

**UNIVERSIDADE EVANGÉLICA DE GOIÁS - UniEVANGÉLICA
PRÓ-REITORIA DE PÓS-GRADUAÇÃO, PESQUISA, EXTENSÃO E
AÇÃO COMUNITÁRIA
MESTRADO EM SOCIEDADE, TECNOLOGIA E MEIO AMBIENTE.**

**CERRADO E FLORA: ANÁLISE BIOGEOGRÁFICA EM
POPULAÇÕES DE *Caryocar villosum* Pers. e *C. brasiliense* Cambess
(CARYOCARACEAE)**

CLÁUDIO SÉRGIO GOMES PEREIRA

**ANÁPOLIS-GO
2022**

CLÁUDIO SÉRGIO GOMES PEREIRA

**CERRADO E FLORA: ANÁLISE BIOGEOGRÁFICA EM
POPULAÇÕES DE *Caryocar villosum* Pers. e *C. brasiliense* Cambess
(CARYOCARACEAE)**

Dissertação de mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Sociedade, Tecnologia e Meio Ambiente – Universidade Evangélica de Goiás, como requisito para a obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais, sob a orientação da Prof^ª. Dr^ª. Josana de Castro Peixoto.

Anápolis – GO
2022

P436

Pereira, Cláudio Sérgio Gomes.

Cerrado e flora: análise biogeográfica em populações de *Caryocar villosum* Pers. e *C. brasiliense* Cambess (CARYOCARACEAE) / Cláudio Sérgio Gomes Pereira - Anápolis: Universidade Evangélica de Goiás, 2022.
58 p.; il.

Orientador: Prof^a. Dra. Josana de Castro Peixoto

Dissertação (mestrado) – Programa de pós-graduação em Sociedade, Tecnologia e Meio Ambiente – Universidade Evangélica de Goiás, 2022.

1. Pequi 2. Uso do solo 3. *Caryocar*. I. Peixoto, Josana de Castro
II. Título

CDU 504

Catálogo na Fonte
Elaborado por Hellen Lisboa de Souza CRB1/1570



FOLHA DE APROVAÇÃO

CERRADO E FLORA: ANÁLISE BIOGEOGRÁFICA EM POPULAÇÕES DE *Caryocar villosum* Pers. e *Caryocar brasiliense* Cambess (CARYOCARACEAE)

Cláudio Sérgio Gomes Pereira

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Sociedade, Tecnologia e Meio Ambiente/ PPG STMA da Universidade Evangélica de Goiás/ UniEVANGÉLICA como requisito parcial à obtenção do grau de MESTRE.

Aprovado em 31 de maio de 2022.

Banca examinadora

Profa. Dra. Josana de Castro Peixoto

Prof. Dr. Francisco Itami Campos

Prof. Dr. Edvaldo Evangelista de Souza Júnior

DEDICATÓRIA

A todos que se interessam pelo assunto abordado.
Dedico.

AGRADECIMENTOS

Primeiramente, agradeço a minha professora e orientadora, Dr^a Josana de Castro Peixoto: incentivadora desde o início, dedicada ao extremo, acolhedora e excelente ouvinte em todos os momentos. Não é tarefa fácil ser orientando de alguém tão competente e, ao mesmo tempo, tão simples na sua essência... ser humano iluminado...

Ao meu companheiro, parceiro, amigo e grande incentivador, Dr. Edvaldo: sem palavras para expressar meus sentimentos e agradecimentos.

Ao meu filho Vitor e a minha nora Adriany (ambos engenheiros eletricitas) pela inestimável contribuição em Estatística. Meu muito obrigado!

Aos meus parentes e amigos que de alguma forma me estimularam e me entenderam quando das minhas ausências.

A cada um dos professores do Programa de Pós-Graduação em Sociedade, Tecnologia e Meio Ambiente da UniEVANGÉLICA pela dedicação e boa vontade em transmitir conhecimentos e orientações.

Á toda equipe de funcionários administrativos pela constante colaboração.

RESUMO

A biogeografia é uma importante ferramenta que vem sendo utilizada para a preservação da diversidade genética em espécies vegetais. A elaboração de um modelo de estudo para espécies vicariantes pode ajudar nas estratégias de conservação das espécies nativas, pelo melhor conhecimento da diversidade genética. O *Caryocar brasiliense* (pequi do cerrado) e o *C. villosum* (pequi da mata) pertencem à família *Caryocaceae* e formam um par vicariante. As duas espécies estão presentes no Estado de Goiás. Regionalmente, apresentam distribuições agregadas em manchas bem definidas, o que pode indicar a existência de uma organização regional em subpopulações. Com o objetivo de analisar o padrão espacial apresentado por três populações de *C. villosum* e três populações de *C. brasiliense*, a partir de distogramas aplicados a dados morfológicos, verificou existirem diferenças entre as duas espécies e entre as populações coletadas para dados quantitativos. Essa diferenciação relativamente alta entre as populações permite recomendar estratégias de amostragem para conservação da variabilidade genética, utilizando o maior número de subpopulações possível e geograficamente mais distantes, no mínimo de 6 a 12 km. Contudo, não foi possível diferenciar as duas espécies por falta de um estudo que confirmasse a diferenciação a nível molecular entre elas.

Palavras-chave: Pequi, uso do solo, *Caryocar*

ABSTRACT

Biogeography is an important tool that has been used to preserve genetic diversity in plant species. The elaboration of a study model for vicarious species can help in the conservation strategies of native species, for the better knowledge of the genetic diversity. *Caryocar brasiliense* (savanna pequi) and *C. villosum* (forest pequi) belong to the *Caryaceae* family and form a vicarious pair. Both species are present in the State of Goiás. Regionally, they present aggregated distributions in well-defined patches, which may indicate the existence of a regional organization in subpopulations. With the objective of analyzing the spatial pattern presented by three populations of *C. villosum* and three populations of *C. brasiliense*, from dystograms applied to morphological data, it was verified that there are differences between the two species and between the populations collected for quantitative data. This relatively high differentiation between populations makes it possible to recommend sampling strategies for the conservation of genetic variability, using as many subpopulations as possible and geographically more distant, at least 6 to 12 km. However, it was not possible to differentiate the two species due to the lack of a study that confirmed the molecular level differentiation between them.

Keywords: Pequi, use of the soil, *Caryocar*.

LISTA DE TABELAS

	Pag.
Tabela 1 Espécies arbóreas vicariantes	21
Tabela 2 Distância geográfica entre as populações coletadas de <i>C. villosum</i> (1, 2 e 3) e <i>C. brasiliense</i> (4, 5 e 6).	34
Tabela 3 Porcentagem de uso do solo de acordo com os tipos de ambientes analisados e classificados a partir de imagem de satélite LANDSAT TM (1997) em cinco áreas de amostradas no estado de Goiás.	41
Tabela 4 Análise de variância intra e interespecífica, usando circunferência a 30cm (C30), circunferência a 130cm (C130), diâmetro da copa (DC) e altura da planta, para três populações de <i>C. villosum</i> e três populações de <i>C. brasiliense</i> .	42

LISTA DE FIGURAS

	Pag.
Figura 1	Populações de <i>C. villosum</i> (1, 2 e 3) e <i>C. brasiliense</i> (4, 5 e 6) coletadas em Goiás 35
Figura 2	Interpretação digital / imagem de satélite Landsat TM 5, RGB 5, 4, 3 – junho de 97 – Região de Crixás e Nova Crixás – Go 36
Figura 3	Interpretação digital / imagem de satélite Landsat TM 5, RGB 5, 4, 3 – junho de 97 – Região de Aruanã- Go. 37
Figura 4	Interpretação digital / imagem de satélite Landsat TM 5, RGB 5, 4, 3 – junho de 97 – Região de Iporá e Israelândia – Go 38
Figura 5	Interpretação digital / imagem de satélite Landsat TM 5, RGB 5, 4, 3 – junho de 97 – Região de Bonfinópolis 39
Figura 6	Padrão de divergência morfológica para circunferência a 30 cm (C30), circunferência a 130 cm (C130), diâmetro da copa (DC) e altura da planta, para populações de <i>C. villosum</i> (1,2 e 3), e para populações de <i>C. brasiliense</i> (4, 5 e 6), pelo agrupamento de UPGMA, com base na distância euclidiana, e correlação cofenética igual a 0,98 43
Figura 7	Distância geográfica (Km) para populações de <i>C. villosum</i> (1, 2 e 3) e populações de <i>C. brasiliense</i> (4, 5 e 6), pelo agrupamento de UPGMA, e correlação cofenética igual a 0,99. 44
Figura 8	Posição espacial dos indivíduos coletados para três populações de <i>C. villosum</i> e três populações de <i>C. brasiliense</i> . 45
Figura 9	Posição espacial dos indivíduos coletados para cada população de <i>C. villosum</i> (1, 2 e 3) e três populações de <i>C. brasiliense</i> (4, 5 e 6). Os eixos X e Y estão em km 46

SUMÁRIO

	Pág.	
1	INTRODUÇÃO	12
1.1	OBJETIVOS	14
2	REVISÃO DE LITERATURA	15
2.1	IMPORTÂNCIA DO PEQUI	15
2.2	O CERRADO GOIANO	16
2.3	VICARIÂNCIA	18
2.4	GENÉTICA DE POPULAÇÃO E O ESTUDO DA DISPERSÃO EM PLANTAS	29
2.5	ESTATÍSTICA	31
3	MATERIAL E MÉTODOS	32
3.1	MATERIAL VEGETAL	32
3.2	GEORREFERENCIAMENTO	33
3.3	ANÁLISE ESTATÍSTICA DOS DADOS	40
3.3.1	ANÁLISE ESTATÍSTICA DOS DADOS MORFOLÓGICOS	40
4	RESULTADOS E DISCUSSÃO	41
5	CONCLUSÃO	50
6	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	51

1. INTRODUÇÃO

O *Caryocar brasiliense* Cambess (pequi do cerrado) e o *C. villosum* Pers (pequi da mata), pertencem à família Caryaceae. A ocorrência do *C. brasiliense* abrange todo o Cerrado brasileiro, sendo encontrado principalmente em regiões de cerradão, cerrado denso, cerrado e cerrado ralo, com distribuição nos Estados da Bahia, Ceará, Distrito Federal, Goiás, Maranhão, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Pará, Piauí, Rio de Janeiro, São Paulo e Tocantins (ALMEIDA *et al.*, 1998). O *C. villosum* está restrito a Amazônia Legal (PRANCE & SILVA, 1973). Regionalmente, apresentam distribuição agregada em manchas bem definidas, podendo indicar a existência de uma organização em subpopulações. As duas espécies são muito utilizadas por pequenas e médias indústrias (flores, frutos, sementes, folhas e casca). O óleo é utilizado na indústria doméstica para iluminação, lubrificação e alimentação. As folhas contêm propriedades medicinais e o mesocarpo é bastante rico em vitaminas e sais minerais (ARAÚJO, 1994). Entretanto, as atividades antrópicas excessivas impedem os indivíduos jovens de sobreviverem, principalmente pelas queimadas. Por ocasião da frutificação, os frutos são colhidos em demasia, além dos ataques de animais e insetos (GRIBEL & HAY, 1993).

Rizzini (1971) descreve caso de vicariância em *Caryocar brasiliense* exibindo folíolos crassos, densamente pilosos, obovados e frequentemente suborbiculares; enquanto que no *C. villosum*, eles se apresentam finos, pouco pilosos, ovados e acuminados. Por essas características, formam pares vicariantes, ou seja, são duas espécies que se substituem em áreas adjacentes, porém, ecologicamente distintas, tais como: o cerrado e a mata. No Cerrado Central do Brasil, há 537 espécies lenhosas e 242 gêneros diferentes, sendo 07 endêmicos do Cerrado. A maioria esmagadora desses gêneros também ocorre nas formações florestais (úmidas e densas) e outra parte está relacionada com espécies da própria floresta xeromorfa, indicando que a vicariância da flora arbórea do cerrado evoluiu *in loco* a partir de outras florestas silvestres, porém mais úmidas (RIZZINI, 1963). Heringer *et al.*, (1977) também descreveram 45 pares vicariantes ocorrendo entre florestas pluviais e cerradão ou cerrado.

A flora lenhosa do cerrado pode apresentar profundas diferenças no aspecto morfológico com as árvores da floresta úmida. Isso sugere que apesar do estreito vínculo botânico que une plantas de duas regiões fitogeográficas diferentes, não se pode inferir que ocorreram ou não mudanças adaptativas expressas na sua morfologia (GOTTLIEB *et al.*, 1966). Essas mudanças são resultados de processos genéticos de diferenciação entre populações, como: deriva gênica, efeito fundador e seleção natural que são grandemente influenciados pelo fluxo gênico (WRIGHT, 1978; HASTING & HARRISON, 1994). A diversidade interpopulacional favorece o estudo evolutivo e comparativo de certas características celulares fundamentais (como número de cromossomos), com a distribuição geográfica das espécies e com as relações taxonômicas entre pares vicariantes.

Ouborg e colaboradores (1999), em um trabalho de revisão, relatam que qualquer tentativa para integrar ecologia e genética de populações para o estudo de dispersão, deve começar pela distinção entre dispersão e fluxo gênico. Embora estejam claramente relacionados, têm significados diferentes que podem ser confundidos. Dispersão está relacionada com a movimentação de sementes ou qualquer propágulo capaz de se estabelecer; enquanto que fluxo gênico é o movimento de genes, embora possa envolver semente e migração de pólen. Vale a pena ressaltar que nos estudos de dispersão existem dois métodos básicos: indireto e direto. No método indireto, o fluxo gênico é deduzido da variação genética entre populações e sua dispersão é calculada a partir das taxas de fluxo gênico. O método direto calcula o fluxo gênico e a dispersão, sendo que os marcadores moleculares têm sido eficientes ferramentas de auxílio nestes cálculos. Assim, se atribui a esta, uma ferramenta de grande importância nos estudos de genética de populações.

A partir de dados morfológicos e espaciais é possível inferir que quanto mais distantes forem duas populações, maiores serão suas diferenças genéticas. Apoiando-se nesta hipótese, o fenótipo será resultante da interação genótipo com ambientes. Ou seja, quanto mais distantes geograficamente forem duas populações, maiores diferenças serão representadas nas frequências alélicas. Estas hipóteses permitem a realização do objetivo deste trabalho que é avaliar morfológicamente a identidade genética do par vicariante *Caryocar brasiliense* Cambess (pequi do cerrado) e *C. villosum* Pers. (pequi da mata) e propor este par como modelo para o estudo da vicariância em outros pares.

1.1 OBJETIVOS

Objetivou-se neste trabalho, avaliar por meio de dados morfológicos, a identidade genética do par vicariante *Caryocar brasiliense* Cambess (pequi do Cerrado) e *C. villosum* Pers. (Pequi da mata); bem como propor este par como modelo para o estudo da vicariância em outros pares. Mais especificamente, comparou-se a estrutura populacional, o padrão genético e o sistema reprodutivo. Também, foram correlacionadas as distâncias morfológicas e geográficas, buscando identificar os mecanismos implicados nas variações encontradas e seu possível significado adaptativo, testando as hipóteses:

- (1) As espécies *C. brasiliense* e *C. villosum* são distintas;
- (2) As espécies com maior ambiente de dispersão apresentam maior diversidade genética;
- (3) *C. villosum* apresenta menor índice de diversidade genética devido aos limitados habitats de mata no Cerrado;
- (4) Implicações para conservação no cenário de perda de cobertura vegetal.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1 Importância do pequi

A fome sempre foi uma preocupação pertinente e constante na humanidade. Com os avanços tecnológicos em todos os campos das ciências, ainda não é possível dissipar esta preocupação onerosa dos ombros da humanidade. Pelo contrário, a marginalização, fruto das desigualdades sociais faz com que os mais ricos continuem dominando e os mais pobres ainda perecendo com a escassez de alimento. Entretanto, a fome pode ser saciada por outros caminhos, tal como: o uso e a exploração de plantas frutíferas nativas. Em se tratando do cerrado, o pequi é uma alternativa tanto para geração de renda como para alimentação (ARAÚJO, 1994).

As Cariocaráceas são encontradas no Neotrópico (Américas Central e do Sul) e têm dois gêneros: Anthodiscas (folhas opostas), cujas espécies vão de Santa Catarina até a Costa Rica e Caryocar. O nome Caryocar vem do grego Karyon = noz, núcleo + caro = carne. Têm folhas alternas. Na Reserva Ducke (Manaus-AM), três espécies foram identificadas por Prance e Silva (1973): *Caryocar glabrum*, *C. pallidum* (= piquiarana) e *C. villosum* (= piquiá). Em Minas, São Paulo, norte do Paraná, Goiás, Mato Grosso, Tocantins, sul da Bahia, sul do Pará, sul do Maranhão, em todas as regiões de Cerrado, a espécie comum é a *Caryocar brasiliense* Camb.

