

UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

RAISA MARIA SILVEIRA

CITOGEOGRAFIA DE *EUGENIA* L. (MYRTACEAE Juss.) NA REGIÃO LESTE DO
BRASIL

FORTALEZA

2014

RAISA MARIA SILVEIRA

CITOGEOGRAFIA DE *EUGENIA* L. (MYRTACEAE) NA REGIÃO LESTE DO
BRASIL

Dissertação submetida à Coordenação do curso de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial para obtenção de grau de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

Área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais

Orientador: Dr. Itayguara Ribeiro da Costa

Co-orientadora: Profa. Dra. Eliana R. Forni-Martins

FORTALEZA

2014

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal do Ceará
Biblioteca Universitária
Gerada automaticamente pelo módulo Catalog, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

S591c Silveira, Raisa Maria.

Citogeografia de *Eugenia* L. (Myrtaceae Juss.) na região Leste do Brasil / Raisa Maria Silveira. – 2016.
57 f. : il. color.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Fortaleza, 2016.

Orientação: Prof. Dr. Itayguara Ribeiro da Costa.

1. Citogeografia. 2. Poliploidia. 3. Evolução de Plantas. I. Título.

CDD 577

RAISA MARIA SILVEIRA

CITOGEOGRAFIA DE *EUGENIA* L. (MYRTACEAE Juss.) NA REGIÃO LESTE DO
BRASIL

Dissertação submetida à Coordenação do curso de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial para obtenção de grau de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

Aprovada em: ____/____/____

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Itayguara Ribeiro da Costa (Orientador)
Universidade Federal do Ceará - UFC



Prof. Dr.(a) Marcelo dos Santos Guerra Filho
Universidade Federal de Pernambuco - UFPE

Prof. Dr. Christiano Franco Verola
Universidade Federal do Ceará – UFC

Prof. Dr. Rafael Carvalho da Costa (suplente)
Universidade Federal do Ceará - UFC

Agradecimentos

Agradeço a todas as pessoas que de alguma forma contribuíram para que eu pudesse completar o mestrado e entregar pronta a compilação desses dois anos de trabalho. Tudo que eu vivi até hoje me levou a esse momento, o que quer dizer que muitas pessoas influenciam na minha formação. Contudo, dentro desse universo, algumas foram significativas, de modo que não poderiam ser generalizadas.

Em primeiro lugar, agradeço a Deus, por tudo o que Ele faz por mim, por todas as bênçãos e proteção. A minha família, tão querida e presente, representadas pela Pop Mãe, Pop Paula, Ghui e irmãos, que deram o suporte e energia positiva para que eu pudesse enfrentar todas as adversidades e atingir meus objetivos.

Ao meu orientador, professor Itayguara, que desde que chegou no LabCito, vem contribuindo de maneira decisiva para minha formação acadêmica, sendo, além de um orientador competente, um amigo com o qual eu sempre posso contar. Ao professor Christiano, que me ajudou muito, sendo um coorientador honorário, colaborando nas pesquisas e corrigindo e contribuindo nos trabalhos.

À professora Aparecida, uma educadora icônica da UFC e amiga, que me apresentou os cromossomos de uma maneira tão singular que me fascinei pela pesquisa citogenética e não larguei mais.

Ao professor Thales, que permitiu meu primeiro contato com a Genética e não deixou de me orientar desde então, sempre participando, principalmente nas bancas. Ao professor Rafael Carvalho, que contribuiu muito para minha formação como pesquisadora, dando direcionamentos em momentos essenciais do curso.

Agora é a vez deles, dos amigos que tornam os desafios mais fáceis de serem vencidos, dão ânimo quando você já está esgotado e ainda riem junto das comédias que vão surgindo. São muitos, então eu separei os eixos e nomeie os componentes principais (vão ter que ler a dissertação para entender).

- Amigos desde que eu me entendo por gente: Marlinho, meu parceiro da vida toda; Bone, cara incrível, baladeiro; Geovaninha, gente fina e determinada; Neutin, o praciante; Nego Bambu e Juh, primas lindas.

- Amigos da graduação: Bruno (Conterrâneo); Flávio (menino) e Lucas.

- Amigos LabCito (eles extrapolam esse eixo e fazem uma bagunça na estatística): Raquel, a monitora-bailarina que evoluiu para mestranda-unicamp-bailarina;

Rayanne, a menina da extração; Juninho Tesouro; Rafael, a capivara mais curtida; Sanna e Márcia, as curicas; Heberon fofozoa; Ivan; Rafael Matos; Marcelo Teles, o minidrud; Eduardo, sabe muito; Monna e Gustavo, o cara que me ensinou o R, apenas!

- Amigos do LabGen: Suelen, Antônio Viana, Paulo Abraão, Ednésio, Edvar, Cícero, Juscelino, Paloma, Denise e Lucas Takasi.

A todos vocês, valeu mesmo!

Sumário	
Introdução	8
Material e métodos	18
<i>Coleta de material</i>	18
<i>Análise cromossômica</i>	19
<i>Mapa de distribuição dos níveis de ploidia</i>	19
<i>Coleta das variáveis ambientais</i>	19
<i>Fatores ambientais e análises estatísticas</i>	19
Resultados	21
<i>Análise cromossômica</i>	21
<i>Mapa de distribuição dos níveis de ploidia</i>	22
<i>Fatores ambientais e análises estatísticas</i>	22
Discussão	26
Conclusão	38
Referências	38

Resumo

A poliploidia é considerada um dos mecanismos de especiação e diversificação mais importantes na evolução das plantas por proporcionar o isolamento reprodutivo imediato entre parentais. Este trabalho visa determinar como e quais os fatores ambientais que influenciam na distribuição espacial dos níveis de ploidia em 14 espécies de *Eugenia*, num total de 26 populações. Os números cromossômicos foram determinados com técnicas convencionais em citogenética. O programa DIVA-GIS v.7.5 foi utilizado para analisar a distribuição geográfica dos números cromossômicos. A determinação dos fatores ambientais que influenciam na poliploidia foi realizada através de testes estatísticos como Mann-Whitney, teste Qui-Quadrado e PCA e análise de gráficos como Scatterplot, Boxplot e Barplot. As populações poliplóides e diplóides apresentaram padrão de distribuição espacial e de condições ambientais diferentes. Os indivíduos poliplóides foram coletados em locais nos quais as condições ambientais são consideradas mais adversas. A hipótese inicial, que níveis de ploidia em espécies de *Eugenia* são relacionados a determinadas condições ambientais, foi corroborada pelos resultados. A poliploidia permite a ocorrência das espécies em locais nos quais as condições ambientais apresentam larga amplitude de variação. Como poliplóides e diplóides ocorrem sob condições ambientais diferentes, a espécie como um todo apresenta tolerância ambiental ampla, conseqüentemente, distribuição geográfica também ampla.

Palavras-chaves: citogeografia, poliploidia, evolução de plantas.

Introdução

A poliploidia consiste na ocorrência de mais de dois conjuntos haplóides no mesmo núcleo (Buggs *et al.*, 2011) e é um mecanismo importante na origem e evolução das espécies vegetais (Schifino-Wittman, 2004; Otto; Whitton, 2000). Leitch; Bennet (1997) estimam que a poliploidia ocorra em até 80% das Angiospermas e que os eventos de poliploidização atuem como o principal mecanismo de especiação simpátrica (Schifino-Wittman, 2004).

