

Divergência entre subpopulações de cagaiteira (*Eugenia dysenterica*) em resposta a padrões edáficos e distribuição espacial⁽¹⁾

Mariana Pires de Campos Telles⁽²⁾, Rossana Serrato Mendonça Silva⁽³⁾, Lázaro José Chaves⁽³⁾, Alexandre Siqueira Guedes Coelho⁽⁴⁾ e José Alexandre Felizola Diniz Filho⁽⁴⁾

Resumo – A domesticação e a utilização de espécies nativas em sistemas de produção muitas vezes são inviabilizadas pela falta de conhecimento prévio sobre a variabilidade genética. Uma vez quantificada, esta variabilidade pode ser útil tanto para o melhoramento genético da espécie quanto em programas de conservação. O objetivo deste trabalho foi avaliar a diferenciação, com base em caracteres genéticos e fenotípicos, entre dez subpopulações de *Eugenia dysenterica* DC. nativas da região sudeste do Estado de Goiás. Foram utilizados testes de Mantel a fim de comparar os padrões de variação genética, com base em oito locos isoenzimáticos, e caracteres fenotípicos (caracteres morfológicos e demográficos), entre as subpopulações, e estabelecer suas relações com as diferenças geográficas e edáficas entre as regiões. Os testes de Mantel sugeriram que o principal fator determinando a divergência genética é a distribuição geográfica das subpopulações, em um modelo no qual existe um balanço entre deriva genética atuando dentro das subpopulações e fluxo gênico em curtas distâncias ligando as subpopulações. A variação fenotípica, por sua vez, é melhor explicada pelos padrões edáficos e pela distribuição espacial. Esses resultados podem servir de guia para a coleta de germoplasma visando a sua utilização em programa de melhoramento genético desta espécie.

Termos para indexação: isoenzimas, fenótipos, variação genética, fatores ambientais.

Divergence among local populations of *Eugenia dysenterica* in response to edaphic patterns and spatial distribution

Abstract – The domestication and management of native plant species for uses in agricultural systems is usually constrained by the absence of knowledge about genetic variability, population structure and evolutionary processes involved in population differentiation in geographic space. A full understanding of these patterns and processes implies in analyzing multiple characters. In this paper, differentiation among ten local populations of *Eugenia dysenterica* DC. from Southeastern region of Goiás state, Central Brazil, was analyzed. Mantel tests were used to evaluate the relationships between genetic (eight loci from isozymes) and phenotypic (morphological and demographic characters) patterns of population differentiation, in relation to spatial distribution and edaphic differences among regions. The results from Mantel's tests suggested that the main factor acting on genetic differentiation is the geographic distribution of local populations, in a stochastic model that balances local drift within local population and short-distance gene flow among them. The phenotypic differentiation, on the other hand, is better explained by edaphic patterns and also by the geographic distribution. These results support the idea of neutral (or quasi-neutral) evolutionary processes in isozymic markers and shows that genetic divergence among local populations is highly structured in geographic space, independently of variations in edaphic patterns and phenotypic variation.

Index terms: isoenzymes, phenotypes, genetic variation, environmental factors.

⁽¹⁾ Aceito para publicação em 16 de maio de 2001.

Extraído da Dissertação de Mestrado apresentada pelo primeiro autor à Universidade Federal de Goiás (UFG), Escola de Agronomia, Goiânia, GO. Parcialmente financiado pela Funape.

⁽²⁾ Universidade Católica de Goiás, Dep. de Zootecnia, Caixa Postal 86, CEP 74605-010 Goiânia, GO. E-mail: tellesmpc@uol.com.br

⁽³⁾ UFG, Escola de Agronomia, Caixa Postal 131, CEP 74001-970 Goiânia, GO. E-mail: lchaves@agro.ufg.br

⁽⁴⁾ UFG, Dep. de Biologia Geral. E-mail: acoelho@icbl.ufg.br, diniz@icbl.ufg.br

Introdução

A exploração de certas espécies nativas do Brasil tem sido feita de forma extrativista e muitas vezes predatória, tornando-se imprescindível que o cultivo delas seja iniciado. Entretanto, em muitos casos, os cultivos não podem ser realizados em larga escala em decorrência do pouco conhecimento sobre a variabilidade genética, técnicas de cultivo, crescimento e desenvolvimento dessas espécies (Silva et al., 1997). Os estudos relativos à organização da variabilidade ou estrutura genética das populações naturais de plantas têm permitido grandes avanços no conhecimento relativo aos processos microevolutivos e, conseqüentemente, nas estratégias de domesticação, manejo e conservação dessas espécies (Carthew, 1993; Reis, 1996).