A ocorrência do *C. brasiliense* abrange todo o Cerrado brasileiro, sendo encontrado principalmente em regiões de cerradão, cerrado denso, cerrado e cerrado ralo, com distribuição nos Estados da Bahia, Ceará, Distrito Federal, Goiás, Maranhão, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Pará, Piauí, Rio de Janeiro, São Paulo e Tocantins (ALMEIDA *et al.*, 1998) e, do segundo, está restrita a Amazônia Legal (PRANCE & SILVA, 1973). Entretanto, foi localizado em áreas de transição entre o cerrado e a mata. Regionalmente, apresenta distribuição agregada em manchas bem definidas (ARAÚJO, 1994); podendo indicar a existência de uma organização regional em subpopulações. O pequi do cerrado é o mais conhecido e comercializado nas regiões Centro-Oeste e Sudeste. É muito utilizado por pequenas e médias indústrias (flores, frutos, sementes, folhas e casca). O óleo é utilizado na indústria doméstica, para iluminação, lubrificação e alimentação. As folhas contêm propriedades medicinais e o mesocarpo é bastante rico em vitaminas e sais minerais

(ARAÚJO, 1994). Os polinizadores para estas espécies são em sua maioria morcegos, também abelhas e outros eventuais. Isto propicia 16,4% de polinização cruzada, 3,6 % de geitonogamia e 4,4% de autogamia, aparentando ser auto incompatível. Outros animais, como a Cotia (*Dasyprocta* sp.), a Gralha (*Cyanocorax cristatellus*), a Arara-canindé (*Arara araruama*) e a Ema (*Rhea americana*) também se alimentam e dispersam o pequi (GRIBEL & HAY, 1993). Observando levantamentos fitossociológicos, o pequi geralmente está entre as 10 espécies com maior valor de importância (FELFILI & FILGUEIRAS, 1994). Em 35 espécies arbóreas comuns do cerrado de Brasília, por exemplo, o pequi apresentou a segunda maior biomassa; o que é importantíssimo para a ciclagem de nutrientes (SILVA, 1990). Entende-se por ciclagem de nutrientes quando as raízes absorvem nutrientes nas camadas mais profundas do solo e, por ocasião do período da seca, as folhas caem no solo e são decompostas; disponibilizando nutrientes para espécies com raízes mais superficiais (plantas herbáceas, por exemplo).

A exploração do pequizeiro não manejada e intensiva na região do Cerrado, tem tornado a abundância desta nativa decrescente ano após ano, juntamente com a crença de que as sementes não germinam (ARAÚJO, 1994). As atividades antrópicas também impedem os indivíduos jovens de sobreviverem, principalmente pelas queimadas. Por ocasião da frutificação, os frutos são colhidos em demasia e sofrem intensos ataques de animais e insetos (GRIBEL & HAY, 1993).

2.2 CERRADO

O Cerrado brasileiro possui uma extensa área, ocupando aproximadamente 23% do território nacional, com cerca de dois milhões de km², caracterizado pelo Planalto Central (FURLEY & RATTER, 1988). Esta área, a partir da década de 60, tomou novos rumos quanto ao uso da terra, isto é, de uma terra insípida aproveitável somente para pastagens, para uma agricultura intensiva. Posteriormente, já na década de 1970, um Polo Centro, pela construção de Brasília. A vegetação heterogênea, do mesofítico ao savânico, do esparso ao adensado, dos campos às florestas, de solo pobre e de clima seco, composto em sua maioria de planaltos e planícies, frequentemente submetidas ao fogo é substituída paulatinamente pela monocultura.

Mudanças na cobertura e uso do solo vêm se tornando um dos principais fatores de degradação ambiental, especialmente na forma de erosão dos solos. Neste contexto, nas

últimas quatro décadas os ambientes de Cerrado passaram por intenso processo de conversão da cobertura vegetal em uso antrópico, em especial agricultura, solo exposto e, principalmente, pastagem. O período 1985-1995 foi marcado pela conversão de Cerradão, Cerrado Ralo e Cerrado Típico em Agricultura, Solo Exposto e Pastagem e, no período 1995-2005, houve consolidação desses tipos de uso. No período 2005-2014 houve pouca conversão de fitofisionomias e aumento da consolidação por uso antrópico. As áreas com elevada densidade de focos, de até 3,5/km² e elevado percentual de contribuição erosiva de até 48%, bem como aquelas em estágios críticos de degradação, estão associadas à conversão dessas três fitofisionomias para Solo Exposto e, principalmente, Pastagem. No período acima relatado, 53,32% da área de contribuição erosiva resultaram deste mesmo tipo de conversão e outros 33,88% ocorreram em áreas nas quais em 1985 já predominavam esses mesmos tipos de uso (NUNES & CASTRO, 2021).

Considerando que 47 milhões de hectares do Cerrado já estão ocupados e a estimativa de que outros 89 milhões serão explorados no futuro, existe uma perspectiva concreta de maior fragmentação do ecossistema original (MACEDO, 1995). Em ecossistemas, como o Cerrado, submetidos a frequentes distúrbios, a estrutura populacional é mais comum sob a forma de metapopulações, interdependentes, onde a manutenção da estabilidade e persistência da metapopulação é dependente do fluxo de indivíduos entre populações (HANSKI, 1989). Tal fragmentação pode acarretar diminuição do tamanho das populações e isolamento entre elas, ameaçando até a persistência de muitas espécies em longo prazo. Dessa forma, o conhecimento da variabilidade pode ser acrescido pela vicariância, que por sua vez contribui para a formação dos cinco tipos de vegetação em larga escala no Brasil, sendo que o Cerrado ocorre como a principal vegetação na parte central do país e como pequenas extensões de manchas nas províncias vegetacionais vizinhas da Floresta Atlântica, da Amazônica, da Caatinga e do Chaco (EITEN, 1993).

A região dos Cerrados constitui-se num grande mosaico de paisagens naturais dominados por diferentes fisionomias de savanas estacionais sobre os solos profundos e bem drenados das Chapadas, ocupando mais de 2/3 das terras, que são recortadas por estreitos corredores de florestas mesofíticas e perenifólias ao longo dos rios (as Matas de Galeria), ladeados por savanas hiperestacionais de encosta (os Campos Úmidos) ou substituídos por brejos permanentes (as Veredas). Este padrão ainda é interrompido por encaves de outras tipologias vegetais: os Campos Rupestres, Campos Litólicos, Florestas Xeromórficas Semidecíduas, Matas Secas, Matas de Interflúvio, os Pantanais, os Carrascos, além dos ambientes diferenciados associados às cavernas, lajedos, cachoeiras e lagoas (DIAS, 1992;

EITEN, 1993). Pode-se dizer que os Cerrados exibem uma enorme heterogeneidade espacial situada entre 3° e 24° de latitude sul e entre 41° e 63° de longitude oeste, excluídos alguns enclaves próximos ao litoral dos estados nordestinos (68% situados entre 10° e 20° de latitude sul) e a altitudes variando de quase 0 a 2000 metros, ocupando diferentes bacias hidrográficas (Amazonas, Tocantins, Paraná, Paraguai, São Francisco e Parnaíba) (DIAS, 1992). O clima do Cerrado é tropical estacional (FERNANDES & BEZERRA, 1990), com precipitação que varia de 600 a 2200 mm anuais, mas 65% da área recebe entre 1200 e 1800 mm. A distribuição das chuvas, no entanto, é fortemente estacional com dois terços da região apresentando cinco a seis meses de seca durante o inverno (DIAS, 1992). As temperaturas médias anuais variam entre 22 a 25°C, com máxima de 40°C, no verão, e mínimas de 10°C, no inverno (FERNANDES & BEZERRA, 1990), que contribui para a constituição de duas floras: uma de árvores e arbustos persistentes com caules mais grossos, a camada lenhosa, e a outra, com todas as espécies diferentes, a camada rasteira (EITEN, 1993).

2.3 VICARIÂNCIA

A Biogeografia explica que o isolamento espacial de uma população pode induzir a processos de especiação. A biogeografia histórica estuda agentes passados usando padrões de distribuição de espécies e táxons supra específicos gerados por processos que operam em grande escala e levam milhares de anos. As rápidas mudanças no pensamento da biogeografia histórica foram desencadeadas por poucos indivíduos com ideias particulares. Os três autores que desenvolveram e trouxeram contribuições para a biogeografia de vicariância foram: Donn Rosen, Gareth J. Nelson e Norman Platnick. A ideia de que a vida evolui junto com a Terra foi claramente exposta por Léon Croizat, que apresentou um método para acessar essas modificações, a Panbiogeografia. A Panbiogeografia ganhou força ao se juntar à teoria das placas tectônicas de Alfred Wegener. Pouco depois, Nelson, Rosen e Platnick adicionaram ao método panbiogeográfico o conceito filogenético desenvolvido por Willi Hennig (Silva de Miranda et al, 2012).

Vicariância ou efeito vicariante é o mecanismo evolutivo no qual uma área se fragmenta pelo surgimento de alguma barreira física que separam as populações de uma espécie, podendo levar igualmente à especiação. Ressalta-se que a especiação pode ser ocasionada por isolamento geográfico, consistindo na separação de uma população por uma

barreira geográfica, formando assim subpopulações. A barreira geográfica pode ser um rio, uma montanha ou um cânion, por exemplo. As espécies vicariantes são muito próximas taxonomicamente, apresentando assim, estreito grau de parentesco e, seus aspectos morfológicos que as distinguem podem ser resultantes da diversidade do ambiente. E a importância de seu estudo se divide em: biogeográfica (preservação da diversidade genética que garanta a perpetuação da espécie) e agronômica (resguardar o genoma para uso futuro em melhoramento genético de espécies cultivadas).

Os estudos da vicariância tiveram início quando Alfred Wegener propôs, em 1912, a deriva continental (teoria que propõe a unidade de um único supercontinente primitivo, a Pangéia) que se fragmentou por deslocamento das placas tectônicas sobre o manto, nos continentes hoje existentes. Inicialmente rejeitada pela comunidade científica da época, a teoria só foi plenamente aceita em 1960. No Brasil, um dos maiores estudiosos de espécies vicariantes foi Carlos Toledo Rizzini, tendo contribuído para o maior conhecimento da vicariância e das peculiaridades morfo anatômicas resultantes da influência do habitat. A variabilidade genética é a diversidade de alelos (formas alternativas de um mesmo gene) presentes nos indivíduos de uma espécie, o que lhes confere diferenças morfológicas e fisiológicas. Ela permite que os indivíduos respondam de diferentes maneiras às mudanças que ocorrem no ambiente. Muitos estudos sobre variação genética em plantas têm sido concentrados em macro geografia (grande espaço geográfico). Estudos de espécies arbóreas demonstram uma variação genética relativamente alta, dividida entre e dentro das populações (MOREIRA, 2020). Pouco se sabe sobre a distribuição da variação micro geográfica (pequeno espaço geográfico), como por exemplo, a taxa de variação genética dentro da população, o que poderia ajudar no entendimento da importância dos processos da micro geografia evolucionária, como o estabelecimento do grau de parentesco dos indivíduos próximos e os efeitos das seleções sobre um pequeno número de bases (ANDRADE et al., 2020, CANSIAN JUNIOR et al., 2021).

Devido a pouca informação vigente sobre a estruturação positiva em escalas espaciais locais associadas a fatores como acasalamento, restrição de dispersão de pólen e semente, competição, mortalidade diferencial, deriva genética e interferência humana, as práticas de manejo e estratégias de conservação requerem seleção de genótipos dentro da sua área de dispersão e informação sobre a diversidade intrapopulacional (VITT, CALDWELL, 2013). Entenda-se por estruturação positiva de uma população, como sendo indivíduos com um grau de similaridade acima do esperado para uma distribuição espacial de genótipos ao acaso (EPPERSON, 1992).

Segundo Heringer *et al.* (1977), 774 espécies de arbustos e árvores são encontradas nos cerrados, pertencendo a 261 gêneros, distribuídos em 205 gêneros comuns ao cerrado e à floresta atlântica, 200 gêneros comuns ao cerrado e à floresta amazônica; 30 gêneros comuns ao cerrado e às matas secas semidecíduas, 51 gêneros comuns ao cerrado e aos campos limpos e 07 gêneros sem parentesco patente. Numa análise global dos elementos florísticos do cerrado brasileiro, estes mesmos autores apresentam duas divisões: Flora Herbácea – Subarbustiva – Campo Limpo e Flora Arbustivo-arbórea que por sua vez se divide em Acessória (Floresta Atlântica, Floresta Seca Semidecídua, Floresta Amazônica e Campo Limpo) e Peculiar Cerradão (espécies amazônicas, espécies atlânticas, espécies das florestas secas semidecíduas, espécies isoladas, espécies vicariantes com a Floresta Amazônica e espécies vicariantes com a Floresta Atlântica).

As espécies vicariantes com a Floresta Amazônica e com a Mata Atlântica englobam o grosso da flora peculiar da floresta xeromorfa, dotada dos mais notáveis caracteres xenomórficos, ou seja, a flora evoluiu *in loco* a partir de outras floras silvestres, porém úmidas. O considerável número dessas entidades vicariantes mostra isso com manifesta evidência. Daí segue-se que a flora lenhosa central não é só “central” pela posição geográfica, mas também, pela origem, a partir do Norte e do Leste. Na Tabela 1, incluem-se alguns exemplos bem verificados (RIZZINI, 1963 e HERINGER *et al.*, 1977):

Heringer *et al.* (1977) ainda relataram observações em psitacantos, sendo que *Psittcanthus plagiophyllus*, apresentou folhas oblongo-lanceoladas, estreitas, falcatas, moderadamente coriáceas e providas de nervuras débeis, conquanto perceptíveis, medindo até 3 cm de largura: pedúnculos das umbelas com 1,5-3 cm de comprimento perigônio amarelo alaranjado, pertencente à floresta amazônica e *P. piauhyensis* Rizz., folhas ovado-elípticas a suborbiculares, crassamente coriáceas, não faladas, simétricas ou apenas oblíquas na base, completamente desprovidas de nervuras, com 3-5cm de largura; pedúnculos com cerca de 1cm de comprimento; perigônio central vermelho, pertencente à flora do cerrado piauiano.

Tabela 1 Espécies arbóreas vicariantes.

FLORESTAS PLUVIAIS (amazônica e atlântica)	CERRADÃO OU FLORESTA XENOMORFA (cerrado)
<i>Aegiohila arborescens</i> Valil	<i>A. lhotzkyana</i> Cham.
<i>Agonanara silvatica</i> Ducke e <i>A. brasiliense</i> Niers f. Silvestre	<i>A. brasiliense</i> Miers
<i>Andira retusa</i> H. B. K.	<i>A. humilis</i> Benth.
<i>Aspidosperma duckei</i> Huber (macrocarpon)	<i>A. macrocarpon</i> Mart.
<i>Aspidosperma pallidiflorum</i> M. Arg.	<i>A. tomentosum</i> Mart.
<i>Borreria teneila</i> Cham. & Schl.	<i>B. coriacea</i> K. Sch.
<i>Brosimum discolor</i> Schott	<i>B. gaudichaudii</i> Trec.
<i>Callisthene dryadurn</i> A. Duarte	<i>C. fasciculata</i> (Spr.) Mart.
<i>Caryocar villosum</i> (Aubl.) Pers.	<i>C. brasiliense</i> Camb.
<i>Cenostigma tocantinum</i> Ducke	<i>C. gardnerianum</i> Tul
<i>Connarus cymosus</i> Planch.	<i>C. suberosus</i> Planch.
<i>Copaifera lucens</i> Dwyer	<i>C. langsdorffli</i> Desf.
<i>Copaifera trapezifolia</i> Hayne	<i>C. oblongifolia</i> Mart.
<i>Dalbergia nigra</i> Fr. All.	<i>D. miscolobium</i> (Vog.) Malme ()
<i>Dalbergia foliolosa</i> Benth.	<i>D. spruceana</i> Benth.
<i>Dimorphandra parviflora</i> Benth.	<i>D. mollis</i> Benth.
<i>Dioelea megacarpa</i> Rolfe	<i>D. erecta</i> Hoehne
<i>Diospyros hispida</i> Benth.	<i>D. hispida</i> var. <i>canporum</i> Warm.
<i>Emmontum glabrum</i> Benth.	<i>E. nitens</i> (Benth.) Miers
<i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong.	<i>E. gummiferum</i> (Mart.) Macbr.
<i>Erythrina verna</i> Vell.	<i>E. mulungu</i> Mart.
<i>Ferdinandusa speciosa</i> Pohl	<i>F. elliptica</i> Pohl
<i>Hymenea altissima</i> Ducke e <i>H. stilbocarpa</i> Mart.	<i>H. stigonocarpa</i> Mart.
<i>Kielmeyera excelsa</i> Camb.	<i>K. petiolaris</i> (Spr.) Mart.
<i>Lafoensia glyptocarpa</i> Koehne	<i>L. densiflora</i> Pohl
<i>Machaerium villosum</i> Vog.	<i>M. opacum</i> Vog.
<i>Maprounea guianensis</i> Aubl.	<i>M. brasiliense</i> St.-HiI.
<i>Mimosa obovata</i> Benth.	<i>M. laticifera</i> Rizz. & Matt.
<i>Pesechiera affinis</i> (M. Arg.) Miers.	<i>P. affinis</i> var. <i>campestris</i> Rizz.
<i>Plathymenia foliolosa</i> Benth.	<i>P. reticulata</i> Benth.
<i>Psittacantulus decipiens</i> Eichl.	<i>P. robustus</i> Mart.
<i>Qualea jundiahy</i> Warm.	<i>Q. multiflora</i> Mart.
<i>Sclerolobium rugosum</i> Mart.	<i>S. aureum</i> (Tal.) Benta.
<i>Stryphnodendron polyphyllum</i> Benth.	<i>S. adstringens</i> (Vell.) Mart.
Continua ...	