Os poliplóides são classificados como autopoliplóides, originados pela duplicação do mesmo genoma, e alopoliplóides, originados pela duplicação de genomas diferentes presentes em híbridos interespecíficos (Schifino-Wittman, 2004). Um terceiro tipo são os poliplóides segmentares, descritos por Stebbins (1971), originados da duplicação de genomas próximos o suficiente para permitir algum pareamento cromossômico.

Na natureza, indivíduos poliplóides surgem pela união de gametas não-reduzidos formados por irregularidades no processo meiótico (Harlan; Wet, 1975, Schifino-Wittmann; Dall'Agnol, 2001). Nesse caso, não ocorre a redução do número cromossômico, resultando em gametas com a mesma quantidade de cromossomos das células somáticas. Estimativas indicam que a frequência natural de gametas não-reduzidos é da ordem de 1% (Schifino-Wittmann; Dall'Agnol, 2001), porém, fatores ambientais, como estresse hídrico e nutricional, variação de temperatura e de umidade, podem influenciar essa frequência (Ramsey; Schemske, 1998). Erros na mitose de células pré-meióticas também podem levar à formação de gametas não-reduzidos, pela poliploidização da células-mãe de micrósporos.

A poliploidia pode atuar também sobre indivíduos de origem híbrida, restaurando a sua fertilidade devido ao correto pareamento de cromossomos na meiose (Stebbins, 1971). Os indivíduos híbridos são formados pela união de genótipos parentais de espécies distintas (Consenda; Rodewald; Hörandl, 2011). Contudo, esses indivíduos são inférteis, pois apresentam rearranjos genômicos que inviabilizam o pareamento cromossômico na meiose (Comai, 2005).

Quando o genoma do híbrido sofre poliploidia, a regularidade meiótica é restaurada (Comai, 2005), favorecendo a reprodução sexuada e garantindo

assim, o fluxo gênico e a variabilidade genética. Uma vez que as barreiras reprodutivas são ultrapassadas, os indivíduos híbridos, agora com características genéticas únicas, podem então se reproduzir. Como apresentam alta variabilidade genética, esses indivíduos poliplóides suportam diferentes condições climáticas e se estabelecem em diferentes áreas, ampliando a distribuição geográfica original (Kearney, 2005).

Curiosamente, a frequência de gametas não-reduzidos em híbridos é 50 vezes maior que em organismos não-híbridos (Ramsey; Schemske, 1998). Uma possível explicação é que a produção aumentada de gametas não-reduzidos possa ser uma vantagem adaptativa para os híbridos, pois aumenta as chances do surgimento de poliplóides com meiose regular.

Indivíduos poliplóides podem ser considerados bons colonizadores de habitats pioneiros, podendo ocorrer sob condições ambientais consideradas mais adversas em relação aos locais nos quais os seus parentais diplóides normalmente ocorrem (Wet, 1980). Essa característica é decorrente da quantidade maior variedade de alelos, o que confere aos poliplóides um efeito tamponante maior frente a condições ambientais mais extremas (Schifino-Wittman, 2004).

Os poliplóides apresentam variabilidade genética maior que os indivíduos diplóides (Wet, 1980). O genoma de organismos poliplóides interage e se reorganiza de formas diferentes devido às modificações inerentes ao processo de diploidização (Ramsey e Schemske, 2002; Osborn *et al.*, 2003). A diploidização é o processo pelo qual o poliplóide passa a funcionar como um diplóide em relação ao pareamento e segregação cromossômicos (Ramsey; Schemske, 2002); desse modo, é reestabelecida a normalidade do processo reprodutivo.

A variabilidade genética maior em organismos poliplóides permite que uma espécie amplie sua distribuição geográfica, formando populações diferenciadas pelos níveis de ploidia, conhecidos como citótipos, ou raças cromossômicas (Otto; Whitton, 2000; Majure *et al.*, 2012). Citótipos ocorrem em diversos grupos de plantas. As estimativas são que de 12 a 13% das espécies arbóreas de angiospermas apresentem diversificação intraespecífica causada por variações no nível de ploidia (Wood *et al.*, 2009).

Além do número cromossômico diferente, os citótipos podem apresentar distribuição geográfica distinta (Levin, 2002; Schlaepfer *et al.*, 2008). Soejima *et al.* (2005) estudaram espécies do complexo *Aster ageratoides* (Turcz.) Grierson (Asteraceae), formado por mais de 15 variedades amplamente distribuídas no sudoeste da China, Coréia, Taiwan e Japão (Soejima *et al.*, 2005). Esses autores determinaram o local de ocorrência e o número cromossômico em 60 populações na Coréia, encontrando populações de indivíduos $2n=2x$ e $2n=4x$ que não eram simpátricas. As populações $2x$ eram amplamente distribuídas nas regiões mais a sudeste e as populações $4x$ se restringiam a porção mais a sudoeste.

A elevada variabilidade genética associada a diferentes condições ambientais pode ser responsável por variações nos caracteres morfológicos expressos entre os citótipos que ocorrem em locais diferentes, como observado por Soejima *et al.* (2005): os citótipos $4x$ apresentavam folhas mais ovaladas e com pedúnculo mais curto, enquanto que os citótipos $2x$ apresentavam folhas mais elípticas e com pedúnculos mais longos. Em casos como esse, os diferentes autores descreveram que a poliploidia promoveu a diversificação das espécies através da formação de citótipos poliplóides (Neffa; Fernández, 2001; Mráz *et al.*, 2008; Majure *et al.*, 2012; Silveira, 2011).

Uma vez que as classificações taxonômicas levam em consideração tanto as características morfológicas quanto a distribuição geográfica dos organismos (Neffa; Fernández, 2001), pode ocorrer que citótipos de determinada espécie coincidam com as classificações taxonômicas de subespécies ou variedades para essa espécie. Um exemplo ilustrativo desse processo ocorre em *Chamaecrista nictitans* Moench. (Leguminosae) que tem várias subespécies e variedades que ocorrem em diversas formações vegetacionais do Brasil (Queiroz, 2009). As subespécies e variedades desse complexo apresentam níveis de plodia e distribuição espacial diferentes (Conceição *et al.*, 2009; Silveira, 2011), evidenciado que o processo de poliploidização pode permitir a diversificação e a distribuição ampla da espécie (Buggs *et al.*, 2011), que consegue se desenvolver sob diferentes condições ambientais.

A capacidade que os poliplóides apresentam de habitar locais diferentes dos seus parentais diplóides é exemplificado nos diversos casos de espécies

invasoras (Schlaepfer *et al.*, 2008). A biologia da invasão não pode ser explicada exclusivamente pela poliploidia, contudo, esse mecanismo evolutivo colabora para a expansão territorial de indivíduos poliplóides em áreas nas quais os indivíduos diplóides não são encontrados (Schlaepfer *et al.*, 2008).

A ocorrência de uma população em uma região é explicada pela tolerância do indivíduo ao conjunto de fatores ou condições ambientais que atuam em pelo menos uma fase de seu desenvolvimento (Begon *et al.*, 2007). Os fatores ambientais podem ser bióticos ou abióticos. Os fatores abióticos podem ser climáticos, edáficos, hidrológicos, enquanto que os fatores bióticos dizem respeito às interferências que as relações entre os organismos causam nos ecossistemas como a predação, o parasitismo, a competição (Araújo *et al.*, 2004).