As análises da estrutura genética das populações têm sido voltadas para a caracterização dos níveis de diversidade (porcentagem de locos polimórficos, número de alelos por loco e heterozigosidade média) e a distribuição da variabilidade genética entre e dentro das populações. Essa estratégia teve início com a análise das estatísticas-F e conta hoje com outras formulações mais recentes, tais como análise de variância de frequências alélicas (Weir, 1996) e a análise de variância molecular (Excoffier et al., 1992). Entretanto, essas técnicas permitem apenas uma descrição geral da heterogeneidade espacial existente. Inferências sobre os processos microevolutivos atuando nas populações devem ser efetuadas mediante análises de autocorrelação e comparação de matrizes (Sokal & Jacquez, 1991; Epperson, 1995a, 1995b, 1997; Manly, 1997).

Além disso, uma melhor compreensão dos processos atuando em populações locais requer a análise simultânea de diversos caracteres, ou conjuntos de caracteres, que expressem tanto diferentes respostas biológicas a esses processos quanto dos próprios agentes e fatores que determinam essas respostas (Douglas & Mathews, 1992). Em populações de plantas, os componentes da variação ambiental, principalmente características climáticas e de solo, são importantes para determinar padrões de variação fenotípica, tanto por norma de reação quanto por efeitos adaptativos, no sentido darwiniano (Morales, 2000). Aspectos ecológicos e do próprio

sistema de acasalamento das espécies determinam, em grande parte, a estrutura espacial da variabilidade genética por meio da regulação da intensidade e do alcance do fluxo gênico entre e dentro das subpopulações (Loveless & Hamrick, 1984; Gray, 1996; Hamrick & Nason, 1996).

Entre as diversas plantas nativas dos Cerrados brasileiros que apresentam potencial de utilização em sistemas tradicionais de produção agrícola, a cagaiteira (*Eugenia dysenterica* DC. – Myrtaceae) merece destaque, pela utilização de seus frutos. Além do valor como planta ornamental e melífera, a espécie presta-se à extração de cortiça, pode ser usada em pequenas construções civis ou na fabricação de carvão e ainda sua casca é utilizada em curtumes. As subpopulações da cagaiteira são encontradas em regiões onde predomina o clima subtropical mais fresco, e vegetam em regiões de cerradões menos pobres. É uma planta perene típica nas diversas fitofisionomias da região (Donadio et al., 1992).

O objetivo deste trabalho foi avaliar a diferenciação, com base em caracteres genéticos e fenotípicos entre dez subpopulações de *Eugenia dysenterica* nativas da região Sudeste do Estado de Goiás.

Material e Métodos

Foram selecionadas dez áreas no Sudeste do Estado de Goiás (Tabela 1). A localização dos pontos foi feita por coordenadas geodésicas, a partir de equipamento GPS (sistema de posicionamento global), e a altitude medida por altímetro, com precisão de 10 m. Foram encontrados exemplares nos municípios das bacias dos rios Corumbá, São Marcos e Meia Ponte. As áreas de ocorrência situavam-se acima de 700 m de altitude, e ao longo da depressão do rio Corumbá não foram encontrados exemplares de cagaiteira.

O material de estudo consistiu de 112 progênies (famílias) provenientes de coletas realizadas nas dez áreas (subpopulações) definidas. As amostras, por indivíduo, foram submetidas à análise genética utilizando-se marcadores enzimáticos (isoenzimas). Foram avaliados os seguintes sistemas: malato desidrogenase (MDH), α -esterase (α -EST), xiquimato desidrogenase (SKDH), desidrogenase do ácido 6-fosfogluconico (6-PGD), fosfoglucomutase (PGM) e fosfoglucoisomerase (PGI). Os zimogramas resultantes foram esquematizados seguindo-se definição dos padrões para essas enzimas disponíveis na literatura (Alfenas et al., 1998).