Continuação

FLORESTAS PLUVIAIS (amazônica e atlântica)	CERRADÃO OU FLORESTA XENOMORFA (cerrado)
<i>Swartzia macrostachya</i> Benth.	<i>S. grazielana</i> Rizz.
<i>Piptadenia peregrina</i> (L.) Benth.	<i>P. falcata</i> Benth. <i>Anadenanthera falcata</i>
<i>Psittacanthus plagiophyllus</i> Eicbl.	<i>P. piauliyensis</i> Rizz.
<i>Acosmium tomentellum</i> (Mohl.) Yak.	<i>A. dasyearpum</i> (Vog.) Benth.
<i>Tabebuia chrysotricha</i> (Mart.) Standl.	<i>T. ochracea</i> (Cham.) Standl.
<i>Terminalia hylobastes</i> Eichl.	<i>T. argentea</i> Mart. & Succ.
<i>Vochysia tucanorum</i> Mart.	<i>V. thyrsoides</i> Pohl e <i>V. elongata</i> Pohl
<i>Rustia formosa</i> (Cham. & Sch.) Klotz.	<i>R. formosa</i> forma <i>savanícola</i>
<i>Zeyhera tuberculosa</i> (Vell.) Bur.	<i>Z. digitalis</i> (Vell.) Hoehne.
<i>Tragia amoena</i> M. Arg.	<i>T. lagoensis</i> M. Arg.

Fonte: Adaptado de Rizzini (1963) e Heringer *et al.*, (1977).

A partir do relato de Rizzini (1963), Heringer e colaboradores (1977) encontraram novos exemplos noutros gêneros, tais como: *Dipteryx*, *Sweetia*, *Bombax*, *Anacadium*, etc. Exemplificando melhor, *Dipteryx odorata* Aubl. natural da Amazônia e do Nordeste é semelhante a *D. alata* Vog. do Brasil Central (Warming, 1908 citado por RIZZINI, 1963). As diferenças mais importantes entre tais entidades vicariantes agrupam-se de forma a revelar uma tendência bastante constante. Em geral, as espécies xeromorfas (cerradão e cerrado) exibem porte menor, ramos mais abertos, ramificação mais baixa, flores e frutos maiores; folhas também maiores, mais grossas e pilosas, sendo as demais obtusas (sem as conhecidas “drip points” das espécies silvestres); casca do tronco mais espessa e muitas vezes notavelmente suberosos. Na maioria dos casos, falta uma ou outra característica dessas, mas, há sempre algumas associações.

Rizzini (1971) descreve caso de vicariância em *Caryocar brasiliense* exibindo folíolos crassos, densamente pilosos, obovados e frequentemente suborbiculares, enquanto que *C. villosum* (Hiléia os tem finos, pouco pilosos, ovados e acuminados). Também nesse trabalho, Rizzini relata que Woodson considerava *Aspidosperma macrocarpon* (cerrado) muito semelhante a *A. duckei* (matas secas amazônicas) e as tinham na conta de sinônimos, porém, na verdade eram duas espécies. Folhas e frutos são idênticos em ambos. Em *A. macrocarpon* apresentam-se as primeiras mais espessas e bem mais pilosas e, os segundos, revestidos de indumento tomentoso, de acordo com o plano morfológico geral; segundo o qual, diferem as espécies vicariantes silvestre-campestres. *Ferdinandusa speciosa* (mata ciliar em Goiás e Mato Grosso) possui folhas medindo 10-14 x 5-7 cm, agudas, coriáceas, com

nervuras pouco salientes; *F. elliptica* (cerradão em Goiás) medindo 12-18 x 7-12 cm, bastante obtusas, crassamente coriáceas, marginadas e com nervação proeminente. *Sweetia dasycarpa* é bem mais pilosa e mais robusta do que *S. tomentella*, a qual habita a Amazônia.

Como exemplo de espécies paralelas, habitando cerrados diferentes, equivalentes ao caso mencionado por Rizzini (1963), de *Mezilaurus* temos *Vochysia pyramidalis* (Spr.) Mart. e *V. ferruginea* (Spr.) Mart. A primeira ocorre em Minas Gerais e Goiás e a segunda de Goiás para a Amazônia (Santarém e Coari, por exemplo). Ambas são separáveis tão somente mediante acurado exame, pois, diferem por caracteres menores, tais como: o comprimento dos pecíolos e dos botões, base da folha mais arredondada, subcordada ou não, pilosidade mais densa ou mais rala, etc. Contudo, *V. pyramidalis* engedra folhas maiores, com nervuras mais apertadas e bem mais pilosas.

Rizzini (1963) ainda discute que das matas pluviais para as matas centrais, aumentam as dimensões das folhas e dos frutos, sendo maiores em *Hymenea stagnocarpa*. Assim como *Plathymenia foliosa* que é uma árvore grande de mata pluvial, com casca descamando em lâminas, ao passo que *P. reticulata* é uma árvore pequena da mata xeromorfas com grossa casca íntegra; e *Mimosa obovata* é abundante na floresta ombrófila, *M. laticifera*, além do látex, é pequena da mata xeromorfas dotada de casca suberosa e espessa. *Maprounea* encerra duas espécies que se distinguem pelo tamanho do fruto e das brácteas, além do porte. *M. guyanensis*, silvestre (Amazônia), possui frutos menores e é arvoreta, ao passo que *M. brasiliense* (cerrado) exhibe frutos duas vezes maiores e é arbusto; as folhas igualmente diferem segundo o caso geral. Às vezes algumas espécies em herbário são indistinguíveis, mas facilmente identificáveis *in vivo* como no caso de *Mimosa obovata* e *M. laticifera* (MATTOS, 1959).

As tendências acima consignadas não se manifestam tão somente nas espécies vicariantes, mas até mesmo nos indivíduos de espécies pluviais quando alcançam vegetais na savana, não raro constituindo variedades. Estas, então, distinguem-se por caracteres do tipo antes enunciado. Assim, a var. *laurina* (Urb.) Cuatr. de *Humiria balsamifera* (Aubl.) St. Hil. leva folhas bastante pilosas. A variedade *campestris* Rizz. de *Peschiera affinis* (M. Arg.) Miers, apesar de ser mero arbusto pequeno, conduz folhas maiores, mais espessas e menos agudas (RIZZINI, 1963). Das espécies vicariantes para estas variedades só há diferença de grau no desenvolvimento dos caracteres distintivos, merecendo ambas, o mesmo valor fitogeográfico. O cultivo a partir de sementes, no caso de *Peschiera*, revela que os caracteres distintivos da variedade são constantes, ainda sob condições climáticas muito diferentes. Esse tipo de diferenciação específica, também observado nas savanas africanas, aparece ainda nas

savanas amazônicas, onde há forte estação seca. Por exemplo, nos campos do Alto Rio Branco ocorre *Dipteryx crassifolia* Benth., cujo epíteto indica o fenômeno, sendo as folhas grandes, espessas, coriáceas; tal espécie pode ser confrontada com as supramencionadas *D. odorata* (cumaru) e *D. alata* (barú) (RIZZINI, 1963).

Neste mesmo trabalho, o autor afirma que é importante a ocorrência de espécies paralelas, ou mesmo vicariantes, em fitofisionomias diferentes. Porque parece ter havido, nesse caso, especiação provavelmente a partir da mesma fonte silvestre em sentidos diversos. Posto isto, vamos encontrar *Mezilaurus crassiramea* (Meissn.) Taub. em Goiás e *M. Lindaviana* Schw. & Mez na Hiléia (Santarém, Rio Branco, Amapá e Almeirim). Tais entidades são muito semelhantes, distinguindo-se por ter a primeira, folha bem mais pilosa na face inferior e ramos com súber mais desenvolvido. Outros casos, com áreas contíguas podem ser exemplificados por Rizzini (1963) através das seguintes duplas: *Dalbergia violacea* (Vog.) Malme (ampla dispersão) - *D. Spruceana* Benth. (Santarém); *Domorphandra mollis* Benth. (ampla dispersão) - *D. Gardneriana* Tul. (Araripe, rara em Goiás e na Bahia); *Stryphnodendron adstringens* Mart. (ampla dispersão) - *S. coriaceum* Benth. (Goiás, Minas e Bahia, menos vulgar). Tais espécies diferem por caracteres de mínima amplitude, ainda que constantes. É possível que sejam apenas formas desenvolvidas localmente a partir de contrapartes largamente distribuídas; por não terem surgido da mesma fonte, não seriam propriamente vicariantes, porém, muito mais recentes.

Casos dessa natureza, não raro, criam obstáculos na determinação das espécies, em vários gêneros, talvez pela não percepção das manifestações organográficas das tendências postas em jogo durante a diferenciação, no nível específico e subespecífico. Válio *et al.* (1965c), constataram que a célula epidérmica das folhas de *H. stignocarpa* (jatobá do Cerrado) é muito maior que as células epidérmicas das folhas de *H. stilbocarpa* (jatobá da Mata). A partir dessa organização, observamos que o Cerradão é uma formação florestal fortemente distinta, em virtude da peculiar estrutura simplificada, das características xeromórficas das suas espécies, da composição ligada às formas silvestres mais úmidas pela vicariância, devendo ser encarada como uma classe de floresta, própria do planalto Central (Lund e Loefgren, citados por HERINGER *et al.*, 1977).

Labouriau (1966), correlacionando características básicas entre Cerrado e Mata, examina as direções das pesquisas nesta área e sugere um fato de natureza florístico-ecológica: existem, pelo menos, 35 pares de espécies vicariantes entre cerrados e matas pertencentes às famílias Opiliaceae, Verbenaceae, Leguminosaceae, Guttiferae, Lythraceae, Loranthaceae, Connaraceae e Bignoniaceae. Espécies vicariantes em tantas e tão variadas

famílias não poderiam ter surgido em tempo curto. Desse modo, é inegável que as duas formações Cerrado e Mata tiveram uma longa convivência. Um longo convívio de formações tão frequentemente contíguas e sem uma barreira ecológica claramente definida entre as duas populações, são condições que tornam muito provável a troca de elementos florísticos entre as duas formações. Em outras palavras: concebe-se facilmente que a especiação tenha produzido nas populações da mata, novas entidades adaptáveis aos cerrados e vice-versa. Dessa forma, o autor esclarece que para diferenciar ecologicamente cerrados e matas, pares vicariantes constituem excelente ferramenta, porque de algum modo, refletem esses contrastes nos seus comportamentos fisiológicos e em suas diferenças estruturais.

Rizzini (1963) assinalou uma diferença aparentemente característica entre as espécies, quanto à forma foliar: as espécies do Cerrado teriam folhas de ápice obtuso e as suas correspondentes da Mata teriam folhas com ponta em goteira. Observou-se, porém, que no caso do par *Hymenaea stilbocarpa* (mata) e *Hymenaea stignocarpa* (cerrado) essa diferença não é real. Observando bom número de folhas encontram-se os dois tipos nos mesmos indivíduos, tanto no Cerrado como na Mata (VÁLIO *et al.*, 1965c). Resta verificar se as folhas de ápice obtuso não seriam as formadas na estação seca e as de ápice acuminado na estação úmida, nas duas espécies, caracterizando polimorfismo foliar estacional. Também esse contraste da forma foliar nos outros pares para os quais foi assinalado, precisaria ser verificado. Não se sabe ainda ao certo qual é a significação ecológica do caráter “ponta de goteira” (GESNER, 1956).

Quanto ao balanço hídrico foi feito um estudo comparativo entre as duas espécies vicariantes de *Hymenaea* nas duas estações climáticas, estando as duas espécies em condições de cerrado (VÁLIO *et al.*, 1965a, 1965b). Ficou patente que na estação da seca a espécie de *Hymenaea* da Mata restringe bem mais a sua transpiração foliar que a espécie do Cerrado. Contudo, essa diferença de comportamento foliar não indica um valor seletivo diferencial do suprimento de água, pois, ambas espécies mantêm (embora com comportamentos diferentes) boa hidratação das folhas. É possível que a diferença crítica esteja no comportamento das respectivas plântulas.

Outro aspecto é o explorado por Rachid (1947) que relata o fato de que há espécies arbóreas como *Copaifera langsdorfii* Desf., que vivem tanto no Cerrado como na Mata. Ele também discute que alguns autores interpretaram a ocorrência de *Copaifera langsdorfii* Desf., no Cerrado como relíquias da Mata a que sucedeu o Cerrado e outros levantam a interpretação oposta de que possa tratar-se de pioneiros da colonização florestal dos cerrados. Nos capões de mata que se encontram nos Cerrados do Sul de Minas Gerais é muito frequente observar

uma grande árvore de *Copaifera langsdorfii* rodeada de outras menores da mesma espécie e de diversas outras espécies de árvores, arbustos e ervas da Mata. Isto sugeriu a hipótese de trabalho, segundo a qual um indivíduo isolado de *Copaifera langsdorfii* poderia criar, no cerrado, pela sua copa, um microclima favorável ao estabelecimento de um pequeno núcleo florestal. Sabemos que as sementes dessa espécie germinam em condições de Cerrado (LABOURIAU *et al.*, 1964a). Para Rizzini (1971), a *Copaifera langsdorffii* (Mata seca e Cerrado) e *C. lucens* (floresta pluvial atlântica), cultivadas lado a lado no Jardim Botânico do Rio de Janeiro e em estado de maturidade, exibem diferenças na folhagem *in vivo*.

Em 1963, visando melhor conhecimento do gênero *Planthymeia* Benth, De Marinis estudou a morfologia desse gênero a partir de sementes de duas espécies vicariantes, *Planthymeia foliosa* Benth e *P. reticulata* Benth, determinando que sua distinção pudesse ser feita na fase seminal, pelo formato comprimento e cor dos artículos endocárpicos e pelo ápice das sementes; na fase de plântulas, pelo formato e outros caracteres morfológicos dos cotilédones, pela sua velocidade de abertura e principalmente pela altura de inserção cotiledonar; bem como, pelo pecíolo. Continuando seu trabalho, em 1965, estudou estas mesmas espécies na fase juvenil observando que ambas as espécies produziram uma primeira folha composta e outra paripenada, com folíolos opostos; havia em *P. foliosa* de 6-10 folíolos (média 8,8), formando 3 a 5 jugos, com uma frequência aproximada de 50% para 5 jugos, 40% para 4 jugos e 10 % para 3 jugos. Em *P. reticulata* havia de 4 ou 6 folíolos (média 4,7), formando 2 ou 3 jugos, com frequência aproximada de 65% para 2 jugos e 35% para 3 jugos. Ambas as espécies apresentaram uma segunda folha recomposta, provida de um só par de pinas, cada uma com alguns folíolos alternos e dois terminais opostos. Na maioria dos casos, cerca de 2/3, havia do lado externo de cada pina, um folíolo a mais do que no par interno, sendo, pois, ímpar, o número total; nos outros casos, cerca de 1/3, o número de folíolos foi igual de ambos os lados das pinas. Em *P. foliosa* havia 6 ou 7 folíolos (média 6,7) na pina esquerda e 6 a 8 (média 7), na direita, sendo mais frequente, em ambas as pinas, o número 7. Em *P. reticulata* havia 5 a 7 folíolos (média 5,6), na pina esquerda e 5 ou 6 folíolos (média 5,5) na direita, sendo em ambas as pinas mais frequentes o número de 5 folíolos. Em um terceiro trabalho, De Marinis (1966) resume os dois anteriores concluindo com a sugestão de uma chave para o reconhecimento dessas espécies baseada no artículo endocárpico.