Existe uma faixa de tolerância para cada fator ambiental, assim como um valor ótimo para o estabelecimento e o desenvolvimento do indivíduo (Begon *et al.*, 2007). Essa faixa de tolerância pode ser mais estreita ou mais ampla dependendo da espécie e do fator em questão (Oliveira *et al.*, 2007). As espécies que apresentam uma faixa de tolerância ampla para diversos fatores ambientais tendem, portanto, a apresentarem distribuição geográfica e ecológica também amplas (Aguiar; Gaglianone, 2012).

A tolerância ambiental não é uniforme entre todos os indivíduos da população. A variabilidade genética existente dentre os organismos permite que exista indivíduos da mesma espécie mais ou menos tolerantes em determinado fator ambiental. Isso se torna mais perceptível em ambientes heterogêneos, nos quais indivíduos de potenciais adaptativos distintos manifestam caracteres fenotípicos distintos. Por isso, considera-se que as espécies com plasticidade fenotípica e, conseqüentemente, variabilidade genética, tenham também tolerância ambiental ampla (Via *et al.*, 1995).

A poliplodia, por ser um mecanismo que provoca variação genética dentre os indivíduos da mesma espécie e até entre populações (Schifino-Wittmann, 2004), pode ser responsável também por colaborar com diferenças na tolerância ambiental entre populações da mesma espécie (Otto; Whitton, 2000).

A ideia de que a tolerância ambiental possa ser diferente entre os diferentes níveis de ploidia de uma espécie é compreensível. As regiões nas

quais citótipos poliplóides e diplóides da mesma espécie ocorrem podem diferir geograficamente (Levin, 2002) e, quando isso acontece, além das populações serem espacialmente distintas, pode apresentar também diferenças ecológicas, como por exemplo, nos fatores ambientais aos quais estão submetidas, dentre os quais podem ser citados: temperatura, precipitação e níveis de radiação (Müntzing, 1936; Otto; Whitton, 2000, Schifino-Wittmann, 2004).

Melo (2009) realizou estudo citotaxonômico do gênero *Solanum* o qual apresenta ampla distribuição geográfica e populações com diferentes níveis de plodia, desde diplóides ($2n=2x=24$), tetraplóides ($2n=4x=48$), displóides ($2n=46$), hexaplóides ($2n=6x=72$) até decaplóides ($2n=10x=120$). Esse autor descreveu o caso da espécie *Solanum nigrum* que ocorre na América do Sul como uma população diplóide ($2n=24$) e na Europa a espécie está representada por população hexaplóide ($2n=72$). A conclusão do estudo foi que a localização geográfica e os fatores edáficos provavelmente estariam relacionados ao surgimento da poliploidia no gênero.

A conclusão do autor decorre das previsões da hipótese amplamente aceita de que a poliploidia seja um mecanismo de especiação simpátrica e diversificação das espécies (Kellis; Birren; Lander, 2004; Otto; Whitton, 2000). A variabilidade genética e capacidade de colonização de habitats pioneiros dos poliplóides permitiriam sua distribuição em ambientes diferentes dos parentais diplóides. Evolutiva e ecologicamente essa disposição espacial diferenciada seria duplamente benéfica para a manutenção da espécie, pois novos ambientes poderiam ser colonizados e a pressão competitiva intraespecífica por recursos escassos diminuiria, aumentando as chances de sobrevivência dos indivíduos, tanto dos que migraram quanto dos remanescentes.

Stebbins (1971) foi um dos primeiros autores a fazer uma relação entre a valência ecológica e a poliploidia. A valência ecológica pode ser definida como a capacidade de uma espécie em suportar variação em determinado fator ecológico. Segundo o autor, as pressões seletivas teriam reforçado a poliploidia com meiose regular em espécies perenes, que estão submetidas à sazonalidade climática (Stebbins, 1950). Desse modo, as espécies conseguiram suportar as mudanças climáticas ao longo do ano.

O efeito da poliploidia foi estudado em relação a diversos processos ecológicos como: a biologia da invasão (Schlaepfer *et al.*, 2008); padrões de

evolução de plantas em ilhas; a co-ocorrência de espécies por diminuição das pressões competitivas; a diversificação intra e interespecífica (Wood *et al.*, 2009; Peirson; Reznicek; Semple, 2012); a distribuição geográfica ampla de determinados grupos (Moore *et al.*, 2012); os eventos de especiação (Soltis *et al.*, 2007) e; a história evolutiva das espécies (Mráz *et al.*, 2008). Contudo, questões relevantes para investigação são citadas por pesquisadores. Johnson; Husband; Burton (2003) afirmam, por exemplo, que pouco se sabe sobre os mecanismos que mantêm a separação de citótipos de uma determinada espécie, apesar desse conhecimento ser importante. Os efeitos da poliploidia sobre a tolerância dos indivíduos aos fatores ambientais e o padrão geográfico de separação de poliplóides e diplóides também não se encontram claramente descritos na literatura (Fowler; Levin, 1984; Johnson; Husband; Burton, 2003; Soltis *et al.*, 2010). Os autores ressaltam ainda a importância da realização de testes quantitativos e estatísticos para demonstrar as diferenças entre poliplóides e diplóides (Johnson; Husband; Burton, 2003).

A poliploidia pode alterar importantes características ecológicas das espécies, como: tipo de polinizador e de vegetação, forma de vida e de hábito das espécies (Tompson; Nuismer; Merg, 2004). Sendo assim, é esperado que a tolerância ambiental também seja alterada.

É sabido que fatores abióticos, tais como temperatura e estresse hídrico, alteram a frequência de surgimento de gametas não-reduzidos (Ramsey; Schemske, 1998). Como a união desses gametas dá origem aos poliplóides, pode-se dizer que, pelo menos indiretamente, os fatores ambientais abióticos alteram o surgimento de poliplóides na natureza. Contudo, não foi determinado se existe um padrão das condições ambientais que estariam relacionadas à ocorrência de poliplóides, tampouco quais seriam as condições ambientais que mais influenciariam a permanência e a distribuição desses na natureza (Johnson; Husband; Burton, 2003; Soltis *et al.*, 2007).

O estudo das condições ambientais sob as quais os organismos ocorrem tem se tornado cada vez mais relevante, principalmente no contexto de mudanças climáticas globais (Diniz-Filho; Araújo, 2011). O conhecimento da faixa de tolerância ambiental das espécies aos fatores ambientais abióticos ou, pelo menos, das condições ambientais dos locais onde suas populações ocorrem, permite que uma série de previsões possa ser elaborada a respeito

da distribuição geográfica que as espécies assumiriam frente às previsões de mudanças climáticas (Nogueira *et al.*, 2009).

O poder de previsão das teorias ecológicas são os alicerces de todas as medidas de conservação da biodiversidade (Machado *et al.*, 2009). Assim, sabendo da importância da manutenção da biodiversidade e das medidas de conservação, as previsões decorrentes das hipóteses ecológicas assumem papel crucial, tanto para o avanço da ciência quanto para a manutenção das sociedades humanas e mitigação dos impactos ambientais decorrentes das ações antrópicas.

A determinação de padrões de distribuição e de condições ambientais para determinada espécie possibilita prever os locais nos quais essas espécies podem ser encontradas, tanto em tempo pretérito quanto no futuro (Júnior; Siqueira, 2009).

O estudo da distribuição espacial das espécies e das condições sob as quais elas ocorrem está incluído num ramo da Ecologia denominado Biogeografia (Almeida; Santos, 2011). Quando a pesquisa compreende determinar, além da distribuição das populações, informações a respeito dos níveis de plodia, reunindo conhecimentos biogeográficos e citogenéticos, a ciência é denominada de Citogeografia.