Foram igualmente obtidos dados edáficos, fenotípicos das árvores-mãe (indivíduos que deram origem às progênies), dos frutos e das próprias progênies (Silva, 1999). Os dados edáficos foram obtidos em duas profundidades (0-20 cm e 20-40 cm) nas dez localidades, sendo mensurados os seguintes componentes do solo: P, K, Ca, Mg, Zn, Cu, Fe, Mn, Al, H+Al, MO, pH, CTC, V (%), saturação de alumínio, argila (%) e areia (%).

As variáveis estudadas foram altura da planta, circunferência do colo, circunferência do tronco a 1,30 m, diâmetro de projeção da copa nos sentidos norte-sul e leste-oeste, área basal e área do tronco a 1,30 m do solo. Foram amostradas 10 das 12 árvores de cada subpopulação, exceto das subpopulações 7 e 9, das quais amostraram-se 8 árvores.

Nos frutos obtiveram-se as medidas de peso total, peso das sementes, diâmetro longitudinal, diâmetro transversal, cor da casca, número e peso de sementes/fruto, e peso de polpa e casca. Os dados utilizados para este estudo foram os valores médios de 12 frutos por árvore, para cada variável.

As progênies foram representadas por dez plantas descendentes das árvores da subpopulação original, seguindo o delineamento experimental inteiramente casualizado, aleatorizando desta forma o efeito ambiental. As sementes foram plantadas em viveiro da Escola de Agronomia da Universidade Federal de Goiás, em Goiânia. Foram coletados os seguintes dados por planta: velocidade de emergência, porcentagem de emergência, altura e diâmetro do colo da planta. As duas últimas variáveis foram coletadas em duas etapas: a primeira, aos 30 dias após a emergência e, a segunda, aos 250 dias após a semeadura.

Frequências alélicas foram utilizadas para avaliar a divergência entre as subpopulações, por meio das distâncias genéticas de Nei (1972). Conforme sugerido por Sokal et al. (1986), o alelo mais raro de cada loco foi excluído das análises, a fim de aumentar a independência entre as variáveis (frequências alélicas). Os vetores médios das variáveis edáficas e fenotípicas nas dez subpopulações fo-

ram utilizados para calcular quatro matrizes de distância euclidiana entre essas subpopulações, após a estandardização (média 0 e variância 1) de cada variável (Cruz & Regazzi, 1997).

A fim de visualizar os padrões de semelhança entre as dez subpopulações, a matriz de distância genética de Nei (1972) e as quatro matrizes de distância euclidiana (definidas com base nos caracteres fenotípicos e edáficos) foram utilizadas como ponto de partida para análises de agrupamento aos pares utilizando médias aritméticas (UPGMA) e ordenações por escalonamento multidimensional não-métrico (NMDS).

O UPGMA produz um arranjo hierárquico de classificação das subpopulações, representado por um dendrograma. A representatividade deste dendrograma foi avaliada por correlação entre as distâncias originais e as distâncias entre as subpopulações no dendrograma (correlação cofenética) (Cruz & Regazzi, 1997). Entretanto, o UPGMA tem sido criticado porque os processos evolutivos nem sempre produzem um padrão hierárquico de variação em subpopulação (Lessa, 1990). As matrizes de distância também foram analisadas por meio de ordenação por NMDS. Esta técnica parte de uma configuração inicial de pontos (subpopulações) alocados ao acaso em um número reduzido de dimensões, normalmente 2-D ou 3-D. Com base nesta distribuição inicial, são calculadas novas distâncias, que são comparadas às originais e, mediante procedimento iterativo, as diferenças entre essas matrizes são minimizadas com o uso de estatística denominada *stress* (S). Quanto mais próximo de zero for o valor de S, menor a distorção e, portanto, melhor a representação das distâncias.

As matrizes de similaridade foram, a seguir, comparadas entre si e com a matriz de distância geográfica entre elas, pelos testes de Mantel (Manly, 1997). O valor Z de Mantel é dado por:

Tabela 1. Localidades, coordenadas geográficas e número de árvores de cagaiteira amostradas no sudeste de Goiás, 1996.

