semiáridos, conforme destacado em grande número de trabalhos, o que se traduz especialmente, em variadas formas de uso na alimentação animal (Cavalheiro, 1974; Braga, 1976; Gomes, 1977, Araújo et al., 2021) e humana (Braga, 1976; Gomes, 1977; Cardoso et al., 2023).

A porção leste do território brasileiro se destaca por apresentar uma significativa riqueza, diversidade e endemismo para gêneros e espécies, sendo por isso considerado o terceiro maior centro de diversidade para a família Cactaceae (Taylor e Zappi 2004; Carvalho et al., 2022). Curiosamente, a região Nordeste do Brasil, caracterizada pelo clima semiárido e uma vegetação típica, a Caatinga (Queiroz et al., 2017), apresenta uma menor riqueza de espécies quando comparada à região Sudeste (Zappi et al., 2011; FFB, 2023). No entanto, os cactos são um símbolo de resistência às condições climáticas limitantes, com uma rica diversidade e abundância de espécies, representadas por cerca de 113 espécies nativas, das quais 79 são endêmicas (Zappi et al., 2011, FFB, 2023). De acordo com Oliveira (1996) na porção semiárida do Nordeste brasileiro, as cactáceas se destacam por suprir necessidades hídricas e como uma alternativa alimentar. Nesse



ambiente, as palmas forrageiras *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. e *O. cochenillifera* (L.) Mill., constituem um recurso ideal para alimentação animal nessa região de baixa produtividade de massa verde (Rocha, 2012).

Para a alimentação humana na região Nordeste, as cactáceas nativas têm um uso mais limitado devido falta de costume das populações locais na utilização desse recurso alimentar. Na região tem sido usado na alimentação humana, frutos de *Cereus jamacaru* DC (mandacaru) e *Xiquexique gounellei* (F.A.C.Weber ex K.Schum.) Lavor & Calvente, que costumam ser apreciados em determinadas comunidades no Nordeste, podendo ser consumidos *in natura*, ou como produtos beneficiados (Zappi et al., 2011; Kamble et al., 2017; Araújo et al., 2021).

Muitas espécies de Cactaceae têm sido empregadas tratamento de várias doenças, especialmente inflamações, febres, gripe, infecção urinária, cólicas intestinais, inflamações no útero, “engasgado”, “rendidura”, dor de dente, cólica menstrual, afecções da coluna, “ressecamento”, problemas renais e de uretra, problema de prótese, sífilis, “estrepe”, problemas no intestino, “doença do tempo”, “barriga inchada” e “disenteria” (Agra et al., 2007, 2008). Essa prática é antiga na região e reproduz conhecimentos tradicionais geralmente de transmissão oral (Andrade, 2002).

As cactáceas também podem ser empregadas como cercas-vivas (Andrade-Lima 1989; Barros, 1985; Nascimento et al., 2009), na marcenaria para a confecção de portas, janelas, ripas e caibros (Braga, 1976; Lima, 1996; Estrada-Castillón, 2021), sendo reconhecidas como plantas de valor ornamental aplicável em projetos de paisagismo (Khoshbakht e Hammer, 2007). Entre as espécies brasileiras utilizadas como ornamentais (Figura 1) destacam-se várias espécies de *Melocactus* Link & Otto, conhecidos como coroa-de-frade, e o mandacaru, *Cereus jamacaru*, bastante comercializadas para a utilização no paisagismo e como ornamentação interna.



**Figura 1.** Coleção de espécies nativas de Cactaceae do Cactário Guimarães Duke do Instituto Nacional do Semiárido (INSA). **A.** *Cereus jamacaru*, em primeiro plano e diversas espécies de *Pilosocereus*. **B.** Coleção de várias espécies de *Melocactus* (coroa-de-frade).

#### *A família Cactaceae: aspectos taxonômicos e filogenia*

A família Cactaceae é representada por 94 gêneros, 1.150 espécies subdivididas em quatro subfamílias: Cactoideae, Opuntioideae, Pereskioideae e Maihuenioideae, caracterizadas morfológicamente com base na presença ou ausência de folhas, de espinhos gloquidiados e nas características das sementes (Hunt et al. 2013; Christenhusz et al., 2017; Korotkova et al., 2021). Todavia, tem sido demonstrado que Pereskioideae é polifilética, sendo subdivida em dois clados informais: *Pereskia* Mill do Norte e *Pereskia* do Sul, com *P. aculeata* Miller de ampla distribuição incluída no clado Southern *Pereskia* (Bárcenas et al., 2011). É incluída na ordem Caryophyllales juntamente com as famílias Amaranthaceae, Portulacaceae, Molluginaceae, Aizoaceae, entre outras (APG IV, 2016). A família é monofilética, fortemente suportada com dados morfológicos, biosistemáticos e moleculares, com algumas linhagens monofiléticas claramente delimitadas. Por exemplo, a subfamília Cactoideae é caracterizada por apresentar caules com costelas ou tubérculos, enquanto Opuntioideae apresenta aréolas com espinhos gloquidiados (Hernández-

Hernández-Hernández et al. 2011). Ocorre predominantemente em ambientes áridos e semiáridos como na Caatinga Nordeste e no deserto de Atacama no Chile, até ambientes úmidos de floresta tropical, distribuídas desde o nível do mar, até cerca de até mais de 5.000 m de altitude, como nos Andes Peruanos (Taylor, 1997).

As Cactaceae são a segunda maior família endêmica das regiões neotropicais, com quatro principais centros de diversidade: o primeiro ocorre no México e Sudoeste dos Estados Unidos, o segundo na região andina do Equador, Peru, Bolívia e Nordeste do Chile, o terceiro no leste do Brasil, enquanto o quarto centro inclui o Paraguai, Uruguai, Argentina e algumas regiões do Centro-Oeste e Sul do Brasil (Taylor e Zappi, 2004). São plantas arbustivas, ramificadas, com altura variando desde alguns centímetros até mais de seis metros de altura. Possuem caules modificados em aréolas constituídas por folhas modificadas em espinhos, além de cladódios suculentos e fotossintetizantes, muitas vezes articulados, cilíndricos, globulares, alados ou achatados. São plantas tolerantes a escassez hídrica, com flores bissexuadas de ovário ínfero, com numerosas tépalas espiraladas distribuídas ao longo do eixo floral e estames numerosos (Barthlott e Hunt, 1993; Wallace e Gibson, 2002; Mandujano et al., 2010).

Schumann (1890) elaborou o primeiro tratamento taxonômico para as Cactaceae no Brasil para a Flora Brasiliensis de Martius. Nesse caso, a família foi dividida em três subfamílias, Cereoideae, Opuntioideae e Pereskioideae, totalizando 20 gêneros e 131 espécies para o Brasil (incluindo algumas exóticas). Essa classificação baseou-se exclusivamente em caracteres morfológicos, como presença ou ausência de folhas, forma do caule e características do funículo das sementes. Desde então, trabalhos abordando sistemática de Cactaceae têm sido limitados a descrições de novos táxons, floras regionais e revisões de alguns gêneros (Zappi, 1994, Menezes et al., 2013). As únicas abordagens mais amplas para o Brasil, incluem os trabalhos de Taylor e Zappi (2004) que revisaram as Cactaceae para o leste do Brasil e Zappi e Taylor (2023) que listaram e descreveram os 82 gêneros e 483 espécies da família Cactaceae como um todo na Flora e Funga do Brasil.

Para o domínio fitogeográfico da Caatinga, as cactáceas são representadas por aproximadamente 25 gêneros e 97 espécies, das quais 11 gêneros e 88 espécies são endêmicas do território brasileiro (Zappi e Taylor, 2023). Entre as espécies de Cactaceae da Caatinga, algumas são verdadeiramente emblemáticas para a região semiárida do Nordeste, especialmente *Cereus jamacaru* (mandacaru), várias espécies de facheiro (*Pilosocereus* spp.), além do xiquexique (*Xiquexique gounellei*) e várias espécies de coroa-de-frade (*Melocactus* spp.) (Taylor e Zappi, 2004).

Alguns estudos têm demonstrado o potencial utilitário das espécies de Cactaceae no Continente Americano (Jiménez-Sierra e Eguiarte, 2010; Parra et al., 2010; Parra et al., 2012; Pérez-Negrón et al., 2014). No semiárido paraibano, algumas espécies de cactos são importantes na alimentação de rebanhos bovinos, caprinos e ovinos, por apresentar elevada eficiência forrageira aliada a uma particular resistência aos períodos secos (Ferreira et al., 2009). De um modo geral, os cactos são utilizados como ornamentais, para a construção de cercas-vivas, construções rurais e domésticas, como componentes dos jardins e quintais, na medicina popular e até mesmo como espécies bioindicadoras e amuletos mágico-religiosos (Andrade-Lima 1989; Lima 1996; Abrantes et al., 2011; Lucena et al., 2012ab; Lucena et al., 2013, 2014, 2015). Além disso, outros estudos são conduzidos objetivando entender melhor aspectos da taxonomia (Anderson, 2001), da citogenética (Assis et al., 2003; Castro et al., 2013, 2016, 2019), biologia reprodutiva (Nassar e Ramíres, 2004; Rocha et al., 2020) e fenologia (Fonseca et al., 2008).

#### *Etnobotânica de Cactaceae no México e Mesoamérica*

Os cactos possuem um excelente potencial de uso como planta forrageira, frutífera e na alimentação humana, notadamente cladódios jovens que são amplamente utilizados em diversos países do Continente Americano (Shetty et al., 2012). Além disso, partes vegetativas de várias espécies de *Opuntia* utilizadas na alimentação humana, assim como para fins medicinais, sendo, inclusive, utilizadas na indústria farmacêutica (Stintzing e Carle, 2005). O extrato do peyote, *Lophophora williamsii*, é um reconhecido estimulante, do sistema nervoso central, regulador

sono, fome e sede e da pressão arterial (Franco-Molina et al., 2003). É uma das plantas mais reconhecidas, desde tempos imemoriais, pelo seu emprego como psicoativo e alucinógeno, utilizado por povos indígenas dos Estados Unidos. Além do peyote outras espécies do gênero *Echinocereus* Engelm. possuem atividades comprovadamente psicoativas. Por outro lado, *Opuntia streptacantha* Lem. tem sido usada no tratamento do diabetes melitus em pacientes não dependentes de insulina (Gouws et al., 2019). Muitas outras espécies mexicanas (Figura 2) têm diferentes empregos medicinais e alimentícios, embora a maior parte delas não tenham utilização conhecida fora daquele país (Ramírez-Rodríguez et al., 2020). Entre os gêneros de Cactaceae, *Pereskia* tem se destacado ultimamente por apresentar um elevado valor nutricional especialmente pelas suas qualidades bioativas. Nesse particular, *P. aculeata*, uma espécie de ampla distribuição no Continente Americano é muito utilizada como suplemento alimentar ou no preparo de novos produtos alimentícios e formulações farmacêuticas (revisado por Maciel et al., 2021).

Entre os inúmeros usos de espécies de cactos na alimentação humana, o México se destaca pelo extensivo consumo de partes vegetativas e frutos de diferentes espécies de (Casas et al., 2016). Essa variabilidade de usos está relacionada a grande diversidade cultural na Mesoamérica e México que possuem os primeiros registros de espécies domesticadas de cactos, tornando essa região um espaço de relevante interesse científico (Casas et al., 2007). A manipulação e uso continuado de muitas espécies de cactos do México e da Mesoamérica tem como consequência a indução de variações morfológica e fisiológica que favoreçam os interesses sociais, econômicos, culturais e tecnológicos (Casas et al., 1999ab). Essas alterações são consequência de uma cultura milenar, como observado no vale Tehuacán- Cuicatlán, centro de origem dos cactos colunares que apresenta registros do uso na alimentação das populações locais desde os primórdios das civilizações autóctones (Casas e Barbera, 2002, 2014, 2016; Lira et al., 2009).



**Figura 2.** Frutos de espécies de cactos de regiões secas do México. **A.** *Equinocereus* sp. (“biznaga del dulce”), **B.** *Escontria chiotilla* Rose (“jiotilla”), **C.** *Ferocactus* sp. (“borrachitas”), **D.** *Hylocereus* sp. (“pitahaya”), **E.** *Mammillaria* sp. (“chilitos”), **F.** *Myrtillocactus geomettizans* Console (“berry cactus”), **G.** *Opuntia* sp. (“xoconostle”), **H.** *Stenocereus* sp. (“pitaya”) (Ramírez-Rodríguez et al., 2020).

#### *Etnobotânica de Cactaceae no Brasil e Região Nordeste*

O Brasil é considerado o segundo centro de maior diversidade de Cactaceae da América do Sul, com cerca de 82 gêneros e 483 espécies, sendo 15 gêneros e 208 espécies consideradas endêmicas para o país (Zappi e Taylor, 2023). A região Nordeste, apesar de apresentar predomínio de clima semiárido, possui a segunda maior diversidade de espécies de Cactaceae, totalizando 25 gêneros e 113 espécies, sendo 10 gêneros e 96 espécies endêmicas. Desta região, o estado da Bahia se destaca como principal centro de diversidade totalizando 25 gêneros e 104 espécies, 10 gêneros e 89 espécies endêmicas. Por outro lado, a região Sudeste, apesar de possuir

uma maior incidência de clima tropical e subtropical úmido, tem a maior diversidade e endemismo de Cactaceae com 29 gêneros e 136 espécies e 13 gêneros e 116 espécies endêmicas (FFB, 2023). Os cactos ocorrem em ambientes muito diversificados, como na Caatinga, Cerrado, afloramentos rochosos e vegetação de restinga (Taylor e Zappi, 2004). Todavia, na região Centro-Oeste, espécies da família Cactaceae ocorrem com maior frequência nos afloramentos rochosos, especialmente calcáreos do Cerrado e de algumas áreas do Pantanal. São reconhecidas para esta região um total de 22 gêneros e 52 espécies, com três gêneros e 19 espécies endêmicas (FFB, 2023).

Para o Brasil são conhecidos registros de usos para um bom número de espécies de Cactáceas, o que tem sido revelado por numerosos estudos etnobotânicos (Lucena et al., 2005; Andrade et al., 2006; 2008; Albuquerque et al., 2010; Nascimento et al., 2011; Lucena et al., 2012a; 2012b; 2012c; 2013; 2014). Entre as comunidades tradicionais as cactáceas têm sido fonte para vários recursos, tais como: alimento humano, combustível, construção, forragem, mágico religioso, medicinal, ornamental, tecnologia e veterinário (Agra et al., 2007, 2008; Albuquerque, 2001; Albuquerque e Andrade, 2002; Albuquerque et al., 2010; Andrade-Lima, 1989; Andrade et al., 2006; 2008; Lima, 1996; Lucena et al., 2012a; 2012b; 2012c; 2013; 2014; 2015).

Para o uso alimentar, na região Nordeste, utilizam-se os frutos e a polpa dos cladódios de várias espécies (Andrade et al., 2006; Lucena et al., 2013; 2015). Para o uso como combustível são poucas as espécies utilizadas no semiárido paraibano. Contudo, Lucena et al. (2013, 2015) registraram o uso da madeira de duas espécies de cactos colunares, *Cereus jamacaru* subsp. *jamacaru* e *Pilosocereus pernambucoensis* como combustível. Há registro desse tipo de utilização em fogões domésticos nas comunidades rurais de São Francisco, município de Cabaceiras e Santa Rita, no município do Congo, estado da Paraíba (Andrade et al., 2006; Lucena et al., 2013; 2015).

O uso forrageiro dos cactos é frequente no Nordeste do Brasil, com várias espécies nativas e exóticas empregadas na alimentação de caprinos, bovinos e ovinos (Andrade et al., 2006; Lucena et al., 2012c; 2013; 2015; Nunes et al., 2015). As espécies cultivadas são cortadas em pedaços e fornecidas diretamente aos animais (Lucena et al., 2012a; 2012b), enquanto as espécies nativas são inicialmente queimadas para a eliminação dos espinhos e depois cortadas (Lima, 1996; Lucena et al., 2013; 2015). O uso de espécies de *Pilosocereus* como forragem após a queima dos espinhos, é uma prática comum entre os criadores do semiárido nordestino, particularmente durante as grandes secas (Furtado et al., 2016). O uso de cladódios de espécies de cactos nativos e exóticos na suplementação alimentar de cabras leiteiras do semiárido, ocasionou um acréscimo positivo na produtividade leiteira de cabras Saanen, além de uma notável melhoria na qualidade do queijo coalho (Araújo et al., 2023). Além disso, devido a redução na quantidade de fibra, a inclusão de *Xiquexique gounellei* na alimentação de vacas leiteiras, alterou significativamente o comportamento ingestivo desses animais, com redução significativa no tempo de ruminação (Furtado et al., 2016).

Para uso mágico-religioso, algumas espécies são plantadas nos jardins frontais das residências para evitar “mal olhado” e inveja. São citadas para tal finalidade espécies nativas como *Cereus jamacaru* subsp. *jamacaru*, *Melocactus* spp. e *Xiquexique gounellei*, além das espécies cultivadas *Opuntia cochenillifera*, e *O. ficus-indica* (Lucena et al., 2012a; 2012b; 2013; 2015).

Vários estudos etnobotânicos registraram o uso das cactáceas para fins terapêuticos. Diversas espécies da flora da Caatinga são utilizadas como medicinais no combate a tosse, dores de coluna, feridas, furúnculos, infecção urinária, inflamações em geral, problemas renais, reumatismo e inflamações da uretra (Albuquerque, 2001; Albuquerque e Andrade, 2002; Andrade et al., 2008, Lucena et al., 2013; 2014; 2015, 2021). Entre essas espécies destacam-se *Cereus jamacaru*, considerada quase uma panaceia para inúmeras doenças, *Xiquexique gounellei*, contra engasgos e *Pilosocereus pachycladus*, para anemia (Lucena et al., 2013). Em uma comunidade da zona rural de Sertãozinho, na região de Guarabira, Paraíba, *C. jamacaru* foi citado para o tratamento de problemas estomacais, complicações renais e mordida de cobra (Cordeiro e Felix, 2014). Em uma revisão sobre espécies medicinais da flora na região Nordeste do Brasil, Agra et al. (2008) citam um total de 14 espécies de Cactaceae com usos medicinais citadas 19 diferentes tipos de enfermidades, incluindo doenças gástricas, respiratórias, além de diversas infecções e inflamações.

O uso como ornamental das Cactaceae, é referido especialmente pelas mulheres das comunidades rurais que utilizam espécies de *Melocactus* para ornamentação dos seus quintais e jardins (Lucena et al., 2012a; 2012b; 2013; 2015). Outras espécies como *C. jamacaru* (Lima, 1996; Lucena et al., 2012a; 2012b; 2013; 2015), *Xiquexique gounellei* (Lucena et al., 2012a; 2012b, 2013; 2015) e *P. pernambucoensis* (Lima, 1996; Lucena et al., 2013; 2015) são também apreciadas como ornamentais pelos mantenedores familiares (homens e mulheres).

A região Nordeste do Brasil possui uma área de aproximadamente 1.554.292 km<sup>2</sup>, dos quais 912.529 km<sup>2</sup> são cobertos pelo domínio fitogeográfico da Caatinga (IBGE, 2011). Essa vegetação ocupa 56,44% da região, com aproximadamente 28,6 milhões de habitantes, boa parte distribuída pela zona rural, interagindo com as 230 famílias, 1.802 gêneros e 6.314 espécies de Angiospermas (MMA, 2009; FFG, 2023). A Caatinga é caracterizada pela ocorrência de uma vegetação típica, formada principalmente por plantas xerófilas, devido ao clima semiárido caracterizado pela escassez e irregularidade das chuvas (Velloso et al., 2002; Maia, 2012; Zappi et al., 2011; Gusmão et al., 2016). Entre as famílias de plantas que ocorrem nessa vegetação, Cactaceae aparece como uma das mais representativas, com destacada importância para as comunidades rurais (Lucena et al., 2015). As condições edafoclimáticas predominante na Caatinga e seu isolamento de outras vegetações similares, torna esse domínio fitogeográfico favorável ao desenvolvimento das cactáceas e ocorrência de endemismos (Bernardes, 1999; Zappi e Taylor, 2023, FFB, 2023). Além da importância econômica, a família Cactaceae também se destaca pelo grande valor ecológico, pelo fato de compor a base para diversas cadeias alimentares da fauna silvestre local (Zappi et al., 2011; Cavalcante et al., 2013).

Estudos etnobotânicos têm demonstrado uma ampla utilização de várias espécies de cactos por populações locais da região em diferentes categorias de usos, sendo empregadas na construção de cercas vivas, retirada da madeira para fins energéticos e para usos medicinais com diversas indicações terapêuticas (Lucena et al., 2014, 2015). Além disso, as cactáceas da região têm contribuído cada vez mais para o mercado de plantas ornamentais, com espécies rústicas plenamente adaptadas ao regime de secas e insolação intensa, sendo também muito utilizadas na alimentação humana e animal (Taylor e Zappi, 2004; Lucena et al., 2012, 2013, 2015). O uso das Cactaceae como forrageira é comum nas regiões semiáridas como decorrência da falta de pastagens nos períodos de estiagem mais longa, como também por possuírem um bom potencial nutritivo (Cavalcanti e Resende, 2007; Lucena et al., 2012; Nefzaoui et al., 2014). Em uma comunidade do semiárido paraibano, Lucena et al. (2013) registraram o uso na alimentação humana de *Cereus jamacaru*, *Melocactus* sp., *Opuntia cochenillifera*, *O. ficus-indica*, *O. stricta* (Haw.) Haw., *Xiquexique gounellei*, *Pilosocereus pernambucoensis* e *Tacinga palmadora* (Britton e Rose) N.P. Taylor e Stuppy. Por outro lado, na região semiárida da Bahia, o miolo (parênquima aquífero) de uma espécie não identificada de *Melocactus* sp. é utilizado na confecção de doces e o cladódio (“raquete” ou “folha”) de *Opuntia ficus-indica*, utilizado para alimentação humana em forma de saladas ou no preparo de sucos (Andrade et al., 2006). A tendência para o emprego do miolo (polpa) de *Melocactus* sp. também foi registrada em uma comunidade do semiárido paraibano no município de Lagoa (Lucena et al., 2012b). Já na comunidade de São Francisco, Cabaceiras, Paraíba, a palma forrageira, *O. ficus-indica*, é utilizada na alimentação humana, no preparo de doces, bolos, geleias, sopas ou servida com feijão, carne e arroz (Lucena et al., 2013). Além disso, *C. jamacaru* e *P. pernambucoensis*, duas espécies de cactos colunares, são utilizados como recurso para combustível pelo uso da madeira seca como lenha nas comunidades rurais de São Francisco, município de Cabaceiras e, Santa Rita, no município do Congo (Lucena et al., 2013, 2015).

Vários estudos etnobotânicos têm registrado o emprego das cactáceas para fins terapêuticos (Albuquerque, 2001; Albuquerque e Andrade, 2002; Andrade et al., 2007, Lucena et al., 2013; 2014; 2015). No município de Alagoinha, estado de Pernambuco, Albuquerque e Andrade (2002) registraram o uso da casca de *C. jamacaru* para tratar problemas renais. Por outro lado, essa mesma espécie tem sido empregada na comunidade Serrado, em Zabelê, na Chapada do Araripe, estado do Ceará, para tratar enfermidades como asma e febre (Ribeiro et al., 2014). Cinco espécies de Cactaceae nativas, *Cereus jamacaru*, *Melocactus* sp., *Opuntia ficus-indica*, *Xiquexique gounellei* e *P. pernambucoensis*, são empregadas no tratamento de doenças respiratórias e infecciosas, entre outras (Lucena et al., 2013, 2014). Revisando o uso medicinal



das espécies da flora nativa da região Nordeste, Agra et al. (2008) registraram o uso de 13 espécies de cactáceas com fins terapêuticos para diversas enfermidades especialmente infecções, inflamações, problemas respiratórios, hepáticos e renais, entre outros.

#### O gênero *Pilosocereus* Byles e Rowley

*Pilosocereus* tem ampla distribuição no Continente Americano, ocorrendo de leste a oeste da América do Sul, América Central, México, EUA e Índias Ocidentais (Taylor e Zappi, 2004, Lavor et al., 2018). Contudo, o gênero provavelmente, foi originado no semiárido da Região Nordeste do Brasil, sendo consistentemente inserido na subfamília Cactoideae, tribo Cereae, subtribo Cereinae (Hunt e Taylor, 1990; Nyffeler e Eggli, 2010). É um dos grandes gêneros da tribo Cereae, para o qual são reconhecidas cerca de 42 espécies e oito subespécies (Hunt et al., 2013; Franck et al., 2019). Se caracteriza por apresentar hábito de crescimento arbustivo, até arborescente, com ramos colunares distribuídos acima da base, flores com antese noturna, quiropterófilas (Hennessey e Halbeck, 1994, Rivera-Marchand e Ackerman, 2006, Rocha et al., 2007, Menezes et al., 2013; Cordero-Schmidt et al., 2017, Franck et al., 2019; Rocha et al., 2020). Suas flores relativamente curtas, tubo floral glabro, aréolas com presença de tricomas e frutos depresso-globosos, deiscentes (Zappi, 1994).