O sistema reprodutivo de plantas do cerrado tem sido bastante estudado e algumas espécies vicariantes tiveram participação nestas pesquisas pelo seu potencial econômico como *Caryocar brasiliense* Camb. Suas plântulas podem sobreviver às estações subsequentes à estação que germinaram. Sendo que seu desenvolvimento, a partir de sementes, se dá pela

transição da forma biológica de uma geófita, depois para uma hemicriptófito, posteriormente para uma caméfito e finalmente uma fanerófito. Esta transição é limitada em sua velocidade pela quantidade de água e a região do colo das plantas jovens funciona nesta fase, como um órgão fisiologicamente análogo a um tubérculo aquífero (LABOURIAU, 1964b).

Stryphnodendron adstringens, *Dimorphandra mollis* e *Copaifera langsdorffii*, em laboratório apresentaram excelente poder germinativo, sendo que em algumas amostras atingiram 100% (FERRI, 1960). Rizzini (1966) obteve 10% de germinação em *Stryphnodendron adstringens* quando submeteu as sementes a um choque térmico de 80°C por 10 minutos, já em *Dimorphandra mollis*, *Copaifera langsdorffii* e *Mimosa laticifera* não foram afetadas nem pelo choque à 100°C.

Válio e colaboradores (1966), pesquisando sobre o sistema reprodutivo de algumas espécies do cerrado utilizaram alguns critérios (LABOURIOU *et al.*, 1963 e 1964), para verificar o reconhecimento de plântulas provenientes de germinação de sementes ou gemas em estação chuvosa e seca. Dentre as espécies vicariantes estudadas, *Machaerium opacum* Vog., se enquadrou como planta jovem, com sistema radicular independente da planta adulta na estação da seca e, *Caryocar brasiliense* Camb., *Dalbergia violacea*, *Hymenea stignocarpa* Mat. e *Qualea multiflora* foram classificadas como plantas jovens, com restos de sementes ou cotilédones, na estação chuvosa. O trabalho concluiu que a germinação do Cerrado não é excepcional, que é possível a sobrevivência dessas plântulas em época seca e que a presença de ramos novos é notada em plantas jovens, intermediárias e adultas. Isso se confirma quando são observados os sistemas subterrâneos difusos de plantas campestres como: *Hymenea stignocarpa*, *Dalbergia violacea* e *Stryphnodendron adstringens*, dentre outras que possuem multiplicação vegetativa de origem traumática, ou seja, ramos radiculares de natureza reparadora (RIZZINI, 1966).

O gênero *Aspidosperma* foi estudado quanto ao seu problema de especiação, sendo considerado um retro cruzamento para a espécie *tomentosum*, além de estar num tronco com divisões distintas. Apesar de serem de cor exuberante, exalarem perfume e serem visitadas por coleópteros, himenópteros, etc., as flores não apresentam nectário, têm anteras intrusas, ficando sempre ou quase sempre no meio do tubo com pouca possibilidade de atração de insetos polinizadores, apresentando nitidamente característica de autofecundação (DUARTE, 1977).

O fato de células epidérmicas foliares de *H. stignocarpa* serem muito maiores que as *H. stilbocarpa*, sugeriu uma hipótese de trabalho sobre relações filéticas entre as espécies. Se porventura for encontrado que estas diferenças entre dimensões celulares correspondem a

diferentes graus de ploidia, seria concebível a origem da *Hymenaea* de Cerrado a partir da *Hymenaea* de Mata, por poliploidia. Esta hipótese de trabalho pode ser verificada porque as raízes são de fácil obtenção para comparações citológicas. Trata-se de uma questão aberta para todos os pares vicariantes Cerrado-Mata e que talvez possa dar informações de grande interesse. Uma análise cariossistêmica das relações de vicariância entre Cerrado e Mata é imprescindível (LABOURIAU, 1966).

Forni-Martins (1992), estudando a biologia da reprodução em plantas do Cerrado (microsporogênese), observou em *Andira humilis* disjunção cromossômica irregular, ocorrência de trivalentes e alta porcentagem de pólen inviável. A família Caryaceae para as espécies *Caryocar brasiliense*, *C. microcarpum* e *C. villosum* apresentou $2n=46$ e a família Brunelliaceae para as espécies *Brunellia comocladifolia* e *B. mexicana* apresentou $2n=28$. Em comparação com outros autores foi sugerido que os números cromossômicos de ambas as famílias são paleopoliploides ($4x$ e $6x$). Isto pode ser devido a traços primitivos, isolamento sistemático e antiguidade das espécies (EHRENDORFER *et al.*, 1984).

2.4 GENÉTICA DE POPULAÇÃO E O ESTUDO DE DISPERSÃO EM PLANTAS

As plantas e animais domesticados estão ameaçados de perdas irreparáveis e, longe de ser uma consideração acadêmica, existe uma exigência sem precedente para a conservação de comunidades naturais e das espécies nelas contidas. A preocupação com a conservação de recursos genéticos de plantas vem tomando cada vez mais impulso, mobilizando os meios científicos, principalmente nesses últimos vinte anos. O marco histórico desse processo foi, sem dúvida, a reunião organizada pela FAO/IBP em 1967, e que deu origem a um texto básico sobre exploração e conservação de recursos genéticos de plantas (FRANKEL e BENNET, 1970). Após esse evento, inúmeras publicações importantes têm abordado o tema, aprofundando a discussão, direcionando-a aos pontos críticos e, principalmente, propondo formas de minimizar os problemas de perdas irreversíveis de recursos genéticos. Um aspecto fundamental que muito auxiliou a discussão para os rumos da conservação genética *in situ* foi a publicação de inúmeros trabalhos, a partir da década de 60, sobre a teoria da biogeografia de ilha e do refúgio do Pleistoceno, determinando passos significativos na melhor compreensão da conservação do "pool" de genes de uma forma muito ampla. Um enfoque mais holístico da conservação genética *in situ*, considerando a necessidade de se levar em conta o ecossistema e as interações complexas de suas espécies, envolveu além dos geneticistas, os geógrafos, os florestais, os botânicos, os ecologistas, os zoologistas e outros cientistas relacionados ao assunto; tornando a discussão mais compreensiva e frutífera. O uso dos conceitos de mutualistas chaves e de elos móveis é um importante exemplo da concretização desse enfoque na conservação genética. Por outro lado, a tentativa de sistematização das avaliações de variabilidade nas populações naturais de espécies de plantas, usando o avanço das técnicas, principalmente de eletroforese, tem permitido a melhor interpretação da estrutura genética das populações e, em consequência, algum progresso na tentativa de propor metodologias que satisfaçam um mínimo dos princípios de amostragem genética das mesmas. Em função do tamanho do universo de pontos importantes, foram abordados nesse trabalho, somente alguns aspectos considerados os mais importantes no tema, dando-se maior ênfase aos ecossistemas naturais tropicais, partindo-se do princípio que, sendo esses os mais desconhecidos, de maior diversidade e complexidade, mostraram também maior dificuldade na definição de suas populações e no processo de sua amostragem genética e, portanto, para sua conservação genética. A perda dos recursos genéticos não está limitada aos trópicos, mas o ritmo de desmatamento tem sido maior nas florestas de regiões tropicais e que, considerando a

fragilidade desses ecossistemas, também indica a prioridade que deve ser dada à conservação nos trópicos, onde áreas protegidas são escassas e menos eficientemente cuidadas.

Dispersão é um dos processos centrais dentro da dinâmica e evolução de populações de plantas. A dinâmica espacial de populações de plantas é determinada pelo alto grau de movimentação de pólen e sementes. Em escala regional, as taxas de dispersão de sementes são as possibilidades de colonização de novos locais e influenciarão na probabilidade de extinção de populações locais (BROWN & KODRIC-BROWN, 1977). A dispersão entre populações também é um fator importante na determinação da estrutura de metapopulação e deve ser considerada dentro da dinâmica da evolução (HUSBAND & BARRETT, 1996). Considerando a população local uma unidade dinâmica, deve-se observar toda movimentação do entorno ao centro de origem da população. Isso só é possível conhecendo a dinâmica de cada indivíduo. Quando um desequilíbrio ao nível de população local é observado, ele pode ser entendido dentro da luz da dinâmica de metapopulação e do equilíbrio regional (OLIVIERI *et al.*, 1990; ANTONOVICS *et al.*, 1994; HUSBAND & BARRETT, 1996). Portanto, dispersão é um assunto importante para vários tópicos aplicados à genética de população, incluindo análise de viabilidade para populações de espécies fragmentadas (ELLSTRAND, 1992; ELLSTRAND & ELAM, 1993; OUBORG, 1993), avaliação dos riscos de fuga de organismos geneticamente modificados em populações naturais (ELLSTRAND & HOFFMAN 1990) e controle de doenças epidêmicas e invasões de espécies exóticas (HENGEVELD 1989; WILLIAMSON 1996).

Quando a dispersão precisa ser quantificada, especialmente a interpopulacional, sempre se encontra muita dificuldade em determiná-la em populações de plantas. Muitos estudos medem a distância da origem até a distância atual dos propágulos individuais dispersos e constroem uma distribuição de frequência. As distâncias de dispersão são medidas a partir da localização de várias sementes distantes da fonte (HUISKES *et al.*, 1995; RUCKELSHAUS, 1996; THIEDE & AUGSPURGER, 1996), por recapturação de propágulos marcados e libertados (JOHANSSON & NILSSON, 1993) ou pelo uso de propágulos análogos de dispersão artificiais (NILSSON *et al.*, 1991). Outra aproximação tenta prever distâncias de dispersão, medindo as propriedades aerodinâmicas de sementes em túnel de vento experimental (VAN DORP *et al.*, 1996) e/ou por modelos de difusão (GREENE & JOHNSON, 1996; CAIN, *et al.*, 1998). Ambas as aproximações são baseadas tipicamente em curvas de dispersão. Como a maioria de sementes dispersa a distâncias muito curtas e muito poucas dispersam a longas distâncias, é usual propor um modelo e ampliar para quantidades maiores. Por exemplo, em uma experiência de armadilha de semente com *Lupinus texensis*,

95% das sementes dispersaram menos de 2 m, menos que 0,5% das sementes dispersaram entre 3,2 e 3,4 m e não foram descobertas sementes espalhadas além 3,5 m (SCHAAL, 1980). Enquanto são detectadas várias distâncias máximas de dispersão entre espécies e experimentos, a regra geral é que a dispersão interpopulacional é muito rara. A comparação de taxas de colonização observadas por taxas preditas de curvas de dispersão se aproximam quando são usados os métodos acima descritos; sugerindo que a magnitude de dispersão a longas distâncias, frequentemente é subestimada (VAN DORP, *et al.*, 1996; CAIN, *et al.*, 1998).

Ao mesmo tempo em que a dispersão a longas distâncias é rara, os eventos de dispersão têm grande relevância biogeográfica. Eles determinam as possibilidades de colonização em novos locais. As estruturas das metapopulações podem contribuir com o fluxo gênico entre populações e assim, influenciar na distribuição da variação genética. Embora o conhecimento convencional da genética populacional diga que a troca de um migrante por geração não é bastante para prover forte diferenciação entre duas populações (ELLSTRAND & ELAM, 1993) e as frequências alélicas possam ser totalmente diferentes (WRIGHT, 1978), os métodos disponíveis para estudo de dispersão geralmente são pouco sensíveis para medir a taxa de dispersão de alelos de baixa frequência de maneira confiável.

Silvertown (1991) sugeriu que o estudo de dispersão pudesse ser beneficiado grandemente pela integração entre ecologia e genética de populações. O argumento era que a dificuldade de se estimar taxas de dispersão a longas distâncias, seguindo propágulos individuais, deveria ser substituída pelo estudo das consequências de dispersão (genética da população). Parte do argumento de Silvertown está baseado no uso das sofisticadas técnicas de marcadores moleculares.

2.5 ESTATÍSTICA

Os estudos relacionados à distribuição e a organização da diversidade genética nos diferentes níveis têm se restringido a utilização das estatísticas-F de Wright (1951), a análise de variância de frequências alélicas proposta por Cockerham (1969) ou a análise de diversidade de Nei (1973). No caso em que se utilizam dados de marcadores moleculares, análise de variância (ANOVA) e também, nos casos em que se utilizam dados de caracteres quantitativos (REIS, 1996). Apesar de serem muito importantes para os estudos de

caracterização da variabilidade genética existente, estas estatísticas permitem apenas uma descrição da variabilidade genética existente entre e dentro dos níveis considerados. Tais metodologias podem ser enquadradas como uma análise de heterogeneidade espacial da variabilidade existente (BARBUJANI, 1987).

Sabendo-se que os processos biológicos a nível populacional como seleção, dispersão, migração e deriva genética ocorrem usualmente em um contexto espacial (SOKAL & WARTENBERG, 1983), gera-se a necessidade de aplicar análises que levam em consideração tal fato. Durante quase 30 anos de análise de estrutura genética, poucas espécies herbáceas e arbóreas foram estudadas sobre esta ótica (por exemplo, EPPERSON, 1992). Diferentes estatísticas são usadas para descrever e quantificar a estrutura genética espacial. Os índices de Moran, Geary (CLIFF & ODEN, 1973) e Gregorius (1978) estão entre os mais frequentes. Para cálculos de distogramas, o índice de Nei (1972) ou de Gregorius (1978) pode fornecer uma boa ideia da distribuição espacial das populações (DEGEN & SCHOLZ, 1998).

O presente trabalho teve como objetivo propor um modelo para estudo de espécies vicariantes, visando dimensionar qual o tamanho da área necessária para a conservação *in situ* de recursos genéticos de plantas, levando-se em conta caracteres morfológicos e geográficos, bem como esclarecer se as espécies vicariantes (*Caryocar villosum* e *C. brasiliense*) sofreram realmente o processo de especiação ou se são resultado de plasticidade fenotípica.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 MATERIAL BOTÂNICO

Foram georreferenciadas seis populações de *Caryocar*, isto é, localizadas e dimensionadas através de métodos de levantamento topográfico, tornando as coordenadas geográficas das referidas áreas conhecidas em um dado sistema de referência e, a seguir, medidas três populações de *C. brasiliense* Cambess e três populações *C. villosum* Pers. A nomenclatura das espécies botânicas foram revisadas em Index Plant names.

Em cada população, para todos os indivíduos, foram tomadas as coordenadas geográficas, medidas de circunferência à altura do peito (DAP), circunferência a 30 cm, diâmetro da copa e altura da planta. Tais procedimentos foram realizados com base no que se

utiliza em engenharia florestal, como por exemplo, o valor do DAP (distância acima do peito), que é uma das variáveis dendométricas que são utilizadas para o inventário florestal. No Brasil, de acordo com o Sistema Internacional de Unidades (SI), sua medição deve ser feita a partir de uma árvore em pé e realizada a 130 cm de altura em relação ao nível do solo, como foi procedido no presente trabalho.

A localização foi tomada com GPS 12 GARMIM, e as medidas de circunferência do tronco e diâmetro da copa com trena. Para a altura da planta foi usada uma vara graduada, medindo do colo à folha mais alta. Para *C. villosum*, as coletas foram nos municípios de Nova Crixás, onde foram feitas duas coletas de 36 e 35 indivíduos e em Aruanã 34 indivíduos. Para *C. brasiliense*, os municípios coletados foram: Iporá, Israelândia e Bonfinópolis com 35, 35 e 31 indivíduos coletados, respectivamente (Figuras 1, 2, 3, 4 e 5). As distâncias entre as populações foram mensuradas conforme Tabela 2.