A Citogeografia é o ramo da Citogenética que estuda a distribuição de números cromossômicos, mais especificamente dos citótipos (raças cromossômicas), comparando o padrão de distribuição com os eventos geológicos do local onde eles ocorrem, fornecendo subsídios ao entendimento da história evolutiva de uma determinada espécie ou grupo de espécies (Majure *et al.*, 2012; Mráz *et al.*, 2008). As explicações elaboradas pelos estudos citogeográficos permitem compreender a evolução e o padrão de distribuição das espécies pela poliploidia, como pode ser observado pelas pesquisas de Mráz *et al.* (2008).

Mráz *et al.* (2008) realizaram o estudo citogeográfico de *Pilosella officinarum* F. W. Schultz & Sch. Bip. (Compositae) no continente europeu e propuseram os processos que explicariam os padrões de distribuição dos níveis de ploidia observados. Esses autores encontraram quatro níveis de ploidia apresentando padrões de distribuição contrastantes, conforme segue:

- a) os indivíduos tetraplóides (4x) encontravam-se amplamente distribuídos na parte ocidental da República Tcheca;
- b) os indivíduos penta (5x) e hexaplóides (6x) prevaleceram na Eslováquia, noroeste da Escandinávia, Ilhas Britânicas, Alpes e Cárpatos Ocidentais, apresentando ainda um gradiente vertical, com os 6x ocorrendo em altitudes superiores a 1000m e os 5x a menores altitudes, em torno de 500m;
- c) os indivíduos heptaplóides (7x) foram encontradas em sítios na Escandinávia; e
- d) os indivíduos diplóides encontravam-se restritos ao sudeste dos Alpes.

O padrão de distribuição de *P. officinarum* reflete as mudanças climáticas ocorridas durante o Pleistoceno e as conseqüentes migrações pós-glaciais. As populações 5x e 6x teriam colonizado as áreas pós-glaciais, ao passo que os 4x surgiram a partir de diplóides através de processos de hibridação, permanecendo restritas aos locais que teriam atuado como refúgios durante as glaciações. Essas mudanças nas condições ambientais teriam favorecido a diversificação da espécie por poliploidia, com o estabelecimento de níveis de ploidia mais elevados nas áreas pós-glaciais.

Blumenschein (1960) estudou a seção *Parviflorae* do gênero *Hoffmanseggella* para entender os mecanismos que tornaram as espécies da seção tão diferentes das demais espécies do gênero. Até o hábito de vida mudou de epifítico para rupícola e ocorreram alterações morfológicas como tamanho e cor das flores também, assim como nos padrões de distribuição geográfica. As espécies da seção *Parviflorae* com muitos representantes poliplóides e híbridos apresentavam distribuição mais ampla e chegaram a se estabelecer em locais novos, como os campos rupestres de Minas Gerais.

Estudos posteriores realizados por Verola *et al.* (no prelo) determinaram que, embora a poliploidia tivesse se mostrado importante na evolução do gênero, ocorreu em apenas 23% das suas espécies. A análise citogeográfica indicou que os poliplóides ocorreram com maior frequência nas áreas centrais da Cadeia do Espinhaço. Os autores explicaram que o padrão de distribuição descrito pode ser resultado de processos de hibridização entre indivíduos da

mesma espécie ou de espécies diferentes aos quais passaram por posterior processo de poliploidização.

Estudos citogeográficos foram realizados em várias regiões em todo o mundo na tentativa de compreender o padrão de distribuição geográfico das espécies e os processos subjacentes. Esse entendimento permitiu explicar a distribuição atual das espécies na Europa (Mráz *et al.*, 2008), América do Norte (Majure *et al.*, 2012), Ásia (Soejima *et al.*, 2005) e América do Sul, (Neffa; Fernández, 2001).

Estudos citogenéticos, realizados para determinar o número cromossômico das espécies, são considerados escassos em relação à riqueza de espécies do Brasil (Biondo *et al.*, 2005). Estudos com abordagens citogeográficas, que levam em consideração tanto o número cromossômico das espécies quando a forma como eles estão distribuídos geograficamente, são escassos em relação à biodiversidade brasileira. Nos estudos realizados por Sosa; Seijo; Fernández (2009) e Neffa; Fernández (2001) sobre a citogeografia na América do Sul, mesmo contemplando o território brasileiro, esses autores analisaram apenas a região extremo sul do Brasil.

A compreensão dos processos que determinam os padrões de distribuição nas diversas formações vegetacionais do Brasil exige uma variedade de abordagens, como o estudo da diversidade atual de espécies, seu padrão de distribuição, informações sobre as alterações climáticas e geológicas dos locais onde elas são encontradas (Zanella, 2011). A determinação do número cromossômico das espécies associado ao padrão de distribuição espacial dos níveis de ploidia configura-se como uma abordagem útil para elucidar esses processos (Mráz *et al.*, 2008).

Com a finalidade de realizar um estudo citogeográfico que compreenda o território e a riqueza de espécies brasileiras, elencamos como objeto de estudo algumas espécies do gênero *Eugenia*.

Eugenia é o gênero mais diverso da família Myrtaceae na América tropical, com 1009 espécies (Govaerts *et al.*, 2012), e o segundo mais diversificado dessa família em todo o mundo (Romagnolo; Souza, 2006; Govaerts *et al.*, 2012). As espécies ocorrem do México e Caribe até a Argentina. Lucas *et al.* (2007) propõem que o gênero tenha se originado na

parte oeste ou sudeste da América do Sul de onde teria se expandido e chegado às regiões norte e nordeste desse continente.

O gênero é encontrado nas diversas formações vegetacionais do Brasil onde foi registrado a ocorrência de 383 espécies (Govaerts *et al.*, 2012). A representatividade do gênero é atribuída, além da riqueza, à abundância e à frequência com as quais as espécies são encontradas (Arantes; Monteiro, 2002).

Vários trabalhos fitoecológicos apresentam espécies de *Eugenia* ocupando um importante papel na estrutura de comunidades vegetais devido à abundância, frequência, riqueza e cobertura do dossel (Nascimento; Longhi; Brena, 2001). Contudo, o entendimento do arranjo espacial das espécies desse gênero necessita de uma abordagem biogeográfica.

Do ponto de vista cromossômico, são conhecidos os números para apenas 24 (2,37%) espécies de *Eugenia*, um valor pequeno tendo em vista a riqueza de espécies do gênero. Análises da morfologia dos cromossomos mitóticos e do comportamento cromossomos na meiose são ainda mais incipientes tanto para o gênero como para a família Myrtaceae em geral (Costa; Forni-Martins, 2007; Costa, 2009).

Estudos já realizados indicam a ocorrência de citótipos diferenciados pelos níveis de ploidia em pelo menos oito espécies de três gêneros distintos de Myrtaceae (*Eugenia*, *Myrcia* DC. ex. Guill. e *Psidium* L.) apresentando níveis de ploidia diferenciados - 2x, 3x, 4x e 6x (Costa; Forni-Martins, 2006, 2007; Costa *et al.*, 2008, Costa, 2009).

O gênero *Eugenia* L. apresenta espécies poliplóides e representantes amplamente distribuídos nos diversos biomas brasileiros (Costa; Forni-Martins, 2006; Costa, 2009). Através dos estudos de grupos amplamente distribuídos como o gênero *Eugenia*, é possível compreender como a poliploidia atuou como mecanismo responsável pela diversificação e ampla distribuição geográficas das linhagens desses grupos, possibilitando a determinação dos padrões das condições ambientais dos locais nos quais os poliplóides são encontrados.