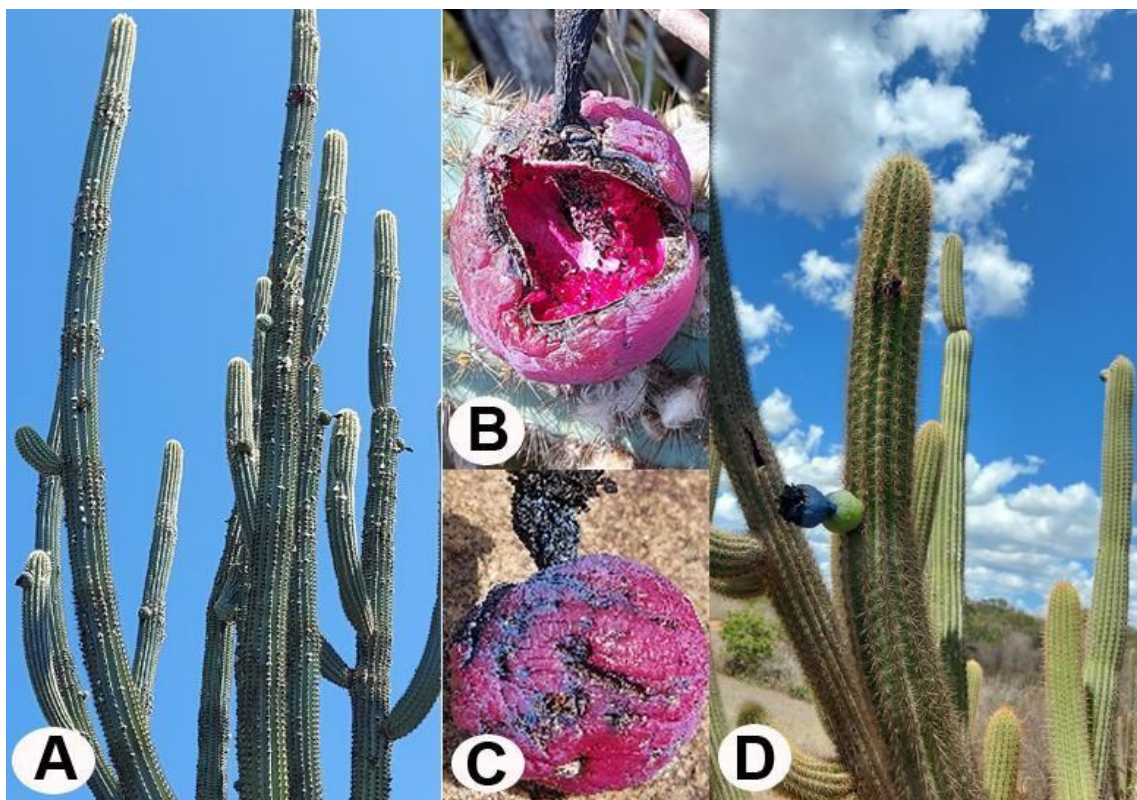
Para o Brasil o gênero é representado por 29 espécies, das quais 25 são consideradas endêmicas (Zappi, 1994; Taylor e Zappi, 2004; Zappi e Taylor, 2023). É um gênero taxonomicamente complexo por não exibir limites interespecíficos e intergenéricos bem definidos, com boa parte das suas espécies insatisfatoriamente resolvidas (Hunt et al., 2013). Essa complexidade taxonômica foi revelada pela recente segregação das espécies que compõem o subgênero *Gounellea* (*P. gounellei* e *P. tuberculatus*) como um gênero filogeneticamente isolado das demais espécies de *Pilosocereus*, denominado *Xiquexique* Lavor, Calvente e Versieux. As espécies que compõem o novo gênero passaram a ser denominadas *Xiquexique gounellei* (F. A. C. Weber) Lavor e Calvente e *Xiquexique tuberculatus* (Werderm.) Lavor e Calvente (Lavor et al., 2020). Outra espécie, como *Pilosocereus bohlei* Hofacker, que aparece em várias análises filogenéticas, como uma linhagem isolada de *Pilosocereus*, está atualmente, inserido no gênero monoespecífico *Caerulocereus* Guiggi, re combinado como *Coerulocereus bohlei* (Hofacker) Guiggi (Guiggi, 2022). As demais espécies brasileiras de *Pilosocereus sensu strictu* formaram um grupo monofilético com bom suporte filogenético (Calvente et al., 2017; Lavor et al., 2020; Fantinati et al., 2021; Romeiro-Brito et al., 2023).

#### *Pilosocereus pachycladus* e *P. pernambucoensis*

Conhecidos como facheiros, essas espécies têm sido motivo de velhos problemas de delimitação taxonômica, ainda hoje não totalmente solucionados. Possuem uma distribuição ampla ocorrendo nas regiões Nordeste e Sudeste, com pelo menos 13 binômios em sinonímia (Taylor e Zappi, 2004). Atualmente são reconhecidas três subespécies: *P. pachycladus* subsp. *pachycladus* F.Ritter, *P. pachycladus* subsp. *pernambucoensis* (Ritter) Zappi e *P. pachycladus* subsp. *viridis* N.P. Taylor e Albuquerque-Lima. Em seu trabalho clássico de revisão do gênero *Pilosocereus*, Zappi (1994) re combinou *P. pernambucoensis* como uma subespécie de *Pilosocereus pachycladus* por considerar que existem sobreposições na distribuição geográficas e também de caracteres morfológicos, especialmente em indivíduos de populações do norte da Bahia e oeste de Pernambuco. *Pilosocereus pachycladus* subsp. *viridis* (Figura 2A) foi descrita recentemente para abrigar as populações de *P. pachycladus* do centro-leste de Pernambuco, Paraíba e Rio Grande do Norte (Taylor e Albuquerque-Lima, 2020).

*Pilosocereus pachycladus* subsp. *pachycladus* (Figura 3A), se caracteriza por apresentar epiderme dos ramos azul pálido, flores com tubo verde claro a marrom muito escuro, levemente a fortemente curvado; tépalas internas brancas, referida apenas para os estados da Bahia e Minas Gerais (Zappi, 1994). Contudo, Taylor e Zappi (2004) consideraram necessária a descrição de novas subespécies para *P. pachycladus*, especialmente para delimitar as populações do Vale do São Francisco entre Bahia e Minas Gerais, vale do Rio de Contas e nordeste de Minas Gerais.

*Pilosocereus pachycladus* subsp. *pernambucoensis* é referida para as regiões localizadas principalmente ao norte do rio São Francisco, nos estados da Bahia, Piauí, Ceará, Rio Grande do Norte, Paraíba, Pernambuco e Alagoas (Zappi, 1994; Taylor e Zappi, 2004). Se caracteriza por apresentar superfície da epiderme mais ou menos glauca ou verde acinzentada, com predomínio de plantas verdes na porção oriental da sua área de distribuição, enquanto as formas glaucas são mais frequentes a oeste. As populações de caule estritamente verde são mais frequentes na porção centro-leste de Pernambuco, Paraíba e Rio Grande do Norte (Figura 3B). Essas populações que geralmente apresentam caule mais estreito, são atualmente reconhecidas como *P. pachycladus* Ritter subsp. *viridis* (Zappi e Taylor, 2023). Esse táxon foi descrito com base em material coletado no PARNA Catimbau em Pernambuco (Taylor e Albuquerque-Lima, 2020) e o trinômio tem sido utilizado para denominar as populações de *P. pachycladus* que ocorrem na porção leste de Pernambuco, Paraíba e Rio Grande do Norte (Zappi e Taylor, 2023).



**Figura 3.** A-B, *Pilosocereus pachycladus* (população de Morro do Chapéu, BA). A, hábito, planta na fase de frutificação; B, fruto maduro com deiscência irregular. C-D, *Pilosocereus pernambucoensis* (sensu Lavor et al., 2020, população de Solânea, PB); C, fruto maduro; D, Hábito na fase de frutificação. Fotos: LPFelix.

Análises filogenéticas moleculares recentes, têm evidenciado que *P. pachycladus* não é monofilético (Lavor et al., 2020; Romeiro-Brito et al., 2023), com pelo menos duas subespécies ocorrendo em ramos filogeneticamente não relacionados. Essa inconsistência levou os autores a propor uma nova combinação de nomes para *P. pachycladus* subsp. *pernambucoensis* que foi

elevado ao nível de espécie, *P. pernambucoensis* F. Ritter, como proposto originalmente na descrição da espécie (Ritter, 1979; Lavor et al., 2020). Outras subespécies de *Pilosocereus*, como *P. aurisetus* subsp. *aurilanus* (Ritter) Zappi, *P. fulvilanatus* subsp. *rosae* (P. J. Braun) Zappi e *P. pentaedrophorus* subsp. *robustus* Zappi também foram elevadas ao nível de espécie, de modo a também formarem grupos monofiléticos (Lavor et al., 2020). Esse posicionamento foi posteriormente confirmado em uma ampla análise filogenética multigênica envolvendo dois *loci* mitocondriais, oito plastidiais e 31 *loci* nucleares (Romeiro-Brito et al., 2023).

Essas inconsistências taxonômicas decorreram de uma rápida diversificação e radiação do gênero no Plioceno-Pleistoceno (há cerca de 2,7 milhões de anos) com divergência das espécies datadas do Pleistoceno Médio e Superior, geralmente em uma mesma região ou associadas a eventos de migração (Lavor et al., 2020; Romeiro-Brito et al., 2022). *Pilosocereus pachycladus* subsp. *viridis* tem sido utilizado pelo site Flora e Funga do Brasil para designar as populações de facheiro que ocorrem na porção leste de Pernambuco, Paraíba e Rio Grande do Norte (Taylor e Zappi, 2023). A nova subespécie foi caracterizada por apresentar ramos sempre verdes com 10-20 costelas com espinhos uniformemente curtos e flores mais estreitas. No presente trabalho, devido a ampla variabilidade morfológica e pela comprovada polifilia de *P. pachycladus*, ao menos por enquanto, optamos por aceitar a proposta de Lavor et al. (2020) e reconhecer *P. pernambucoensis* no sensu amplo (s.l.), incluindo nos seus limites *P. pachycladus* subsp. *viridis*. Contudo, é fundamental que se faça um estudo da variabilidade morfológica e de sequências de DNA, envolvendo uma amostragem mais representativa da diversidade de *P. pachycladus* e *P. pernambucoensis* s.l., para se ter uma ideia dos reais limites desses táxons. Trata-se de uma planta xerófila, robusta, pouco ramificada, armada de espinhos agudos; com flores isoladas, podendo atingir até sete metros de altura, com cladódio colunar, semiereto a ereto, de 7 a 15 cm de diâmetro. Possui costelas inteiras, não segmentadas, espinhos cilíndricos, aciculares e pungentes, sendo 8–12 espinhos centrais, 16–18 espinhos radiais com 5–8 mm de comprimento. Suas flores medem de 60–90 mm de comprimento, por 30–40 mm de largura. Os frutos são subglobosos, com cerca de 40 mm de diâmetro transversal, pericarpo vermelho a roxo, polpa funicular, magenta, com dezenas a centenas de sementes pretas (Zappi, 1994; Menezes et al., 2013). Possui caule suculento, verde, fotossintetizante, cilíndrico com costelas, epiderme revestida por uma cutícula serosa, com poucos estômatos e parede celular sinuosa com projeções tuberculadas e aréolas circulares providas de espinhos pontiagudos. O caule, internamente é verde a verde amarelado, provida de parênquima de reserva aquoso e cilindro vascular constituído de líber e lenho (Schwager, 2010).

Em estrutura primária o caule apresenta córtex amplo arredondado, com feixes vasculares do tipo colateral, sem delimitação entre o córtex e o cilindro vascular neste estágio de desenvolvimento. Feixes vasculares colaterais são visualizados circundando uma medula em número igual à quantidade de costelas. Em estrutura secundária o córtex apresenta-se bastante amplo, com a porção externa rica em cloroplastos, enquanto a porção interna é destituída desse pigmento. O clorênquima forma, em sua porção mais externa, um tecido paliádico com nove camadas de células, enquanto na porção mais interna forma-se uma camada com células de forma arredondada a irregular. Drusas de oxalato de cálcio e células de mucilagem encontram-se distribuídas por todo o córtex, assim como feixes vasculares colaterais providos de bainha parenquimática. Nos limites do córtex com o cilindro central, ocorre uma bainha amilífera. (Silva e Alves, 1999).

#### *Etnobotânica de Pilosocereus pernambucoensis (facheiro)*

O facheiro possui muitos usos etnobotânicos, representando um recurso de massa verde e suculenta durante a estação seca, além de produzir frutos que podem ser utilizados na alimentação, uma característica compartilhada por muitas outras espécies de Cactaceae domesticadas (Chávez-Moreno et al., 2009). Juntamente com dois outros cactos colunares, *Cereus jamacaru* e *Xiquexique gounellei*, é uma das espécies de Cactaceae com maior valor de importância no Agreste de Pernambuco (Lima-Nascimento et al., 2019). A espécie se destaca como planta ornamental e forrageira, utilizada na alimentação de bovinos, caprinos e ovinos, principalmente nas grandes estiagens, além de ser considerada bioindicadora de chuva (Rocha e



Agra, 2002; Lucena et al., 2012). O fruto é uma baga utilizada por humanos e animais silvestres, especialmente pelo lagarto *Tropidurus hispidus* Spix, 1825, seu principal dispersor (Souza-Neto et al., 2021). São frutos oblongos, de coloração variável, desde totalmente verde a vermelho-púrpura durante maturação (Figura 2C). São desprovidos de espinhos no epicarpo, irregularmente deiscentes (Medeiros et al., 2015). É utilizado na arborização de avenidas, praças, ruas e jardins, além de ter emprego já consagrado como forrageira nas grandes secas (Dantas-Araujo et al., 2004). Além disso, a polpa do parênquima cortical é utilizada no preparo de doces, bolos, ensopados, cuscuz, farinha, mousses, pirulitos e sopas, além de seus frutos serem consumidos in natura (Lucena et al. 2013, 2015; Machado et al., 2018; Carvalho et al., 2019). Outros usos culinários do facheiro inclui a confecção dos chamados “palmitos do sertão”, preparo de “escondidinho”, produção de farinha para confecção de “broa preta”, bem como na elaboração de sucos, sorvetes, produtos de panificação e massas, lácteos, bebidas fermentadas alcoólicas e probióticas (Gordiano et al., 2012).

Em populações locais da Caatinga na região Nordeste, a espécie é utilizada na alimentação de humanos e animais, na marcenaria e carpintaria, na confecção de cercas vivas, no sombreamento, como bioindicador, na medicina humana e veterinária (Lucena et al., 2021). Seu uso etnobotânico amplo pode ser confirmado pela espécie ter sido citada para oito de 12 categorias de uso, sendo a espécie mais citada em pesquisa realizada por Lucena et al. (2013) em uma comunidade do município de Cabaceiras, Paraíba. Na medicina doméstica são utilizados principalmente os cladódios cozidos para o tratamento de anemias e gastrites (Lucena et al., 2013; Nunes et al., 2015). *Pilosocereus pernambucoensis* foi citado para o tratamento de anemia (problemas endócrinos, nutricionais e metabólicos) pela ingestão da polpa da planta retirada dos cladódios (Lucena et al., 2014; Silva et al., 2015). Em uma comunidade do município de Congo, entre outros usos, a espécie foi citada para o preparo de um lambedor (xarope doce cozido) para o tratamento de tosse (Lucena et al., 2015).

O facheiro também é empregado no tratamento de inflamações na próstata e infecção urinária, tendo sido isolado um composto, siringaldeído (4-hidroxi-3,5-dimetoxi benzaldeído), que atuou reduzindo a concentração necessária de tetraciclina, norfloxacin e brometo de etídio para inibir o desenvolvimento in vitro de bactérias resistentes a esses antibióticos (Brito-Filho et al., 2017). Além disso, os frutos possuem boa concentração de cinzas e proteínas, além de derivados de betanina e isobetanina que têm ação antioxidante e antienzimática (Souza et al., 2015). Os frutos são uma importante fonte de betalaínas, especialmente betacianinas, sendo os estágios mais adiantados fortemente correlacionados com um aumento na concentração de betalaínas e com a atividade antioxidante (Rodrigues et al., 2019; Cardoso et al., 2023). Quanto a concentração de sólidos solúveis, ocorre uma grande variabilidade entre diferentes experimentos, sendo registrado valores de 3,73 (Rodrigues et al., 2019), 8,20 (Nascimento et al., 2011), e 19,97 °Brix (Souza et al.; 2015). Esses valores discrepantes relacionados a doçura nos frutos de facheiro podem ser consequência da própria variabilidade morfológica dessa espécie, tratada por diferentes autores como três entidades taxonomicamente distintas (Ritter, 1979; Zappi, 1994; Taylor e Albuquerque-Lima, 2020; Zappi e Taylor, 2023). A espécie tem sido empregada na medicina veterinária, sendo a polpa (parênquima cortical) utilizada no tratamento de engasgos, inflamações e limpeza do útero (Lucena et al., 2015, 2021).

Além das aplicações como medicinal, o facheiro tem um potencial ainda pouco explorado para uso doméstico pelas populações locais do semiárido como alimento (Rodrigues et al., 2019). Em um experimento utilizando farinha de arroz e cladódios jovens para a elaboração de snacks, observou-se uma melhor coloração e crocância dos snacks preparados com facheiro do que dos snacks preparados com farinha de trigo. Essa característica torna essas matérias primas potencialmente úteis na elaboração de comidas mais saudáveis e livres de glúten (Ramos et al., 2020). Contudo, deve ser ressaltado que a utilização de facheiro na alimentação humana deve ser encarada com cautela, devido aos seus baixos teores em proteínas e carboidratos (Souza et al., 2015). Por outro lado, a grande variação de sólidos solúveis observada em frutos de três diferentes populações facheiro evidencia a necessidade de ampliar as populações amostradas para se ter uma ideia da real potencialidade da espécie na alimentação (Cardoso et al., 2023).

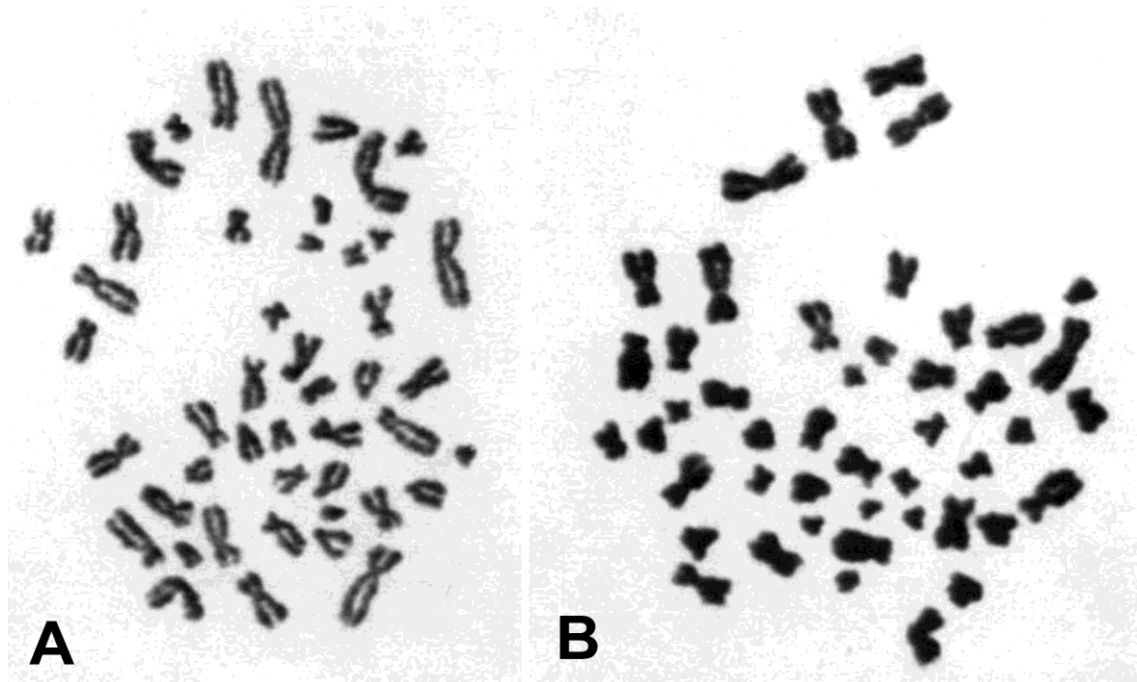
A utilização do facheiro como forragem para o gado, assim como outras espécies de cactos nativas na região semiárida, é uma prática comum, especialmente durante as grandes estiagens. Nesse período, as cactáceas nativas se destacam das demais espécies por constituírem uma importante fonte de forragem, mantendo-se verdes e frescas, mesmo durante as secas mais prolongadas (Góes-Neto et al., 2021). As aves consomem os frutos *in natura* e os ramos (queimados e cortados) são fornecidos como alimento para bovinos, caprinos e ovinos (Lucena et al. 2015; Pedrosa et al., 2015, 2020). Contudo, outra Cactaceae antes incluída no gênero *Pilosocereus*, *Xiquexique gounellei*, tem sido preferida pelos criadores do semiárido, em decorrência de suas melhores qualidades nutricionais. Em um experimento com vacas com lactação média de 15 Kg/dia, não foi observada nenhuma alteração na produção leiteira, nem na composição química do leite, após a substituição de 50% da silagem de sorgo por xiquexique queimado e picado (Silva et al., 2005). O hábito arbustivo e ramificação candelabriforme partindo desde a base no xiquexique (Taylor e Zappi, 2004), facilita a coleta dos cladódios para o suprimento forrageiro (Magalhães, 2014). Por outro lado, o facheiro, por apresentar hábito arbóreo, com troncos e ramos bastante grossos, tem sido utilizado como fonte de madeira e lenha (Lucena et al., 2013). A madeira é usada na fabricação de utensílios de cozinha como colheres e conchas, tábuas, portas, ripas e janelas. Além disso, Lucena et al. (2015) registraram o uso da madeira na fabricação de cabos de ferramentas (picareta e foice). Entretanto, a aplicação madeireira do facheiro tem decrescido bastante nos últimos anos pela maior facilidade na aquisição de madeiras industrializadas (Andrade et al., 2006). Outro uso relativamente comum dessa espécie é seu cultivo como cerca viva, além de indivíduos grandes e muito ramificados fornecerem sombra nas horas mais quentes do dia (Andrade et al., 2006; Lucena et al., 2015, 2021). Outras categorias de uso incluem o emprego da madeira seca do tronco como combustível, construção e tecnologia (Machado et al., 2018). A floração é utilizada como bioindicador de fenômenos naturais (chuva, por exemplo) e a frutificação como sinal de colheita abundante (Carvalho et al., 2019). No uso veterinário, a polpa é utilizada para auxiliar o animal em caso de engasgo, ou para tratar inflamações das fêmeas e para limpeza uterina (Lucena et al., 2015).

#### *Citogenética vegetal*

A característica citogenética mais amplamente utilizada na Citotaxonomia é a variação no número cromossômico, especialmente por ser uma maneira barata, fácil e rápida de se obter informações sobre a macroestrutura do genoma de uma planta (Guerra, 2008). Para a família Cactaceae esse tem sido o parâmetro cariotípico mais comumente analisado, predominando na grande maioria das espécies com registro cromossômico conhecido (Rice et al., 2015). Contudo, em grupos taxonômicos com número e morfologia cromossômica estáveis, como na família Cactaceae, se faz necessário a utilização de técnicas que permitam uma diferenciação longitudinal dos cromossomos (Castro et al., 2013, 2016, 2020). Essas técnicas permitem reconhecer no cariótipo as regiões da cromatina que apresentem determinadas características que irão corar diferenciadamente, ou seja, mapeando essas regiões no conjunto de cromossomos de um táxon (Sumner, 2003; Figueroa et al., 2012). O mapeamento citogenético em vegetais teve início com o trabalho pioneiro de McClintock (1929) que identificou cada um dos dez bivalente do milho. Nesse caso, foi localizada as regiões de heterocromatina, que nessa espécie podem ser visualizados com knobs (nós) heterocromáticos em células meióticas em paquíteno. Essa técnica, apesar de ser muito efetiva na identificação da heterocromatina em milho, é de emprego bastante limitado para outras espécies que não formam knobs paquítenicos (Guerra, 2000).