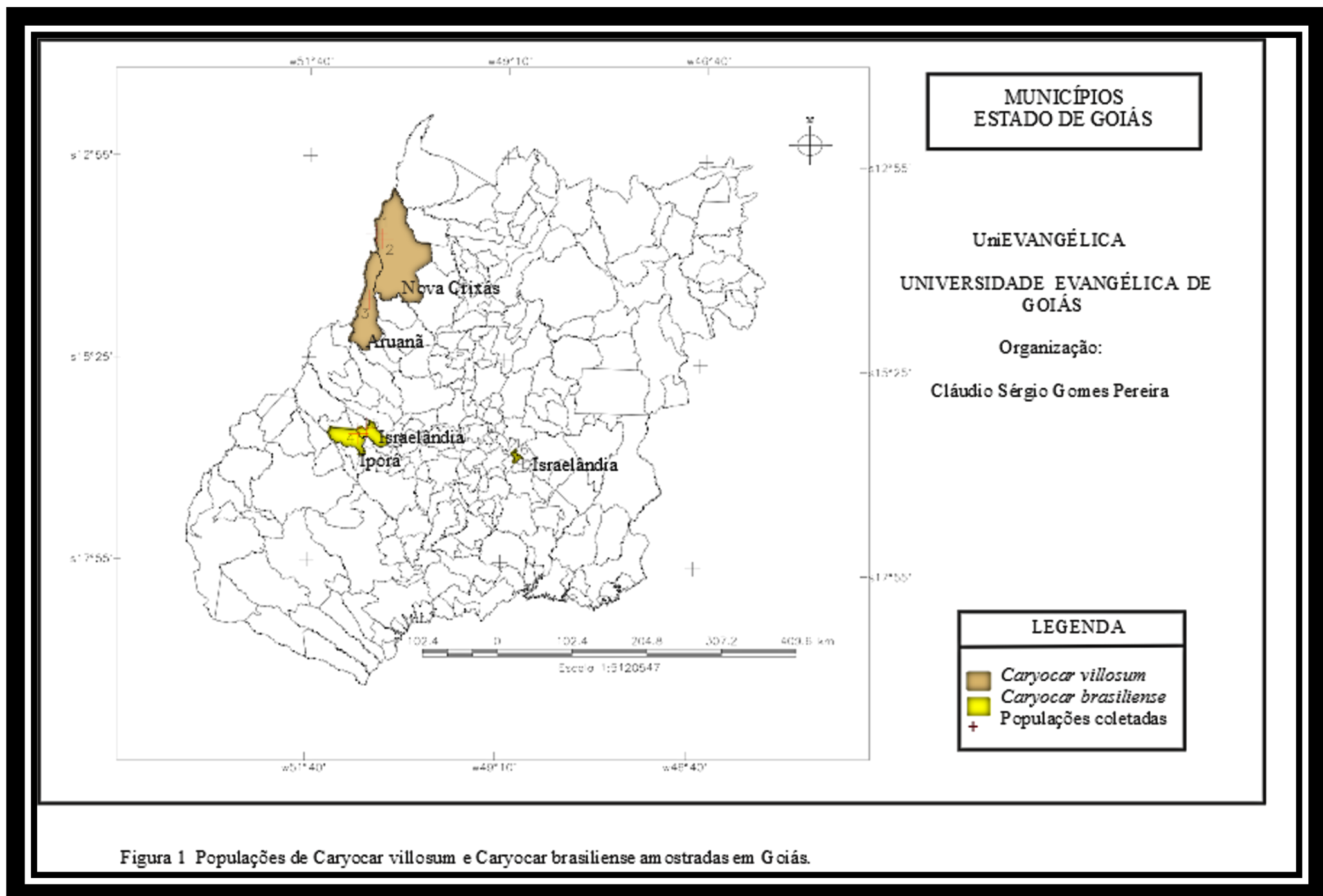
3.2 GEORREFERENCIAMENTO

A partir de um mapa digitalizado dos Municípios do Estado de Goiás, as populações coletadas foram localizadas pela primeira coordenada geográfica colhida em cada população. Localizados os pontos, foi gerado um mapa dos municípios de Goiás com as seis populações coletadas demarcadas, identificando-se os municípios (Figura 1). Foram criados retângulos aleatórios para a delimitação da área a ser analisada de cada projeto. Esses retângulos delimitaram as áreas analisadas nas imagens de satélite. As imagens do satélite usadas foram do Landsat TM referentes ao estado de Goiás. As órbitas foram 223 e ponto 070 para as populações 1, 2 e 3, 223 e ponto 071 para as populações 4 e 5 e 222 e ponto 071 para a população 6. Com a área de cada projeto delimitada, procedeu-se o georreferenciamento das imagens que consistiu da localização de no mínimo oito pontos coincidentes entre a imagem e a carta cartográfica da região. Os pontos foram fixados na imagem através de uma mesa digitalizadora devidamente calibrada com o programa Spring 3.5.1 (LOPES, 2001) do INPE (Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais). Georreferenciadas as imagens, as coordenadas de cada população foram plotadas no projeto e gerou-se um mapa para cada área coletada. Este mapa foi a base para a classificação não supervisionada dos tipos de ambientes de cada área, onde foi solicitado ao programa que agrupasse os fragmentos de cada área segundo classes visualizadas a campo, como por exemplo mata, campo sujo, campo limpo, pastagem, lagoa,

área degradada. As imagens foram classificadas a 10% de dissimilaridade e agrupamento de 30 pixels, o que resultou em um mapa classificado para cada área (Figuras 2, 3, 4 e 5).

Tabela 2 Distância geográfica entre as populações coletadas de *C. villosum* (1, 2 e 3) e *C. brasiliense* (4, 5 e 6).

População	População	Distância em Km
1	2	10,93
1	3	89,75
1	4	274,65
1	5	266,75
1	6	366,27
2	3	85,24
2	4	268,96
2	5	261,13
2	6	355,62
3	4	184,50
3	5	176,86
3	6	299,79
4	5	13,25
4	6	221,95
5	6	212,71



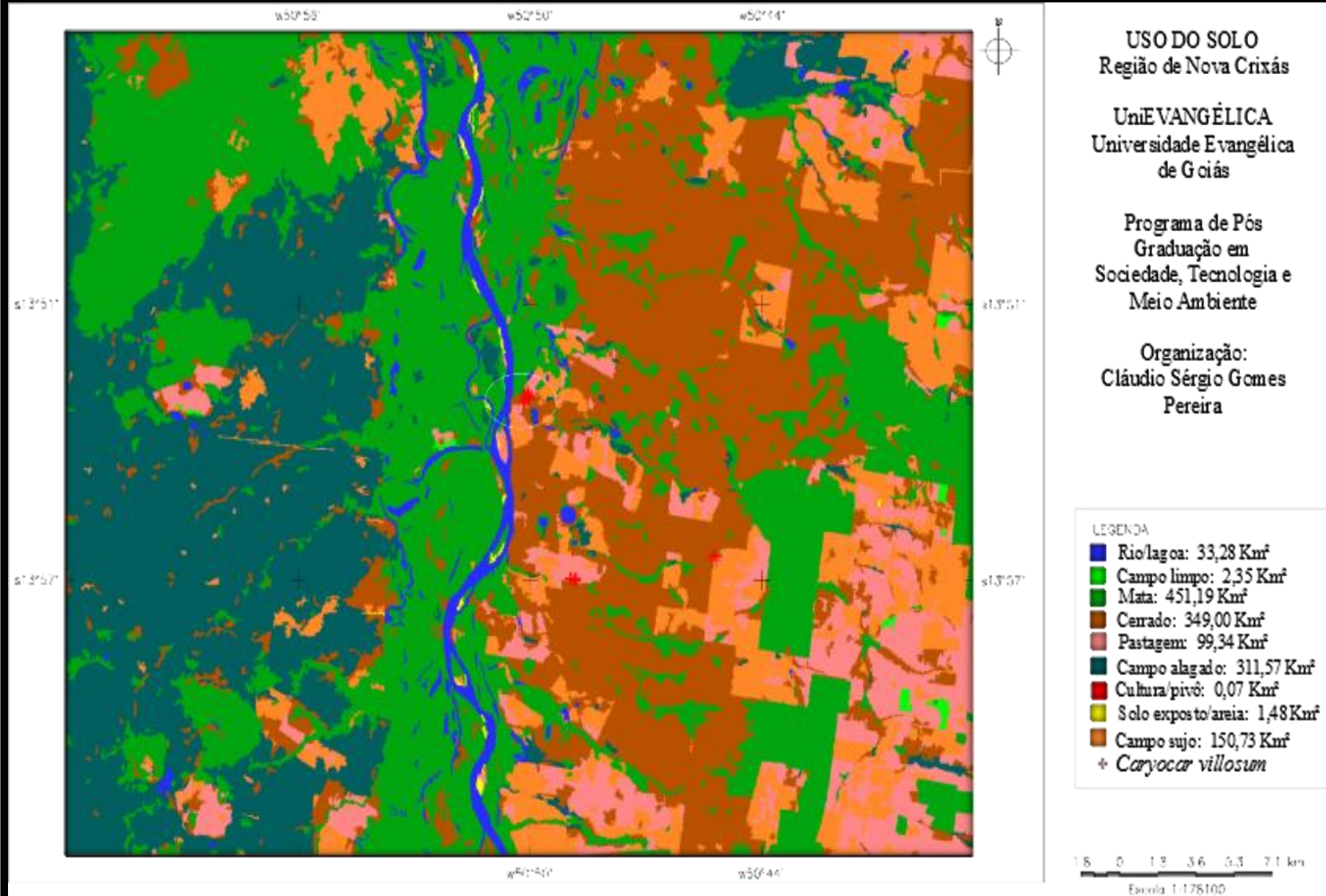


Figura 2 Interpretação digital / imagem de satélite Landsat TM 5, RGB 5, 4, 3 - Junho/97 - Região de Nova Crixás-GO

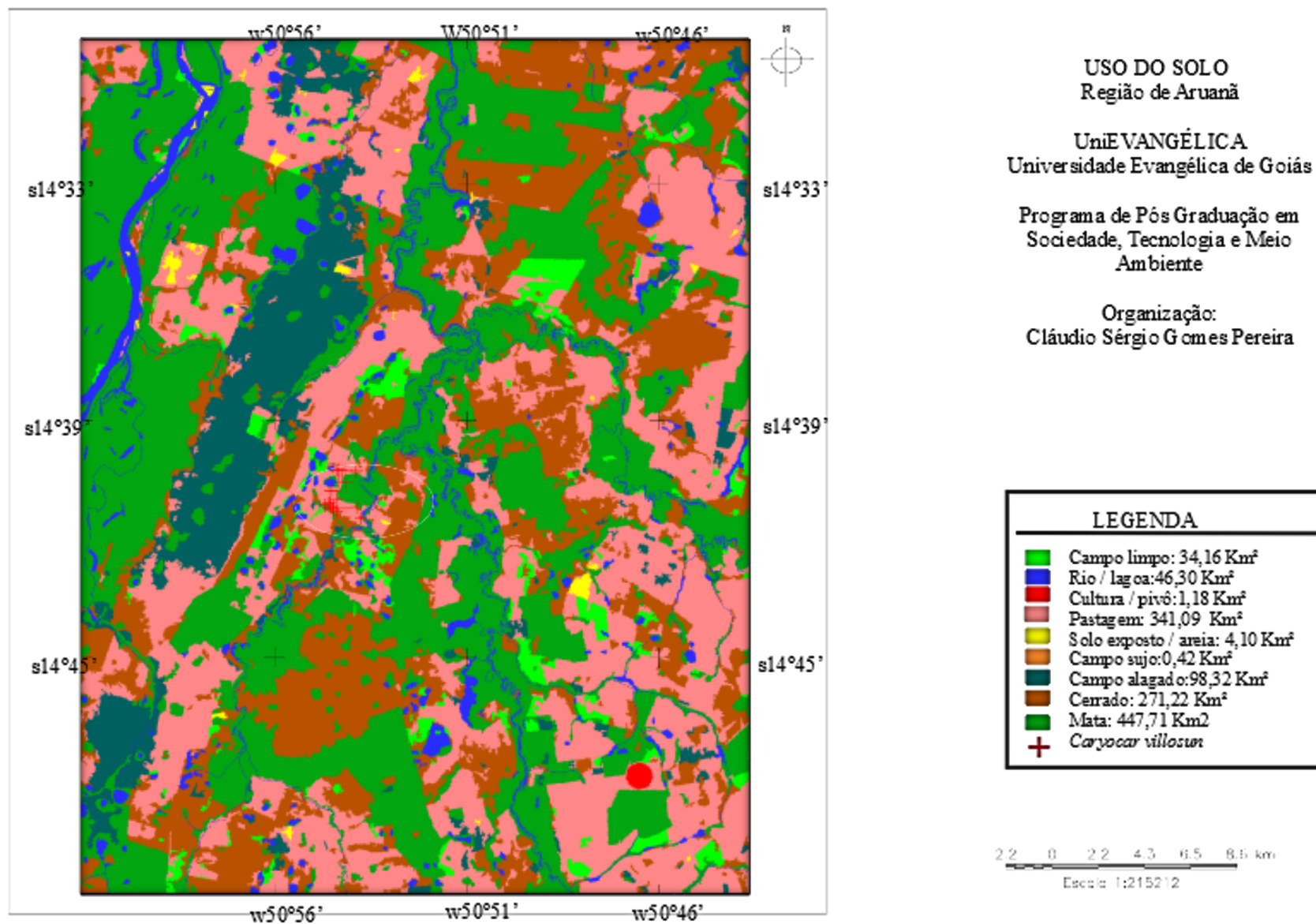


Figura 3 Interpretação digital / imagem de satélite Landsat TM 5, RGB 5, 4, 3 - Junho/97 - Região de Aruanã-GO

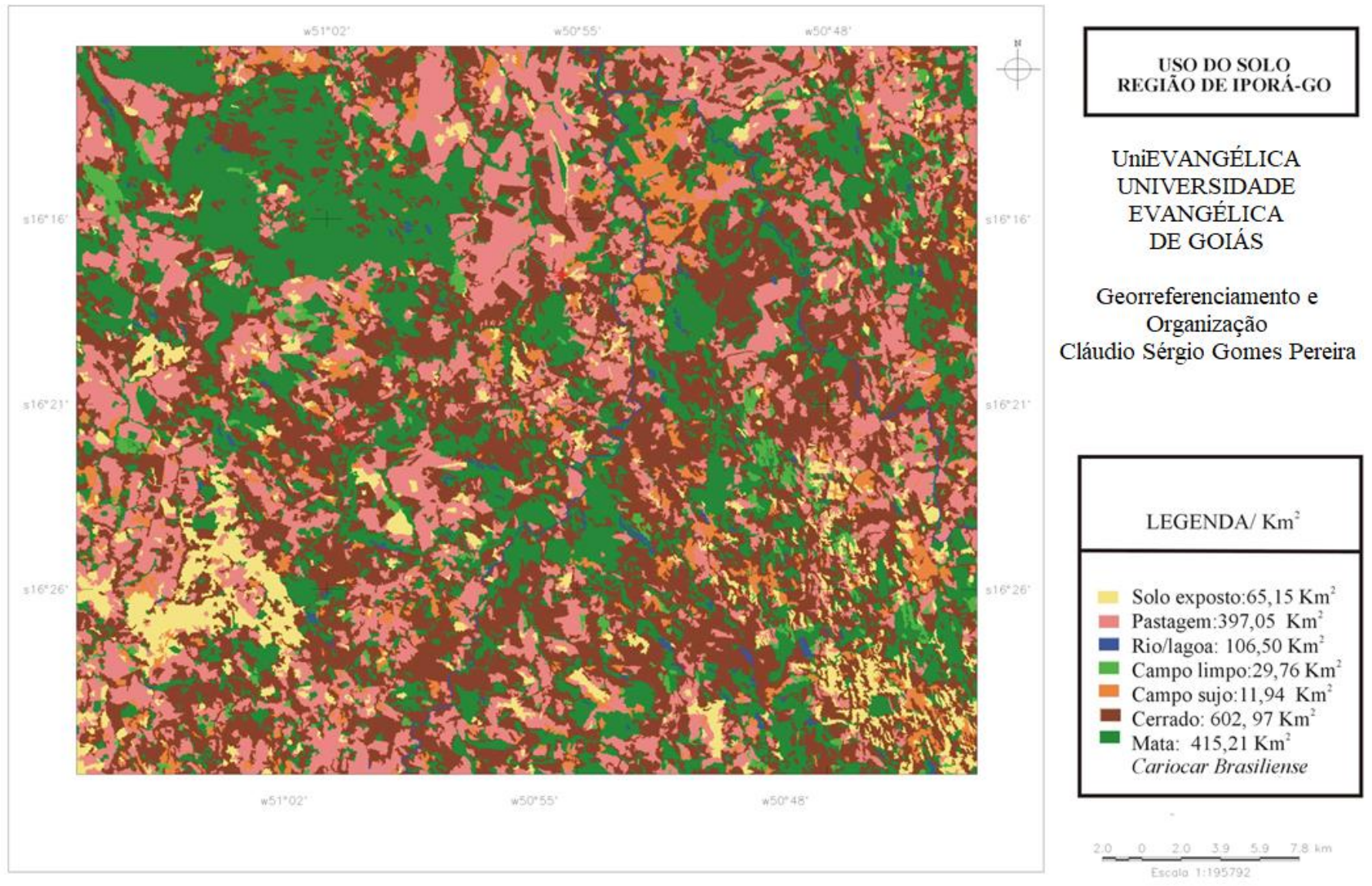


Figura 4 Interpretação digital / imagem de satélite Landsat TM 5, RGB 5, 4, 3 - Junho/97 - Região de Iporá-GO