Área	Localidade	Número de árvores	Altitude (m)	Latitude (S)	Longitude (W)
1	Catalão	12	880	18° 7' 35"	47° 54' 20"
2	Catalão	12	860	18° 2' 0,3"	48° 2' 31"
3	Catalão	12	800	18° 13' 39"	47° 58' 12"
4	Três Ranchos	12	820	18° 17' 15"	47° 48' 41"
5	Campo Alegre de Goiás	12	930	17° 39' 11"	47° 46' 37"
6	Campo Alegre de Goiás	12	780	17° 34' 24"	47° 42' 12"
7	Cristalina	8	890	17° 10' 47"	47° 31' 7"
8	Luziânia	12	900	16° 28' 48"	47° 48' 40"
9	Goiânia	8	740	16° 40' 30"	49° 14' 40"
10	Senador Canedo	12	840	16° 37' 13"	49° 4' 29"

$$Z = \sum_{i,j=1}^n X_{ij} Y_{ij},$$

onde X_{ij} e Y_{ij} são elementos das matrizes X e Y a serem comparadas (no caso, as matrizes de distância geográfica e genética, respectivamente). A significância desse valor de Z pode ser obtida comparando-se esse valor observado com valores de uma distribuição nula, recalculando-se os valores de Z diversas vezes, aleatorizando, em cada uma delas, a ordem dos elementos de uma das matrizes. A estatística Z possui uma relação monotônica com o r de Pearson entre as matrizes (correlação matricial), de modo que ela é de fato utilizada para testar a significância do r (Manly, 1997). Neste trabalho, 5.000 permutações aleatórias foram utilizadas para se testar a significância das correlações matriciais.

Um alto ou baixo coeficiente de correlação entre duas matrizes pode ser o resultado do efeito que exerce simultaneamente uma terceira matriz (ou um grupo de matrizes) sobre elas. Esse efeito pode ser analisado por meio de correlações matriciais parciais (Smouse et al., 1986), que é estimado removendo-se o efeito da outra matriz sobre a associação estudada. Este coeficiente também é testado por randomização, da mesma forma que o teste de Mantel simples (Smouse et al., 1986).

Resultados e Discussão

Duas das cinco correlações cofenéticas obtidas nos agrupamentos hierárquicos das populações de cagaiteira, por meio do UPGMA, foram baixas (0,670 e 0,754), revelando dificuldades na representação das distâncias euclidianas e de Nei (1972) entre as subpopulações. Optou-se, portanto, pela representação de todas as matrizes, por meio das ordenações, utilizando-se o NMDS. Os valores de *stress* foram baixos (0,128, 0,081, 0,208, 0,012 e 0,078), e as correlações entre as distâncias originais e as distâncias no espaço bidimensional foram maiores que 0,94, o que indica representação adequada dessas distâncias.

A análise de ordenação com base nas distâncias genéticas de Nei (1972) sugere que as subpopulações mais próximas no espaço geográfico são também mais similares geneticamente (Figura 1). As subpopulações 1, 2, 3 e 4 formam um grupo geneticamente similar e estão localizadas no extremo sudeste da região, enquanto as subpopulações 9 e 10, localizadas próximo a Goiânia, formam um grupo distinto das demais. As subpopulações 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7 e 8, situa-

das em um dos lados da bacia do rio Corumbá, formam outro agrupamento. A subpopulação 8 ocupa posição intermediária entre o agrupamento formado pelas subpopulações 1, 2, 3 e 4 e aquele formado pelas subpopulações 5, 6 e 7, conforme demonstrado pelo NMDS.

O NMDS das distâncias euclidianas obtidas a partir de dados das árvores (Figura 2) é similar ao observado a partir das distâncias genéticas e geográficas entre as subpopulações, principalmente pelo fato de as subpopulações 9 e 10 estarem muito sepa-

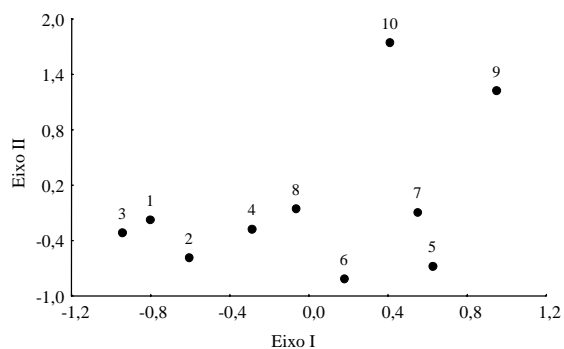


Figura 1. Distribuição das 10 subpopulações de cagaiteira no espaço bidimensional obtido mediante escalonamento multidimensional não-métrico, a partir das distâncias genéticas de Nei (1972). O valor de *stress* foi igual a 0,128, e a correlação entre as distâncias genéticas originais e as distâncias no espaço bidimensional foi igual a 0,972.