A história da citogenética pode ser dividida em três períodos bem caracterizados, o período de coloração convencional ou período pré-banda, entre 1879 e 1970, o período do bandejamento cromossômico, entre 1970 a 1986, a era do bandejamento e o período da citogenética molecular, de 1986 até hoje (Liehr e Weise, 2017). O período da coloração convencional teve início com a primeira visualização do cromossomo humano em 1879 (Arnold, 1879), seguido da criação da palavra **cromossomo**, que significa corpo colorido, em 1888 (Waldeyer, 1888). Bastante tempo depois foi realizada a identificação inequívoca do número cromossômico  $2n = 46$  (Figura 4) da espécie humana em 1956 (Tijo e Levan, 1956). Outro marco histórico desse período foi a identificação da trissomia do cromossomo 21 em humano, responsável pelo surgimento da

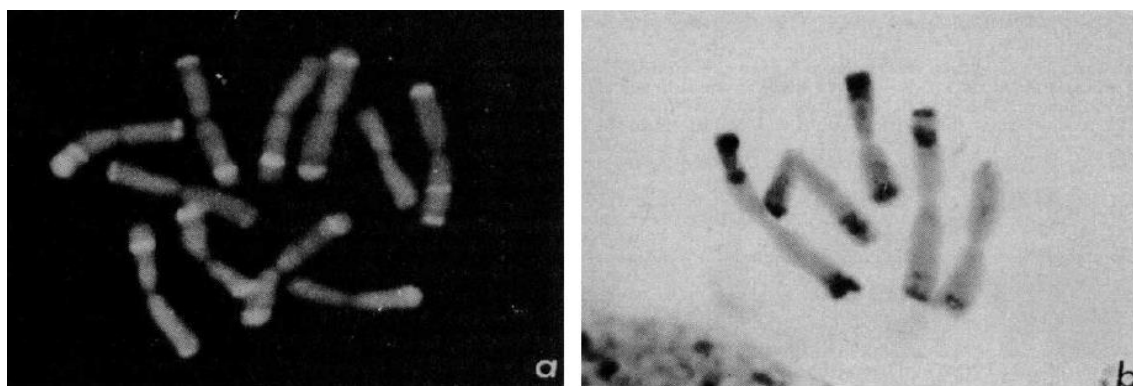
Síndrome de Down (Lejeune et al., 1959). Essas técnicas, seu emprego e detalhamento metodológico está disponível em Liehr e Weise (2017). Uma síntese histórica das principais técnicas de coloração diferencial em plantas é apresentada a seguir.



**Figura 4.** Primeiras metáfases de cromossomos humanos pré-tratadas com Colchicina, ambas com  $2n = 46$ . **A.** Metáfase inicial; **B.** Metáfase final plenamente condensada (Tijo e Levan, 1956).

#### *O bandeamento cromossômico*

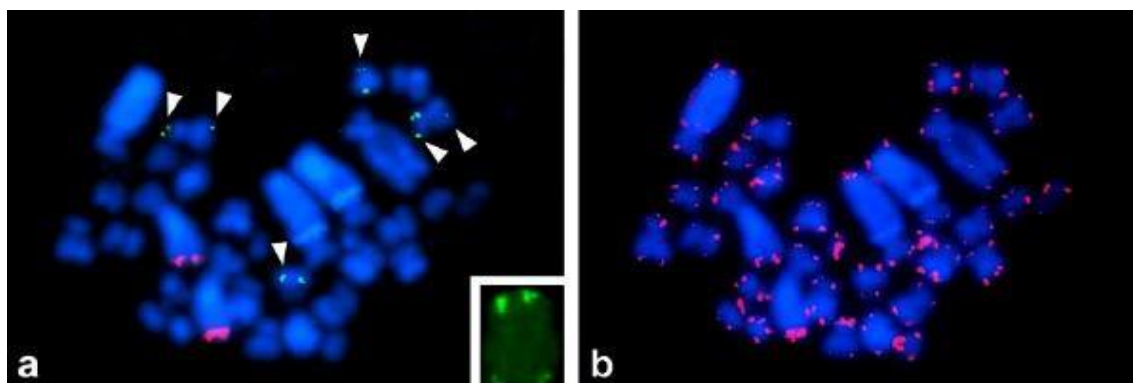
As técnicas de bandeamento cromossômico foram utilizadas inicialmente em humano, através da coloração com o fluorocromo quinacrina mostarda, que ficou conhecida como bandeamento Q, há cerca de 54 anos, possibilitando o reconhecimento de regiões cromossômicas ricas em pares de base AT, um avanço significativo no detalhamento do cariótipo (Weisblum e de Haseth, 1972; Weisblum e Haenssler, 1974). Essa técnica foi desenvolvida inicialmente em cariótipos humanos por Caperson et al. (1968). Contudo, o bandeamento Q teve utilização limitada devido a necessidade do uso da microscopia de fluorescência, que além de cara, ainda não estava perfeitamente desenvolvida na época (Lavanaia, 1978; Guerra, 2000). Posteriormente, foi implantada a técnica do bandeamento C, que ao invés de utilizar fluorocromos, emprega um corante convencional para DNA, o Giemsa. Essa técnica foi desenvolvida originalmente por Pardue e Gall (1970) em ratos e posteriormente aperfeiçoada por Vosa e Marchi (1972) em plantas. Consiste na remoção do DNA eucromático através da imersão em uma solução de Hidróxido de Bário, seguida do emprego do 2 X SSC (pronuncia-se dois SSC - solução salina citrato) e coloração com Giemsa. A remoção parcial do DNA eucromático permite a formação de bandas mais fortemente coradas nas porções heterocromáticas do cariótipo (Figura 5). Essa técnica foi e ainda é utilizada por ser de alta reprodutibilidade, mais baixo custo, baixa complexidade, além de dispensar o uso da microscopia de fluorescência. Atualmente é rotineiramente utilizada na detecção da chamada heterocromatina constitutiva em animais e plantas (Guerra, 2000; Lukaszewski, 2023).



**Figura 5.** Cromossomos de *Allium carinatum* corado com quinacrina (A) e com Giemsa (B). Observe que a coloração com o fluorocromo apresenta fundo escuro, enquanto a coloração Giemsa, apresenta fundo claro (retirado de Vosa e Marchi, 1972).

A técnica de bandeamento com fluorocromos mais largamente utilizada em plantas na atualidade, foi estabelecida a partir da segunda metade da década de 1970, o bandeamento CMA/DAPI. Essa técnica foi adaptada para emprego em vegetais por Schweizer e Nagl (1976) em orquídeas do gênero *Cymbidium* Sw. Inicialmente, o material é corado por uma hora com o fluorocromo Cromomicina A3 (CMA), específico para os pares de base GC (guanina e citosina), seguido pela coloração com o fluorocromo Diamidino-2-fenil-indol (DAPI), por 30 minutos, específico para os pares de base AT (adenina e timina). Como resultado dessas afinidades químicas, regiões ricas em GC formam “bandas” mais fortemente brilhantes em amarelo, enquanto regiões ricas em AT formam bandas brilhando fortemente em azul. Algumas vezes, objetivando-se evidenciar um maior contraste, são adicionados os contra corantes não fluorescentes, especialmente o Verde de Metila, associado ao CMA, e Actinomicina D (AMD) associada ao DAPI (Schweizer, 1976). Essa técnica ampliou bastante o detalhamento do cariótipo em diversos grupos de plantas por possibilitar, muitas vezes, a identificação de cada par cromossômico no cariótipo. Isso tem sido demonstrado em orquídeas dos gêneros *Cephalanthera* (Schwarzacher e Schweizer, 1982), *Ophrys* (D'Emérico et al., 2001) e *Phalaenopsis* (Kao et al., 2001), entre outras.

Por outro lado, em diferentes gêneros das subtribos Pleurothallidinae (Oliveira et al., 2015) e de Laeliinae (Querino et al., 2020), foi possível identificar tendências de evolução do cariótipo, ou estabelecer o número básico ancestral. Algumas vezes a coloração CMA/DAPI é associada a outras técnicas de coloração, como o bandeamento C, como previamente reportado para os gêneros *Cephalanthera* (Schwarzacher e Schweizer, 1982) e *Erycina pusilla* (Felix e Guerra, 1999). O bandeamento CMA/DAPI também pode ser empregado conjuntamente com a hibridização *in situ* fluorescente (FISH) como em *Cephalanthera* (Moscone et al., 2007) (Figura 6) e em Alismataceae (Feitoza et al., 2010) e Linderniaceae (Santos et al., 2023). Dessa maneira é possível comparar a distribuição dos sítios de DNA ribossomais com a distribuição e composição da fração heterocromática. Apesar de ser uma técnica de utilização já bastante antiga (há mais de quarenta e cinco anos), o bandeamento CMA/DAPI continua sendo empregado nos dias atuais, seja como ferramenta citotaxonômica (Cordeiro et al., 2020), ou associada a FISH para o reconhecimento molecular dos segmentos de DNA repetitivo do cariótipo (Ribeiro et al., 2022).



**Figura 6.** Cromossomos de *Cephalanthera longifolia* ( $2n = 32$ ). **A.** Metáfase hibridizada in situ (FISH) com sondas de DNAr 35S, em verde (cabeças de seta) e DNAr 5S (dois sinais em vermelho). Regiões mais claramente coradas de azul são reconhecidas como heterocromatina DAPI<sup>+</sup>. Inserto no canto inferior direito, destaca cromossomo com sítios 35S nos terminais de ambos os braços cromossômicos. **B.** a mesma metáfase hibridizada com sondas de DNA telomérico (Moscone et al., 2007).

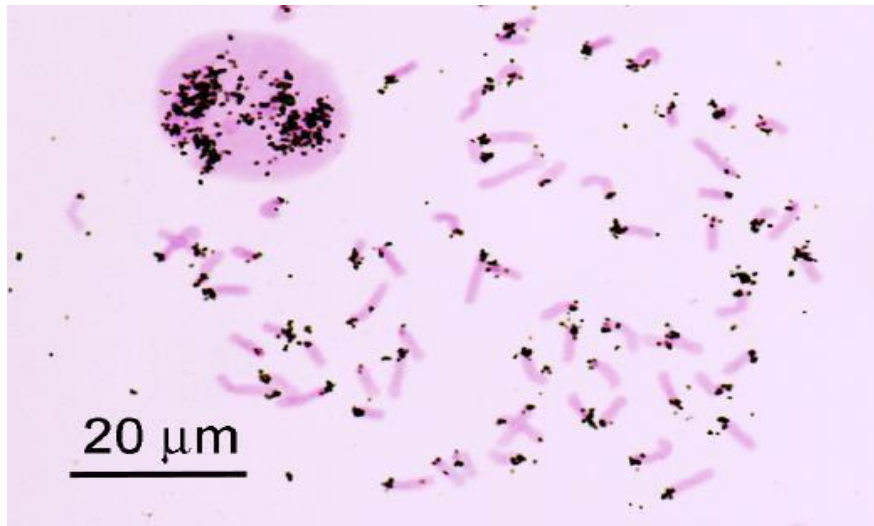
#### *Hibridização in situ fluorescente (FISH)*

Assim como o bandeamento cromossômico, a técnica de FISH foi desenvolvida por Gall e Pardue, estudando cromossomos de ovócitos de *Xenopus laevis* (uma espécie de rã). Inicialmente foi feita uma preparação cromossômica convencional corada com Giemsa, que foi posteriormente hibridizada in situ com uma sonda de RNA ribossomal (RNAr) marcada com títio radioativo (a chamada "sonda quente") e, ao final, a lâmina foi coberta com um filme fotográfico de elevada sensibilidade. Após a revelação do filme, as regiões dos cromossomos hibridizadas in situ aparecem na fotografia como "bandas", os sítios de hibridização (Gall e Pardue (1969). Um detalhe curioso é que a técnica foi apresentada pela primeira vez em um simpósio de Fisiologia e Diferenciação do Núcleo que ocorreu em Belo Horizonte em dezembro de 1968. Todavia, devido à demora na publicação dos anais desse Simpósio, técnica foi publicada pela primeira vez no ano seguinte na conhecida revista PNAS (Gall, 2016). Abaixo é apresentada uma fotografia recente de uma dessas lâminas preparadas em 1969 (Figura 7). O princípio da hibridização *in situ* de um segmento de DNA marcado radioativamente em uma lâmina de microscopia é ainda hoje seguido em sua íntegra nas modernas técnicas de FISH que utilizam sondas fluorescentes.

Embora todas as técnicas de citogenética sejam atualmente utilizadas no estudo dos cromossomos de plantas, podemos dizer que vivemos a era da FISH por ser essa uma técnica de utilização bastante ampla, com emprego desde estudos citotaxonômicos, até a localização no cariótipo de praticamente qualquer sequência do genoma (Liehr e Weise, 2017). No gênero *Ameroglossum* Eb.Fisch., S.Vogel & A.V.Lopes, endêmico do Nordeste do Brasil, a associação das técnicas de bandeamento CMA/DAPI e FISH com sondas de DNAr tornou possível o estabelecimento de uma sinapomorfia cariotípica (sítios de DNAr 5S e 35S associados a bandas CMA<sup>+</sup>) para todas as espécies brasileiras de Linderniaceae (Santos et al., 2022). Para o gênero *Oxalis*, a utilização das técnicas de FISH e bandeamento CMA/DAPI, possibilitou identificar múltiplas alterações cromossômicas estruturais envolvidas na diferenciação de *O. psoraleoides* Mart. e *O. rhombeo-ovata* A.St.-Hil. (Vaio et al., 2018). A utilização de técnicas de FISH mais recentemente desenvolvidas, como a BAC FISH e ultimamente a Oligo-FISH tem ampliado de modo quase infinito as possibilidades de aplicação da citogenética em diversos organismos (revisado por Jiang, 2019).

A técnica de desenvolvimento de cromossomos artificiais de bactéria (BAC) no preparo de sondas para hibridização *in situ* fluorescente (BAC FISH), consiste na obtenção de uma sonda formada a partir de Cromossomos Artificiais de Bactéria contendo pequenas sequências de cópia única que será hibridizada in situ em uma lâmina de microscopia (Jiang, 2019). Essa técnica tem sido extensamente empregada no estudo de genomas relacionados em diferentes grupos de plantas, como no gênero *Phaseolus* (Fonsêca et al., 2010; Bonifácio et al., 2012; Fonsêca e

Pedrosa-Harand, 2013; Fonseca et al., 2016). BACs obtidos de *Phaseolus* também têm sido utilizados na hibridização *in situ* de células de várias espécies do gênero relacionado *Vigna* demonstrando a ocorrência de inúmeras alterações estruturais na evolução do genoma de espécies com números cromossômicos idênticos. Mais recentemente, uma outra técnica, a Oligo-FISH barcode têm contribuído como uma ferramenta adicional para o reconhecimento de cada cromossomo individualmente. Esse novo processo permite a realização de "pintura cromossômica" anteriormente disponível apenas para mamíferos (Jiang, 2019). Essa técnica foi recentemente utilizada no reconhecimento de cromossomos individuais de *Phaseolus vulgaris* e *Vigna unguiculata* (Bustamante et al., 2021).



**Figura 7.** Núcleo interfásico e cromossomo mitótico de camundongo autorradiografado após hibridação *in situ* com RNA marcado com trítio radioativo transcrito *in vitro* a partir de DNA satélite de camundongo. Trata-se de uma imagem colorida fotografada recentemente a partir de uma lâmina preparada em 1969 por Joseph G. Gall e Mary Lou Pardue (Gall, 2016).

#### *Citogenética de Cactaceae*

A família Cactaceae se caracteriza por apresentar número básico  $x = 11$ , e evolução por poliploidia, sem haver qualquer registro confirmado de disploidia na família (Ortoloni et al., 2007, Segura, 2007; Las Peñas et al., 2008; Castro et al., 2013, 2016, 2020). Entre as espécies analisadas ocorre um forte predomínio de  $2n = 22$  e registro numérico para 677 espécies e eventos de poliploidia registrados para aproximadamente 20% das espécies de Cactoideae e 65% das espécies de Opuntioideae. Contudo, mesmo nesses grupos com maior incidência de poliploidia, sua frequência é bastante assimétrica, sendo bem mais frequente nas tribos Cereeae e Trichocereae da subfamília Cactoideae e nos gêneros *Opuntia* e *Cylindropuntia* (Engelm.) F.M.Knuth da subfamília Opuntioideae. Por outro lado, a poliploidia é ausente em todas as espécies analisadas de Pereskioideae e rara em Maihuenioideae, com um único registro de tetraploide em *Maihuenia* (Castro et al., 2020).

Na família Cactaceae, vários trabalhos têm abordado diferentes aspectos da citogenética em diferentes subfamílias utilizando diferentes técnicas de coloração, desde coloração convencional para meiose e mitose até a utilização de técnicas de coloração cromossômica. Abaixo apresentamos uma síntese dos principais trabalhos abordando diversos aspectos da citogenética da família Cactaceae como um todo e das espécies brasileiras e da Região Nordeste, em particular.

#### *Coloração convencional*

Os primeiros registros de números cromossômicos para Cactaceae foram obtidos entre os anos de 1931 e 1938 por citogeneticistas japoneses estudando plantas cultivadas em jardins botânicos (Pinkava e Mcleod, 1971). Todavia, os trabalhos mais abrangentes envolvendo

contagens cromossômicas para a família Cactaceae foram desenvolvidos entre as décadas de 1970 e 2000 por Donald J. Pinkava e colaboradores envolvendo espécies das subfamílias Opuntioideae e Cactoideae do oeste dos Estados Unidos e norte do México. Nesses trabalhos as análises cromossômicas eram totalmente baseadas no comportamento meiótico em células mãe do grão de pólen. Em um trabalho preliminar que buscava suportar um programa de hibridização natural em *Opuntia*, foram analisados 23 táxons, incluindo 12 espécies de *Opuntia*, seis espécies de *Cereus* Mill., dois *Echinocereus* Engelm., duas *Mammillaria* Haw. e uma de *Ferocactus* Britton & Rose. Para as espécies estudadas houve o predomínio de  $n = 11, 22, 33$  e  $44$ , nessa ordem respectiva de frequência (Pinkava e Mcleod, 1971). Em uma análise posterior, Pinkava et al. (1977) reportaram números cromossômicos e comportamento meiótico para 36 espécies de Opuntioideae e Cactoideae. Todas as espécies exibiram pareamento meiótico normal e contagens de  $n = 11, 33, 22$ , sendo os primeiros registros para 15 espécies e três gêneros (*Machaerocereus* Britton & Rose, *Rathbunia* Britton & Rose e *Sclerocactus* Britton & Rose). Todavia, comportamentos meióticos irregulares também foram reportados para algumas espécies estudadas, incluindo o registro de triploides, a ocorrência de trissomia e inversões em duas das espécies (Pinkava et al., 1973). Publicações sequenciais posteriores têm referido contagens para centenas de espécies, sempre com base na análise do comportamento meiótico, o que não permite identificar a morfologia cromossômica (Pinkava et al., 1977; Pinkava e Parfitt, 1982; Pinkava et al., 1992; Baker et al., 2009; Baker e Pinkava, 2018).

As análises de números cromossômicos para espécies da América do Sul são mais escassas e pontuais, com os primeiros registros cariológicos reportados no trabalho de Assis et al. (2003) para espécies do gênero *Melocactus* Link & Otto do Brasil. Posteriormente foram publicados vários trabalhos utilizando técnicas de coloração convencional e análise de células em mitose obtidas a partir de meristema de raiz. Nos anos seguintes, passou a haver um aporte bem significativos de números cromossômicos para espécies da América do Sul, principalmente do Brasil e da Argentina. A variabilidade cromossômica numérica observada entre cactáceas da América do Sul, tem sido totalmente compatível com números cromossômicos previamente reportados para espécies da América Central, México e Estados Unidos. Embora a família como um todo apresente evolução cromossômica por poliploidia, alguns grupos taxonômicos têm evidenciado o predomínio de citótipos poliploides, como na subfamília Opuntioideae (Majure et al., 2012; Castro et al., 2013). Todavia, em Cactoideae, o gênero *Melocactus* exibe um forte predomínio de citótipos poliploides (Assis et al., 2003; Castro et al., 2020). Até o presente, os levantamentos de número cromossômico para a família Cactaceae como um todo, incluindo análise da variabilidade numérica com base na filogenia, têm confirmado  $x = 11$  como número básico primário da família (Majure et al., 2012; Castro et al., 2020).

#### *Bandeamento cromossômico e FISH*

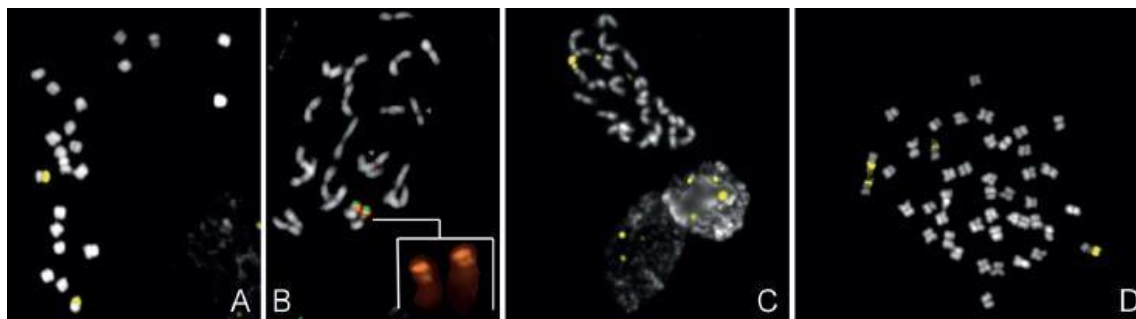
Técnicas de coloração diferencial são especialmente aplicáveis na citotaxonomia de táxons numericamente estáveis como na família Cactaceae e tem especial interesse na delimitação de espécies morfológicamente pouco variáveis (as chamadas espécies crípticas). No gênero *Tacinga* Britton & Rose, por exemplo, o nototaxon (taxon híbrido) recentemente descrito *Tacinga* × *flammea* J.G.Freitas & E.M.Almeida teve sua natureza híbrida confirmada por apresentar um padrão de bandas CMA<sup>+</sup> intermediário entre os parentais *T. inamoena* (K.Schum.) N.P.Taylor &

Stuppy e *T. werneri* (Eggle) N.P.Taylor & Stuppy (Freitas et al., 2021). O uso da FISH, especialmente quando associado ao padrão de bandas CMA/DAPI, de uma maneira geral tem contribuído para o esclarecimento dos limites taxonômicos entre diferentes grupos de Cactaceae.

Para o gênero *Pyrrhocactus* A.Berger, endêmico do oeste argentino, foram observados apenas espécies diploides com cromossomo de tamanho e morfologia similares. Todavia, a análise da variação no número e localização de bandas CMA permitiu uma clara diferenciação cariotípica entre as espécies desse gênero (Las Peñas et al., 2008). Entretanto, alguns grupos de Cactaceae, mostram-se cariológicamente estáveis mesmo com a utilização das técnicas de bandamento cromossômico e FISH. Na subfamília Pereskioideae, seu único gênero *Pereskia*, que só possui espécies diploides com cariótipo simétrico formado por cromossomos metacêntricos, também não apresentam variação nos padrões de banda CMA/DAPI e no número



e distribuição de sítios de DNAr 35S e 5S (Las Peñas et al., 2014). Entretanto, o uso combinado de bandeamento CMA/DAPI e FISH com DNAr 35S e 5S, constituem ferramentas importante na caracterização de complexos grupos taxonômicos como no gênero *Opuntia* ser. *Armatae* K.Schum. (Las Peñas et al., 2017), de espécies do gênero *Lepismium* Pfeiff. (Moreno et al., 2015), na delimitação de uma espécie híbrida em *Opuntia* e na caracterização cromossômica do gênero *Setiechinopsis* (Las Peñas et al., 2010) e de *Brasiliopuntia schulzii* (Las Peñas et al., 2016). Essas técnicas utilizadas isoladamente ou em conjunto tem se mostrado útil na delimitação de espécies brasileiras de Cactoideae (Figura 8) (Castro et al., 2016), Opuntioideae (Castro et al., 2020), espécies cultivadas de *Opuntia* (Silva et al., 2021) e na caracterização de novas espécies de *Tacinga* (Freitas et al., 2021). Nesse sentido, a aplicação de técnicas de coloração diferencial em Cactaceae, como observado em alguns trabalhos prévios, sugere que bandeamento CMA/DAPI e FISH constituem ferramenta poderosas para estudos citotaxonômicos e seu emprego na família Cactaceae ainda é incipiente. Grupos taxonômicos complexos como *Melocactus*, por exemplo, tem mostrado uma variabilidade impressionante para número e localização de sítios de DNAr 5S, podendo, dessa maneira, contribuir para o esclarecimento de vários complexos de espécies atualmente reconhecidas para o gênero (Almeida, 2023).



**Figura 8.** A-D. Células metafásicas de espécies brasileiras de *Pilosocereus chrysostele* ( $2n = 22$ ) (A, B) e *Pilosocereus pachycladus* subsp. *pachycladus* (C, D), com  $2n = 22$  (C) e  $2n = 44$  (D). A, C, D, coloração CMA/DAPI, B, FISH com DNAr 35S (em verde) e 5S (em vermelho). Regiões coradas em amarelo, evidenciam bandas CMA<sup>+</sup> (heterocromatina rica em GC). (Castro et al., 2020).