O objetivo geral desse trabalho é determinar o padrão das condições ambientais e de distribuição dos níveis de plodia das espécies *E. puniceifolia*, *E. dysenterica*, *E. hyemalis*, *E. klotzschiana* e *E. pitanga* distribuídas no leste do

Brasil. Especificamente, pretende-se: 1) determinar os números cromossômicos das populações coletadas em diferentes tipos vegetacionais, sujeitas a diferentes condições de precipitação, temperatura, altitude e tipos de solos, visando correlacionar os padrões ambientais aos números cromossômicos; 2) determinar se as condições ambientais dos locais de ocorrência das populações diplóides e poliplóides são diferentes.

A hipótese é que a poliploidia amplie os limites de tolerância das espécies permitindo a ocorrência das espécies em condições ambientais de larga amplitude de variação. O esperado é que a espécies poliplóides ocorram em ambientes nos quais existam condições ambientais de maiores altitudes, com ampla variação de temperatura, níveis de precipitação baixos (menor disponibilidade de água), solos quimicamente pobres e recém-formados e níveis de radiação elevados.

Material e Métodos

Coleta de material – O material biológico analisado proveniente de raízes foi coletado nos estados do Ceará, Bahia, Minas Gerais, São Paulo, Rio de Janeiro e Distrito Federal. Materiais-testemunho destas coletas encontram-se depositados no Herbário UEC (Universidade Estadual de Campinas) e no Herbário EAC da Universidade Federal do Ceará. (Tabela 1). As espécies foram identificadas por especialistas.

Análise cromossômica – As sementes coletadas foram germinadas em papel de filtro umedecido para coleta dos meristemas radiculares. Os ápices radiculares foram pré-tratados com 8-hidroxiquinoleína 0,002M por 24 horas a 8°C. As raízes foram fixadas em Carnoy (álcool etílico:ácido acético glacial, 3:1) por cerca de 24 horas e posteriormente estocadas em álcool 70% até a preparação das lâminas, na qual utilizou-se a técnica descrita por Guerra (1988). A observação das lâminas foi realizada em microscópio óptico. As células em metáfase com adequadas condições de espalhamento e contração cromossômicos foram fotomicrografadas.

Mapa de distribuição dos níveis de ploidia – As populações analisadas foram georreferenciadas e organizadas em planilha do Excel com as respectivas coordenadas geográficas em graus decimais. As espécies de *Eugenia* georreferenciadas, as analisadas neste trabalho e as disponíveis na literatura, que apresentavam número cromossômico conhecido, foram tabeladas (Tabela 2) e plotadas em shapefile do Brasil utilizando o programa DIVA-GIS, tanto para a confecção dos mapas de distribuição espacial como para extração dos dados climáticos. O programa DIVA-GIS v. 7.5 foi utilizado para mapear as populações analisadas neste trabalho, gerando os mapas com a distribuição espacial dos níveis de ploidia. O esperado foi encontrar diferenças na distribuição geográfica das populações poliplóides e diplóides.

Coleta das variáveis ambientais - As informações climáticas disponíveis no DIVA-GIS tais como altitude, precipitação e temperatura mínima e máxima para cada população foram organizadas em planilhas do Excel para posteriores análises estatísticas. Os dados de radiação solar foram extraídos de shapefile plotados no programa DIVA-GIS disponíveis no site do Sistema de Organização Nacional de Dados Ambientais (SONDA) localizado no link http://sonda.ccst.inpe.br/publicacoes/atlas_solar.html. Similarmente, os dados de solo e de vegetação foram extraídos de shapefile plotados no programa DIVA – GIS disponíveis no site do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE) localizado no link <http://mapas.ibge.gov.br/tematicos/>.

Fatores ambientais e análise estatística – As variáveis ambientais coletadas foram analisadas estatisticamente no programa R e PC-ord. Segundo Ramsey; Schemske (1998) fatores ambientais como temperatura, precipitação e umidade podem alterar frequência de gametas não-reduzidos, que dão origem a indivíduos poliplóides. Além disso, a alta variabilidade genética de indivíduos autoploplóides e aloploplóides pode permitir que esses indivíduos ampliem sua distribuição geográfica, ocorrendo em locais com condições ambientais não toleradas por indivíduos diplóides. Por isso, o esperado foi encontrar diferenças na distribuição geográfica e nas condições ambientais entre populações poliplóides e diplóides.

Os dados das variáveis ambientais foram divididos em duas amostras, as informações referentes às populações poliplóides e as referentes às populações diplóides. Os poliplóides e diplóides foram comparados para determinar se as condições ambientais sob as quais os poliplóides ocorrem são diferentes das condições ambientais sob as quais os indivíduos diplóides ocorrem. O previsto pela hipótese inicial era que as diferenças nos valores das variáveis ambientais de diplóides e poliplóides fossem significativas estatisticamente.

Os testes estatísticos realizados para determinar a significância dessas diferenças foram testes não-paramétricos, pois os dados não apresentaram distribuição normal (Morettin; Bussad, 2010).

O teste de Wilcoxon-Mann-Whitney foi utilizado por ser um teste não paramétrico para comparação de valor de distribuição central de duas amostras independentes (Morettin; Bussad, 2010). No caso do presente estudo, o teste de Wilcoxon-Mann-Whitney foi utilizado para comparar médias e medianas de altitude, precipitação anual, precipitação na quadra chuvosa, precipitação da quadra seca, radiação direta anual e nas estações, variação de temperatura (temperatura máxima - temperatura mínima) anual e variação de temperatura de verão, de outono, de inverno e de primavera.

O teste Qui-Quadrado é um teste estatístico não paramétrico de comparação de frequências de duas amostras independentes (Morettin; Bussad, 2010). No presente estudo, o teste Qui-Quadrado foi utilizado para construir um gráfico com a distribuição das frequências dos tipos de solo dos poliplóides e diplóides e para determinar se diferenças dessas frequências são significativas. O esperado é que os poliplóides e diplóides ocorram em tipos de solos diferentes.

Boxplot – é uma representação gráfica do sumário dos dados que descreve em um retângulo a mediana e os quartis. O boxplot dá uma idéia da posição, dispersão, caudas, assimetria e dados discrepantes (Morettin; Bussad, 2010; Zuur; Leno; Meesters, 2009). No presente estudo, o boxplot foi usado para compreender e resumir os dados das condições ambientais coletadas.

Barplot - é uma função disponível no programa R que cria um gráfico de barras a partir de uma matriz de dados (Zuur; Leno; Meesters, 2009). No presente estudo o barplot foi utilizado para representar graficamente as porcentagens de tipos de solos e de vegetação das populações amostradas.

Scatterplot – função disponível no R que utiliza uma matriz de dados e cria um gráfico no qual todas as variáveis são correlacionadas entre si. Na diagonal principal estão as variáveis analisadas, os retângulos são formados pela interseção de duas variáveis e representam a correlação entre elas (Zuur; Leno; Meesters, 2009).

Análise Multivariada – As variáveis ambientais coletadas foram submetidas a uma análise multivariada utilizando o programa PC-ord e o R. A análise multivariada escolhida foi a Análise dos Componentes Principais (PCA). A PCA é um método que tem por finalidade básica a análise dos dados usados visando sua redução, eliminação de sobreposições e a escolha das formas mais representativas de dados a partir das variáveis originais, sendo muito utilizada para o reconhecimento de padrões (Mingoti, 2007). No presente estudo, a PCA foi utilizada para determinar quais as condições ambientais mais correlacionadas à ocorrência de poliplóides e diplóides. O esperado no estudo é que os fatores ambientais correlacionados a diplóides e poliplóides sejam distintos.