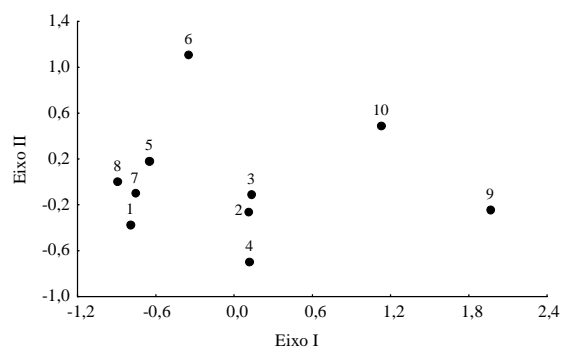


Figura 2. Distribuição das 10 subpopulações de cagaiteira no espaço bidimensional obtido mediante escalonamento multidimensional não-métrico, com base nas distâncias euclidianas obtidas a partir de dados fenotípicos das árvores. O valor de *stress* foi igual a 0,081, e a correlação entre as distâncias euclidianas originais e as distâncias no espaço bidimensional foi igual a 0,984.

radas das demais. A representação das distâncias euclidianas obtidas a partir dos dados dos frutos e progênies (Figuras 3 e 4) não mostraram nenhum padrão de agrupamento. Já em relação às distâncias com base nos componentes do solo (Figura 5) há uma certa delimitação dos grupos geográficos e genéticos previamente estabelecidos, apesar da subpopulação 9 se mostrar muito distinta das demais. Isto se explica pelo fato de esta subpopulação estar situada em região bem próxima à cidade de Goiânia, que recebe grande deposição de matéria orgânica (Silva, 1999).

Os padrões de similaridade entre as subpopulações obtidos pelo NMDS usando os diferentes conjuntos de dados podem ser compreendidos analiticamente mediante testes de Mantel simples e múltiplos. As correlações matriciais simples que se mostraram significativas a 5% de probabilidade foram utilizadas para representar esquematicamente a estrutura das correlações entre as matrizes de distância (Figura 6). A matriz de distâncias genéticas (matriz 1) está altamente correlacionada tanto com a matriz de distâncias geográficas (matriz 2; $r = 0,72$), quanto com a matriz de dados das árvores (matriz 4; $r = 0,585$). A matriz de distâncias geográficas também está altamente correlacionada tanto com a matriz de distância com dados fenotípicos das árvores ($r = 0,584$), quanto com a matriz de dados de solo (matriz 3; $r = 0,554$). A matriz de dados das árvores

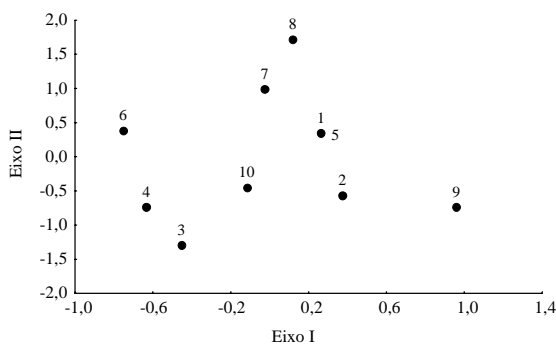


Figura 3. Distribuição das 10 subpopulações de cagaiteira no espaço bidimensional obtido mediante escalonamento multidimensional não-métrico, com base nas distâncias euclidianas a partir dos dados fenotípicos obtidos dos frutos. O valor de *stress* foi igual a 0,208, e a correlação entre as distâncias euclidianas originais e as distâncias no espaço bidimensional foi igual a 0,943.

também apresentou uma correlação alta com a matriz de dados de solo ($r = 0,688$).