## Conclusão

1. A família Cactaceae possui uma extensa lista de usos pela população em geral e comunidades rurais do México e Mesoamérica. Contudo, na América do Sul e particularmente no Brasil, a utilização de partes vegetativas e frutos de cactáceas nativas é, em geral, restrita às comunidades de pequenos agricultores, e pecuaristas de gado leiteiro do semiárido nordestino.

2. O gênero *Pilosocereus* s.l. (incluindo o facheiro – atualmente *Xiquexique gounellei*) é extensamente utilizado pelas comunidades rurais do semiárido com diversas finalidades, incluindo seu emprego na alimentação humana, como recurso madeireiro e medicinal. Dentre as espécies do gênero, o facheiro e o xique-xique se destacam como importantes recurso para suprir necessidades de forragem para o gado durante as longas estiagens.

3. *Pilosocereus pachycladus*, *P. penambucoensis* e subespécies são de difícil delimitação taxonômica, sendo necessário o desenvolvimento de pesquisas visando estabelecer os limites e categorias taxonômicas adequadas. Contudo, a utilização da categoria taxonômica subespécie para delimitar *P. pachycladus* subsp. *pachycladus* e *P. pachycladus* subsp. *penambucoensis* torna *P. pachycladus* polifilético, não sendo adequada sua utilização.

4. Em *P. penambucoensis* a ocorrência de pelo menos uma população diploide e várias populações tetraploides é compatível com um papel importante da poliploidia na especiação desse grupo de plantas.



## Referências bibliográficas

- Abrantes, P.M., Sousa, R.F., Lucena, C.M., Lucena, R.F.P., Pereira, D.D. 2011. Aviso de Chuva e de Seca na Memória do Povo: O Caso do Cariri Paraibano. *Revista de Biologia e Farmácia (Biofar)*, 5, 18–24.
- Agra, M.F., Baracho, J.S., Basílio, I.J.D., Nurit, K., Coelho, V.P., Barbosa, D.A. 2007. Sinopse da Flora Medicinal do Cariri Paraibano. *Oecologia Brasiliensis*, 11, 323–330.
- Agra, M.F., Silva, K.N., Basílio, I.J.L.D., Freitas, P.F.; Barbosa-Filho, J.M. 2008. Survey of medicinal plants used in the region Northeast of Brazil. *Brazilian Journal of Pharmacognosy*, 18, 472–508.
- Akagi, T., Jung, K., Masuda, K., Shimizu, K. K. 2022. Polyploidy before and after domestication of crop species. *Current Opinion in Plant Biology* 69, p.102255. Disponível: <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2022.102255>
- Albuquerque, U.P. 1997. Etnobotânica: Uma aproximação Teórica e Epistemológica. *Revista Brasileira de Farmácia*, 78, 60–64.
- Albuquerque, U.P. 2001. The Use of Medicinal Plants by the Cultural Descendants of African People in Brazil. *Acta Farmacêutica Bonaerense*, 20, 139–144.
- Albuquerque, U.P. 2000. A etnobotânica no Nordeste Brasileiro, pp. 241–249. In: T.B.Cavalcanti e B.M.T Walter (Eds). *Tópicos atuais em Botânica*. Brasília, pp. 241–249. Embrapa/Sociedade Botânica do Brasil, São Paulo.
- Albuquerque, U.P., Andrade, L.H.C. 2002. Conhecimento botânico tradicional e conservação em uma área de Caatinga no Estado de Pernambuco, Nordeste do Brasil. *Acta Botânica Brasílica*, 16, 273–285.
- Albuquerque, U.P., Lucena, R.F.P., Alencar, N.L. 2010. Métodos e técnicas para a coleta de dados etnobiológicos. In: U.P Albuquerque, R.F.P. Lucena, L.V.F.C. Cunha, (Eds). *Métodos e técnicas na pesquisa etnobotânica*, pp 40–64. Editora NUPEEA, Recife.
- Albuquerque U.P. Silva J.S., Campos J.L.A. et al. 2013. A situação atual da pesquisa etnobiológica na América Latina: lacunas e perspectivas. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*, 9: 72. Disponível: doi:10.1186/1746-4269-9-72
- Alcorn, J.B. 1995. The scope and aims of ethnobotany in a developing world, 23–29. In: R.E. Schultes, S.V. Reis (Eds.). *Ethnobotany: evolution of a discipline*. Timber Press, Cambridge.
- Almeida, H. 1978. *História da Paraíba*, v 1. UFPB, Editora Universitária, João Pessoa.

- Almeida, O.J.G., Souza, L.A., Paoli, A.A.S., Davis, A.R., Cota-Sanchez, J.H. 2018. Pericarp development in fruits of epiphytic cacti: implications for fruit classification and macro-morphology in the Cactaceae. *Botany*, 6. Disponível: <https://doi.org/10.1139/cjb-2018-0074>
- Almeida, E.M. 2023. Reconstrução da Filogenia e Evolução Cariotípica em *Melocactus* Link & Otto (Cactaceae: Subfamília Cactoideae). Tese de Doutorado. Universidade Federal de Pernambuco, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Recife.
- Alves, C.M., Lucena, C.M., Santos, S.S., Lucena R.F.P., Trovão D.M.B.M. 2014. Ethnobotanical study of useful vegetal species in two rural communities in the semi-arid region of Paraíba state (Northeastern Brazil). *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão*, 34, 75–96.
- Anamthawat-Jónsson, K., Umpunjun, P. 2020. Polyploidy in the Ginger Family from Thailand. In: T. A. Celik, S. Dey (Eds). *Chromosomal Abnormalities*. Disponível em: 10.5772/intechopen.92859
- Anderson, E.F. 2001. *The Cactus Family*. Timber Press, Oregon USA.
- Andrade-Lima, D. 1989. *Plantas das caatingas*. Academia Brasileira de Ciência, Rio de Janeiro.
- Andrade, C.T.S., Marques, J.G.W., Zappi, D.C. 2006. Utilização medicinal de Cactáceas por sertanejos baianos. *Revista Brasileira Plantas Medicinais*, 8, 36–42.
- Andrade, C.T.S. 2008. *Cactos Úteis na Bahia: Ênfase do Semiárido*. 1. Ed. USEB, Salvador.
- 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.
- Arakaki, M., Christina, P.A., Nyffeler, R. 2011. Contemporaneous and recent radiations of the world's major succulent plant lineages. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108, 8379–8384.
- Araújo, F.F., Farias, D.P., Neri-Numa, I.A., Pastore, G.M. 2021. Underutilized plants of the Cactaceae family: Nutritional aspects and technological applications. *Food Chemistry*, 362, 130196. Disponível: <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2021.130196>
- Araújo, T.P.M., Lima-Júnior, D.M.; Silva, E.C.L. et al. 2023. Effect of cactus species in the diets of dairy goats on feed efficiency, milk yield, and milk and cheese composition. *Animal Feed Science and Technology*, 304, 115755. Disponível: <https://doi.org/10.1016/j.anifeedsci.2023.115755>
- Arellano, E., Casas, A. 2003. Morphological variation and domestication of *Escontria chiotilla* (Cactaceae) under silvicultural management in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 50, 439–453.

- Arnold, J. 1879. Über feinere Strukturen der Zelle unter normalen und pathologischen Bedingungen. *Archiv für pathologische Anatomie*, 77, 181–206.
- Assis, J.G.A., Oliveira, A.L.P.C., Resende, S.V., Senra, J.F.V. & Machado, M. 2003. Chromosome numbers in Brazilian *Melocactus* (Cactaceae). *Bradleya*, 21, 1–6.
- Baker, M.A., Rebman, J.P., Parfitt, B.D., Pinkava, D.J. & Zimmerman, A.D. 2009. Chromosome Numbers in Some Cacti of Western North America-VIII. *Haseltonia*, 15, 117–134.
- Balick, M.J., Cox, P.A. 1996. *Plants, people and culture: the science of ethnobotany*. Scientific American Library, New York.
- Baker, M.A., Pinkava, D.J. 2018. Chromosome Numbers in Some Cacti of Western North America — IX. *Haseltonia*, 25, 5–29.
- Barbosa, A.S., Neto, M.A.B., Andrade, A.P., Barbosa, A.J.S., Souza, V.C., Anjos, F. 2015. Population Structure of *Pilosocereus pachycladus* F. Ritter in the Anthropized *Caatingas* Areas from Westland of Paraíba, Brazil. In: J. Van Huylenbroeck, E. Dhooghe. *Proc. XXVth Int. Eucarpia Symp. – Section Ornamentals. Acta Horticulture*, 1087, 234–248.
- Bárcenas, R.T., Yesson, C., Hawkins, J.A. 2011. Molecular systematics of the Cactaceae. *Cladistics*, 27, 470–489.
- Barthlott, W., Hunt, D.R. 1993. Cactaceae. In: K. Kubitzki et al. (Eds.), *Flowering Plants Dicotyledons*. Springer-Verlag Berlin.
- Barthlott, W., Mutke, J., Rafiqpoor, D., Kier, G., Kreft, H. 2005. Global Centers of Vascular Plant Diversity. *Nova Acta Leopoldina*, 92, 342, 61–83.
- Begossi, A. 1993. *Ecologia Humana: Um Enfoque das Relações Homem-Ambiente*. Interciência, 18, 121–132.
- Blancas, J., Casas, A., Rangel-Landa, S., Torres, I., Pérez-Negrón, E., Solis, I., Delgado-Lemus, A., Parra, F., Arellanes, Y., Caballero, J., Cortes, I., Lira, R., Dávila, P. 2010. Plant management in the Tchuacán Cuicatlán Valley, México. *Economic Botany*, 64, 287–302.
- Bonifácio, E.M., Fonsêca, A., Almeida, C., Santos, K.G.B., Andrea Pedrosa-Harand, A. 2012. Comparative cytogenetic mapping between the lima bean (*Phaseolus lunatus* L.) and the common bean (*P. vulgaris* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 124, 1513–1520.
- Braga, R. 1976. *Plantas do Nordeste: especialmente do Ceará*. 3. ed. Escola Superior de Agricultura de Mossoró, Fortaleza.
- Bernardes, N. 1999. As *Caatingas*. In: *Estudos Avançados* 13, 69–78.
- Brito-Filho, S.G.A., Maciel, J.K.S., Teles, Y.C.F. Fernandes, M.M.S.F., Chaves, O.S., Ferreira, M.D.L.F., Fernandes, P.D., Felix, L.P., Cirino, I.C.S., Siqueira-Júnior, J.P., Braz-Filhog, R., Souza, M.F.W. 2017. Phytochemical study of *Pilosocereus pachycladus* and antibiotic-resistance modifying activity of syringaldehyde. *Revista Brasileira de Farmacognosia*, 27, 453–458.

- Bustamante, F.O., Nascimento, T.H., Montenegro, C., Dias, S., Martins, L.V., Braz, G.T., Benko-Iseppon, A.M., Jiang, J., Pedrosa-Harand, A. & Brasileiro-Vida, A.C. 2021. Oligo-FISH barcode in beans: a new chromosome identification system. *Theoretical and Applied Genetics*, 134, 3675–3686.
- Calvente, A., Moraes, E.M., Lator, P., Bonatelli, I.A.S., Nacaguma, P., Versieux, L. Taylor, N.P. Zappi, D.C. 2017. Phylogenetic analyses of *Pilosocereus* (Cactaceae) inferred from plastid and nuclear sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 183, 25–38.
- Calvente, A., Zappi, D.C., Forest, F., Lohmann, L.G. 2011. Molecular Phylogeny, Evolution, and Biogeography of South American Epiphytic Cacti. *International Journal of Plant Sciences*, 172, 902–914.
- Camou-Guerrero, A., Casas, A., Moreno-Calles, A.I., Aguilera-Lara, J., Garrido-Rojas, D., Rangel-Landa, S., Torres, I., Pérez-Negrón, E., Solís, L., Blancas, J., Guillén, S., Parra, F., Rivera-Lozoya, E. 2016. Ethnobotany in Mexico: History, Development, and perspectives. In: R. Lira, A. Casas, J. Blancas, *Ethnobotany of Mexico: Interactions of People and Plants in Mesoamerica* 21–39. Morelia, Michoacán, México.
- Cardoso, P.S., Silva, I.N.B., Ferreira-Ribeiro, C.D., Otero, D.M. 2023. Nutritional and technological potential of cactus fruits for insertion in human food. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, 63, 4053–4069.
- Carvalho, T.K.N., Lucena, C.M., Lima, J.R.F., Cruz, D.D., Lucena, R.F.P. 2019. Local botanical knowledge of cacti in the Semi-Arid Region of Paraíba, northeastern Brazil. *Ethnobotany Research and Applications*, 18, 1–11.
- Carvalho, C.E., Marcelo Menezes, O.T., Araújo, F.S., Sfair, J.C. 2022. High endemism of cacti remains unprotected in the Caatinga. *Biodiversity and Conservation*, 31, 1217–1228.
- Casperson, T., Farber, S., Foley, G.E., Kudynowski, J., Modest, E.J., Simonsson, E., Wagh, V., Zech, L. 1968. Chemical differentiation along metaphase chromosomes. *Experimental Cell Research*, 49, 219–222.
- Castuera-Oliveira, L., Oliveira-Filho, A.T. & Eisenlohr, P.V. 2020. Emerging hotspots of tree richness in Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 34: 117-134.
- Casas, A., Otero-Arnaiz, A., Edgar Pérez-Negrón, E., Valiente-Banuet, A. 2007. *In situ* management and domestication of plants in Mesoamerica. *Annals of Botany*, 100, 1101–1115.
- Casas, A.; Barbera, G. 2002. Mesoamerica domestication and diffusion. In: P. Nobel (Ed.), 143-162, *Cacti: biology and use*. University of California Press, Los Angeles.
- Casas, A., Caballero, J., Mapes, C., Zarates, S. 1997. Manejo de la vegetación domesticación de plantas y origen de la agricultura em mesoamerica. *Boletín de la Sociedad Botánica* 61:17–31.
- Casas, A., Caballero, J., Valiente-Banuet, A.; Soriano, J.A., Dávila, P. 1999b. Morphological variation and the process of domestication of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in Central México. *American Journal of Botany* 84, 522–533.
- Casas, A., Camou, A., Otero-Arnaiz, A., Rangel-Landa, S., Cruse-Sanders, J., Solís, L., Torres, I., Delgado, A., Moreno-Calles, A.I., Vallejo, M., Guillén, S., Blancas, J., Parra, F., Farfán-

- Heredia, B., Aguirre-Dugua, X., Arellanes, Y., Pérez-Negrón, E. 2014. Manejo tradicional de biodiversidad y ecosistemas em Mesoamérica: el Valle de Tehuacán. *Investigación ambiental*, 6, 23–44.
- Casas, A., Otero-Arnaiz, A., Pérez-Negron, E., Valiente-Banuet, A. 2003. Manejo y domesticación de Cactáceas em Mesoamérica. *Zonas áridas*, 7, 76–104.
- Casas, A., Pérez-Negron, E., Otero-Arnaiz, A., Lucio, J.bD.; Ruíz-Duron, M.bE., Parra, F. & Blancas, J. B. 2016. Manejo tradicional y conservación de la diversidade biológica de Cactáceas Columnares, 75–92. In: U. P. Albuquerque & C. F. Almeida (Eds.) *Tópicos em conservação e etnobotânica de plantas alimentícias*.
- Casas A., Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, A., Patricia Dávila, P. 1999a. Reproductive biology and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in Central Mexico. *American Journal of Botany*, 86, 534–542.
- Casas, A., Valiente-Banuet, A., Viveros, J.L., Caballero, J., Cortés, L., Dávila, P., Lira, R., Rodríguez, I. 2001. Plant resources of the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Economic Botany*, 55, 129–166.
- Castro, J.P., Souza, L.G.R., Alves, L.F., Silva, A E.B., Guerra, M., Felix, L.P., 2013. In: K. Mahold, (Ed.) *IAPT/IOPB, Chromosome data* 18, *Taxon*, 15, p. E1–E6. Disponível: <https://doi.org/10.12705/636.37>
- Castro, J.P., Medeiros-Neto, E., Souza, G., Alves, L.I.F., Batista, F.R.C., P. Felix, L.P. 2016. CMA band variability and physical mapping of 5S and 45S rDNA sites in Brazilian Cactaceae: Pereskioideae and Opuntioideae. *Brazilian Journal of Botany*, 39, 613–620.
- Castro, J.P., Moraes, A.P., Chase, M.W., Santos, A.M S., Batista, F.R.C., Felix, L.P. 2020. Karyotype characterization and evolution of chromosome number in Cactaceae with special emphasis on subfamily Cactoideae. *Acta Botanica Brasilica*, 34, 135–148.
- Cavalcanti, N.B., Resende, G.M. 2007. Efeito de Diferentes Substratos no Desenvolvimento de Mandacaru (*Cereus jamacaru* P. DC.), Facheiro (*Pilosocereus paclrycladus* Ritter), Xiquexique (*Pilosocereus gounellei* (A.Webwr Ex K. Schum) Bly. Ex Rowl) e Coroa de Frade (*Melocactus balnensis* Britton & Rose). *Revista Caatinga*, 20, 28–35.
- Cavalheiro, M.T. 1974. Nova antologia brasileira de árvore. Livraria Editora Iracema; Secretária da Cultura, Esporte e Turismo de São Paulo, São Paulo.
- Cavalcante, A., Teles, M., Machado, M. 2013. Cactos do Semiárido Brasil – Guia Ilustrado. Instituto Nacional do Semiárido, Campina Grande.
- Cavalcanti, N.B., Resende, G.M. 2007. Efeito de diferentes substratos no desenvolvimento de mandacaru (*Cereus jamacaru* P. DC.), facheiro (*Pilosocereus pachycladus* Ritter), xiquexique (*Pilosocereus gounelli* (F.A.C.Weber) Byles & Rowley e coroa-de-frade (*Melocactus bahiensis* Britton & Rose. *Revista Caatinga*, 20, 28–35.
- Chávez-Moreno, C.K., Tecante, A., Casas, A. 2009. The *Opuntia* (Cactaceae) and *Dactylopius* (Hemiptera: Dactylopiidae) in Mexico: a historical perspective of use, interaction and distribution. *Biodiversity and Conservation*, 18, 3337–3355.

- Cruz, M., Casas, A. 2002. Morphological variation and reproductive biology of *Polaskia chende* (Cactaceae) under domestication in Central Mexico. *Journal of Arid Environments* 51, 561–576.
- Chiacchio, P.B. Mesquita, A.S., Santos, J.R. 2006. Palma forrageira: uma oportunidade econômica ainda desperdiçada para o semiárido baiano. *Revista Bahia Agrícola*, 7, 39–49.
- 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.
- Cordeiro, J.M.P., Felix, L.P. 2014. Conhecimento botânico medicinal sobre espécies vegetais nativas da caatinga e plantas espontâneas no agreste da Paraíba, Brasil. *Revista Brasileira de Plantas Mediciniais*, 16, 685–692.
- Cordeiro, J.M.P., Kaehler, M., Souza, L.G. & Felix, L.P. 2020. Heterochromatin and numeric chromosome evolution in Bignoniaceae, with emphasis on the Neotropical clade Tabebuia alliance. *Genetics and Molecular Biology*, 43, e20180171. Disponível: <https://doi.org/10.1590/1678-4685-GMB-2018-0171>
- Cordero-Schmidt, E., Barbier, E., Vargas-Mena, J.C., Pereira Oliveira, P., De Assis, R., Santos, F., Medellín, R.A., Rodríguez Herrera, B., Venticinque, E.M. 2017. Natural history of the Caatinga endemic Vieira's flower bat, *Xeronycteris vieirai*. *Acta Chiropterologica*, 19, 399–408.
- Cotton, C.M., 1996. *Ethnobotany: Principles and applications*. John Wiley and Sons, Chichester, England.
- Dantas-Araújo, K., Dantas, R.T., Andrade, A.P., Parente, H.N. 2010. Uso de espécies da caatinga na alimentação de rebanhos no município de São João do Cariri – PB. *O Espaço Geográfico em Análise*, 20. Disponível: 10.5380/raega.v20i0.20619
- D'emerico, S., Pignone, D., Bartolo, G., Pulvirenti, S., Terrasi, C., Stuto, S., Scrugli, A. 2005. Karyomorphology, heterochromatin patterns and evolution in the genus *Ophrys* (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 148, 87–99.
- Estrada-Castillón, E., Villarreal-Quintanilla, J.A., Encina-Domínguez, J.A., Jurado-Ybarra, E., Cuéllar-Rodríguez, J.G., Garza-Zambrano, P., Arévalo-Sierra, J.R., Cantú-Ayala, C.M., Himmelsbach, W., Salinas-Rodríguez, M.M., Gutiérrez-Santillán, T.V. 2021. Ethnobotanical biocultural diversity by rural communities in the Cuatrociénegas Valley, Coahuila; Mexico. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*, 17, 21. Disponível: <https://doi.org/10.1186/s13002-021-00445-0>
- Fang, Z., Morrell, P. L. 2016. Domestication: Polyploidy boosts domestication. *Nature Plants* 2, 1–2.
- Fantinati, M.R., Soffiatti, P., Calvente, A. 2021. A New Phylogenetic Hypothesis for Cereinae (Cactaceae) Points to a Monophyletic Subtribe. *Systematic Botany*, 46, 689–699.
- Fernandes, M.F., Cardoso, D., Queiroz, L.P. 2020. An updated plant checklist of the Brazilian Caatinga seasonally dry forests and woodlands reveals high species richness and endemism. *Journal of Arid Environments* 174, 104079
- Feitoza, L.P., Martins, M.I.G., Castro, A.A.J.F., Felix, L.P. & Carvalho, R. 2010. Cytogenetics of Alismataceae and Limncharitaceae: CMA/DAPI banding and 45S rDNA sites. *Plant Systematics and Evolution*, 286, 199–208.