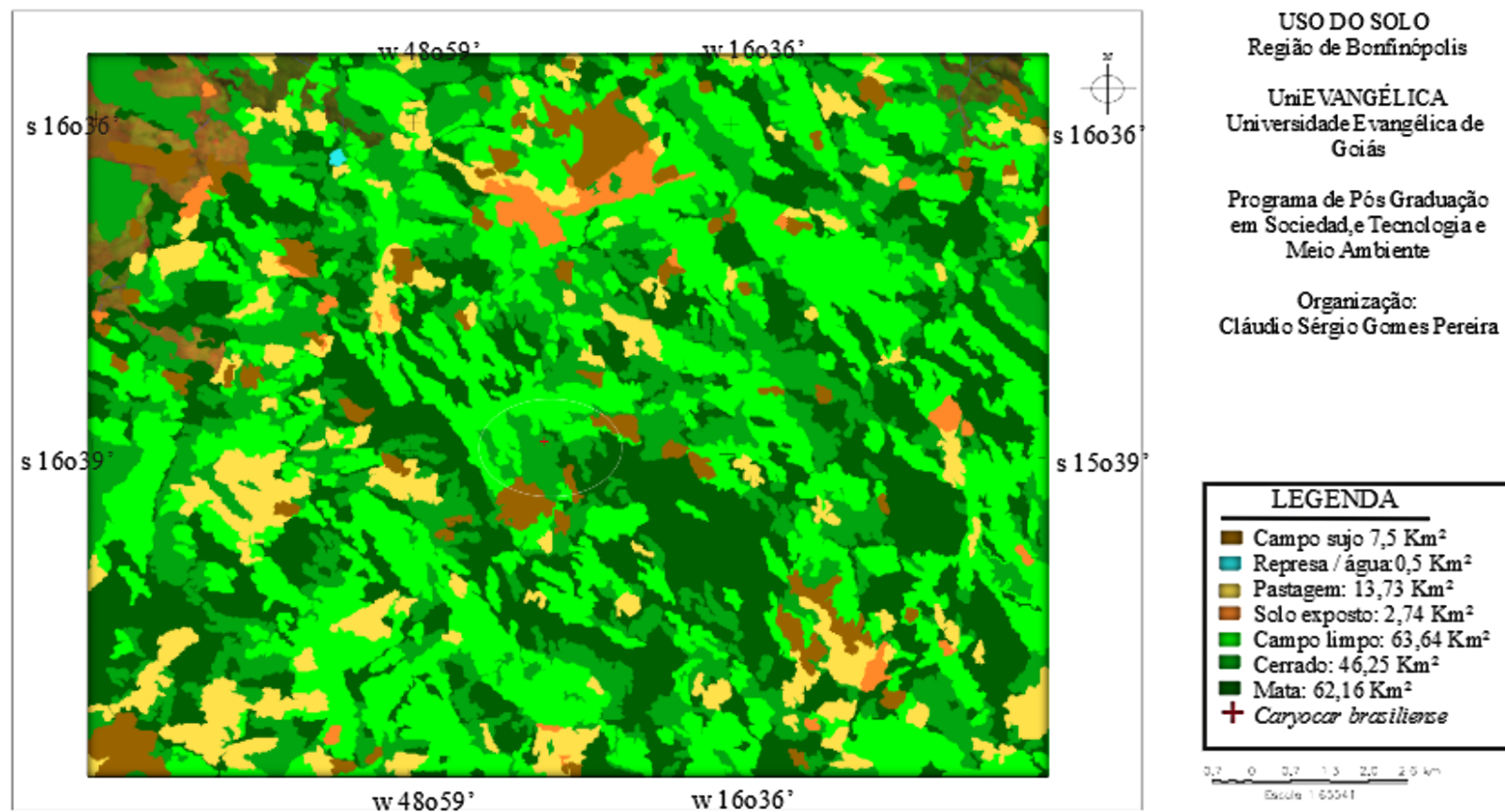


Figura 5 Interpretação digital / imagem de satélite Landsat TM5, RGB 5, 4, 3 - Junho/97 - Região de Bonfinópolis-GO

3.3 ANÁLISE ESTATÍSTICA DOS DADOS

3.3.1 ANÁLISE ESTATÍSTICA DOS DADOS MORFOLÓGICOS

Os dados morfológicos de circunferência a 30cm (C30), circunferência a 130cm (C130), diâmetro da copa (DC) e altura da planta, para três populações de *C. villosum* e três populações de *C. brasiliense* foram submetidos a uma análise de variância para decomposição dos seus componentes entre e dentro das populações e, posteriormente, entre e dentro das espécies.

A estruturação da variabilidade morfológica foi visualizada através de dendrogramas construídos pela distância euclidiana usando os programas NTSYS (ROLF, 1989) e GENES (CRUZ, 1998).

Os padrões de variação espacial foram analisados através de uma estimativa do coeficiente de correlação de Pearson (r) entre as matrizes das distâncias: de Nei (1978) e geográficas, de Nei (1978) e euclidiana, geográfica e euclidiana. A significância das correlações foi testada pela estatística de Z de Mantel, utilizando 9.999 permutações aleatórias (MANTEL, 1967).

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

Os ambientes coletados apresentaram uma boa proporção de mata variando de 25% a 35% e cerrado de 21% a 37%, para todos os ambientes coletados (Tabela 3). Há uma grande diversidade de ambientes variando de solos bem drenados a alagados, de ácidos a básicos. Entretanto, as espécies de *Caryocar* preferem solos bem drenados. As áreas coletadas não apresentaram barreiras geográficas pertinentes que impedissem o fluxo gênico. Também foi possível localizar indivíduos das duas espécies nas áreas com fragmentos de floresta amazônica, como Nova Crixás; porém, não foi confirmada a presença de híbridos. A Figura 1 mostra a disposição das áreas coletadas, com as respectivas espécies. As Figuras 2, 3, 4 e 5 são cartas geradas a partir de imagem de satélite, interpretadas e classificadas de acordo com os tipos de ambientes estipulados na Tabela 3.

Tabela 3 Porcentagem de uso do solo de acordo com os tipos de ambientes analisados e classificados a partir de imagem de satélite LANDSAT TM (1997) em cinco áreas de amostragem no Estado de Goiás.

Uso do solo	Nova Crixás ^{1/}	Aruanã ^{1/}	Iporá/ Israelândia ^{2/}	Bonfinópolis ^{2/}
Mata	35,99	25,50	31,70	32,25
Cerrado	21,80	37,02	23,59	24,95
Campo alagado	7,90	-	-	22,27
Campo sujo	-	6,54	3,84	10,77
Solo exposto/areia	0,33	4,00	1,40	0,11
Pastagem	27,42	24,38	7,00	7,10
Cultura/pivô	0,10	-	-	-
Rio/lagoa	3,72	0,73	0,02	2,38
Campo limpo	2,75	1,83	32,45	0,17
Área total das classes (Km ²)	1398,95	1244,10	1628,59	196,10

^{1/} *C. villosum*; ^{2/} *C. brasiliense*.

Os quadrados médios para as variáveis, circunferência a 30 cm (C30), circunferência a 130 cm (C130), diâmetro da copa (DC) e altura da planta, para as três populações de *C. villosum* e as três populações de *C. brasiliense*, quando analisadas as seis populações em conjunto, foram altamente significativas (1% de probabilidade pelo teste de F) entre e dentro de cada população. Essas diferenças também ocorreram entre e dentro das espécies, a 1% de

probabilidade pelo teste de F, em ambas as populações (Tabela 4).

Tabela 4 Análise de variância intra e interespecífica, usando circunferência a 30cm (C30), circunferência a 130cm (C130), diâmetro da copa (DC) e altura da planta, para três populações de *C. villosum* e três populações de *C. brasiliense*.

F.V.	GL	\overline{QM} C30	\overline{QM} C130	\overline{QM} DC	\overline{QM} ALT
ESPÉCIE	1	20,57**	14,08**	1832,70**	606,34**
POP/ESP	4	4,43**	4,28**	190,45**	138,79**
Erro	200	0,22	0,37	13,10	10,28
CV(%)		39,84	53,48	43,58	43,51
<i>C. villosum</i>	2	6,49**	6,34**	321,10**	172,64**
<i>C. brasiliense</i>	2	2,37**	2,21**	59,80**	104,94**

**Quadrados médios significativos a 1% de probabilidade pelo teste de F.

As distâncias morfológicas euclidianas entre as populações variaram de 0,92 a 3,38. A correlação cofenética do agrupamento UPGMA desta matriz foi elevada e igual a 0,98. Esta análise revela que as populações 1 e 2 são as mais semelhantes entre si e estão localizadas no município de Nova Crixás e junto com a população 3 formam um agrupamento distinto. Porém, para as demais populações não foi possível definir um agrupamento (Figura 6).

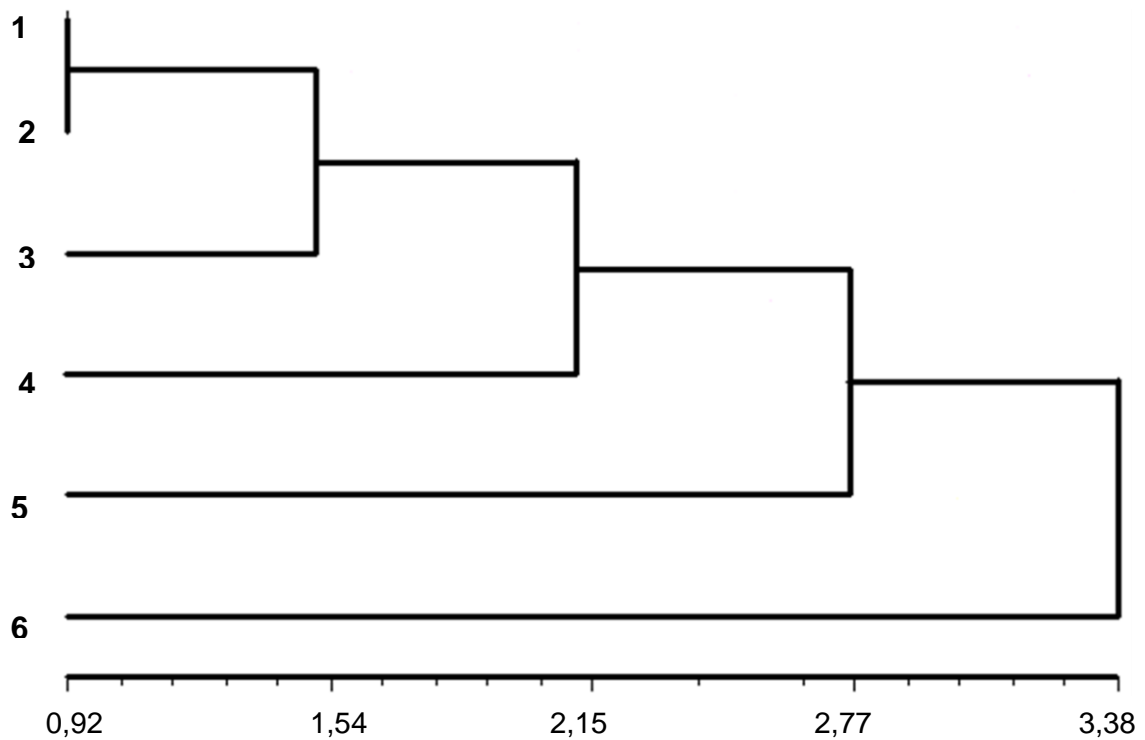


Figura 6 Padrão de divergência morfológica para circunferência a 30 cm (C30), circunferência a 130 cm (C130), diâmetro da copa (DC) e altura da planta, para populações de *C. villosum* (1,2 e 3), e para populações de *C. brasiliense* (4, 5 e 6), pelo agrupamento de UPGMA, com base na distância euclidiana, e correlação cofenética igual a 0,98.

As distâncias geográficas entre as populações variam entre 10 e 272 km. A correlação cofenética do agrupamento UPGMA desta matriz foi elevada e igual a 0,99. Esta análise revela que as populações 1 e 2 são as mais semelhantes entre si e estão localizadas no município de Nova Crixás-GO, e junto com a população 3 em Aruanã-GO, formam o grupo da espécie *C. villosum*. Da mesma forma as populações 4 e 5 estão mais próximas nos municípios de Iporá e Israelândia, porém, formam o agrupamento da espécie *C. brasiliense*, juntamente com o município de Bonfinópolis, todos no Estado de Goiás (Figura 7).

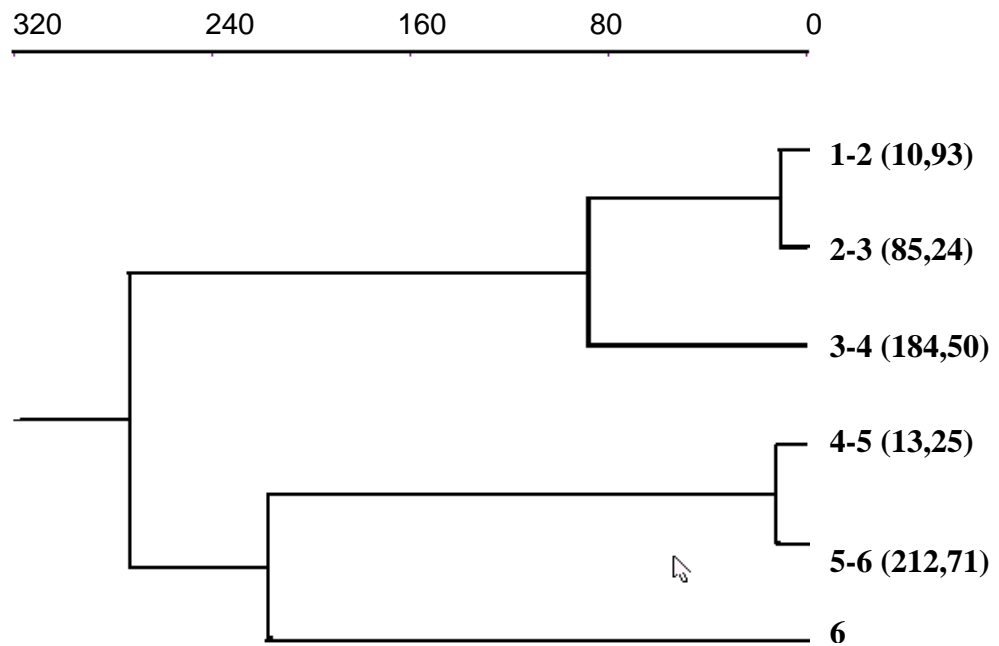


Figura 7 Distância geográfica (Km) para populações de *C. villosum* (1, 2 e 3) e populações de *C. brasiliense* (4, 5 e 6), pelo agrupamento de UPGMA, e correlação cofenética igual a 0,99.

Todas as correlações testadas foram significativas a 1% de probabilidade. A correlação entre as distâncias genéticas de Nei (1978), obtida por dados morfológicos e as distâncias geográficas entre as populações foi elevada e positiva ($r = 0,797$). Este resultado sugere um padrão espacial de variabilidade entre as populações, estando as mesmas estruturadas no espaço. Porém, a correlação entre a distância genética e a distância euclidiana foi baixa ($r = 0,482$) sugerindo uma interação genotípica com o ambiente. Entretanto, a correlação da distância geográfica com a distância euclidiana foi elevada ($r = -0,673$).

Os dois distogramas da Figura 8 representam os indivíduos coletados no espaço para as duas espécies e correspondem ao padrão de coleta plotados nos mapas (Figuras 2 a 5), sendo que as duas populações mais próximas no distograma da espécie *C. villosum* correspondem às populações 1 e 2 que estão em Nova Crixás-GO. e, a mais distante, localiza a população coletada em Aruanã-GO. Este mesmo processo se verifica para as populações de *C. brasiliense* mais próximas, correspondendo às dos municípios de Iporá-GO e de Israelândia-GO, e a mais distante a do município de Bonfinópolis-GO.