Nas análises de correlação parcial envolvendo três matrizes (Figura 7), foram realizados dois conjuntos de análises, desdobrando-se os padrões de correlação obtidos pelo teste de Mantel simples discutido anteriormente. No primeiro conjunto de análises das correlações matriciais parciais (Figura 7), pode-se observar que a correlação parcial entre as matrizes de distâncias genética e geográfica (matrizes 1

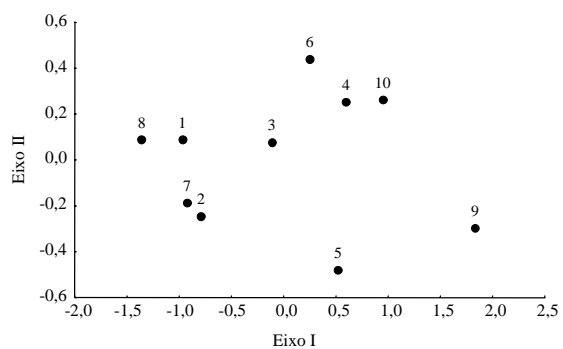


Figura 4. Distribuição das 10 subpopulações de cagaiteira no espaço bidimensional obtido mediante escalonamento multidimensional não-métrico, com base nas distâncias euclidianas a partir dos dados fenotípicos obtidos das progênies. O valor de *stress* foi igual a 0,012, e a correlação entre as distâncias euclidianas originais e as distâncias no espaço bidimensional foi igual a 0,997.

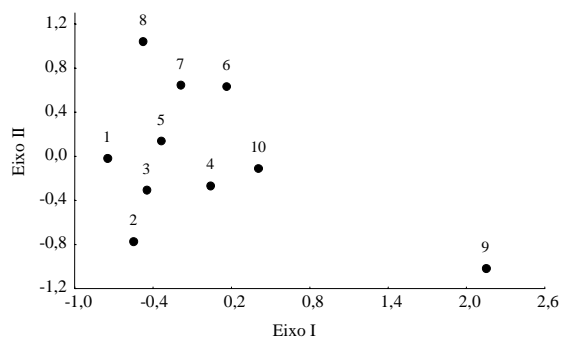


Figura 5. Distribuição das 10 subpopulações de cagaiteira no espaço bidimensional obtido mediante escalonamento multidimensional não-métrico, com base nas distâncias euclidianas a partir dos dados de componentes do solo. O valor de *stress* foi igual a 0,078, e a correlação entre as distâncias euclidianas originais e as distâncias no espaço bidimensional foi igual a 0,993.

e 2) permaneceu alta e significativa ($r = 0,582$; $P < 0,05$), mesmo quando mantida constante a matriz de dados das árvores (matriz 4), reforçando a idéia da grande influência da distribuição geográfica no padrão de diferenciação das frequências alélicas.

No entanto, quando controlado o efeito da matriz de distâncias geográficas (matriz 2), o coeficiente de correlação parcial entre a matriz de distâncias genéticas e a de dados das árvores (matrizes 1 e 4) tornou-se mais baixo ($r = 0,289$; $P > 0,05$) que o coeficiente de correlação simples ($r = 0,585$). Isso sugere que o valor alto encontrado na estimativa da correlação simples seria consequência da estruturação espacial destas duas matrizes.

O coeficiente de correlação parcial entre a matriz de distâncias geográficas e a de dados das árvores (matrizes 2 e 4), quando mantida constante a matriz de distâncias genéticas (matriz 1), também tornou-se mais baixo ($r = 0,286$; $P > 0,05$) que o coeficiente de correlação simples ($r = 0,584$). Esta redução sugere que, apesar de o fenótipo das árvores estar estruturado no espaço, não deve existir uma influência direta da distribuição geográfica sobre esses caracteres. De fato, no segundo conjunto de análises de correlação parcial (Figura 7), há elevada correlação parcial dos caracteres fenotípicos das árvores com os de solo ($r = 0,539$; $P < 0,05$), mantendo-se constante a distância geográfica. Isso mostra a importância da variação no solo para a determinação do fenótipo das árvores. Simultaneamente, a correlação parcial das distâncias geográficas com o fenótipo das árvo-