- Ferreira, P.S.M., Lopes, S.F., e Trovão, D.M.M. 2016. Padrões de Riqueza e Abundância de Espécies Entre Comunidades de Cactus Recebendo Diferentes Níveis de Chuva no Semiárido do Brasil. *Acta Botanica Brazilica*, 30, 569–576.
- Felix, L.P., Guerra, M. 1999. Chromosome analysis in *Psymorchis pusilla* (L.) Dodson & Dressier: the smallest chromosome number known in Orchidaceae. *Caryologia*, 52, 165–168.
- Fernández-Alonso, J.L., 2006. Nueva especie Colombiana de *Browningia* (Cactaceae, Cactoideae, Browningieae) potencialidade promissória para el país. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias*, 30, 19–30.
- Ferreira, M.A., Silva, F.M., Bispo, S.V., Azevedo, M. 2009. Estratégias na suplementação de vacas leiteiras no semiárido do Brasil. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 38, 322–329.
- FFB (Flora e Funga do Brasil). 2023. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>>. Acesso em: 14 Out 2023
- Figuerola, D.M., Amarillo, I.E., Bass, H.W. 2012. Cytogenetic Mapping in Plants. In: H.W. Bass, J.A. Birchler, *Plant Cytogenetics: Genome Structure and Chromosome Function*, 79–122. Springer, New York.
- Fonseca, R.B.S., Funch, L.S., Borba, E.L. 2008. Reproductive phenology of *Melocactus* (Cactaceae) species from Chapada Diamantina, Bahia, Brazil. *Revista Brasileira de Botânica*, 31, 237–244.
- Fonsêca, A., Ferreira, J., Dos Santos T.R.B., Mosiolek, M., Bellucci, E., Kami, J., Gepts, P., Geffroy, V., Schweizer, D., Santos, K.G.B., Pedrosa-Harand, A. 2010. et al Cytogenetic map of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Chromosome Research*, 18, 487–502.
- Fonsêca, A., Pedrosa-Harand, A. 2013. Karyotype stability in the genus *Phaseolus* evidenced by the comparative mapping of the wild species *Phaseolus microcarpus*. *Genome*, 56, 335–343.
- Fonsêca, A., Ferraz, M.E., Pedrosa-Harand, A. 2016. Speeding up chromosome evolution in *Phaseolus*: multiple rearrangements associated with a one-step descending dysploidy. *Chromosoma*, 125, 413–421.
- Ford, R. I. 1978. Ethnobotany: historical diversity and synthesis. In: R.I. Ford, M. Hodge, W.L. Merrill (Eds.). *The nature and status of ethnobotany*. *Annals of Arnold Arboretum*. Michigan: Museum of Anthropology, University of Michigan. *Anthropological Papers*, 67, 33–49.
- Franck, A.R., Barrios, D.; Campbell, K.C.S.E., Peguero, J.L.B., Santiago-Valentín, E., Rigerszki, Z., Haakonsson, J., Gann, G.D., Cinea, W., Howe, N.M., John, J.S., Juan Sebastián Moreno, J.S., Clark, C.A., 2019. Revision of *Pilosocereus* (Cactaceae) in the Caribbean and northern Andean region. *Phytotaxa*, 411, 129–182.
- Franco-Molina, M., Gomez-Flores, R., Tamez-Guerra, P., Tamez-Guerra, R., Castillo-Leon L., Rodríguez-Padilla, C. 2003. *in vitro* Immunopotentiating Properties and Tumour Cell Toxicity Induced by *Lophophora williamsii* (Peyote) Cactus Methanolic Extract. *Phytotherapy Research*, 17, 1076–1081.
- Freitas, J.G., Alves, L.I.F., Zappi, D.C., Almeida, E.M., Peraza-Flores, L.N., Amaral, D.O.J., Araújo, D.B.P., Costa-Batista, F.R.C. 2021. Novelties in Cactaceae from Eastern Brazil:

- Adding two new species and one new nothospecies to *Tacinga* (Opuntioideae). *Phytotaxa*, 490, 239–252.
- Fuentes, V.R., 2005. Etnobotânica de cactáceas em Cuba. In: L.R. González-Torres; A. Palmadora, A., A. Rodriguez (eds). *Memorias del Taller conservación de cactus cubanos* pp 15–24. La Habana: Jardim Botânico Nacional. Universidad La Habana.
- Furtado, R.N., Carneiro, M.S.S., Pereira, E.S., Moreira-Filho, E.C., Silva, E.B. 2016. Feeding behavior of dairy cows fed different levels of xiquexique (*Pilosocereus gounellei*). *Acta Scientiarum. Animal Sciences*, 38, 417–423.
- Gall, G.J. 2016. The origin of in situ hybridization – A personal history. *Methods*, 98, 4–9.
- Gall, J.G., Pardue, M.L. 1969. Formation and detection of RNA-DNA hybrid molecules in cytological preparations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 63, 378–383.
- Gepts, P. 2004. Crop domestication as a long-term selection experiment. In: J JANICK, (Ed.), *Plant Breeding Reviews*, 24, part 2, 1–44.
- Godínez-Alvarez, H. 2003. Demographic trends in the Cactaceae. *The Botanical Review*, 69, 173–203.
- Góes-Neto, P.E., Silva, J.G.M., Aguiar, E.M.; Melo, A.A.S., Lima, G.F.C., Cardoso, D.B., Silva, H.P. 2021. Native and introduced forage cacti in Saanen dairy goat diets. *Acta Scientiarum. Animal Sciences*, 43, e51029. Disponível: Doi: 10.4025/actascianimsci.v43i1.51029
- Gomes, R.P. 1977. *Forragens fartas na seca*. 5. Ed. Nobel, São Paulo.
- Gomes, V.G.N., Quirino, Z.G.M., Araujo, H.F.P. 2014. Frugivory and seed dispersal by birds in *Cereus jamacaru* DC. ssp. *jamacaru* (Cactaceae) in the Caatinga of Northeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 74, 32–40.
- Gordiano, I., Bezerra, P.Q.M., Pinto, L.C., Matos, M.F.R. 2022. Potencial das cactáceas brasileiras na gastronomia: uma revisão. *Research, Society and Development*, 11, e7611729617. Disponível: Doi 10.37885/210805720
- Gouws, C.A., Georgousopoulou, E.N., Mellor, D.D., McKune, A., Nenad Naumovski, N. 2019. Effects of the Consumption of Prickly Pear Cacti (*Opuntia* spp.) and its Products on Blood Glucose Levels and Insulin: A Systematic Review. *Medicina*, 55, 138. Disponível: doi:10.3390/medicina55050138
- Griz, S.M.S. Machado, I.C.S. 2001. Fruiting Phenology and Seed Dispersal Syndromes in Caatinga, a Tropical Dry Forest in the Northeast of Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 17, 303–321.
- Guerra, M. 2000. Patterns of heterochromatin distribution in plant chromosomes. *Genetics and Molecular Biology*, 23, 1029–1041.
- Guerra, M. 2008. Chromosome numbers in plant cytotaxonomy: concepts and implications. *Cytogenetics and Genome Research*, 120, 339–350.
- Guiggi, A. 2022. A new generic status for *Pilosocereus bohlei* Hofacker (Cactaceae-Cereeae) from Bahia (NE Brazil). *Cactology V, supplelementum XIII*, 4–5.



- Gusmão, L.F.P., Queiroz, L.P., Quijano, F.B.V., Juncá, F.A., Oliveira, R.P., Baseia, I.G. 2016. caatinga Diversidade na adversidade do semiárido brasileiro 100–113. In: A.L. Peixoto, J.R.P. Luz, M.A. Brito. Conhecendo a biodiversidade, MCTI, CNPq, Brasília.
- Hamilton, A.C., Shengji, P., Kessy, J., Khan, A.A., Lagos-Witte, S., Shinwari, Z.K. 2003. In: M. Walters (Ed.) The purposes and teaching of Applied Ethnobotany. WWF, Godalming, UK.
- Harlan, J. R. 1975. Crops and man. Foundation for modern crop science series, American Society of Agronomy. Madison, Wisconsin.
- Harlan, J. R. 1992. Crops and Man. 2ed. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, Madison, Wisconsin.
- Harshberger, J.W. 1896. The purpose of ethno-botany. Botanical Gazette, 21, 46–154.
- Heinrich, M., Bremner, P. 2006. Ethnobotany and Ethnopharmacy – Their Role for Anti-Cancer Drug Development. Current Drug Targets, 7, 239–245.
- Hennessey, M.K., Habeck, D.H. 1994. Observations on reproduction of an endangered cactus, *Cereus robinii* (Lemaire) L. Benson. *Florida Scientist*, 57, 93–101.
- Hernández-Hernández, T., Hernández, H.M., De-Nova, J.A., Raul Puente, R., Eguiarte, L.E., Magallón, S. 2011. Phylogenetic relationships and evolution of growth form in Cactaceae (Caryophyllales, Eudicotyledoneae). *American Journal of Botany*, 98, 44–61.
- Hunt, D. e N. Tatlor. 1990. Os gêneros de Cactaceae — Progresso em Direção ao Consenso. *Bradleya*, 8, 85–107.
- Hunt, D., Taylor, N.P., Charles, G. 2013. The New Cactus Lexicon, 2nd ed. DH Books, Melbourne.
- IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 2011. Censo demográfico 2010: características da população e dos domicílios: resultados do universo. Disponível: <[http://www.ibge.gov.br/home/estatistica/populacao/censo2010/caracteristicas\\_da\\_populacao/resultados\\_do\\_universo.pdf](http://www.ibge.gov.br/home/estatistica/populacao/censo2010/caracteristicas_da_populacao/resultados_do_universo.pdf)>
- IBGE. 2011. Página inicial. <<https://cidades.ibge.gov.br/>> Acesso em 10/10/2022.
- Jesus, A.A., Ortolani, F.A., Moraes, E.M. 2014. In: Mahold, K. (Ed.) IAPT/IOPB, Chromosome data 18, Taxon, E12, Disponível: <http://dx.doi.org/10.12705/636.37>
- Jiang, J. 2019. Fluorescence in situ hybridization in plants: recent developments and future applications. *Chromosome Research*, 27, 153–165.
- Jiménez-Sierra, C., Eguiarte, L.E. 2010. Candy Barrel Cactus (*Echinocactus platyacanthus* Link & Otto: A Traditional Plant Resource in Mexico Subject to Uncontrolled Extraction and Browsing. *Economic Botany*, 64, 99–108.
- Kamble, S.M., Debaje P.P., Ranveer, R.C., Sahoo, A.K. 2017. Nutritional Importance of Cactus: A Review. *Trends in Biosciences*, 10, 7668–7677.
- Khoshbakht, K., Hammer, K. 2007. Threatened and Rare Ornamental Plants. *Journal of Agriculture and Rural Development in the Tropics and Subtropics*, 108, 19–39.

- Kao, Y-Y, Chang, S-B., Lin, T-Y, Hsieh, C-H., Chen, Y-H, Chen, W-H., Chen, C-C. 2021. Differential Accumulation of Heterochromatin as a Cause for Karyotype Variation in *Phalaenopsis* Orchids. *Annals of Botany*, 87, 387–395.
- Korotkova, N., Aquino, D., Arias, S., Eggli, U., Franck, A., Gómez-Hinostrosa, C., Guerrero, P. C., Hernández, Z.H.M., Kohlbecker, A., Köhler, M., Luther, K., Majure, L.C., Müller, A., Metzinger, D., Nyffeler, R., Sánchez, D., Schlumpberger, B., Berendsohn, W.G. 2021. *Cactaceae* at Caryophyllales.org – a dynamic online species-level taxonomic backbone for the family. *Willdenowia*, 51, 251–270.
- Larrea-Alcázar, D.M., Soriano, P. 2008. Columnar cacti-shrub relationships in an Andean semiarid valley in western Venezuela. *Plant Ecology*, 196, 153–161.
- Las Peñas, M.L., Bernardello, G. & Kiesling, R. 2008. Karyotypes and fluorescent chromosome banding in *Pyrrhocactus* (Cactaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 272, 211–222.
- Las Peñas, M.L., Kiesling, R., Bernardello, G. 2010. Karyotype, Heterochromatin, and Physical Mapping of 5S and 18-5.8-26S rDNA Genes in *Setiechinopsis* (Cactaceae), an Argentine Endemic Genus. *Haseltonia*, 16, 83–90.
- Las Peñas, M.L., Urdampilleta, J.D., López-Carro, B., Santiñaque, F., Kiesling, R., Bernardello, G. 2014. Classical and molecular cytogenetics and DNA content in *Maihuenia* and *Pereskia* (Cactaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 300, 549–558.
- Las Peñas, M.L., Santiñaque, F., López-Carro, B., Stiefkens, L. 2016. Estudios citogenéticos y de contenido de ADN en *Brasiliopuntia schulzii* (Cactaceae). *Gayana Botanica*, 73, 414–420.
- Las Peñas, M.L., Oakley, L., Moreno, N.C., Bernardello, G. 2017. Taxonomic and cytogenetic studies in *Opuntia* ser. *Armatae* (Cactaceae). *Botany*, 95, 101–120.
- Lavania, U.C. 1978. Differential staining and plant chromosomes—a progress in cytogenetics. *Current Science*, 47, 255–260.
- Lavor, P., Calvente, A., Versieux, L.M. & Sanmartin, I. 2018. Bayesian spatio-temporal reconstruction reveals rapid diversification and Pleistocene range expansion in the widespread columnar cactus. *Pilosocereus*. *Journal of Biogeography*, 46, 238–250.
- Lavor, P., Versieux, L.M., Calvente, A. 2020. Phylogenetic Relationships of *Pilosocereus* (Cactaceae) and Taxonomic Implications. *Plant Now*, 1, 52–70.
- Leal, I.R, Wirth, E., Tabarelli, M. 2007. Seed Dispersal by Ants in the Semi-arid Caatinga of North-east Brazil. *Annals of Botany*, 99, 885–894.
- Leitch, I.J., Hanson, L., Lim, K.Y., Kovarik, A., Chase, M.W., Clarkson, J.J., A. R. Leitch, A.R. 2008. The Ups and Downs of Genome Size Evolution in Polyploid Species of *Nicotiana* *Annals of Botany* 101, 805 –814.
- Lejeune, J., Turpin, R., Gautier, M. 1959. Chromosomic diagnosis of mongolism. *Archives Francaises de Pediatrie*, 16, 962–963.
- Liehr, T., Weise, A. 2017. Background. In: T. Liehr (Ed.), *Fluorescence In Situ Hybridization (FISH)*, 1-14. Springer Protocols Handbooks, Springer-Verlag, Berlin.

- Lima-Nascimento, A.M., Bento-Silva, J.S., Lucena, C.M., Lucena, R.F.P. 2019. Ethnobotany of native cacti in the northeast region of Brazil: can traditional use influence availability? *Acta Botanica Brasilica*, 33, 350–359.
- Lima, J.L. 1996. Plantas forrageiras das caatingas – usos e potencialidades. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, Petrolina.
- Lira, R., Casas, A. 1998. Uso y manejo de *Ibervillea millspaughii* (Cogn.) C. Jeffrey, *Melothria pendula* L. y otras especies silvestres de la familia *Curcubitaceae*: posibles procesos de domesticación incipiente. *Boletín de la Sociedad Botánica del México* 62, 77–89.
- Lira, R., Casas, A., Rosas-López, R., Paredes-Flores, M., Pérez-Negrón, E., Rangel-Landa, S., Solís, L., Torres, I., Dávila, P. 2009. Traditional knowledge and useful plant richness in the TehuacánCuicatlán Valley, Mexico. *Economic Botany*, 63, 271–287.
- Lins-Neto, E.M.F., Peroni, N., Maranhão, C.M.C., Maciel, M.I.S., Albuquerque, U.P. 2012. Analysis of umbu (*Spondias tuberosa*). Arruda (Anacardiaceae) in different landscape management regimes A process of incipient domestications? *Environmental Monitoring and Assessment*, 184, 4489–4499.
- Lucena, R.F.P., De Araújo, H.F.P., Mourão, J.S., Albuquerque, U.P. 2005. A flor chegou, chuva avisou: meteorologia popular no semiárido paraibano. In: A.C.G Alves, R.F.P. Lucena, U.P. Albuquerque (Eds.). *Atualidades em Etnobiologia e Etnoecologia*, v. 2., pp 171–182. Editora NUPEEA, Recife.
- Lucena, R.F.P., Soares, T.C., Vasconcelos-Neto, C.F.A., Carvalho, T.C.N., Lucena, C.M., Alves, R.R.N. 2012a. Uso de recursos vegetais da Caatinga em uma comunidade rural do Curimataú paraibano (Nordeste do Brasil). *Polibotânica*, 34, 217–238.
- Lucena, C.M., Costa, G.M., Sousa, R.F., Carvalho, T.K.N., Marreiros, N.A., Alves, C.A.B., Pereira, D.D., Lucena, R.F.P. 2012b. Conhecimento local sobre cactáceas em comunidades rurais na mesorregião do sertão da Paraíba (Nordeste, Brasil). *Biotemas*, 25, 281–291.
- Lucena, C.M., Costa, G.G.S., Carvalho, T.K.N., Guerra, N.M., Quirino, Z.G.M., Lucena, R.F.P. 2012c. Uso e conhecimento de cactáceas no Município de São Mamede (Paraíba, Nordeste do Brasil). *Revista de Biologia e Farmácia*, volume especial, 121–134.
- Lucena, C.M., Lucena, R.F.P., Costa, G.M., Carvalho, T.K.N., Costa, G.G.S., Alves, R.R.N., Pereira, D.D., Ribeiro, J.E.S., Alves, C.A.B., Quirino, Z.G.M., Nunes, E.N. 2013. Use and knowledge of Cactaceae in Northeastern Brazil. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*, 62, 1–11.
- Lucena, C.M., Carvalho, T.K.N., Marín, E.A., Nunes, E.N., Oliveira, R.S., Melo, J.G., Casas, A., R.F.P. 2014. Potencial medicinal de cactáceas en la región semiárida del Nordeste de Brasil. *Gaia Scientia*, Volume Especial Populações Tradicionais, 36–50.
- Lucena, C.M., Carvalho, T.K.N., Ribeiro, J.E.S., Quirino, Z.G.M., Casas, A., Reinaldo F.P. Lucena, R. F. P. 2015. Conhecimento Botânico Tradicional Sobre Cactáceas no Semiárido do Brasil. *Gaia Scientia*, 9, 77–90.
- Lucena, C.M., Pedrosa, K.M.; Souza, R.S.; Cruz, D.D. & Lucena, R.F.P., 2021. *Pilosocereus pachycladus* F. Ritter subsp. *pernambucoensis* (F.Ritter) Zappi Cactaceae, In: R.F.P. Lucena, D.D.Cruz (Eds.). *Ethnobotany of the Mountain Regions of Brazil*, pp. 1–6. Springer, Berlin.

- Lukaszewski, A.J. 2023. C-Banding of Plant Chromosomes. In: T. Heitkam, S. Garcia (Eds) Plant Cytogenetics and Cytogenomics. Methods in Molecular Biology. Humana, New York.
- Luttge, U. 2004. Ecophysiology of Crassulacean Acid Metabolism (CAM). *Annals of Botany*, 93, 629–652.
- Machado J.S, Lucena C.M., Santos S.S., Ferreira E.C., Nunes G.M., Lucena R.F.P. 2018. Conhecimento botânico local sobre cactáceas: um estudo de caso no município de Boqueirão, Paraíba, Nordeste do Brasil. *Flovet - Flora Vegetação e Etnobotânica*, 1, 1–21.
- Maciel, V.V., Bezerra, R.Q., Chagas, E.G.L., Cristiana Maria Pedroso Yoshida, C.M.P. 2021. Rosemary Aparecida de Carvalho Ora-pro-nobis (*Pereskia aculeata* Miller): a potential alternative for iron supplementation and phytochemical compounds. *Brazilian Journal of Food Technology*, 24, e2020180. Disponível: <https://doi.org/10.1590/1981-6723.18020>
- Magalhães, R.M.F. 2014. Manejo e composição químico-bromatológica de *Pilosocereus gounellei*, em caatinga no sertão cearense. Dissertação (Mestrado em Zootecnia) - Universidade Federal do Ceará, Fortaleza.
- Mandujano, M.C., Carrillo-Angeles, I., Martínez-Peralta, C., Golubov, J. 2010. Reproductive Biology of Cactaceae. In: K.G. Ramawat (ed.), *Desert Plants*, Springer-Verlag, Ethnobotany of the Mountain Regions of Brazil.
- Menezes, M.O.T., Taylor, N.P., Loiola, M.I.B., 2013. Flora do Ceará, Brasil: Cactaceae. *Rodriguésia*, 64, 757–774.
- MMA - Ministério do Meio Ambiente., 2009. Resumo das florestas brasileiras: período de referência: 2005-2009. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- Maia, G.N. 2004. Caatinga: árvores e arbustos e suas utilidades. Printcolor Gráfica e Editora, Fortaleza.
- Majure, L.C., Judd, W.S., Soltis, P.S., Soltis, D.E., 2012. Cytogeography of the *Humifusa* clade of *Opuntia* s.s. Mill. (Cactaceae, Opuntioideae, Opuntieae): correlations with pleistocene refugia and morphological traits in a polyploid complex. *Comparative Cytogenetics*, 6, 53–77.
- Medeiros, R.L.S., Souza, V.C., Azeredo, G.A., Pereira, E.M., A.Barbosa-Neto, M.A., Medeiros, M.S., Barbosa, A.S. 2015. Germinação e vigor de sementes de *Pilosocereus catingicola* (Gürke) Byles & Rowley subsp. *Salvadorensis* (Werderm.) Zappi (Cactaceae) da Caatinga paraibana. *Gaia Scientia*, 9: 61–66.
- McClintock, B. 1929. Chromosome morphology in *Zea mays*. *Science*, 69, 629.
- Moreno, N.C., Amarilla, L.D., Las Peñas, M.L., Bernardello, G. 2015. Molecular cytogenetic insights into the evolution of the epiphytic genus *Lepismium* (Cactaceae) and related genera. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 177, 263–277.
- Moscone, E.A., Samue, R., Schwarzacher, T., Schweizer, D. & Pedrosa-Harand, A. 2007. Complex rearrangements are involved in *Cephalanthera* (Orchidaceae) chromosome evolution. *Chromosome Research*, 15, 931–943.
- Nascimento, V.T., Sousa, L.G., Alves, A.G.C., Araújo, E.L., Albuquerque, U.P. 2009. Rural fences in agricultural landscapes and their conservation role in an area of caatinga (dryland

- vegetation) in Northeast Brazil. *Environment, Development and Sustainability*, 11, 1005–1029.
- Nascimento, V.T., De Moura, N.P., Da Silva Vasconcelos, M.A., Maciel, M.I.S., Albuquerque, U.P. 2011. Chemical characterization of native wild plants of dry seasonal forests of the semi-arid region of northeastern Brazil, 44, 2112–2119.
- Nassar, J., Ramírez, N. 2004. Reproductive biology of the melon cactus, *Melocactus curvispinus* (Cactaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 248, 31–44.
- Nefzaoui, A., Louhaichi, M., Salem, H., Ben. 2014. Cactus as a Tool to Mitigate Drought and to Combat Desertification. *Journal of Arid Land Studies*, 124, 121–124.
- Nyffeler, R., Eggli, U. 2010. A farewell to dated ideas and concepts – Molecular phylogenetics and a revised suprageneric classification of the family Cactaceae. *Schumannia*, 6, 109–149.
- Nunes, A.T., Lucena, R.F.P., Santos, M.V.F., Albuquerque, U.P. 2015. Local knowledge about fodder plants in the semi-arid region of Northeastern Brazil. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*, 11, 12. Disponível: <https://doi.org/10.1186/1746-4269-11-12>
- Nunes, M.N., Lucena, C.M., Ferreira, E.C., Carvalho, T.K.N., Pedrosa, K.M., Lima-Nascimento, A.M., Nunes, G.M., Brasileiro, D.P., Lucena, R.F.P. 2021. Utilização medicinal de espécies da família Cactaceae no semiárido do Brasil: Um estudo de caso na Paraíba. *Revista Brasileira de Gestão Ambiental e Sustentabilidade*, 8, 593–609.
- Oaxaca-Villa, B., Casas, A., Valiente-Banuet, A. 2006. Reproductive biology in wild and silvicultural managed populations of *Escontria chiotilla* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution* 53, 277–287.
- Oliveira, R.R. 1996. Alternativas de alimentação para pecuária no semiárido nordestino. In: *Simpósio Nordeste de Alimentação de Ruminantes*, 4, 127–139 (anais), Natal. Sociedade Nordestina de Produção Animal.
- Oliveira, F.C., Albuquerque, U.P., Fonseca-Kruehl, V.S., Hanazaki, N. 2009. Avanços nas pesquisas etnobotânicas no Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 23, 590–605.
- Oliveira, I.G., Moraes, A.P., Almeida, E.M., Assis, F.N.M., Cabral, J., Barros, F., Felix, L.P. 2015. Chromosomal evolution in Pleurothallidinae (Orchidaceae: Epidendroideae) with an emphasis on the genus *Acianthera*: chromosome numbers and heterochromatin. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 178, 102–120.
- Ortega-Baes, P., Godínez-Alvarez, H. 2006. Global diversity and conservation priorities in the Cactaceae. *Biodiversity and Conservation*, 15, 817–827.
- Ortolani, F.A., Mataqueiro, M.F., Moro, J.R. 2007. Caracterização citogenética em *Schlumbergera truncata* (Haworth) Moran e *Schlumbergera* × *buckleyi* (T. Moore) Tjaden (Cactaceae). *Acta Botanica Brasilica*, 21, 361–367.
- Oulo, M.A., Yang, J-X., Dong, X., Wang, V.O., Mkala, E.M., Munyao, J.N., Onjolo, V.O., Rono, P.C., Hu, G-W., Qing-Feng Wang, Q.F. 2014. Complete Chloroplast Genome of *Rhipsalis baccifera*, the only Cactus with Natural Distribution in the Old World: Genome Rearrangement, Intron Gain and Loss, and Implications for Phylogenetic Studies. *Brazilian Journal of Biology*, 74, 32–40.

- Parra, F., Casas, A., Peñaloza-Ramírez J.M., Cortés-Palomec, A.C., Rocha-Ramírez, V., González-Rodríguez, A. 2010. Evolution under domestication: ongoing artificial selection and divergence of wild and managed *Stenocereus pruinosus* (Cactaceae) populations in the Tehuacán Valley, Mexico. *Annals of Botany*, 106, 483–496.
- Parra, F., Blancas, J.J., Casas, A. 2012. Landscape management and domestication of *Stenocereus pruinosus* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley: human guided selection and gene flow. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*, 8, 1–17.
- Pardue, M.L., Gall, J.G. 1970. Chromosomal Localization of Mouse Satellite DNA. *Science*, 168, 1356–1358.
- Pedrosa, K.M., Lucena, C.M., Lucena, R.F.P., Lopes, S.F. 2015. Traditional Techniques for the Management of Cactaceae in the Americas: The Relationship between Use and Conservation. *Ethnobiology Letters*, 9, 276–282.
- Pedrosa, K.M.; Lopes, S.L.; Carvalho, T.K.N.; Lucena, C.M.; Lima-Nascimento, A.M.; Lucena, R.F.P. 2020. Traditional management of Cactaceae by local populations in the semi-arid region of Brazil. *Ethnobiology and Conservation*, 9, 1–13.
- Pérez-Negrón E., Dávila P., Casas A. 2014. Use of columnar cacti in the Tehuacán Valley, Mexico: perspectives for sustainable management of non-timber forest products. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*, 10: 79. Disponível: doi: 10.1186/1746-4269-10-79.
- Pinkava, D.J., Mcleod, M.G. 1971. Chromosome Numbers in Some Cacti of Western North America. *Brittonia*, 23, 171–176.
- Pinkava, D. J., Mcleod, M.G., McGill, L.A. 1973. Chromosome numbers in some cacti of western North America—II. *Brittonia*, 25, 2–9.
- Pinkava, D.J., McGill, L.A. & Reeves, T. 1977. Chromosome Numbers in Some Cacti of Western North America-III. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 104, 105–110.
- Pinkava, D.J. & Parfitt, B.D. 1982. Chromosome Numbers in Some Cacti of Western North America. IV. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 109, 121–128.
- Pinkava, D.J., Parfitt, B.D, Baker, M.A., Worthington, R.D. 1992. Chromosome numbers in some cacti of western North America-VI, with nomenclatural changes. *Madroño*, 39, 98.
- Pitrez, S.R., Ramalho, F.C., Andrade, L.A., Cordeiro, J.M.P., Assis, F.N.M. & Felix, L.P. 2014. In: K. Mahold IAPT/IOPB, Chromosome data 18, *Taxon*, 63, E20-E24 Disponível: <https://doi.org/10.12705/636.37>
- Portal, R.K.V.P., Lameira, O.A., Assis, R.M A., Barbosa, S.M. 2014. Avaliação dos aspectos fenológicos da espécie *Cereus jamacarau* L. Seminário de Iniciação Científica, 18 e Seminário de Pós-graduação da Embrapa Amazônia Oriental, 2, 2014, Belém – PA. Belém: Embrapa Amazônia Oriental, 1-5.