Resultados

Análises cromossômicas - Os números cromossômicos de 26 populações de 14 espécies diferentes de *Eugenia* foram determinados (Pranchas 1 e 2). As populações poliplóides foram 12, das quais três apresentaram nível de ploidia igual a $3x=2n=33$, oito populações apresentaram nível de ploidia igual a $4x=2n=44$ e uma população foi pentaplóide ($5x=2n=55$). As populações diplóides foram 14, com número cromossômico igual a $2x=2n=22$.

As espécies de *Eugenia* que apresentaram citótipos poliplóides foram *E.aurata* ($2n=22$ e 44), *E.dysenterica* ($2n=22$ e 44), *E.hyemalis* ($2n=22$ e 44),

E.klotzschiana (2n=22 e 33), *E.punicifolia* (2n=22,33 e 44), *E.mosenii* (2n=22 e 44) e *E.pitanga* (2n=22 e 44).

Mapas de distribuição dos níveis de ploidia - Os mapas da distribuição geográficas de poliplóides e diplóides gerados no programa DIVA-GIS podem ser observados nos Mapas 1 e 2. Nesses mapas estão plotadas as 26 populações coletadas e as georreferenciadas encontradas na literatura (Tabela 1).

Os citótipos poliplóides apresentaram distribuição geográfica distinta dos citótipos diplóides (ver Mapas 1 e 2), ocorrendo com maior frequência em áreas de altitude elevada. Algumas populações apresentaram citótipos diplóides e poliplóides em simpatria como *E.klotzschiana* e *E.pitanga* (Mapa 1). Nessas populações, foram determinados indivíduos com número cromossômico diplóide e poliplóide na mesma população. *Eugenia puniceifolia* por apresentar maior numero de populações foi analisada separadamente (ver Mapa 2)

Fatores Ambientais e análises estatísticas - O padrão dos fatores ambientais sob as quais os poliplóides ocorrem foi significativamente diferentes em relação aos diplóides, conforme está descrito a seguir (Tabela 2).

Altitude- Os dados de altitudes para as populações poliplóides e diplóides foram comparadas estatisticamente. O valor de tendência central (mediana e média) da altitude das populações poliplóides foi significativamente diferente e maior que a mediana das populações diplóides (W = 240, p-valor = 0.00635). O boxplot indica o valor da mediana e a forma como os valores de altitude estão distribuídos para os diplóides e os poliplóides (ver Figura 4).

Varição da temperatura anual - A variação de temperatura anual (valor da temperatura máxima subtraída da mínima de cada mês em cada população) dos poliplóides é significativamente maior que a variação de temperatura anual dos diplóides (W = 67002.5, p-valor = 7.714e-06). O boxplot dos dados da variação de temperatura anual mostra essa diferença graficamente (ver Figura 1 (E)).

Varição de temperatura das estações - A comparação da variação de temperatura entre poliplóides e diplóides de cada estação foi realizada para considerar as mudanças sazonais durante o ano (ver Gráfico 1). A variação da temperatura de verão ($W= 4375.5$, $p\text{-valor} = 7.538e-06$), outono ($Z= 2.0442$, $p\text{-valor} = 0.04078$), inverno ($W= 5320$, $p\text{-valor} = 0.007528$) e primavera ($Z= -2.3207$, $p\text{-valor} = 0.02006$) foi significativamente diferente e maior nos poliplóides em relação aos diplóides. A observação dos boxplot da variação de temperatura para cada estação permite perceber graficamente a maior variação na temperatura dos poliplóides (ver Figuras 1 (A, B, C e D)).

Precipitação anual - A precipitação anual (dados de precipitação de todos os meses ao longo do ano) foi comparada entre as populações diplóides e poliplóides. As diferenças de precipitação anual entre os dois grupos amostrais foram significativas ($W = 67152.5$, $p\text{-valor} = 0.0141$). Como pode ser observado no boxplot da Figura 2 (E), os poliplóides têm valor de precipitação ao longo do ano menor que os diplóides.

Precipitação quadra chuvosa- A precipitação da quadra mais chuvosa e da quadra mais seca do ano foram variáveis climáticas analisadas para considerar as oscilações da precipitação no decorrer do ano (ver Gráfico 1). A comparação da precipitação da quadra mais chuvosas entre diplóides e poliplóides não teve diferenças significativas ($W = 7733.5$, $p\text{-valor} = 0.05307$). Observando o Gráfico 1 percebe-se que a quadra mais chuvosa corresponde aos meses de verão.

Precipitação quadra seca - A precipitação na quadra mais seca foi significativamente menor em poliplóides do que nos diplóides ($W = 9430.5$, $p\text{-valor} = 2.268e-07$). A quadra mais seca corresponde aos meses de inverno (ver Gráfico 1).

Radiação solar direta - A radiação solar que atinge a superfície terrestre, denominada radiação direta, foi uma variável ambiental analisada. Os valores da radiação solar direta ao longo do ano foram comparados entre poliplóides e diplóides e as diferenças entre os dois grupos foram significativas ($W = 50329.5$, $p\text{-valor} = 0.005721$). O boxplot permite observar graficamente que os

poliplóides recebem durante o ano valores maiores de radiação em relação os diplóides (ver Figura 3 (E)).

Radiação solar direta das estações - No Gráfico 2 é possível observar as variações sazonais dos valores de radiação direta. A comparação dos valores de radiação solar direta entre diplóides e poliplóides para cada estação foi significativamente diferente apenas para o verão ($W = 2920.5$, $p\text{-valor} = 0.03931$). Nessa estação, o valor da radiação solar direta foi maior para os poliplóides (ver Figura 3 (A, B, C e D)). Nas demais estações do ano, a média e a mediana da radiação dos poliplóides foram maiores que dos diplóides, contudo, as diferenças não foram significativas estatisticamente.

Classes de solos - Os dados de classes de solos foram analisados no presente trabalho como uma variável ambiental. Os tipos de solo nos quais os diplóides ocorreram foram argissolo vermelho amarelo e cambiossolo háplico (ver Tabela 2 e Figura 5). O total de populações de eugénias diplóides analisadas foi 40, destas 32 populações ocorrem em argissolo vermelho amarelo, o que representa um percentual de 77,5%. Aproximadamente 22,5% das populações diplóides estavam sob cambiossolo háplico.

A frequência de ocorrência das populações diplóides de *Eugenia* nesses dois tipos de solo foi significativamente diferente da frequência esperada para os 33 tipos de solo listados no mapa de solos do IBGE ($X\text{-squared} = 845.7$, $p\text{-valor} < 2.2e-16$).

Os poliplóides foram encontrados em três classes de solos, argissolo vermelho amarelo, cambiossolo háplico e neossolos lítico (ver Tabela 2 e Figura 5). A porcentagem de populações poliplóides encontradas em argissolos vermelho amarelo foi igual a 61%, em cambiossolo háplico foi de 24% e em neossolos foi de 14%. As frequências observadas das classes de solo nas populações poliplóides foi significativamente diferente da frequência esperada ($X\text{-squared} = 17.6667$, $p\text{-valor} = 0.0005153$) levando em consideração as 33 classes de solo descritos para o Brasil (Araújo *et al.*, 2004).