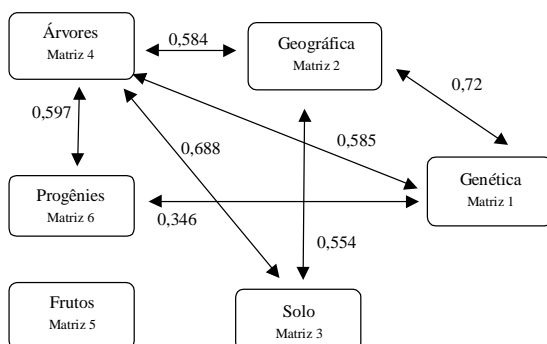


Figura 6. Representação esquemática da estrutura de correlações lineares simples entre as matrizes de distâncias genética, geográfica, edáfica e fenotípica a partir de dados das árvores, dos frutos e das progênes.

res, mantendo a de solo constante, foi muito reduzida (de $r = 0,584$ para $r = 0,123$; $P > 0,05$).

Os resultados dos testes de Mantel simples e múltiplos sugeriram que o principal fator que está determinando a divergência genética é a distribuição geográfica das subpopulações, em um modelo no qual existe um balanço entre deriva genética atuando dentro das subpopulações e fluxo gênico em curtas distâncias ligando as subpopulações, como o esperado pelo modelo de isolamento-por-distância ou “stepping stone”. Se, ao invés de um simples processo estocástico de diferenciação, existisse um fator seletivo estruturado no espaço atuando nos marcadores isoenzimáticos, a correlação parcial entre as matrizes de distâncias genética e geográfica deveria ter sido menor, já que o espaço geográfico não seria o único (ou pelo menos não o principal) determinante da estrutura genética. A correlação parcial entre a matriz de distância genética e a matriz de dados das árvores também poderia ter permanecido alta, principalmente se os fatores seletivos atuassem simultaneamente nesses dois conjuntos de variáveis, o que não ocorreu. Isso reforça a idéia de neutralidade ou quase-neutralidade dos marcadores isoenzimáticos utilizados e mostra que a divergência genética entre as subpopulações está estruturada no espaço geográfico, independentemente da variação nos componentes do solo e nos caracteres fenotípicos das árvores e de suas progênes, confirmando que esta divergência é melhor explicada por um modelo neutro de evolução.

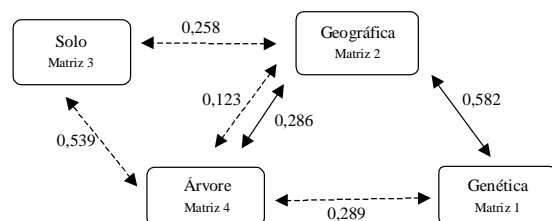


Figura 7. Representação esquemática das correlações parciais de primeira ordem entre as matrizes de distâncias genética, geográfica, fenotípica e de solo. Foram realizados dois conjuntos de análise, representados pelas diferentes setas, calculando-se a correlação entre duas matrizes mantendo-se a terceira matriz de cada conjunto constante.

Conclusões

1. A variabilidade genética entre as subpopulações de cagaiteira (*Eugenia dysenterica*), definida a partir de marcadores isoenzimáticos, está correlacionada com as demais variáveis analisadas (fenótipo das árvores e das progênes) apenas por um efeito indireto do padrão espacial, e pode ser melhor explicada por um processo estocástico de diferenciação.

2. Os fenótipos das árvores de cagaiteira são influenciados pelo tipo de solo onde a população se encontra, independentemente da sua distribuição espacial e da divergência genética, o que sugere um processo adaptativo ou uma resposta por norma de reação às variações ambientais nessas subpopulações.

Agradecimentos

Aos Drs. Roland Vencovsky, Divino Brandão, Fabrício D' Ayala Valva e a dois revisores anônimos, pelas discussões e leitura de versões prévias do manuscrito; à Funape/Finep, pelo apoio financeiro; à Fundação de Apoio à Pesquisa (Funape/UFG), pela bolsa de mestrado à autora principal; ao CNPq, pela bolsa de produtividade em pesquisa concedida a José A. F. Diniz Filho.