- Querino, B.C., Ferraz, M.E., Mata-Sucre, Y., Souza, G., Felix, L.P. 2020. Cytomolecular diversity of the subtribe Laeliinae (Epidendroidae, Orchidaceae) suggests no relationship between genome size and heterochromatin abundance. *Plant Systematics and Evolution*, 306, 19. Disponível: <https://doi.org/10.1007/s00606-020-01650-2> 2020.
- Queiroz, L.P., Cardoso, D., Fernandes, M.F., Moro, M.F. 2017. Diversity and Evolution of Flowering Plants of the Caatinga Domain. In: J.M.C. Silva, I.R. Leal, M. Tabarelli, (Eds) *Caatinga*. Springer, Cham.
- Raimondi, J.P., Peralta, I.E., Masuelli, R.W., Feingold, S., Camadro, E.L. 2005. Examination of the hybrid origin of the wild potato *Solanum ruiz-lealii* Brücher. *Plant Systematics and Evolution* 253, 33–51.
- Ramírez-Rodríguez, Y., Martínez-Huélamo, M., Pedraza-Chaverri, J., Ramírez, V., Martínez-Tagüña, N., Trujillo, J. 2020. Ethnobotanical, nutritional and medicinal properties of Mexican drylands Cactaceae Fruits: Recent findings and research opportunities. *Food Chemistry*, 312, 126073. Disponível: <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2019.126073>
- Ramos, J.P.F., Cavalcante, I.T.R., Sousa, W.H., Leite, M.L.M.V. 2020. Elaboração de snacks com cladódios de facheiro (*Pilosocereus pachycladus*) e palma forrageira (*Opuntia ficus-indica*). *Revista Verde*, 15, 379–384.
- Rego, J.O. 2012. Biologia Reprodutiva de uma Espécies endêmicas: *Cipocereus laniflorus*. Taylor, NP e D. Zappi (Cactaceae). *Acta Botanica Brasilica*, 26, 243–250.
- Ribeiro, D.A., Macêdo, D.G., Oliveira L.G.S., Saraiva, M.E., Oliveira, S.F., Souza, M.M.A., Menezes, I.R.A. 2014. Potencial terapêutico e uso de plantas medicinais em uma área de Caatinga no estado do Ceará, nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Plantas Medicinais*, 16, 912–930.
- Ribeiro, T., Vaio, M., Felix, L.P., Guerra, M. 2022. Satellite DNA probes of *Alstroemeria longistaminea* (Alstroemeriaceae) paint the heterochromatin and the B chromosome, reveal a G-like banding pattern, and point to a strong structural karyotype conservation. *Protoplasma*, 259, 413–426.
- Rice, A., Glick, L., Abadi, S., Einhorn, M., Kopelman, N.M., Salman-Minkov, A., Mayzel, J., Chay, O. Mayrose, I. 2015. The Chromosome Counts Database (CCDB) – a community resource of plant chromosome numbers. *New Phytologist*, 206, 19–26.
- Ritter, F. 1979. *Pilosocereus* Pp. 60 In *Kakteen in Sü damerika*. Band 1, Brasilien/Uruguay/Paraguay. Friedrich Ritter Selbstverlag, Spangenberg.
- Ritter, M.R., Silva, T.C., Araújo, E.L., Albuquerque, U.P. 2015. Bibliometric analysis of ethnobotanical research in Brazil (1988–2013). *Acta Botanica Brasilica*, 29, 113–119.
- Rivera-Marchand, B., Ackerman, J.D. 2006. Bat pollination breakdown in the Caribbean columnar cactus *Pilosocereus royerii*. *Biotropica*, 38, 635–642.
- Rocha, E.A., Agra, M.F. 2002. Flora do Pico do Jabre, Paraíba, Brasil: Cactaceae Juss. *Acta Botanica Brasilica*, 16, 15–21.
- Rocha, E.A., Machado, I.C., Zappi, D.C., 2007. Floral biology of *Pilosocereus tuberculatus* (Werderm.) Byles & Rowley: a bat pollinated cactus endemic from the “Caatinga” in northeastern Brazil. *Bradleya*, 25, 129–144.

- Rocha, E.A.; Domingos-Melo, A.; Zappi, D.C. & Machado, I.C. 2020. Reproductive biology of columnar cacti: are bats the only protagonists in the pollination of *Pilosocereus*, a typical chiropterophilous genus? *Folia Geobotanica*, 54, 239–256.
- Rocha, J.E.S. 2012. Palma forrageira no nordeste do Brasil: estado da arte. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa), Sobral.
- Rodrigues, T.L., Sousa, A.S.B., Silva, M.C.A., Nascimento, R.S., Sousa, F.A.R.M., Silva, S.M. 2019. Quality, antioxidant and enzymatic activities of facheiro (*Pilosocereus pachycladus* Ritter) fruits during maturation. *Revista Caatinga*, 32, 1092 – 1103.
- Rodriguez, T.L., Sousa, A.S.B., Silva, M.C.A., Nascimento, R.S., Sousa, F.A R M., Silva, S.M. 2019. Quality, Antioxidant and Enzymatic Activities of Facheiro (*Pilosocereus pachycladus* Ritter) Fruits During Maturation. *Revista Caatinga*, 32, 1092–1103.
- Romeiro-Brito, M., Taylor, N.P., Zappi, D.C., Telhe, M.C., Franco, F.F. Evandro M Moraes, E.M. 2023. Unravelling phylogenetic relationships of tribe Cereeae using target enrichment sequencing. *Annals of Botany*, mcad153. Disponível: <https://doi.org/10.1093/aob/mcad153>
- Santos, L.D.N., Pereira, I.M.S., Ribeiro, J.R., & Las-Casas, F.M.G, 2019. Frugivoria por aves em quatro espécies de Cactaceae na Caatinga, uma floresta seca no Brasil. *Iheringia, Série Zoologia*, 109, e2019034. Disponível: <https://doi.org/10.1590/1678-4766e2019034>.
- Santos, A.S., Almeida, E.M., Felix, L.F., Guerra, M. 2022. Karyotype differentiation in *Ameroglossum* (Linderniaceae) and closely related genera endemic to Brazilian inselbergs. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 198, 74–85.
- Schwager, H., Haushahn, T., Neinhuis, C., Thomas Speck, T., Masselter, T. 2010. Principles of Branching Morphology and Anatomy in Arborescent Monocotyledons and Columnar Cacti. *Advanced Engineering Materials*, 12. Disponível: 10.1002/adem.201080057
- Schultes, R.E., Reis, S.V. 1995. *Ethnobotny: evolution of a discipline*. Timber Press, Cambridge.
- Schumann, K.M., 1890. Cactaceae. In: C.F.P. von Martius, A.W. Eichler, I. Urban (Eds.). *Flora brasiliensis*, Vol. 4. 185–322, Munchen, Wien, Leipzig.
- Schwarzacher, T., Schweizer, D. 1982 Karyotype analysis and heterochromatin differentiation with Giemsa C-banding and fluorescent counterstaining in *Cephalanthera* (Orchidaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 141, 91–113.
- Schweizer, D. 1976. Reverse fluorescent chromosome banding with chromomycin and DAPI. *Chromosoma*, 58, 307–324.
- Schweizer, D., Nagl, W. 1976. Heterochromatin diversity in *Cymbidium*, and its relationship to differential DNA replication. *Experimental Cell Research*, 98, 411–423.
- Segura, S., Scheinvar, L., Olalde, G., Leblanc, O., Filardo, S., Muratalla, A., Gallegos, C. 2007. Flores Genome sizes and ploidy levels in Mexican cactus pear species *Opuntia* (Tourn.) Mill. series *Streptacanthae* Britton et Rose, *Leucotrichae* DC., *Heliabravoanae* Scheinvar and *Robustae* Britton et Rose. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 54, 1033–1041.
- Shetty, A.A., Rana, M.K., Preetham, S.P. 2012. Cactus: a medicinal food. *Journal of Food Science and Technology*, 49, 530–536.



- Silva, D.C., Alves, J.L.A. 1999. Anatomia Dos Órgãos Vegetativos de seis Espécies de *Pilosocereus* Byles & Rowley (Cactaceae). Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo, 18, 53–60.
- Silva, J.G.M., Silva, D.S., Ferreira, M.A., Lima, G.F.C., Melo, A.A.S., Diniz, M.S.N.M. 2005. Xiquexique (*Pilosocereus gounellei* (A. Weber ex K. Schum.) Bly. ex Rowl.) em Substituição à Silagem de Sorgo (*Sorghum bicolor* L. Moench) na Alimentação de Vacas Leiteiras. Revista Brasileira de Zootecnia, 34: 1408–1417.
- Silva, N., Lucena, R.F.P., Lima, J.R.F., Carvalho, T.K.N., Sousa-Júnior, S.P., Alves, C.A.B. 2015. Conhecimento e Uso da Vegetação Nativa da Caatinga em uma Comunidade Rural da Paraíba, Nordeste do Brasil. Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão, 34, 5–37.
- Silva, R.S., Felipe Nollet, F., Santos, D.C., Felix, L.P., Buril, M.T., Bruno, R.L.A. 2022. Heterochromatin and polyploidy in *Opuntia* Mill. (Cactaceae: Opuntioideae): implications for plant breeding. New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science. Disponível: 10.1080/01140671.2022.2028861
- Silva, R.T., Nollet, F.; Santos, D.J.; Felix, L.P.; Buril, M.T., Bruno, R.L.A. 2022. Heterochromatin and polyploidy in *Opuntia* Mill. (Cactaceae: Opuntioideae): implications for plant breeding. New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science. Disponível em: DOI:10.1080/01140671.2022.2028861.
- Silva, V.A. 2015. Diversidade de Uso das Cactáceas no Nordeste do Brasil: Uma Revisão. Gaia Scientia, Edição Especial Cactaceae, 9, 137-154.
- Soldati, G.T., Albuquerque, U.P. 2012. Ethnobotany in Intermedical Spaces: The Case of the Fulni-ô Indians (Northeastern Brazil). Evidence-Based Complementary and Alternative Medicine. Disponível: 10.1155/2012/648469
- Sousa-Neto, I.N., Gomes, V.G.N., Quirino, Z.G.N. 2021. Frugivory by *Tropidurus hispidus* (Squamata: Tropiduridae) on the cactus *Pilosocereus pachycladus* in the Brazilian Caatinga. Phyllomedusa, 20, 105–108.
- Souza, R.L.A., Santana, M.F.S., Macedo, E.M.S., Brito, E.S., Correia, R.T.P. 2015. Physicochemical, bioactive and functional evaluation of the exotic fruits *Opuntia ficus-indica* AND *Pilosocereus pachycladus* Ritter from the Brazilian caatinga. Journal of Food Science and Technology, 52, 7329–7336.
- Spix, J.B., Martius, K.P. 2017. Viagem pelo Brasil, v.1. Tradução Lúcia Furquim Lahmeyer, título original em alemão Reise in Brasilien. Senado Federal, Brasília.
- Stebbins, G.L. 1950. Variation and Evolution in Plants. Columbia University Press, New York.
- Stebbins, G.L. 1971. Chromosome Evolution in Higher Plants. Edward Arnold (Publishers) Ltd., London.
- Stintzing, F.C., Carle, R., 2005. Cactus stems (*Opuntia* spp.): A review on their chemistry, technology, and uses. Molecular Nutrition & Food Research, 49, 175–194.
- Sumner, A.T. 2003. Chromosome organization and function. Blackwell Publishing, North Berwick, United Kingdom.
- Taylor, N.P., Albuquerque-Lima, S. 2020. Annotated checklist of Cactaceae in the Catimbau National Park, Pernambuco, Brazil. Bradleya, 38, 231–246.

- Taylor, N.P.; Zappi, D.C. 2004. The Cacti of Eastern Brazil. The Royal Botanic Gardens, Kew.
- Taylor, N.P. 1997. Cactaceae. In: S. Oldfield (ed), cactos e suculentas plantas: Levantamento de Status e Plano de Ação de Conservação, pp. 199–202. Grupo de especialistas em cactos e suculentas da IUCN/ SSC, Gland, Suíça.
- Taiz, L., E. Zeiger. 2010. Fisiologia Vegetal, 4ª edição. Traduzido por Eliane Romanato Santarém et al. Artmed, Porto Alegre, Brasil.
- Terry, M., Trout, K. 2017. Regulation of Peyote (*Lophophora williamsii* Cactaceae) in the U.S.A.: a historical victory of religion and politics over science and medicine. Journal of the Botanical Research Institute of Texas, 11, 147–156.
- The Plant List <http://www.theplantlist.org/1.1/browse/> consultado em 10/10/2022.
- Tijo, J.H., Levan, A. 1956. The chromosome number in man. Hereditas, 42, 1–6.
- Vaio, M., Nascimento, J., Mendes, S., Ibiapino, A., Felix, L.P., Gardner, A., Emshwiller, E., Fiaschi, P., Guerra, M. 2018. Multiple karyotype changes distinguish two closely related species of *Oxalis* (*O. psoraleoides* and *O. rhomboides*) and suggest an artificial grouping of section *Polymorphae* (Oxalidaceae). Botanical Journal of the Linnean Society, 188, 269–280.
- Velloso, A.L., Sampaio, E.V.S.B., Parayn, F.G.C. 2002. Ecorregiões: propostas para o bioma caatinga. Instituto de Conservação Ambiental, Recife.
- Villaseñor, J.L. 2016. Checklist of the native vascular plants of Mexico. Revista Mexicana de Biodiversidad, 87, 559–902.
- Vosa, C.G., Marchi, P. 1972. Quinacrine Fluorescence and Giemsa Staining in Plants. Nature (New Biol.), 237, 191–192.
- Weisblum, B., Haseth, P.L. 1972. Quinacrine, A Chromosome Stain Specific for Deoxyadenylate-Deoxythymidylate-Rich Regions in DNA. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 69, 629–632.
- Weisblum, B., Haenssler, E. 1974. Fluorometric Properties of the Bibenzimidazole Derivative Hoechst 33258, a Fluorescent Probe Specific for AT Concentration in Chromosomal DNA. Chromosoma, 46, 255–260.
- Wallace, R.S., Gibson, A.C., 2002. Evolution and systematics. In: P.S. Nobel (ed.). Cacti: biology and uses. University of California Press, California.
- Waldeyer, W. 1888. Über Karyogenese und ihre Beziehung zu den Befruchtungsvorgängen. Archiv für pathologische Anatomie, 32, 1–22.
- WFO, 2023. World Flora Online. Version 2023, June. Published on the Internet; <http://www.worldfloraonline.org>.
- Wolf, B.O., Del Rio, C.M. 2003. How important are columnar cacti as sources of water and nutrients for desert consumers? A review. Isotopes in Environmental and Health Studies, 39, 53–67.

- Zappi, D. 1994. *Pilosocereus* (Cactaceae): the genus in Brazil. 3. D. Hunt, N. Taylor (Eds.). Succulent Plant Research Sherborne v. 3. Royal Botanic Garden, Kew.
- Zappi, D. & Taylor, N. P. 2023. *Cactaceae in Flora e Funga do Brasil*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB1434>>. Acesso em: 13 nov. 2023.
- Zappi, D., Taylor, N. & Ribeiro-Silva, S. 2011. Plano de ação nacional para a conservação das Cactáceas. Brasília: Instituto Chico mendes de Conservação da Biodiversidade, ICMBIO.
- Zappi D., Taylor N., Ribeiro-Silva S. 2011. Plano de ação nacional para a conservação das cactáceas. ICMBIO, Brasília.
- Zhang, K., Wang, X., Cheng, F. 2019. Plant Polyploidy: Origin, Evolution, and Its Influence on Crop Domestication. *Horticultural Plant Journal*, 5, 231–239.

## **Capítulo II**

### **A poliploidia está relacionada a domesticação de espécies de *Pilosocereus* Byles & G.D.Rowley? Uma avaliação de duas etnoespécies da Caatinga**

Artigo a ser enviado a Revista Acta Botanica Brasilica

Qualis A4

## **A poliploidia está relacionada a domesticação de espécies de *Pilosocereus* Byles & G.D.Rowley? Uma avaliação de duas etnoespécies da Caatinga**

### **RESUMO**

*Pilosocereus* é um gênero de plantas neotropical com forte ocorrência no semiárido nordestino. *Pilosocereus pernambucoensis* e *P. pachycladus* são duas espécies morfológicamente relacionadas, com ampla distribuição na região semiárida do Nordeste, sendo ambas utilizadas pelas comunidades rurais para numerosas finalidades, em especial para para suprímento forrageiro durante as secas mais rigorosas. Nesse trabalho analisamos através da coloração convencional com Giemsa e com os fluorocromos CMA (Cromomicina A3) e DAPI (4',6-diamidino-2-fenilindol) várias populações de *P. pernambucoensis*, buscando observar a incidência de citótipos diploides, além de comparar o padrão de bandas dessas populações e dessa espécie com *P. pachycladus*. Além disso, foi avaliada a incidência de poliploidia nessa e em outras espécies em processo de domesticação incipiente. Foi também comparada a variação no padrão de bandas CMA/DAPI entre diferentes populações de *P. pernambucoensis* e outras espécies de *Pilosocereus*. Todas as populações de *P. pernambucoensis* foram tetraploides com  $2n = 44$  e apresentaram padrão de bandas idênticos entre si e com a espécie supostamente relacionada, *P. pachycladus*. A incidência de poliploidia é relativamente escassa para o gênero *Pilosocereus* e outros gêneros relacionados, aparentemente sem haver qualquer correlação entre poliploidia e o processo de domesticação de *P. pernambucoensis*. Foi registrada uma única população diploide para uma espécie identificada como *Pilosocereus aff. pernambucoensis*, coletada na área de ocorrência de *P. pernambucoensis* no estado de Pernambuco, que apesar de ser morfológicamente similar a *P. pernambucoensis*, trata-se claramente de outra espécie. A ocorrência desses citótipos sugere que o registro prévio para uma população diploide de *P. pernambucoensis* em área próxima ao local de coleta de *Pilosocereus aff. pernambucoensis*, possa ter resultado de um erro de identificação. É discutida a importância desses citótipos diploide e seu envolvimento no surgimento e evolução dessa espécie.

**Palavras-chave:** Bandeamento CMA/DAPI, cromossomo B, evolução cariotípica, sistemática de *Pilosocereus*

**Is polyploidy related to the domestication of *Pilosocereus* Byles & G.D.Rowley species? An evaluation of two ethnospecies from the Caatinga**

### **ABSTRACT**

*Pilosocereus* is a genus of neotropical plants with a strong presence in the northeastern semi-arid region. *Pilosocereus pernambucoensis* and *P. pachycladus* are two morphologically related species with a wide distribution in the semi-arid region of the Northeast, both used by rural communities for numerous purposes, especially as fodder during severe droughts. In this study, we analyzed various populations of *P. pernambucoensis* using conventional staining with Giemsa and the fluorochromes CMA (Chromomycin A3) and DAPI (4',6-diamidino-2-phenylindole). Our aim was to observe the incidence of diploid cytotypes and compare the banding patterns of these populations

and this species with *P. pachycladus*. Additionally, we evaluated the incidence of polyploidy in this and other species undergoing incipient domestication. The variation in the CMA/DAPI banding pattern was also compared between different populations of *P. pernambucoensis* and other *Pilosocereus* species. All populations of *P. pernambucoensis* were tetraploid with  $2n = 44$ , showing identical banding patterns among themselves and with the supposedly related species, *P. pachycladus*. Polyploidy incidence is relatively scarce for the *Pilosocereus* genus and other related genera, apparently with no correlation between polyploidy and the domestication process of *P. pernambucoensis*. A single diploid population was recorded for a species identified as *Pilosocereus* aff. *pernambucoensis*, collected in the area of occurrence of *P. pernambucoensis* in the state of Pernambuco. Despite being morphologically similar to *P. pernambucoensis*, it is clearly a different species. The occurrence of this diploid cytotype suggests that the previous record of a diploid population of *P. pernambucoensis* near the collection site of *Pilosocereus* aff. *pernambucoensis* may indicate a misidentification. The importance of this diploid cytotype and its role in the emergence and evolution of this species are discussed.

**Keywords:** CMA/DAPI banding, B chromosome, karyotypic evolution, *Pilosocereus* systematics

## Introdução

O gênero *Pilosocereus* é composto por 42 espécies na sua maioria sul-americanas (Hunt *et al.* 2006), das quais 29 são reconhecidas para o Brasil, 14 delas para o domínio fitogeográfico da Caatinga (Silva *et al.* 2018; Zappi & Taylor 2023). Entre as espécies de *Pilosocereus*, *P. pernambucoensis* F.Ritter, conhecido localmente como facheiro, se destaca pela sua ampla ocorrência na região Nordeste (Zappi, Zappi, 1994; Taylor & Zappi 2004), com maiores densidades de indivíduos observada na microrregião Cariri Paraibano (Barbosa *et al.* 2015). São plantas arborescentes com até dez metros de altura, com caule ereto verdes, verdes azulados ou glaucos, com 13 a 19 costelas, aréolas com oito a 12 espinhos centrais maiores e 16 a 18 espinhos radiais menores (Zappi 1994).

*Pilosocereus pernambucoensis* Ritter conhecido popularmente como facheiro, é amplamente utilizado pelas comunidades rurais por representar um recurso importante para pessoas e animais durante as secas (Lucena *et al.* 2013, 2015; Machado *et al.* 2018; Carvalho *et al.* 2019). Além disso, seus frutos possuem valor nutricional na dieta humana (Lucena *et al.* 2015) e de animais silvestres, com destaque para seu principal dispersor

natural, o lagarto *Tropidurus hispidus* Spix, (Souza-Neto *et al.* 2021). A espécie também possui valor ornamental e como forragem, para bovinos, caprinos e ovinos, especialmente durante as grandes estiagens (Rocha & Agra 2002; Dantas-Araújo *et al.* 2004; Lucena *et al.* 2012). Outros usos do facheiro incluem seu emprego na marcenaria e carpintaria, na confecção de cercas vivas, na medicina humana e veterinária (Lucena *et al.* 2013, 2021). Além disso, a espécie produz metabólitos secundários importantes, incluindo o siringaldeído (4-hidroxi-3,5-dimetoxi benzaldeído), que potencializa a atuação de antibióticos (Brito-Filho *et al.* 2017). O uso do facheiro para o suprimento de forragem verde durante as secas prolongadas (Góes-Neto *et al.* 2021) torna essa, uma espécie silvestre manejada, assim como outros cactos da região, o que constitui um incipiente processo de domesticação. Plantas em processo de domesticação podem ter afetado diferentes aspectos da sua estrutura morfológica (Lima-Nascimento *et al.* 2021; Bravo-Aviles *et al.* 2022) e diversidade genética (Parra *et al.* 2015; Bravo-Aviles *et al.* 2022). Além disso, espécies silvestres domesticadas ou em processo de domesticação possuem uma incidência mais elevada de poliploidia do que espécies silvestres não manejadas (Stebbins 1950, 1971; Gilani *et al.* 2015; Paterson 2005; Akagi *et al.* 2022), incluindo cactáceas domesticadas, especialmente no gênero *Opuntia* (Silva *et al.* 2022).