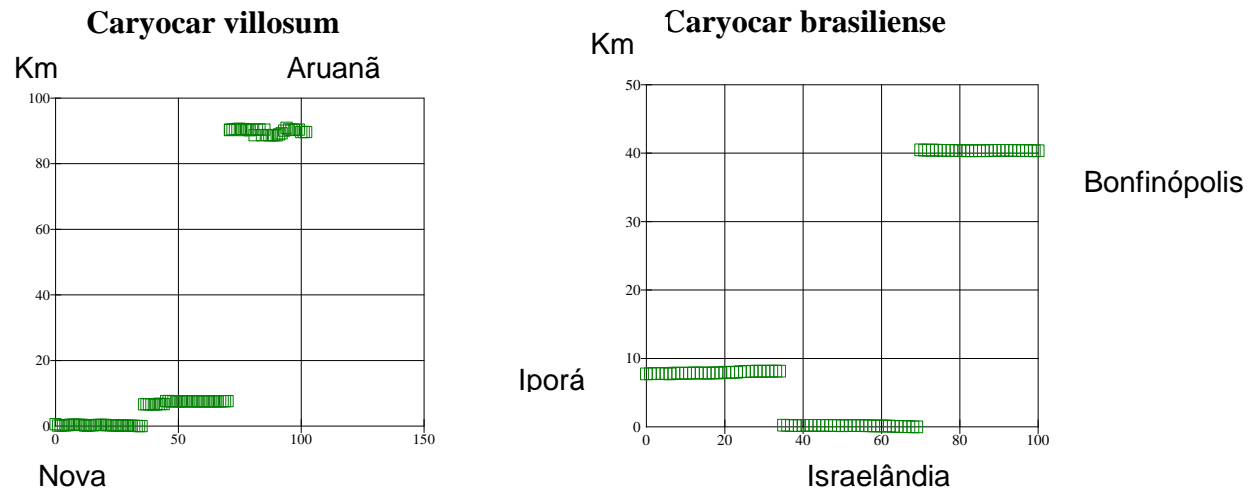


Figura 8 Posição espacial dos indivíduos coletados para três populações de *C. villosum* e três populações de *C. brasiliense*.

Os padrões espaciais são apresentados para cada população e revela, em campo, a distribuição dos indivíduos coletados. Alguns se apresentam bem espaçados, outros um formato mais retilíneo. A população 1 foi coletada em zigue-zague por uma área aproximada de 22 km^2 , a população 2 apresentou-se dividida numa reta de 20 km e alguns poucos indivíduos, um km abaixo, ocupando $2,5 \text{ km}^2$. A população 3 ficou bem distribuída em 60 km^2 , a população 4 forma uma linha diagonal percorrendo aproximadamente 35 km, a população 5 também forma uma diagonal em sentido contrário com o mesmo tamanho. A população 6 foi coletada em formato linear, porém em zigue-zague numa área aproximada de $4,5 \text{ km}^2$ (Figura 9). Essas distribuições são as mesmas encontradas nos mapas das Figuras de 2 a 5.

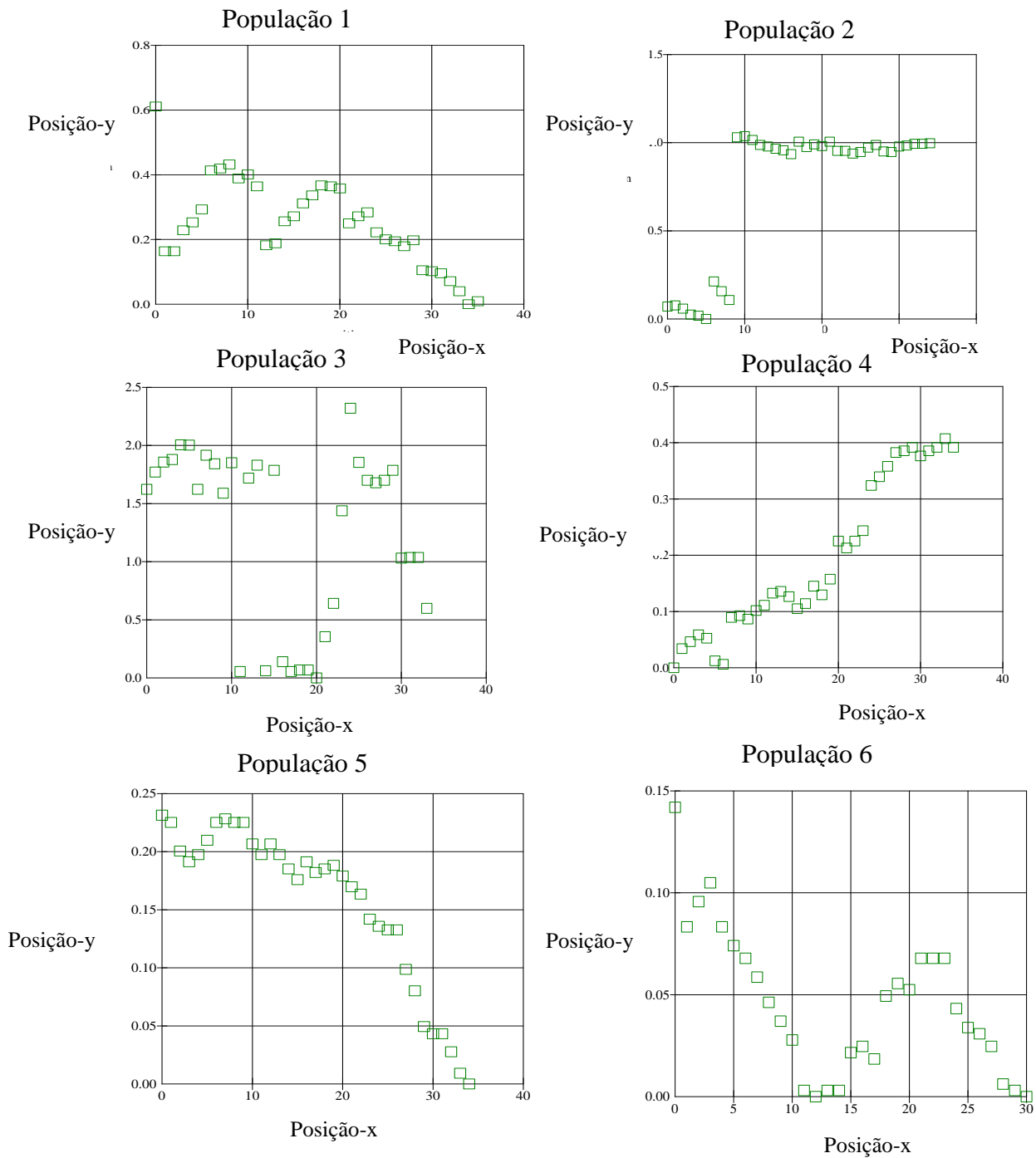


Figura 9 Posição espacial dos indivíduos coletados para cada população de *C. villosum* (1, 2 e 3) e três populações de *C. brasiliense* (4, 5 e 6). Os eixos X e Y estão em km.

Quando as populações são avaliadas separadamente para a distância de Gregorius (1978), a população 1 tem distribuição genética espacial positiva até 8 km, a população 2 até 6 km, a população 3 até 8km, a população 4 até 6 km, a população 5 até 12 km a população 6 até 8 km. A média para o índice de Gregorius (1978) variou de 0,90 até 0,92 para todas as populações e o padrão foi bem parecido em todos os distogramas.

Observando a distribuição espacial genética baseada no índice de Gregorius (1978),

nota-se que, tanto para *C. villosum* quanto para *C. brasiliense*, há uma correspondência desses valores com a distribuição espacial. Para a primeira espécie, a média girou em torno de 0,918 nos primeiros 14 km, com estrutura genética espacial positiva. Esse padrão se alterna à medida que a distância aumenta até próximo aos 28 km, onde novamente torna-se positiva. Até os 49 km e prossegue em zigue-zague até o final das dez classes programadas. Esse padrão é bem próximo ao apresentado por *C. brasiliense* que apresentou média de 0,920 e distribuição genética espacial positiva nos primeiros 14 km, negativa dos 14 aos 35 km e novamente positiva até os 56 km (Figura 9). Também comparável ao padrão da Figura 8, para cada espécie.

A população 1 apresenta valores de autocorrelação para holótipos comuns, até 8km de distância igual a 0,29 e índice de agregação de 2,6 para 95% de probabilidade para mais ou para menos. Porém, é relevante notar que o número de alelos comuns cresce no intervalo de 4 a 6 km para 0,41. Na população 2, o valor de autocorrelação é de 0,30 e só existe até 6 km de distância e o índice de agregação foi de 1,9. Nesta população, os alelos comuns tenderam a serem maiores quanto menor à distância geográfica. Para a população 3, o valor de autocorrelação foi de 0,34 e foi extensivo até 8km de distância e o índice de agregação foi de 1,5. Para a população 4, o valor de autocorrelação foi de 0,31 e limitou-se a 6 km de distância com o índice de agregação em 3,2. Para a população 5, o valor de autocorrelação foi de 0,28 e abrangeu 10 km de distância. Para a população 6, obtiveram correlação os valores acima de 0,29; o que atingiu indivíduos situados em até 8km de distância e o índice de agregação foi de 5,4 (Figura 9).

Os resultados da análise de variância para os caracteres circunferência a 30 cm (C30), circunferência a 1,30m (C130), diâmetro da copa (DC) e altura da planta (ALT), apresentaram diferença significativa ao nível de 1% tanto para populações quanto para espécie.

Os coeficientes de variação experimental (CV) foram relativamente altos (Tabela 4), variando de 39% a 53%. Estes valores resultam de duas prováveis causas básicas: a grande variabilidade do material experimental, próprio de espécies selvagens e quantidade de indivíduos amostrados. Coeficientes de variação experimental relativamente altos foram também encontrados em trabalhos similares em espécies do cerrado (Silva, 1990).

Os valores médios obtidos foram C30: 1,5 e 1,0; C130: 1,4 e 0,6; DC: 11,3 e 4,3 e ALT: 9,0 e 4,6 para *C. villosum* e *C. brasiliense* respectivamente. Todos os valores quantitativos evidenciaram a diferenças entre as espécies, quantificando os maiores valores para *C. villosum*. Lorenzi (2002) relata um diâmetro de tronco de 90 a 180 cm para *C.*

villosum e 30 a 40 cm pa *C. brasiliense* e altura de 20 a 45 m para o primeiro e 6 a 10m para o segundo.

As distâncias morfológicas euclidianas entre as populações variaram de 0,92 a 3,38. A correlação cofenética do agrupamento UPGMA desta matriz foi elevada e igual a 0,98. Esta análise revela que as populações 1 e 2 são as mais semelhantes entre si e estão localizadas no Município de Nova Crixás e, junto com a população 3, formam um agrupamento distinto bem semelhante ao obtido pela distância geográfica (Figura 7). Porém, para as demais populações não foi possível definir um agrupamento. Isto pode ser devido ao fato de que as populações de *C. villosum* analisadas eram constituídas de indivíduos jovens e por assim serem, com medidas semelhantes às populações de *C. brasiliense*. As variações das distâncias geográficas entre as populações foram de 10 e 272 km. A correlação cofenética do agrupamento UPGMA desta matriz também foi elevada e igual a 0,99. Esta análise mostra que as populações 1 e 2 se assemelham mais e estão localizadas no Município de Nova Crixás-GO. e, junto com a população 3 em Aruanã-GO, formam o grupo da espécie *C. villosum*. Da mesma forma, as populações 4 e 5 estão mais próximas nos municípios de Iporá e Israelândia, porém formam o agrupamento da espécie *C. brasiliense*, juntamente com o Município de Bonfinópolis, todos no Estado de Goiás.

Todas as correlações testadas foram significativas a 1% de probabilidade e os valores cofenéticos foram de 0,89 a 0,99, ou seja, as correlações foram bem ajustadas a muito bem ajustadas (MANTEL, 1967). O maior valor de correlação ($r = 0,797$) foi obtido entre as distâncias genéticas e as distâncias geográficas, sendo este valor elevado fica evidenciado que os marcadores SSR foram eficientes para diferenciação das espécies e sugere um padrão espacial de variabilidade entre as populações, estando elas estruturadas no espaço. O segundo maior valor encontrado ($r = -0,673$) foi o da distância geográfica com a distância euclidiana, porém este valor foi negativo, ou seja, quanto maiores as distâncias geográficas entre as populações, maiores as similaridades para os dados morfológicos estudados. Isto pode ter sido causado porque as populações de *C. villosum* estudadas sofreram forte ação antrópica e estavam em fase de regeneração, apresentando indivíduos mais jovens e com menor diferença morfológica com os caracteres mensurados nas populações de *C. brasiliense*, como pode ser suposto a partir das Figuras de 13 a 16. O valor correlacionado entre a distância genética e a distância euclidiana ($r = 0,482$), embora menor, não é menos significante e dá indícios de que a distância genética está sofrendo uma ação aditiva do ambiente sobre o fenótipo, sugerindo a idéia de uma interação dos genótipos com o ambiente.

Análise e auto correlação espacial têm auxiliado na tentativa de diferenciar os processos micro evolutivos (SOKAL & JACQUE, 1991). Quando uma pressão seletiva está estruturada no espaço, são gerados padrões clinais de variação porque a correlação entre as frequências é alta. No entanto, em um processo evolutivo de divergência genética puramente estocástico, espera-se que os correlogramas ou distogramas sejam similares, mostrando um padrão clinal de variação, mas apresentando frequências alélicas não correlacionadas (DINIZ-FILHO, 1998)

Pelos distogramas, não foi possível inferir diferenças significativas entre o padrão de distribuição genética das duas espécies. Quando se avaliou todas as populações de cada espécie em conjunto, obteve-se uma média de 0,918 para *C. villosum* e 0,920 para *C. brasiliense*. Essas médias foram muito parecidas quando as populações foram analisadas separadamente e tiveram valores de 0,90 a 0,92, indicando que as espécies embora bem próximas, tem uma pequena divergência no padrão espacial. A distância entre as espécies para *C. villosum* teve menor amplitude para indicar similaridade entre os genótipos coletados, variando de 6 a 8 km, o que para *C. brasiliense* foi de 6 a 12 km.

5 CONCLUSÕES

- Por meio da análise da estrutura genética populacional notou-se que a F_{ST} é baixa e existe muito fluxo gênico contrapondo os efeitos da deriva entre populações de *C. villosum* e *C. brasiliense*;
- O sistema reprodutivo pode explicar parte da endogamia das espécies;
- As espécies têm tendência a alogamia;
- As duas espécies apresentam estimativas populacionais próximas;
- As populações 1 e 2 possuem H_o maior que a população 3. Isto pode ser devido à proximidade das duas, e assim talvez, estejam trocando mais alelos entre elas do que com a população 3. O mesmo ocorre para *C. brasiliense* com as populações 4 e 5 em relação a 6;
- Tanto H_o quanto H_e foram próximas para *C. villosum* e *C. brasiliense*;
- Existe diferença entre as espécies *C. villosum* e *C. brasiliense* e entre as populações coletadas para dados morfológicos.
- A diferenciação relativamente alta entre as populações permite recomendar uma estratégia de amostragem para conservação da variabilidade genética, utilizando o maior número de subpopulações possível e geograficamente mais distantes, no mínimo de 6 a 12 km.
- Dados moleculares são complementares aos morfológicos para definir a vicariância entre *C. villosum* e *C. brasiliense*, portanto esta é uma premissa necessária para estudos futuros.