A frequência observada para cada classe de solo foi comparada entre poliplóides e diplóides. As diferenças entre as frequências esperada e

observada de poliplóides e diplóides foram significativas para a classe neossolo litólico (X-squared = 14, p-valor = 0.0001828). Essa diferença pode ser graficamente visualizada pela análise do barplot da classe neossolo (ver Figura 5)

Tipos de vegetação- Os tipos de vegetação onde ocorrem as espécies de *Eugenia* e as frequências da distribuição das populações diplóides e poliplóides podem ser observados na Tabela 2 e na Figura 6. A frequência observada dos tipos de vegetação das populações diplóides diferiu significativamente da frequência esperada (X-squared = 70.4, p-valor = 1.025e-10). Resultado igual foi obtido para as populações poliplóides (X-squared = 37.6, p-valor = 9.137e-05).

As frequências observadas para cada tipo de vegetação foram comparadas entre poliplóides e diplóides. As diferenças entre a frequência esperada e observada foram significativas entre poliplóides e diplóides para os seguintes tipos de vegetação: savana (X-squared = 4.0114, p-valor = 0.04519), área de tensão ecológica (X-squared = 4.1831, p-valor = 0.04083), floresta ombrófila densa (X-squared = 13.7654, p-valor = 0.0002071), savana gramíneo-lenhosa (X-squared = 9.52, p-valor = 0.002032) e refúgios altomontanos (X-squared = 9.52, p-valor = 0.002032). Os poliplóides foram mais freqüentes em savanas enquanto que diplóides foram principalmente coletados em áreas de tensão ecológica entre savana floresta ombrófila.

Scatterplot – O gráfico resume como estão distribuídos os dados das variáveis analisadas par a par (ver Tabela 3). A relação entre a plodia com as variáveis temperatura, altitude, tipos de solo e vegetação, radiação e precipitação descritas anteriormente podem ser observadas graficamente. O efeito da altitude sobre as outras variáveis também pode ser percebido. Em altitudes elevadas, a temperatura e a precipitação diminuem enquanto a radiação aumenta (ver Tabela 3).

PCA – A análise do componente principal realizado com o conjunto das populações diplóides e poliplóides separou as populações em quatro grupos (ver Gráfico 3). A análise dos grupos formados permitiu compreender que a separação dos grupos foi segundo as características ambientais quantitativas

analisadas. Populações mais próximas geograficamente e que as estavam sob condições ambientais semelhantes ficaram no mesmo quadrante (ver Figura 7). A distribuição dos poliplóides ficou associada principalmente a altitude.

A análise dos componentes principais (PCA) determinou os três eixos, que juntos, conseguiram explicar 82% da variação dos dados. O primeiro eixo foi formado pelas variáveis quantitativas analisadas (altitude, precipitação, radiação e temperatura); o segundo eixo foi formado principalmente pelo tipo de solo e os dados quantitativos, exceto altitude, variação da temperatura na primavera, precipitação na quadra seca, radiação anual e no inverno; e o terceiro eixo foi formado principalmente pelo nível de plodia e vegetação, valores quantitativos também formaram o eixo, exceto variação da temperatura no outono, precipitação na quadra seca e radiação anual e no inverno. Tanto o eixo 2 como 3 tiveram a contribuição de algumas variáveis quantitativas para sua formação, mas a correlação foi menor do que as variáveis categóricas citadas (ver Tabelas 4 e 5).

As variáveis que mais influenciaram a distribuição das espécies de *Eugenia* foram as condições ambientais quantitativas, uma vez que o eixo 1 foi formado por essas variáveis e explicou 60% da variação dos dados. A PCA produziu um gráfico de ordenação no qual as amostras, no caso populações, mais similares entre si em relações as variáveis analisadas ficaram mais próximas (ver Gráfico 3).

Discussão

As populações poliplóides e diplóides apresentam padrão de distribuição espacial e de condições ambientais diferentes, conforme descritos nos resultados. As espécies com citótipos poliplóides, notadamente *Eugenia puniceifolia*, apresentaram distribuição geográfica ampla, ocorrendo em diferentes tipos de solo e vegetação, níveis altitudinais e de radiação elevados, variação da temperatura e de valores de precipitação amplos. Os citótipos poliplóides das demais espécies ocorreram em regiões que diferiram em pelo menos um fator ambiental em relação aos citótipos diplóides (Tabela 2).

A ocorrência de citótipos poliplóides em locais onde as condições ambientais diferem das condições onde os diplóides são encontrados permite dizer que os poliplóides apresentam tolerância ambiental, para aqueles fatores, diferente dos diplóides de determinada espécie. Assim, as espécies em geral, considerando os citótipos diplóides e poliplóides, apresenta tolerância ambiental ampliada devido ao mecanismo da poliploidia.

A tolerância ambiental ampla pode permitir que a espécie colonize e se estabeleça em diferentes locais, o que tenderia a ampliar a distribuição geográfica da espécie. As populações submetidas às pressões seletivas diferentes poderiam então começar a acumular diferenças genéticas e fenotípicas. Esse processo de diversificação por formação de citótipos poliplóides é responsável tanto pelo enquadramento dos citótipos em categorias taxonômicas infraespecíficas quanto por dificuldades de identificação das espécies (Schifino-Wittmann, 2004; Soltis *et al.*, 2007).

Os pesquisadores utilizam a expressão "robusto" para se referir ao fato dos indivíduos poliplóides conseguirem colonizar e se estabelecer em condições consideradas adversas para os indivíduos diplóides da mesma espécie (Wet, 1980). As condições são ditas adversas justamente por não permitirem o estabelecimento dos diplóides.

Geneticamente a "robustez" dos poliplóides é explicada pela variabilidade genética alta nesses indivíduos devido às modificações que o número maior de cromossomos e, às vezes, cromossomos de espécies diferentes desencadeiam no genoma (Osborn *et al.*, 2003; Soltis *et al.*, 2010). O processo ecológico traduzido da alta variabilidade genética responsável por essa robustez dos poliplóides é a tolerância ecológica ampla.

Essa explicação é aplicada às espécies de *Eugenia*. A poliploida ampliou a tolerância ambiental das espécies em pelo menos um fator ambiental como pode ser observado na Tabela 2. *Eugenia puniceifolia* foi a espécie com maior número de citótipos poliplóides, nela a poliploidia atuou formando triplóides e tetraplóides.

Não por coincidência, essa foi a espécie mais diversificada em relação às condições ambientais sob as quais suas populações ocorreram (ver tabela 2). *Eugenia puniceifolia* foi encontrada em sete tipos vegetacionais, três tipos de solo, em altitude desde de 4m até mais de 1300m. As populações ocorreram em variações de temperatura de mais de 12°C em média e em regiões mais secas (77 mm³) e mais úmidas (177mm³).

Taxonomicamente essa espécie é considerada de difícil classificação, pois a variação morfológica é grande entre os indivíduos, o que acarretou uma grande lista de sinônimos (Souza; Morim, 2008). A espécie apresenta populações poliplóides com morfológicas entre si e ocorrem em diferentes locais, o que torna a espécie amplamente distribuída no Brasil.

Estes são indícios de que a poliploidia deve ter atuado na história evolutiva dessa espécie. As diferenças morfológicas entre os níveis de plodia são consideradas decorrentes das diferenças genéticas, contudo permanece desconhecido como essas diferenças afetam a distribuição espacial dos citótipos (Johnson; Husband; Burton, 2003). A explicação sugerida no presente trabalho é que as variações ecológicas e genéticas, por serem fatores que contribuem para o estabelecimento dos poliplóides (Husband, 2000), permitem que as espécies com diferentes níveis de plodia sejam amplamente distribuídas.