Em uma análise filogenética recente, *Pilosocereus* foi considerado não monofilético, sendo necessária a criação de um novo gênero, *Xiquexique* Lavor, Calvente & Versieux, para abrigar três espécies anteriormente inseridas em *Pilosocereus*. Também com o objetivo de formar grupos monofiléticos, outras quatro espécies que anteriormente haviam sido re combinadas para subespécie (Zappi 1994), foram novamente restabelecidas (Lavor *et al.* 2020). *Pilosocereus pernambucoensis*, havia sido re combinada para *P. pachycladus* subsp. *pernambucoensis* (Ritter) Zappi por apresentar algumas áreas de sobreposição com *P. pachycladus* subsp. *pachycladus* F.Ritter e

ocorrência de plantas com morfologia intermediária (Zappi 1994; Taylor & Zappi 2004). Mais recentemente, Taylor & Albuquerque-Lima, (2020) consideraram as populações de *Pilosocereus pachycladus* subsp. *pernambucoensis* distribuídas ao leste do estado de Pernambuco, Paraíba e Rio Grande do Norte, como uma nova subespécie, *P. pachycladus* subsp. *viridis* N.P.Taylor & Albuquerque-Lima. Devido ao posicionamento claramente polifilético de *P. pachycladus* quando subdividido em subespécies, optamos nesse trabalho, por considerar *P. pernambucoensis* ao nível hierárquico de espécie conforme proposto inicialmente por Ritter (1979) e confirmado posteriormente em duas análises filogenéticas recentes do gênero (Lavor *et al.* 2020; Romeiro-Brito *et al.* 2022).

Para a família Cactaceae a poliploidia tem-se revelado um importante mecanismo de especiação, sendo frequente a ocorrência de autopoliploides e alopóliploides, especialmente no gênero *Opuntia* (L.) Mill. (Majure *et al.* 2012; Castro *et al.* 2016, 2020). *Pilosocereus* tem registro cromossômico numérico para 20 das suas 42 espécies conhecidas, com de  $2n = 22$  para 18 espécies,  $2n = 44$  para quatro, incluindo a incidência poliploidia intraespecífica em duas espécies (Castro *et al.* 2016, 2020). Para *Pilosocereus pernambucoensis*, são conhecidos dois números cromossômicos,  $2n = 22$  para uma única população de Pernambuco e  $2n = 44$  para várias populações da Paraíba, Pernambuco e Alagoas (Pitrez *et al.* 2014; Castro *et al.* 2013, 2020). O predomínio de citótipos poliploides em *P. pernambucoensis* é compatível com a hipótese de que genótipos poliploides são melhores adaptados ao manejo, ao cultivo, assim como a ambientes sob estresse, ecologicamente alterados (Stebbins, 1950, 1971). Neste trabalho objetivamos fazer uma análise populacional de *P. pernambucoensis* e de algumas espécies relacionadas, com o objetivo de entender a variabilidade cariotípica intraespecífica em *P. pernambucoensis*, em relação a outras espécies do gênero, além de checar a existência de variabilidade numérica intrapopulacional para essa espécie.



## Material e Métodos

### *Levantamento de números cromossômicos*

Para avaliar a variabilidade de números cromossômicos em *Pilosocereus*, foram levantados os registros prévios para o gênero como um todo e, particularmente para *P. pernambucoensis* utilizando este binômio e também *P. pachycladus* subsp. *pernambucoensis*. Para tanto, foram consultadas as seguintes bases de dados: (Rice *et al.* 2015, <https://ccdb.tau.ac.il/>), Index to Plant Chromosome Number database (<http://www.tropicos.org>) e International Association for Plant Taxonomy (<https://www.iaptglobal.org/chromosome-data>), além dos registros disponíveis na literatura, especialmente o trabalho de Castro *et al.* (2020) (Tab. 1).

### *Material vegetal*

Inicialmente foram coletados um mínimo de quatro indivíduos de *P. pernambucoensis* em quatro municípios da Paraíba em diferentes microrregiões do estado, todos localizadas no domínio fitogeográfico da Caatinga submetidos a um clima semiárido com médias pluviométricas variando entre 600 e 450 mm/ano. Essas localidades haviam sido anteriormente submetidas a estudos de etnobotânica, tendo sido confirmado uma incipiente domesticação dessa espécie pelas populações locais para uso como forragem, alimentar, medicinal, lenha, madeira para construção, como forragem verde entre outros (Lucena *et al.* 2012, 2013, 2015, 2021). Além disso, foram analisadas 15 outras populações de *P. pernambucoensis* coletadas no domínio fitogeográfico da Caatinga todas em ambientes mais ou menos antropizados incluindo margens de rodovia, capoeiras e afloramentos rochosos. Todo o material foi proveniente dos estados da Paraíba e Pernambuco, incluindo uma população de *P. pachycladus*, duas populações de *Pilosocereus chrysostele* subsp. *chrysostele* (Vaupel) Byles & G.D.Rowley e uma população de *P. chrysostele* subsp. *catimbauensis* N.P.Taylor & Albuquerque-Lima. Além

disso, uma espécie coletada em Bonito, Pernambuco provisoriamente identificada como *Pilosocereus aff. pernambucoensis* também foi amostrada (Tab. 2, Fig. 1 A-H). Todo o material foi obtido no campo, com amostras secas depositados no Herbário EAN do Centro de Ciências Agrárias da Universidade Federal da Paraíba (Tab. 2). De um a cinco indivíduos de cada população foram cultivados em vasos plásticos no jardim experimental do Laboratório de Citogenética e Taxonomia Vegetal do Centro de Ciências Agrárias da Universidade Federal da Paraíba, utilizando como substrato areia lavada. Para indução do enraizamento as plantas foram inicialmente dispostas a sombra durante 15 dias para cicatrização de danos ocasionados pela coleta e transporte, para só então serem plantadas e irrigadas abundantemente duas vezes ao dia até a emissão de raízes. Em seguida, foram replantadas em canteiro coletivo sem adubação e irrigadas semanalmente.

#### *Preparo das lâminas e análises cromossômicas*

Para o preparo das lâminas foram utilizadas pontas de raízes jovens que foram pré-tratadas com 8-hidroxiquinoleína (8-HQ) 0,002M a 4°C por 5-24 horas, fixadas em uma mistura de etanol absoluto/ácido acético glacial v/v (3:1) por um período mínimo de duas horas, antes de serem estocadas em freezer a -20°C até posterior análise. Para o preparo das lâminas, as pontas de raízes foram inicialmente lavadas por duas vezes em água destilada por cinco minutos, hidrolisadas em HCl 5N por 20 minutos e depois esmagadas em ácido acético glacial 45%, congeladas em nitrogênio líquido para remoção das lamínulas e secas ao ar. Em seguida, para coloração convencional, as lâminas foram coradas com Giemsa a 2% e montadas em Entellan (Guerra 1983).

Para o preparo das lâminas para a coloração com fluorocromos, foi realizada a digestão enzimática das pontas de raízes em uma solução enzimática contendo 2% celulase (Onozuka) e 20% pectinase (Sigma) (w/v) por 60 minutos a 37°C. Em seguida, as lâminas foram preparadas pelo método de esmagamento em ácido acético 45%, com

as laminulas retiradas em nitrogênio líquido, secas ao ar e envelhecidas por três dias à temperatura ambiente. Após o envelhecimento, as lâminas foram coradas com CMA (Cromomicina A 3 – 0,1 mg.mL<sup>-1</sup>) por 1 hora em câmara escura e posteriormente com DAPI (4',6-diamidino-2-fenilindol - 1µg.mL<sup>-1</sup>) mais meio de montagem tampão McIlvaine (pH 7,0) (v/v, 1:1) contendo 2,5 mM MgCl<sub>2</sub> e 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 CamMRC5® acoplada. Todas as imagens foram processadas homogeneamente para brilho e contraste usando o Adobe Photoshop CS3® versão 19.1.4 (Carvalho *et al.* 2005).

**Tabela 1.** Variação de números cromossômicos em espécies de *Pilosocereus* conforme compilado das bases de dados e da literatura original.

| Espécie                                                                               | 2n     | Referência                                              |
|---------------------------------------------------------------------------------------|--------|---------------------------------------------------------|
| <i>Pilosocereus aureispinus</i> (Buining & Brederoo) F.Ritter                         | 22     | Jesus <i>et al.</i> (2014)                              |
| <i>Pilosocereus aurisetus</i> (Werderm.) Byles & G.D. Rowley                          | 22     | Jesus <i>et al.</i> (2014)                              |
| <i>Pilosocereus bohlei</i> Hofacker                                                   | 22     | Jesus <i>et al.</i> (2014)                              |
| <i>Pilosocereus brasiliensis</i> subsp. <i>ruschianus</i> (Buining & Brederoo) Zappi  | 22     | Silva <i>et al.</i> (2019)                              |
| <i>Pilosocereus catingicola</i> (Gürke) Byles & G.D.Rowley subsp. <i>cattingicola</i> | 44     | Silva <i>et al.</i> (2019)                              |
| <i>Pilosocereus catingicola</i> subsp. <i>salvadorensis</i> (Werderm.) Zappi          | 44     | Silva <i>et al.</i> (2019)                              |
| <i>Pilosocereus chrysacanthus</i> (F.A.C.Weber ex K.Schum.) Byles & G.D.Rowley        | 44     | Rice <i>et al.</i> (2014)                               |
| <i>Pilosocereus chrysostele</i> (Vaupel) Byles & G.D.Rowley                           | 22     | Castro <i>et al.</i> (2013), Silva <i>et al.</i> (2019) |
| <i>Pilosocereus floccosus</i> subsp. <i>quadricostatus</i> (F.Ritter) Zappi           | 22     | Silva <i>et al.</i> (2019)                              |
| <i>Pilosocereus glaucochrous</i> (Werderm.) Byles & G.D.Rowley                        | 22     | Silva <i>et al.</i> (2019)                              |
| <i>Pilosocereus machrisii</i> (E.Y.Dawson) Backeb.                                    | 22     | Jesus <i>et al.</i> (2014)                              |
| <i>Pilosocereus magnificus</i> (Buining & Brederoo) F.Ritter                          | 22     | Silva <i>et al.</i> (2019)                              |
| <i>Pilosocereus multicostatus</i> F.Ritter                                            | 22     | Silva <i>et al.</i> (2019)                              |
| <i>Pilosocereus pachycladus</i> F. Ritter                                             | 22;    | Castro <i>et al.</i> (2013, 2020)                       |
| <i>Pilosocereus pachycladus</i> F.Ritter subsp. <i>pachycladus</i>                    | 22, 44 | Silva <i>et al.</i> (2019), Castro <i>et al.</i> 2020)  |
| <i>Pilosocereus pentaedrophorus</i> (Labour.) Byles & G.D. Rowley                     | 22     | Castro <i>et al.</i> (2013, 2020)                       |
| <i>Pilosocereus pentaedrophorus</i> (Labour.) Byles &                                 |        | G.D.Rowley subsp. <i>pentaedrophorus</i>                |



|                                                                                                                                            |        |                                                                          |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------|--------------------------------------------------------------------------|
| <i>Pilosocereus pernambucoensis</i> F. Ritter (como<br><i>Pilosocereus pachycladus</i> subsp. <i>pernambucoensis</i> (F.<br>Ritter) Zappi) | 22, 44 | Pitrez <i>et al.</i> (2014),<br><br>Castro <i>et al.</i> (2013,<br>2020) |
| <i>Pilosocereus royenii</i> (L.) Byles & G.D.Rowley                                                                                        | 22     | Rice <i>et al.</i> (2014)                                                |
| <i>Pilosocereus tuberculatus</i> (Werderm.) Byles &<br>G.D.Rowley                                                                          | 22     | Silva <i>et al.</i> (2019)                                               |
| <i>Pilosocereus vilaboensis</i> (Diers & Esteves) P.J. Braun                                                                               | 22     | Jesus <i>et al.</i> (2014)                                               |

## Resultados

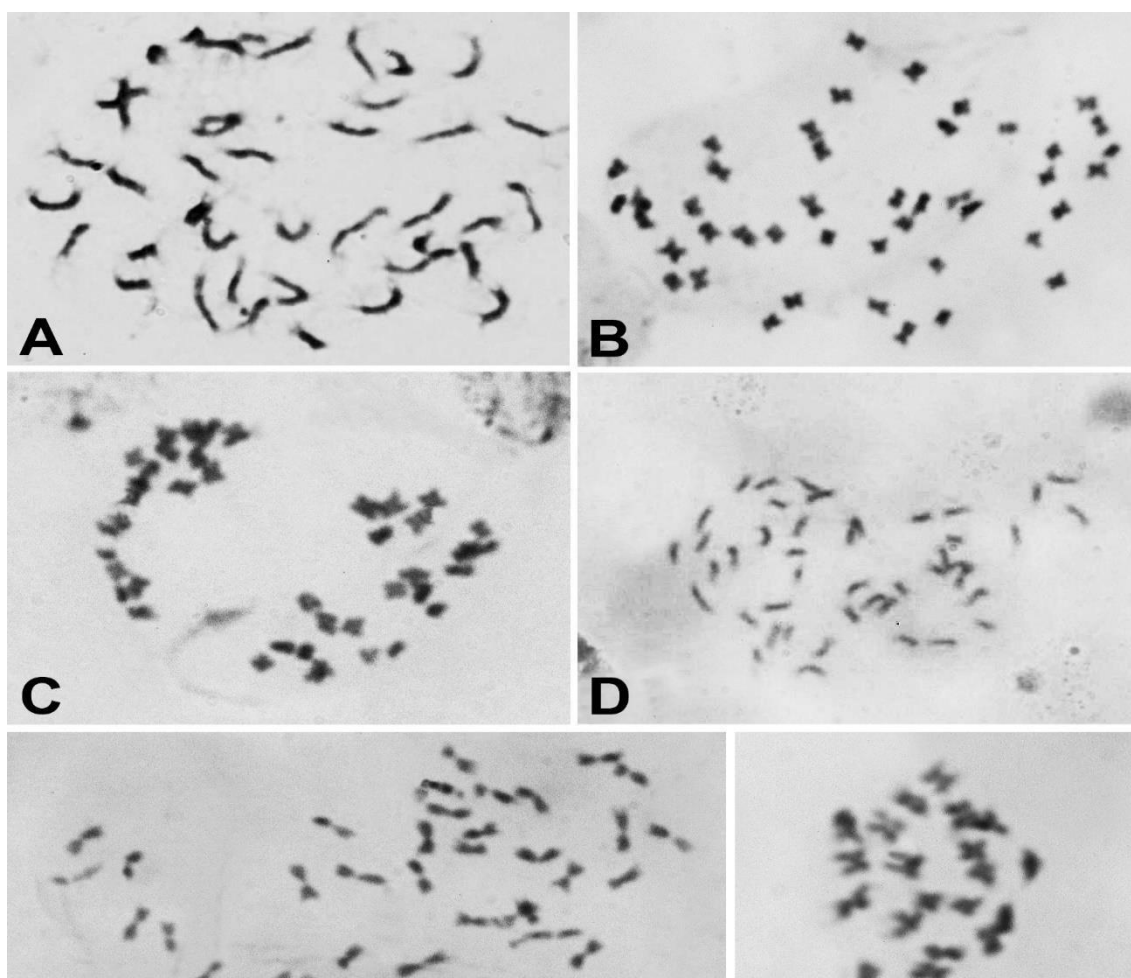
### Números cromossômicos

Registros cromossômicos prévios são referidos na literatura para 20 das 42 espécies de *Pilosocereus*, das quais quatro espécies foram poliploides, com incidência de incidência de poliploidia intraespecífica para duas espécies,  $2n = 22$  e  $2n = 44$  para *P. pachycladus* e *P. pernambucoensis* (Tab. 2). Foram reportadas contagens prévias para *P. pernambucoensis* de  $2n = 22$  para para uma população de Pernambuco e  $2n = 44$  para várias populações da Paraíba, Pernambuco e Alagoas (Pitrez *et al.* 2014; Castro *et al.* 2013, 2020).



**Figura 1.** Espécies analisadas de *Pilosocereus* (A-H). Representantes silvestres de *Pilosocereus pachycladus* (A-B). A. Ramos de planta adulta (observe a lanosidade concentrada em uma das faces dos ramos; B. Fruto com polpa vermelha parcialmente consumido. *Pilosocereus pernambucoensis* (C-D). C. Fruto com deiscência irregular; D. Ramos com fruto imaturo e perianto persistente enegrecido. *Pilosocereus* sp. aff. *pernambucoensis* (E-F). E. Hábito de crescimento sobre afloramento rochoso em Bonito - Pernambuco; F. Ramos com frutos imaturos. *Pilosocereus chrysostele* subsp. *chrysostele* (G). Planta sobre afloramento rochoso. *Pilosocereus chrysostele* subsp. *catimbauensis* (H). Ramo com densa lanosidade concentrada apenas em um lado do ramo.

Neste trabalho foram analisadas quatro espécies de *Pilosocereus* dos estados da Paraíba, Pernambuco e Minas Gerais (Fig. 1 A-H, 2 A-F). Todas as 20 populações analisadas de *P. pernambucoensis* foram tetraploides com  $2n = 44$  (Tab. 2, Figs 2 A-F, 2 A-F, 3 A). Contudo, uma população de Bonito identificada provisoriamente como *Pilosocereus aff. pernambucoensis* foi diploide, com  $2n = 22$  (Figs. 1 E-F, 3 D). Essa população foi formada por indivíduos notavelmente menores, com ramos e frutos morfologicamente similares a *P. pernambucoensis* (Tab. 2, Fig. 1 E-F). A outra espécie analisada, *Pilosocereus chrysostele* subsp. *chrysostele*, com  $2n = 22$  (Fig. 2F), ocorreu simpatricamente com *P. pernambucoensis* nas populações de Junco do Seridó e Picuí, estado da Paraíba, enquanto *P. chrysostele* subsp. *catimbauensis*, também com  $2n = 22$ , foi simpátrica com a população de *P. pernambucoensis* de Buíque, Pernambuco, (Tab. 1), todas diploides com  $2n = 22$ . Para os citótipos diploides e tetraploides, independentemente do nível de ploidia, os cariótipos foram simétricos, com cromossomos metacêntricos a submetacêntricos.



**Figura 2.** Metáfases mitóticas de *Pilosocereus pernambucoensis* com  $2n = 44$  (A-E) e *Pilosocereus chrysostele* subsp. *chrysostele* com  $2n = 22$  (F), coradas convencionalmente com Giemsa representando uma população do estado do Ceará (A) e cinco populações da Paraíba (B-F). **A.** Poranga (LPF19958); **B.** Serra da Raiz (JMPV 1612); **C.** Junco do Seridó (LPF19735); **D.** Cabaceiras (LPF19723); **E.** Solânea (LPF19612); **F.** Junco do Seridó (LPF 19734) – ( $2n = 22$ ). Códigos entre parênteses representam os vouchers, sendo as letras as iniciais dos coletores das amostras estudadas (LPF – Leonardo P. Felix; JMPC – Joel M. P. Cordeiro).

**Tabela 2.** Espécies analisadas de *Pilosocereus* dos estados da Paraíba, Pernambuco e Minas Gerais, através da coloração convencional com Giemsa e do bandejamento CMA/DAPI.

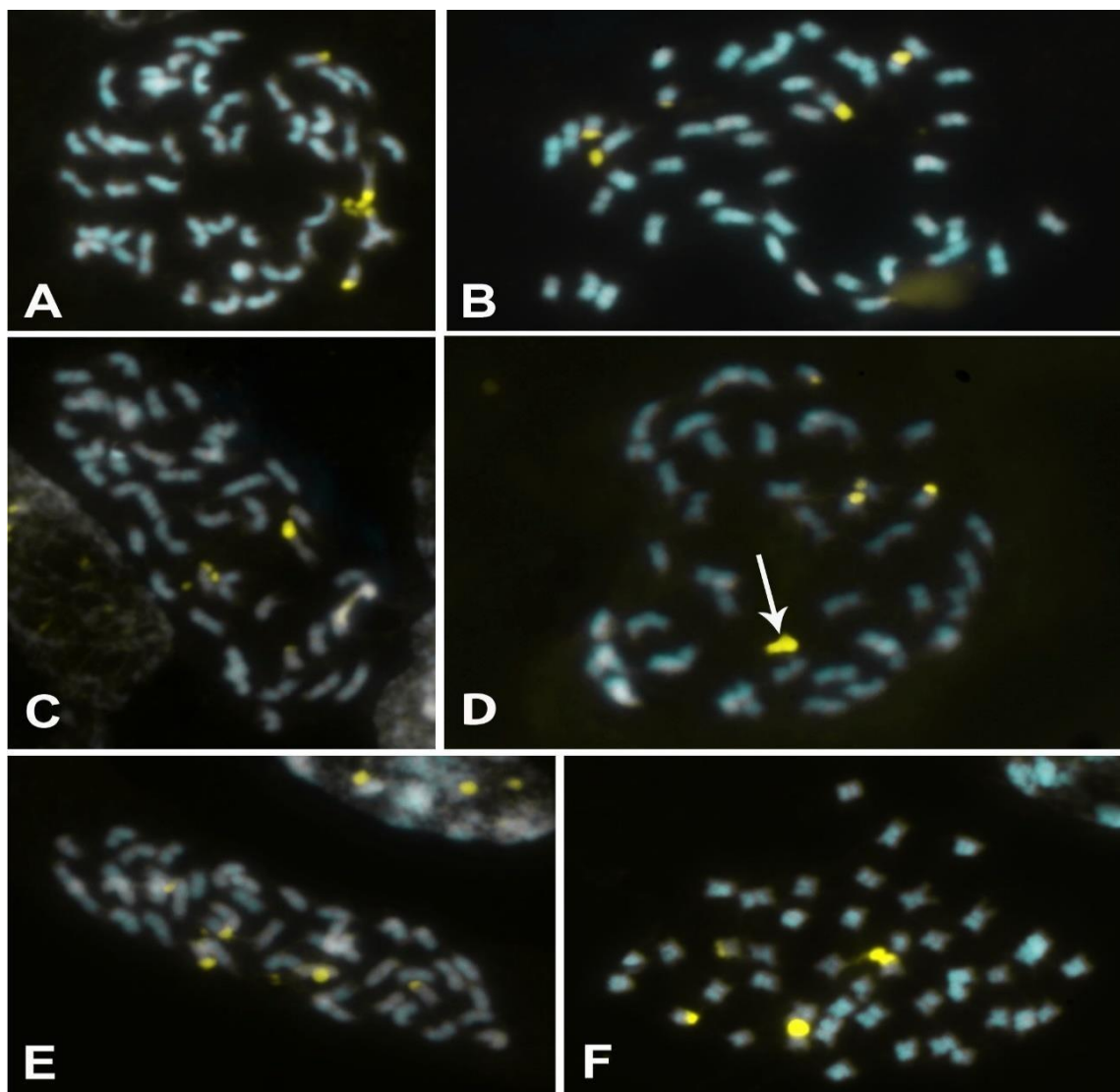
| Espécie                                                                    | Voucher   | Local de Coleta            | Nº indivíduos | 2n           | CMA <sup>+</sup> |
|----------------------------------------------------------------------------|-----------|----------------------------|---------------|--------------|------------------|
| <b>Coloração CMA/DAPI</b>                                                  |           |                            |               |              |                  |
| <i>P. pernambucoensis</i><br>F.Ritter                                      | LPF18.562 | Campina Grande, PB         | 3             | 44           | 4T               |
|                                                                            | LPF18.564 | Boa Vista, PB              | 5             | 44,<br>44+1B | 4T               |
|                                                                            | LPF18.565 | Pocinhos, PB               | 2             | 44           |                  |
|                                                                            | LPF18.568 | Brejo da Madre de Deus, PE | 4             | 44           | 4T               |
|                                                                            | LPF18.567 | Taquaritinga do Norte, PE  | 3             | 44           | 4T               |
|                                                                            | LPF18.600 | Lagoa de Roça, PB          | 3             | 44           | 4T               |
|                                                                            | LPF18.609 | Algodão de Jandaíra, PB    | 2             | 44           | 4T               |
|                                                                            | LPF18.646 | Buíque, PE                 | 2             | 44           | 4T               |
|                                                                            | LPF18.720 | Bezerros, PE               | 4             | 44           | 4T               |
|                                                                            | LPF18.748 | Camocim de São Felix, PE   | 1             | 44           | 4T               |
|                                                                            | LPF18.749 | Gravatá, PE                | 02            | 44           | 4T               |
|                                                                            | LPF18.752 | Gravatá, PE                | 03            | 44           | 4T               |
|                                                                            | LPF18.763 | Picuí, PB                  | 03            | 44           | 4T               |
|                                                                            | LPF18.579 | Bananeiras, PB             | 02            | 44           | 4T               |
|                                                                            | LPF18719  | Arcoverde, PB              | 01            | 44           | 4T               |
|                                                                            | LPF18721  | Bonito, PE                 | 3             | 22           | 2T               |
| <i>Pilosocereus</i> sp. aff. <i>pernambucoensis</i>                        |           |                            |               |              |                  |
| <i>P. pachycladus</i> F.Ritter                                             | EMA2.000  | Pedra Azul, MG             | 01            | 44           | 4T               |
| <i>P. chrysostele</i> subsp. <i>catimbauensis</i> N.P.Taylor & Albuq.-Lima | LPF18.715 | Buíque, PE                 | 1             | 22           | 2T               |
| <i>Pilosocereus chrysostele</i> (Vaupel) Byles &                           | LPF18.764 | Picuí, PB                  | 2             | 22           | 2T               |



|                                                             |            |                     |    |    |   |
|-------------------------------------------------------------|------------|---------------------|----|----|---|
| <hr/>                                                       |            |                     |    |    |   |
| G.D.Rowley subsp.<br><i>chrysostele</i>                     |            |                     |    |    |   |
| <b>Coloração Giemsa</b>                                     |            |                     |    |    |   |
| <i>P. pernambucoensis</i>                                   | LPF19.723  | Cabaceiras, PB      | 03 | 44 | - |
| F.Ritter                                                    |            |                     |    |    |   |
|                                                             | LPF19.735  | Junco do Seridó, PB | 04 | 44 | - |
|                                                             | LPF19.612  | Solânea, PB         | 01 | 44 | - |
|                                                             | JMPC1.612  | Serra da Raiz, PB   | 04 | 44 |   |
|                                                             | LPF19.958  | Poranga, CE         | 01 | 44 | - |
| <i>Pilosocereus chrysostele</i>                             | LPF 19.734 | Junco do Seridó, PB | 02 | 22 | - |
| (Vaupel) Byles &<br>G.D.Rowley subsp.<br><i>chrysostele</i> |            |                     |    |    |   |
| <hr/>                                                       |            |                     |    |    |   |
| T – bandas terminais                                        |            |                     |    |    |   |