6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALMEIDA, S. P. de. Frutas nativas do cerrado: caracterização físicoquímica e fonte potencial de nutrientes. In: SANO, S. M.; ALMEIDA, S. P. de. Cerrado: ambiente e flora. Planaltina, DF: EMBRAPA-CPAC, 1998. p. 247-285.
- ANTONOVICS, J., THRALL, P. H., JAROSZ, A. M. & STRATTON, D. Ecological genetics of metapopulations: the *Silene-Ustilago* plant-pathogen system. *Ecological Genetics* (ed. L.A. Real), pp. 146-170. Princeton University Press, Princeton, NJ. 1994.
- ANDRADE, H. S. F., BARONI, G. R., BRANCALION, P. H. S., MORAES, M. L. T., & SILVA, P. H. M. (2020). Parâmetros genéticos de crescimento inicial e frutificação de *Dipteryx alata* Vogel em teste de progênie e espaçamento. *Scientia Forestalis*, 48(126), e3074. <https://doi.org/10.18671/scifor.v48n126.17>
- ARAÚJO, F. D. A review of *Caryocar brasiliense* Camb (Caryocaceae) – an economically valuable species of Central Brazilian cerrados. ***Economic Botany* 49**:40-48, 1994
- BARBUJANI, G. Autocorrelation of gene frequencies under isolation-by-distance. ***Genetics*, 177**: 772-782, 1987.
- BROWN, J. H. & KODRIC-BROWN, A. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. ***Ecology*, 58**: 445-449, 1977.
- CAIN, M. L., DAMMAN, H. & MUIR, A. Seed dispersal and the holocene migration of woodland herbs. ***Ecological Monographs*, 68**: 325-347, 1998
- CANSIAN JUNIOR, J. C., ALVES PORTO RODRIGUES, V., FELIPE GONÇALVES SOARES, I., DE ALMEIDA, R., SOUZA MAURICIO, L., CRUZ PAULA, F., SUELLEN FERNANDES NASCIMENTO, E., NUNES DE ALMEIDA, R., CARVALHO NASCIMENTO, L., GOMES ZAMPIERI, F., MENINI, L., & MOREIRA MOULIN, M. (2021). AVALIAÇÃO DA DIVERSIDADE GENÉTICA DE CAPSICUM SPP. COM BASE EM DESCRITORES MORFOAGRONÔMICOS E BROMATOLÓGICOS. *Revista Ifes Ciência*, 7(1), 01-11. <https://doi.org/10.36524/ric.v7i1.1143>
- CLIFF A. D. & ORD J. K. Spatial autocorrelation. Pion Limited, London, 1973.
- COCKERHAM, C. C. Variance of gene frequency. ***Genetis*, 74**: 679-700, 1969.

CRUZ, C. D. **GENES** – Programa para análise de dados baseado em modelos de genética e estatística experimental. Versão 98.20, Departamento de Biologia Geral, Universidade Federal de Viçosa, 1989.

DE MARINIS, G. Contribuição ao conhecimento das espécies vicariantes do gênero *Planthymenia*. Fac. Fil. Ciên. Letr. de São José do Rio Preto, São Paulo, S. José do Rio Preto, SP. **An da Acad. Bras. de Ciên.** **38**: 71-83, 1966.

DEGEN, B.; SCHOLZ, F. Spatial genetic differentiation among populations of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in Western Germany as identified by geostatistical analysis. **Forest Genetics** **5**:191-199, 1998.

DEICHSEL, G. & TRAMPISCH, H. J. Clusteranalyse und Diskriminanzanalyse. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart. 1985.

DIAS, B.F.S. Cerrados: uma caracterização. In: DIAS, B.F.S. (Coordenador). Alternativas de desenvolvimento dos Cerrados: manejo e conservação dos recursos naturais renováveis. Brasília: FUNATURA/IBAMA, p. 50-52, 1992.

DINIZ-FIHO, J. A. F. Análise de Autocorrelação espacial: Interferências Microevolutivas e Aplicações em Genética de Populações. In: Série monografias, n° 6, Riberão Preto: **Sociedade Brasileira de Genética**. P. 82-145, 1998.

DUARTE, A. P. O problema da especiação no gênero *Aspidosperma*. **Arq. Jard. Bot. Rio de Janeiro** vol. XXI, 1977.

EHRENDORFER, F.; W. MORAWETZ & J. DAWE. The neotropical families Brunelliaceae e Caryaceae: first Kary systematical data and affinities, **Pl. Syst. Evol.** **145**, 183-191, 1984.

EITEN, G. Vegetação. In: PINTO, M.N. (organ.). Cerrado: Caracterização, ocupação e perspectivas. 2ª ed. Brasília: EDUNB, p. 17-74, 1993. 681 p. il. revista e ampliada.

ELLSTRAND, N. C. & ELAM, D.R. Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. **Annual Review of Ecology and Systematics**, **24**: 217-242, 1993

ELLSTRAND, N. C. & HOFFMAN, C. A. Hybridization as an avenue for escape of engineered genes. **Bioscience**, **40**: 438-442, 1990.

- ELLSTRAND, N.C. Gene flow among seed plant populations. **New Forests**, **6**: 241-256, 1992.
- EPPERSON, B. K. Spatial structure of genetic variation within populations of forest trees. **New Forests** **6**:257-278, 1992.
- FELFILI, J. M. & FILGUEIRAS, T. S. Projeto biogeografia do Bioma Cerrado: Vegetação e solos. **Cad. Geoc.** **12** (out/dez):75-166, 1994
- FERNANDES, A. & BEZERRA, P. Estudo fitogeográfico do Brasil. Fortaleza: **Stylus Comunicações**, 1990. 205 p.
- FERRI, M.G. Nota preliminar sobre vegetação de cerrado em Campo Mourão (Pará). Bol. Fac. Fil. Ci. Letr. Univ. de São Paulo, **Botânica** **17**:109-15, 1960.
- FORNI-MARTINS, E. R., PINTO-MAGLIO C. A. F. & DA CRUZ, N. D.. Biologia da reprodução em plantas de cerrado: microsporogênese. **Anais** 8º Congr. SBSP:77-82, 1992.
- FRANKEL, O.H. & E. BENNET. Genetic resources in plants-their exploration and conservation. Genetic resources in plants-their exploration and conservation. 1970 pp.575 pp.
- FURLEY, P. A. & RATTER, J. A. Soil resource and plant communities of the Central Brazilian cerrado and their development. **Journal of Biogeography** **15**:97-108. 1988.
- GOTTLIEB, O.R.; OLIVEIRA MEBITSCH, J. DE & MAGALHÃES, M. T.. Com vistas ao aproveitamento do Cerrado como ambiente natural: composição química de espécies arbóreas. **An. da Acad. Brasileira de Ciências** v. 38, 31 de dez, Suplemento 1966.pags 303-314, 1966.
- GREENE, D. F. & JOHNSON, E. A. Wind dispersal of seeds from a forest into a clearing. **Ecology**, **77**: 595-609, 1996
- GREGORIUS, H.R. The concept of genetic diversity and its formal relationship to heterozygosity and genetic distance. **Mathematical Bioscience** **41**: 253-271, 1978.
- GRIBEL, R. & HAY, J. D. Pollination ecology of *Caryocar Brasiliense* (Caryocaceae) in Central Brazil cerrado vegetation. **J. Trop. Ecol.****9**:199-211. 1993.
- HANSKI, I. Metapopulation dynamics: does it help to have more of the same? **Trends in ecology and Evolution** **4**:113-114, 1989.

HASTINGS, A. & HARRISON, S. Metapopulation dynamics and genetics. **An. Rev. Ecol. Syst.** **25**:167-188, 1994.

HENGEVELD, R. Dynamics of Biological Invasions. Chapman & Hall, London, UK. 1989.

HERINGER, E. P.; BARROSO, G. M.; RIZZO, J. A. & RIZZINI, C. T. A flora do cerrado. In: SIMPÓSIO SOBRE O CERRADO, 4, Brasília, 1976. Belo Horizonte, Itatiaia, P.211-32 (4947), 1977.

HUISKES, A.H.L., KOUTSTAAL, B.P., HERMAN, P.M.J., BEEFTINK, W.G., MARKUSSE, M.M. & DE MUNCK, W. Seed dispersal of halophytes in tidal salt marshes. **Journal of Ecology**, **83**: 559-567, 1995.

HUSBAND, B.C. & BARRETT, S.C.H. A Metapopulation perspective in plant population biology. **Journal of Ecology**, **84**: 461-469, 1996.

JOHANSSON, M. E. & NILSSON, C. Hydrochory, population dynamics and distribution of the clonal aquatic plant *Ranunculus lingua*. **Journal of Ecology**, **81**, 81-91, 1993.

LABOURIAU, L. G. Revisão da Situação Ecológica Vegetal nos Cerrados. Instituto de Botânica, Secretaria da Agricultura, São Paulo- SP Cerrados. **Suplemento v . 38** , 31 de dezembro de 1966.

LABOURIAU, L. G. & VANZOLINI, P. E. Plano de Implantação de um Centro de Experimentação e Pesquisas Tecnológicas para a Universidade de Brasília, 27 págs., São Paulo, 1964a.

LABOURIAU, L.G., I. F. VÁLIO, M.M.L.; SALGADO-LABOURIAU & HANDRO, W. Nota sobre germinação de sementes de plantas dos Cerrados em condições naturais, **Rev. Brasil. Biol.** **23(3)**: 2227-37, 16 figs, 1963.

LABOURIAU, L.G., I. F. VÁLIO, M.M.L.; SALGADO-LABOURIAU & HERINGER., E. P. Sobre o sistema reprodutivo de plantas dos Cerrados, Na. **Acad. Brasil. Ci.**, **36 (4)**: 449-64, 59 figs, 1964b.

LOPES, E. S. S. Tutorial 10 aulas – **SPRING-3.5.1** (Versão para Windows/Unix) - Instituto de Pesquisas Espaciais-INPE. Software. <http://www.dpi.inpe.Br/spring> 2001.

LORENZI, H. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do

Brasil, vol. 1. 4. ed. Nova Odessa, SP: Instituto Plantarum, 2002.

MACEDO, J. Os cerrados brasileiros: alternativa para a produção de alimentos no limiar do século XXI. **Revista de Política Agrícola**, IV (2):11-18, 1995.

MANTEL, N. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. **Cancer Research**, v.27, p.209-220, 1967.

MATTOS FILHO, A. de. Contribuição ao estudo anatômico do lenho do gênero *Planthymenia*: **Rodriguesia**, 21-22 (33-34): 45-58, 1959.

McCAULEY, D. E. The use of chloroplast DNA polymorphism in studies of gene flow in plants. **Trends in Ecology and Evolution**, 10: 198-202, 1995.

McCOUCH, S.R.; CHEN, X.L.; PANAUD, O.; TEMNYKH, S.; XU, Y.; CHO, Y.G.; HUANG, N.; ISHII, T. & BLAIR, M. Microsatellite marker development, mapping and applications in rice genetics and breeding **Plant Molecular Biology**, v.35, n.1-2, p.89-99, 1997.

MELO, V.J.R. Determinação de paternidade em pomares de sementes de *Eucalyptus* com marcadores microssatélites. Goiânia, Dissertação (M.S.) Escola de Agronomia, Universidade Federal de Goiás. 2000. 183p.

Miranda, A. A. do N. C. de Estrutura genética espacial intrapopulacional em *Stryphnodendron adstringens* (barbatimão fabaceae). Dissertação/UFG. Disponível em: <http://repositorio.bc.ufg.br/tede/handle/tede/10588>

MOGENSEN, H. L. The how's and whys of cytoplasmic inheritance in seed plants. **American Journal of Botany**, 83: 383-404, 1996.

MOORE, S. S.; SARGEANT, L. L.; KING, T I.; MATTICK, J.S.; GEORGES, N. & HETZEL, D.I.S. The conservation of dinucleotide microsatellites among mammalian genomes allows the use of heterologous PCR primer pairs in closely related species. **Genomics**, v.10, n.3, p.654-660, 1991.

MORGANTE, M. & OLIVERI, A. M. PCR-amplified microsatellites as markers in plant genetics. *Plant. J.*, 3, 175-182, 1993.

NEI, M. Analysis of gene diversity in subdivided populations. **Proceedings of the National**

Academy of Sciences USA, 70, 3321-3323, 1973.

NEI, M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. **Genetics** **89**:583-590, 1978.

NILSSON, C., GARDFJELL, M. & GRELSSON, G. Importance of hydrochory in structuring plant communities along rivers. **Canadian Journal of Botany**, **69**, 2631-2633, 1991.

NUNES, E. D. & CASTRO, S.S. Degradação de fitofisionomias do Cerrado e impactos erosivos hídricos lineares no sudoeste de Goiás – Brasil. Disponível em: <https://doi.org/10.14393/SN-v33-2021-60606>. Publicado em agosto 26, 2021.

OLIVIERI, I., COUVET, D. & GOUYON, P.H. The genetics of transient populations: research at the metapopulation level. **Trends in Ecology and Evolution**, **5**: 207-210, 1990.

OUBORG, N. J. On the relative contribution of genetic erosion to the chance of population extinction. PhD Thesis. University of Utrecht, Utrecht, the Netherlands. 1993.

OUBORG, N. J.; PIQUOT, Y.; & VAN GROENENDAEL J. M. Population genetics, molecular markers and the study of dispersal in plants. ESSAY REVIEW, **Journal of Ecology** **87**, 551-568, 1999,

PRANCE, G. T. & SILVA, M. F. Flora Neotrópica: Caryocaceae. Monograf n^o 12. Hafner, New York. 1973.

RACHID, M. Transpiração e sistemas subterrâneos da vegetação de verão dos campos cerrados de Emas, Bol. da Fac. de Fil. Ciên e Letr., São Paulo, **Bot. n. 5**: 7-129, 1947.

REIS, M.S. Dinâmica da movimentação dos alelos: subsídios para conservação e manejo de populações naturais de plantas. **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v.19, n.4, p.37-47, 1996.

RIZZINI, C. T. A flora do Cerrado, Análise florística das savanas centrais., *in* SIMPÓSIO SOBRE O CERRADO, 127-177 (424)., ilustr, Editora Univer. De São Paulo, 1963.

RIZZINI, C. T. Contribuição ao conhecimento das floras nordestinas. **Rodriguesia**. 1966.

RIZZINI, C. T. Árvores e arbustos do cerrado. **Rodriguesia**.**38**:63-77, 1971.

ROHLF, F.J. **NTSYS-PC**: Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System - version

1.7. Nova York: Exeter Software, 1992.

RUCKELSHAUS, M.H. Estimation of genetic neighborhood parameters from pollen and seed dispersal in the marine angiosperm *Zostera marina* L. **Evolution**, **50**: 856-864, 1996.

SCHAAL, B. A. Measurement of gene flow in *Lupinus texensis*. **Nature**, **284**: 450-451. 1980.

SILVA, F. C. Compartilhamento de nutrientes em diferentes componentes da biomassa aérea em espécies arbóreas de um cerrado. Tese M.Sc. Brasília, Universidade de Brasília. 1990.

Silva de Miranda, G. & Santos Dias, P. H. dos, Biogeografia de vicariância: histórico e perspectivas da disciplina que lançou um novo olhar sobre a diversidade na Terra. **Filosofia e História da Biologia**, v. 7, n. 2, p. 215-240, 2012.

SILVERTOWN, J. Dorothy's dilemma and the unification of plant population biology. **Trends in Ecology and Evolution**, **6**: 346-348, 1991.

SOKAL, R. R. & JACQUEZ, G. M. Testing inferences about microevolutionary processes by means of spatial autocorrelation analysis. **Evolution**, Lawrence, v.45, p.152-168, 1991.

SOKAL, R. R. & WARTENBERG, D. E. A test of spatial autocorrelation analysis using an isolation-by-distance model. **Genetics** **105**:219-237, 1983.

THIEDE, D. A. & AUGSPURGER, C. K. Intraspecific variation in seed dispersion of *Lepidium campestre* (Brassicaceae). **American Journal of Botany**, **83**: 856-866, 1996.

VÁLIO, I. F. M. & MORAES MARQUES, V. Sistema reprodutivo de plantas dos Cerrados– II **An. da Acad. Brasileira de Ciências**, v 38, 31 dez., Suplemento 1966, págs. 219-24, 1966.

VÁLIO, I. F. M.; MORAES MARQUES, V. & CAVALCANTE, P. B. Estudo comparativo do balanço d'água de *Hymenaea stilbocarpa* Hayne em condições de cerrado na estação da seca, in IIº SIMPÓSIO SOBRE O CERRADO, 1965a.

VÁLIO, I. F. M.; MORAES MARQUES, V.; ROQUE DE MATOS, M. E. & DE PAULA, J. E.. Estudo comparativo do balanço d'água de *Hymenaea stignocarpa* Mart. *Hymenaea stilbocarpa* Hayne em condições de cerrado na estação chuvosa, in IIº SIMPÓSIO SOBRE O CERRADO. 1965b.

VAN DORP, D., VAN DEN HOEK, W.P.M. & DALEBOUDT, C. Seed dispersal capacity of

six perennial grassland species measured in a wind-tunnel at varying wind speed and height. **Canadian Journal of Botany**, **74**: 1956-1963, 1996.

VITT, L.J.; CALDWELL, J. P. Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles. China: Academic Press: 2013.

WILLIAMSON, M. Biological Invasions. Chapman & Hall, London, UK. 1996.

WRIGHT, S. The genetic structure of populations. **Ann Wugen.**, **15**: 323-354, 1951.

WRIGHT, S. Evolution and genetics of populations. Vol. IV. London, The University of Chicago press. 1978.