Referências

- ALFENAS, A. C.; DUSI, A.; ZERBINI JÚNIOR, F. M.; ROBINSON, I. P.; MICALES, J. A.; OLIVEIRA, J. R.; DIAS, L. A. S.; SCORTICHINI, M.; BONDE, M. R.; ALONSO, S. K.; JUNGHANS, T. G.; BRUNE, W. **Eletrforese de isoenzimas e proteínas afins**: fundamentos e aplicações em plantas e microrganismos. Viçosa, MG: UFV, 1998. 574 p.
- CARTHEW, S. M. Population genetic structure of *Banksia spinulosa*. **Heredity**, Oxford, v. 70, n. 6, p. 566-573, 1993.
- CRUZ, C. D.; REGAZZI, A. J. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético**. Viçosa, MG: UFV, 1997. 390 p.
- DONADIO, L. C.; MARTINS, A. B. G.; VALENTE, J. P. **Fruticultura tropical**. Jaboticabal: Funep, 1992. 268 p.
- DOUGLAS, M. E.; MATHEWS, W. J. Does morphology predict ecology? Hypothesis testing within freshwater stream fish assemblage. **Oikos**, Copenhagen, v. 65, p. 213-224, 1992.
- EPPELSON, B. K. Gene dispersal and spatial genetic structure. **Evolution**, Lawrence, v. 51, n. 3, p. 672-681, 1997.
- EPPELSON, B. K. Spatial distribution of genotypes under isolation by distance. **Genetics**, Bethesda, v. 140, p. 1431-1440, 1995a.
- EPPELSON, B. K. Spatial distribution of two-locus genotypes under isolation by distance. **Genetics**, Bethesda, v. 140, p. 365-375, 1995b.
- EXCOFFIER, L.; SMOUSE, P. E.; QUATTRO, J. M. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA data. **Genetics**, Bethesda, v. 131, p. 479-491, 1992.
- GRAY, A. Genetic diversity and its conservation in natural populations of plants. **Biodiversity Letters**, Oxford, v. 3, p. 71-80, 1996.
- HAMRICK, J. L.; NASON, J. D. Consequences of dispersal in plants. In: RHODES, O. E.; CHESSER, R. K.; SMITH, M. H. (Ed.). **Population dynamics in ecological space and time**. Chicago: University of Chicago Press, 1996. p. 203-206.
- LESSA, E. Multidimensional analysis of geographic genetic structure. **Systematic Zoology**, New York, v. 39, p. 242-252, 1990.
- LOVELESS, M. D.; HAMRICK, J. L. Ecological determinants of genetic structure in plant populations. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 15, p. 65-95, 1984.
- MANLY, B. F. J. **Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology**. London: Chapman & Hall, 1997. 281 p.
- MORALES, E. Estimating phylogenetic inertia in *Tithonia* (Asteraceae): a comparative approach. **Evolution**, Lawrence, v. 54, n. 2, p. 475-484, 2000.
- NEI, M. Genetic distance between populations. **American Naturalist**, Chicago, v. 106, p. 283-292, 1972.
- 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.
- SILVA, J. A.; SILVA, D. B.; JUNQUEIRA, N. T. V.; ANDRADE, L. R. M. **Coleta de sementes, produção e**

- plântio de espécies frutíferas nativas dos cerrados:** informações exploratórias. Planaltina: Embrapa-CPAC. 1997. 24 p. (Documentos, 44).
- SILVA, R. S. M. **Caracterização de subpopulações de cagaita (*Eugenia dysenterica* DC.) da região sudeste do Estado de Goiás, Brasil.** Goiânia: UFG, 1999. 112 p. Dissertação de Mestrado.
- SMOUSE, P. E.; LONG, J. C.; SOKAL, R. R. Multiple regression and correlation extensions of the Mantel test of matrix correspondence. **Systematic Zoology**, New York, v. 35, p. 627-632, 1986.
- 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.; SMOUSE, P. E.; NEEL, J. V. The genetic structure of a tribal population, the Yanomama Indians: XV. Patterns inferred by autocorrelation analysis. **Genetics**, Bethesda, v. 114, p. 259-287, 1986.
- WEIR, B. S. **Genetic data analysis II:** methods for discrete population genetic data. Sunderland: Sinauer Associates, 1996. 445 p.