#### Coloração CMA/DAPI

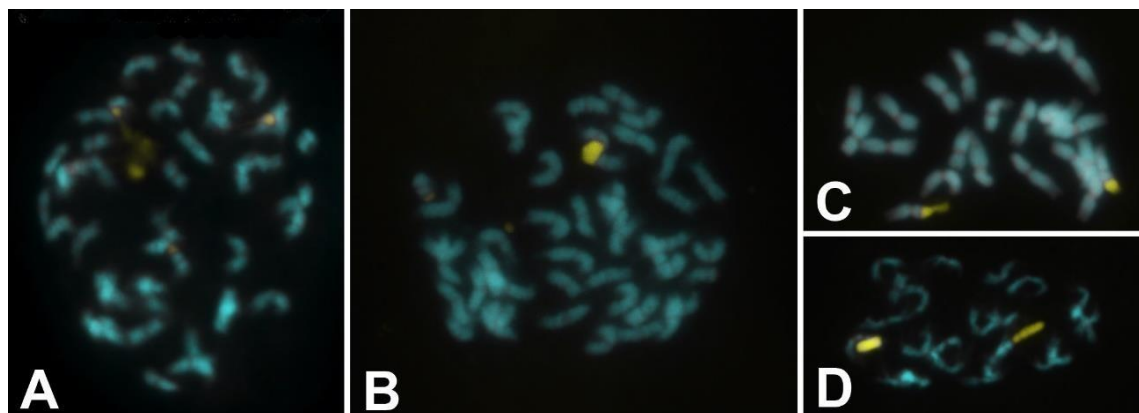
*Pilosocereus pernambucoensis* exibiu para todas as 20 populações analisadas através da coloração CMA/DAPI apenas cariótipos com heterocromatina rica em GC com quatro bandas CMA<sup>+</sup>/DAPI<sup>-</sup> terminais (Fig. 2 A, C-F, 3B), exceto a população de Taquaritinga do Norte - PE que teve cinco bandas CMA<sup>+</sup>/DAPI<sup>-</sup> terminais (Fig. 2B). Os demais cromossomos foram eucromáticos e coraram uniformemente com o CMA ou o DAPI. Todavia, observou-se para um indivíduo analisado da população de Boa Vista - PB, a presença de um único cromossomo totalmente heterocromático CMA<sup>+</sup>/DAPI<sup>-</sup> (Fig. 2 D, seta) que foi interpretado como cromossomo B.



**Figura 3.** Metáfases mitóticas de *Pilosocereus pernambucoensis* com  $2n = 44$  (A-F) coradas duplamente com os fluorocromos CMA (cromomicina A3, em amarelo) e DAPI (4,6-diamidino-2-fenilindol, em azul), representando populações estudadas dos estados da Paraíba (A, D) e Pernambuco (B-C, E-F). A. Campina Grande (LPF18.562); B. Taquaritinga do Norte (LPF 18.567); C. Brejo da Madre de Deus (LPF 18.568); D. Boa Vista (LPF 18.564); E. Buíque (LPF 18.646); F. Bezerros (LPF 18.720). Códigos entre parênteses representam os vouchers, sendo as letras as iniciais do coletor das amostras estudadas (LPF – Leonardo P. Felix). Seta em B, indica cromossomo supranumerário.

Para *Pilosocereus pachycladus*, o único indivíduo da única população analisada de Pedra Azul, também foram observadas quatro bandas  $CMA^+/DAPI^-$ , sendo duas maiores e duas menores (Fig. 4B). As duas outras espécies diploides, incluindo duas subespécies de *P. chrysostele* (Figs. 2F, 4 C), também tiveram apenas heterocromatina rica em GC, com duas bandas  $CMA^+/DAPI^-$  terminais. Contudo, *Pilosocereus aff.*

*pernambucoensis*, diferiu das demais por apresentar bandas CMA excepcionalmente grandes e mais fortemente brilhantes (Fig. 4 D).



**Figura 4.** Metáfases de espécies analisadas de *Pilosocereus*. **A.** *Pilosocereus pernambucoensis* população Camocim de São Felix, Pernambuco (LPF 18748); **B.** *Pilosocereus pachycladus* de Pedra Azul, Minas Gerais (EMA 2000); **C.** *Pilosocereus chrysostele* subsp. *catimbauensis*, Buíque, Pernambuco; **D.** *Pilosocereus* aff. *pernambucoensis*, Bonito, Pernambuco, coradas duplamente com os fluorocromos CMA (cromomicina A3, em amarelo) e DAPI (4,6-diamidino-2-fenilindol, em azul) Códigos entre parênteses representam os vouchers, onde as letras são as iniciais dos coletores das amostras estudadas (LPF – Leonardo P. Felix; EMA – Erton Mendonça de Almeida).

## Discussão

### Números cromossômicos

A família Cactaceae é caracterizada por apresentar número básico  $x = 11$  e evolução por poliploidia, com total ausência de citótipos dispolides que possuam documentação botânica e fotográfica confiáveis (Castro *et al.* 2020). Para o gênero *Pilosocereus*, há predomínio de espécies diploides, com contagens de  $2n = 22$  para 18 das 20 espécies com registro numérico prévio e  $2n = 44$  para quatro espécies, com incidência de poliploidia intraespecífica reportada para *P. pernambucoensis* e *P. pachycladus* (Pitrez *et al.* 2014; Castro *et al.* 2013, 2020). Para *P. pernambucoensis* o único citótipo diploide conhecido foi registrado para uma única população de Serra das Russas, em Gravatá, Pernambuco (Castro *et al.* 2020). Contudo, nossa análise de três indivíduos dessa espécie coletados nesse mesmo município, revelou apenas indivíduos tetraploides com  $2n = 44$ .

Por outro lado, analisamos uma espécie morfológicamente muito relacionada a *P. pernambucoensis* e ainda não identificada coletada em Bonito com  $2n = 22$ . Trata-se de uma planta saxícola, de porte claramente menor que *P. pernambucoensis*, ocorrendo em vegetação similar a cobertura vegetal que ocorre na Serra das Russas em Gravatá, não sendo, por isso, descartada a possibilidade de tratar-se do mesmo táxon analisado por Castro *et al.* (2020).

*Pilosocereus pernambucoensis* tem sido tradicionalmente tratado como *P. pachycladus* subsp. *pernambucoensis* por apresentar algumas sobreposições de ocorrência e alguns tipos morfológicos intermediários (Zappi 1994; Taylor & Zappi 2004). Essas formas intermediárias são compatíveis com possíveis eventos de hibridização, o que tem contribuído para a baixa resolução das análises filogenéticas moleculares (Lavor *et al.* 2020; Romeiro-Brito *et al.* 2023). Recentemente, Taylor & Albuquerque-Lima (2020) propuseram *P. pachycladus* subsp. *viridis* N.P.Taylor & Albuquerque-Lima, com base em material coletado no Parque Nacional do Catimbau, em Buíque, Pernambuco. De acordo com os autores esta espécie teria distribuição na porção leste de Pernambuco, Paraíba e Rio Grande do Norte. Contudo, análises de sequências moleculares incluindo sequenciamento Sanger (Lavor *et al.* 2020) e NGS (Romeiro-Brito *et al.* 2023) demonstraram que a inclusão de *P. pernambucoensis* como subespécie de *P. pachycladus*, tornaria esta última polifilética, sendo, por isso, proposto o restabelecimento de *P. pernambucoensis*. Cariologicamente as duas espécies são tetraploides e compartilham cariótipos notavelmente similares em relação ao tamanho e simetria cariotípica.

A única população que analisamos de *P. pachycladus* de Pedra Azul, Minas Gerais, assim como outra população analisada previamente de Morro do Chapéu, Bahia previamente analisada por Castro *et al.* (2020) tiveram cariótipos em tudo similares, com

$2n = 44$  e quatro bandas CMA terminais. Todavia, uma amostra dessa mesma espécie coletada em Campo Formoso, Bahia, foi diploide com  $2n = 22$  (Castro *et al.* 2020). Esse citótipo diploide de *P. pachycladus*, assim como *Pilosocereus aff. pernambucoensis*, pode tratar-se de uma espécie morfológicamente similar a *P. pachycladus*, um táxon com limite taxonômico notavelmente confuso (Zappi 1994; Taylor & Zappi 2004).

A ocorrência de poliploidia intraespecífica é um fenômeno relativamente comum em Cactaceae, sendo especialmente frequente na subfamília Opuntioideae conforme observado em *Opuntia cochenillifera* (L.) Mill. (Nodal-Moreno *et al.* 2019) e várias espécies de *Opuntia* (Silva *et al.* 2021), em *Melocactus zehntneri* (Britton & Rose) Lützelburg e *M. ernestii* Vaupel (Assis *et al.* 2003). Poliploidia tem sido relacionada a domesticação de espécies ou a espécies com ampla distribuição (veja, por exemplo, Souza *et al.* 2012). Nesses casos, plantas poliploides teriam *loci* gênicos para a resistência a condições estressantes multiplicados, favorecendo assim a ocupação de novos habitats (Stebbins 1971; Van Drunen & Johnson 2022). *Pilosocereus pernambucoensis* e *P. pachycladus* são espécies de distribuição relativamente ampla e em incipiente processo de domesticação, sendo ambas utilizadas por comunidades rurais do semiárido, juntamente com *Xiquexique gounellei* e *Cereus jamacaru*, para o suprimento forrageiro do gado durante os períodos mais rigorosos de estiagem (Lucena *et al.* 2013, 2021). Por outro lado, *Xiquexique gounellei* e *Cereus jamacaru*, igualmente em processo de domesticação são consistentemente diploides. Não é de todo improvável que o registro de citótipos diploides morfológicamente similares a *P. pachycladus* e *P. pernambucoensis*, esteja relacionado a duas espécies ancestrais diferentes que sofreram eventos paralelos de poliploidia, originando duas linhagens pouco relacionadas (Lavor *et al.* 2020; Romeiro-Brito *et al.* 2023). Nossa contagem de  $2n = 22$  para uma população não identificada de Bonito, Pernambuco, mas proximamente relacionada *P.*

*pernambucoensis* corrobora essa hipótese. Outra hipótese plausível para o surgimento da poliploidia nessas duas espécies seria que as linhagens que as originaram tenham sido extintas na natureza. Possivelmente a utilização de técnicas citogenéticas modernas como o Oligo-FISH barcode possa esclarecer os possíveis parentais dessas duas espécies ((Bustamante et al., 2021). As duas subespécies analisadas *P. chrysostele* foram diploides, confirmando contagens prévias para essa espécie (Silva et al. 2019, Castro et al. 2020).

#### *Bandeamento CMA/DAPI*

A família Cactaceae pode ser caracterizada em termos de composição de bases de suas regiões heterocromáticas pela ausência de bandas ricas nos pares de base AT (heterocromatina DAPI<sup>+</sup>) e pela associação preferencial da heterocromatina rica em GC às RONS heterocromáticas. Esse padrão de bandas foi observado em todos táxons e populações que analisamos no presente trabalho, onde o número de bandas CMA terminais geralmente correspondeu ao nível de ploidia, com duas ou quatro bandas terminais. Esse padrão de bandas foi previamente observado para todas as espécies analisadas, incluindo as cinco populações de *P. pernambucoensis* analisadas para os Pernambuco e Alagoas e uma população de *P. pachycladus* da Bahia (Castro et al. 2020) e Minas Gerais (Silva et al. 2019). Em Cactoideae e especialmente em *Pilosocereus*, embora possam ocorrer bandas CMA pericentroméricas, geralmente as bandas terminais correspondem as RONS heterocromáticas, pequenas diferenças no tamanho das bandas entre táxons relacionados ou não, podem ser observadas (Silva et al., 2019; Castro et al., 2020). As duas subespécies analisadas de *P. chrysostele* apresentaram bandas CMA terminais não diferenciadas. Entretanto, a outra espécie diploide, *Pilosocereus aff. pernambucoensis*, diferiu por apresentar bandas heterocromáticas notavelmente maiores.

Cromossomos Bs, são frequentemente encontrados em diferentes grupos de plantas, como no gênero *Zephyranthes* Herb. da família Amaryllidaceae (Felix et al.

2008), em pelo menos um gênero da subtribo Pleurothallidinae (Oliveira *et al.* 2015), no gênero *Anthurium* Schott. na família Araceae (Nascimento *et al.* 2019) e em *Alstroemeria longistaminea* Mart. (Ribeiro *et al.* 2021). Nas Eudicotiledôneas a ocorrência de cromossomos Bs é menos frequente, exceto para alguns grupos de plantas, como no gênero *Cestrum* L. e na família Asteraceae (Levin *et al.* 2005; D'Ambrosio *et al.* 2017; Vanzela *et al.* 2017). Cromossomos Bs não possuem função biológica conhecida, são frequentemente heterocromáticos e podem ocorrer em uns indivíduos e em outros não, como em uma população de *Anthurium petrophilum* K.Krause analisada por Nascimento *et al.* (2019). Na população de Boa Vista, no Cariri Paraibano de *P. pernambucoensis*, um único cromossomo B totalmente heterocromático foi observado em apenas um dos cinco indivíduos analisados. Consultando o BChromDatabase - [www.bchrom.csic.es](http://www.bchrom.csic.es) (D'Ambrosio *et al.* 2017) não foram encontrados registros prévios para cromossomos Bs em Cactaceae, sendo este o primeiro registro de cromossomo B para a família.

## Referências bibliográficas

- Akagi T, Jung K, Masuda K, Shimizu KK. 2022. Polyploidy before and after domestication of crop species. *Current Opinion in Plant Biology* 69: 102255.
- Bravo-Avilez D, Zavala-Hurtado JA, Rendón-Aguilar B. 2022. Evolution under domestication of correlated traits in two edible columnar cacti in Mexico. *Evolutionary Ecology* 36: 33–54.
- Carvalho R, Soares-Filho WS, Brasileiro-Vidal AC, Guerra M. 2005. The relationships among lemons, limes and citron: a chromosomal comparison. *Cytogenetic and Genome Research* 109: 276–282.
- Castro JP, Souza LGR, Alves LF *et al.* 2013. Cactaceae. In: Mahold, K (ed.) IAPT/IOPB, *Chromosome data* 15. *Taxon* 62: E1.
- Castro JP, Medeiros-Neto E, Souza G *et al.* 2016. CMA band variability and physical mapping of 5S and 45S rDNA sites in Brazilian Cactaceae: Pereskioideae and Opuntioideae. *Brazilian Journal of Botany* 39: 613–620.

- Castro JP, Moraes AP, Chase MW *et al.* 2020. Karyotype characterization and evolution of chromosome number in Cactaceae with special emphasis on subfamily Cactoideae. *Acta Botanica Brasilica* 34 135–148.
- D'Ambrosio U, Alonso-Lifante MP, Barros K *et al.* 2017. B-chrom: a database on B-chromosomes of plants, animals and fungi. *New Phytologist* 216: 635–642.
- Felix WJP, Dutilh JHA, Melo NF *et al.* 2007. Intrapopulational chromosome number variation in *Zephyranthes sylvatica* Baker (Amaryllidaceae: Hippeastreae) from Northeast Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 31: p.371-375.
- Guerra M. 1983. O uso de Giemsa na citogenética vegetal: comparação entre a coloração simples e o bandeamento. *Ciência e Cultura* 35: 190-193.
- Levin DA, Palestis BG, Jones N *et al.* 2005. Phyletic Hot Spots for B Chromosomes in Angiosperms. *Evolution* 59: 962–969.
- Lima-Nascimento AM, Silva JSB, Casas A, Lucena CM. 2021. Traditional management of Cactaceae: *Cereus jamacaru* DC as the native cactus most managed by rural communities in areas of Caatinga in Brazil. *Ethnobotany Research & Applications* 21:31.
- Lucena CM, Costa GM, Sousa, R.F *et al.* 2012. Conhecimento local sobre cactáceas em comunidades rurais na mesorregião do sertão da Paraíba (Nordeste, Brasil). *Biotemas* 25 281–291.
- Lucena CM, Carvalho TKN, Ribeiro JES *et al.* 2015. Conhecimento Botânico Tradicional Sobre Cactáceas no Semiárido do Brasil. *Gaia Scientia* 9 77–90.
- Lucena CM, Lucena RFP, Costa GM *et al.* 2013. Use and knowledge of Cactaceae in Northeastern Brazil. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*, 62, 1–11.
- Lucena CM, Pedrosa KM, Souza RS *et al.* 2021. *Pilosocereus pachycladus* F. Ritter subsp. *pernambucoensis* (F.Ritter) Zappi Cactaceae, In: Lucena RFP, Cruz DD (eds.). *Ethnobotany of the Mountain Regions of Brazil*, Berlin, Springer. p. 1–6.
- Majure LC, Judd WS, Soltis PS, Soltis DE, 2012. Cytogeography of the *Humifusa* clade of *Opuntia* s.s. Mill. 1754 (Cactaceae, Opuntioideae, Opuntieae): correlations with pleistocene refugia and morphological traits in a polyploid complex. *Comparative Cytogenetics* 6: 53–77.
- Nascimento S, Coelho MAN, Cordeiro JMP. 2019. Chromosomal variability in Brazilian species of *Anthurium* Schott (Araceae): Heterochromatin, polyploidy, and B chromosomes. *Genetics and Molecular Biology* 42: 635-642.
- Nodal-Moreno SA, Palomino G, P. Almaguer-Sierra P *et al* 2019. Análisis del tamaño del genoma, poliploidía y patrón endopoliploide en poblaciones de *Nopalea cochenillifera* (L.) Salm-Dyck (Cactaceae) en Tamaulipas, México. *Acta Universitaria*: e2238.



- Oliveira IG, Moraes AP, Almeida EM *et al.* 2015. Chromosomal evolution in Pleurothallidinae (Orchidaceae: Epidendroideae) with an emphasis on the genus *Acianthera*: chromosome numbers and heterochromatin. *Botanical Journal of the Linnean Society* 178: 102–120.
- Parra F, Casas A, Rocha V *et al.* 2015. Spatial distribution of genetic variation of *Stenocereus pruinosus* (Otto) Buxb. in Mexico: analysing evidence on the origins of its domestication. *Genetic Resources and Crop Evolution* 62: 893–912.
- Paterson AH. 2005. Polyploidy, evolutionary opportunity, and crop adaptation. In: Mauricio, R. (ed) *Genetics of Adaptation*. Georgia Genetics Review III, vol 3. Dordrecht, Springer.
- Pitrez SR, Ramalho FC, Andrade LA *et al.* 2014. Cactaceae. In: Mahold K (ed.) *IAPT/IOPB, Chromosome data* 18. *Taxon* 63: e20.
- Ribeiro J, Nascimento J, Santos A. *et al.* 2021. Origin and evolution of highly polymorphic rDNA sites in *Alstroemeria longistaminea* (Alstroemeriaceae) and related species. *Genome* 64: 833-845.
- Ritter F. 1979. *Pilosocereus* In: *Kakteen in Südamerika*. Band 1, Brasilien/Uruguay/Paraguay. Spangenberg, Friedrich Ritter Selbstverlag. p. 60.
- Romeiro-Brito M, Khan G, Perez MF *et al.* 2022. Revisiting phylogeny, systematics, and biogeography of a Pleistocene radiation. *American Journal of Botany* 110: e16134.
- Silva AC, Alexandre F, Souza A.F. 2018. Aridity drives plant biogeographical sub regions in the Caatinga, the largest tropical dry forest and woodland block in South America. *PLoS ONE* 13(4): e0196130.
- Silva PK, Alves LIF, Neves JAL *et al.* 2019. Cactaceae In: K Marhold & J Kucera. *IAPT chromosome data* 30: e21–e27.
- Silva RT, Nollet F, Santos DC *et al.* 2021. Heterochromatin and polyploidy in *Opuntia* Mill. (Cactaceae: Opuntioideae): implications for plant breeding. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science*. DOI: 10.1080/01140671.2022.2028861
- Souza LGR, Crosa O, Speranza P *et al.* 2012. Cytogenetic and molecular evidence suggest multiple origins and geographical parthenogenesis in *Nothoscordum gracile* (Alliaceae). *Annals of Botany* 109: 987–999.
- Stebbins GL. 1950. *Variation and Evolution in Plants*. New York, Columbia University Press.
- Stebbins GL 1971. *Chromosome Evolution in Higher Plants*. London, Edward Arnold (Publishers).
- Taylor NP, Albuquerque-Lima S. 2020. Annotated checklist of Cactaceae in the Catimbau National Park, Pernambuco, Brazil. *Bradleya* 38: 231–246.

- Van Drunen WE, Johnson, MTJ. 2022. Polyploidy in urban environments. *Trends in Ecology & Evolution* 37: 507–516.
- Vanzela ALL, Paula AA, Quintas CC. 2017. *Cestrum strigilatum* (Ruiz & Pavón, 1799) B chromosome shares repetitive DNA sequences with A chromosomes of different *Cestrum* (Linnaeus, 1753) species. *Comparative Cytogenetics* 11: 511–524.

## CONCLUSÕES

1. A família Cactaceae possui uma ampla gama de utilizações pelas populações locais e na população em geral. Contudo, o uso forrageiro tem se destacado por

representar uma opção de alimento para o gado abundante e disponível, especialmente durante as grandes secas.

2. O uso medicinal para espécies de *Pilosocereus* é bastante difundido, sendo as atividades anti-inflamatórias e antibióticas relacionado a um composto secundário siringaldeído (4-hidroxi-3,5-dimetoxi benzaldeído), que potencializa a atuação de antibióticos

3. O gênero *Pilosocereus s.l.* (incluindo o facheiro – atualmente *Xiquexique gounellei*) é extensamente utilizado pelas comunidades rurais do semiárido com diversas finalidades, incluindo seu emprego na alimentação humana, como recurso madeireiro e medicinal. Dentre as espécies do gênero, o facheiro e o xique-xique se destacam como importantes recurso para suprir necessidades de forragem para o gado durante as longas estiagens.

4. *Pilosocereus pachycladus*, *P. pernambucoensis* e subespécies são de difícil delimitação taxonômica, sendo necessário o desenvolvimento de pesquisas visando estabelecer os limites e categorias taxonômicas adequadas. Contudo, a utilização da categoria taxonômica subespécie para delimitar *P. pachycladus* subsp. *pachycladus* e *P. pachycladus* subsp. *pernambucoensis* torna *P. pachycladus* polifilético, não sendo adequada sua utilização.

5. A poliploidia é o principal mecanismo de evolução cariotípica na família Cactaceae, especialmente na subfamília Opuntioideae, sendo menos frequente na subfamília Cactoideae e praticamente ausente em Pereskioideae. Em *Pilosocereus* a poliploidia é ocasional, sendo restrita a quatro das 17 espécies com registros cromossômicos numéricos conhecidos.

6. Para *Pilosocereus pernambucoensis* e *P. pachycladus*, o registro de citótipos diploides muito provavelmente foram devido a erros de identificação.

7. Uma das populações analisadas e identificada provisoriamente como *Pilosocereus aff. pernambucoensis*, com  $2n = 22$ , é muito provavelmente uma nova espécie morfológicamente relacionada da *P. pernambucoensis*.

8. A presença de cromossomo supranumerário totalmente heterocromático observada em um único indivíduo da população de Boa Vista, Paraíba, é o primeiro registro de cromossomo B para a família Cactaceae.