A variabilidade genética dos poliplóides convertida em tolerância ambiental ampla, permitiu o estabelecimento e manutenção das populações em regiões nas quais as condições ambientais eram diferentes. Os fatores ambientais diferentes representam, por sua vez, pressões seletivas diferentes que, atuando sobre população com variabilidade genética alta, são responsáveis pela diversificação dos táxons (Begon *et al.*, 2007)

O estudo de caso de uma das espécies analisadas nesse trabalho está descrito a seguir para elucidar melhor como a poliplodia atua ampliando a tolerância ecológica. *Eugenia uniflora* é uma espécie com representantes poliplóides e diplóides que ocorrem em diversos estados brasileiros. Além de diferir nos locais de ocorrência, as populações diferiram também em relação às condições ambientais.

As populações foram encontradas em dois tipos de solo, argissolo vermelho amarelo e cambiossolo háplico. As populações foram coletadas em quatro tipos de vegetação: savana, savana estépica arborizada área de tensão ecológica entre savana e floresta ombrófila, floresta ombrófila. A precipitação anual variou de 98 a 180mm³ entre as populações e a variação de temperatura anual foi de 6 a 13°C. As diferenças nos valores de radiação foram em torno de 100kw/dia/m² e as populações foram coletadas tanto ao nível do mar quanto em altitude superior a 700m.

As populações de *E.uniflora* apresentam variabilidade genética alta entre os indivíduos (Zucchi *et al.*, 2005) e faixas de tolerância ambiental amplas para diversos fatores ambientais, o que pode explicar a ocorrência da espécie do Brasil Central até o norte da Argentina (Bezerra *et al.*, 2004). Assim, como previsto, a poliploidia promoveu a formação dos citótipos poliplóides que, por terem variabilidade genética alta, apresentam tolerância ecológica ampla, o que permite que os citótipos ocorram em locais distintos entre si e, desse modo, a espécie apresenta-se amplamente distribuída.

A análise das espécies *E.punicifolia* e *E.uniflora* serve de indícios e corrobora as hipóteses propostas no trabalho. Mesmo assim, não é possível tornar robusta a hipótese inicial apenas demonstrando casos isolados. Por isso, os fatores ambientais de 61 populações de *Eugenia* foram comparadas e as diferenças descritas nos resultado. Aqui será feita uma breve discussão desses resultados em relação à afirmação de que a variabilidade genética dos poliplóides se traduz ecologicamente em tolerância ecológica.

Os primeiros fatores analisados foram os climáticos: variação da temperatura anual e nas estações; precipitação anual e nas estações; radiação anual e nas estações. O clima é um fator importante para o crescimento e estabelecimento da plantas, assim como controla a distribuição e locais nos quais as plantas podem sobreviver (Azócar *et al.*, 2007).

As diferenças de altitude entre populações diplóides e poliplóides foram investigadas, pois se sabe que as condições climáticas de regiões de altitude elevada são diferentes das regiões de baixa altitude (Azócar *et al.*, 2007). Assim, se as altitudes fossem diferentes, outros fatores ambientais também

seriam. O resultado obtido foi que os poliplóides ocorrem em altitudes mais elevadas que os diplóides.

Em altitude elevada as condições ambientais são consideradas mais drásticas (Mocochiski, 2006) o que exige dos indivíduos capacidade de sobreviver a fatores ambientais diferentes das regiões de baixa altitude. Conseqüentemente, para uma espécie que ocorre em baixas altitudes sobreviver e se estabelecer em regiões de elevada altitude, ela deve ter tolerância ambiental ampla aos fatores ambientais que mudam dependendo da altitude.

A temperatura é a condição ambiental que sabidamente muda em altitudes elevadas (Sakai; Lacher, 1987; Ricklefs, 2003). Nessa região, a temperatura mínima do ar é baixa, assim como a variação de temperatura entre as estações. Por outro lado, as variações de temperatura diárias são altas (ver Tabela 3). Isso faz da altitude uma variável importante no que diz respeito aos limites de distribuição das espécies vegetais uma vez que não são todas as espécies que suportam variações bruscas de temperaturas ou temperaturas baixas.

As populações poliplóides que ocorrem em regiões de elevada altitude, suportam as variações de temperatura que são significativamente maiores que das populações diplóides (ver Tabela 3). A poliploidia tornou mais amplos os limites de variação de temperatura suportada pelas espécies ao ampliar a tolerância a temperaturas baixas e variações diárias de temperatura.

O aumento na amplitude térmica pode ter efeitos em diversos processos fisiológicos, como, por exemplo a fotossíntese, com repercussões nas características ecológicas das espécies, como época de germinação das sementes (Mondo *et al.*, 2010). O efeito determinado nesse trabalho foi que os citótipos poliplóides, ao se estabelecerem em locais de altitude elevada, ampliaram a distribuição geográfica das espécies.

Todas as espécies estudadas que apresentaram citótipos poliplóides ocorreram em elevadas altitudes, com exceção de *E.monsenii*. A população poliplóide dessa espécie foi coleta em altitude baixa enquanto que a população

diplóide foi coleta a 750m de altitude. No caso de *E.monsenii* os citótipos ocorrem em altitudes inversas ao obtido para as outras espécies, mas a explicação é a mesma. Os poliplóides ocorrem em altitudes diferentes dos citótipos diplóides, conseqüentemente, as condições ambientais também diferem.

A precipitação é fator que regula o desenvolvimento das plantas. Muitas espécies vegetais não toleram o estresse hídrico tanto por excesso quanto falta de água no solo (Sá; Cruciani; Minami, 2004; Mingoti *et al.*, 2006). Assim, a quantidade e a forma como a precipitação está distribuída ao longo do ano numa região impõe limitações ao estabelecimento de espécies vegetais.

As populações poliplóides ocorreram onde o valor de precipitação é menor do que as populações diplóides. Tanto na quadra seca como na quadra chuvosa, a quantidade de precipitação foi significativamente menor nos locais de ocorrência dos poliplóides.

A menor quantidade de chuva está positivamente correlacionada com a menor disponibilidade de água para as plantas (Krupek; Fritz, 2011). Para que as plantas possam sobreviver à menor disponibilidade de água, uma série de mudanças fisiológicas, morfológicas e de desenvolvimento são desencadeadas para que elas possam sobreviver ao déficit hídrico (Nepomuceno *et al.*, 2001).

Todas essas alterações são provenientes do repertório genéticos das plantas e, como os poliplóides apresentam alta variabilidade genética, são capazes de tolerar ambientes nos quais a quantidade de chuvas é menor. Desse modo, as populações poliplóides apresentaram condição de maior escassez hídrica do que os diplóides, o que, de modo geral, ampliou os limites de tolerância das espécies para esse fator ambiental.

O nível de radiação é um fator climático capaz de influenciar a distribuição das espécies vegetais, uma vez que a energia luminosa é convertida em energia química responsável por todos os processos metabólicos das plantas (Zeiger; Taiz, 2006). A radiação não estar uniformemente distribuída e fatores como inclinação do eixo da Terra, por exemplo, fazem com que a incidência de radiação seja maior nos trópicos que

nas regiões temperadas e polares (Pereira *et al.*, 2006). A nebulosidade também afeta a quantidade de radiação que atinge a superfície terrestre, quanto maior a nebulosidade, maior a refletância e, desse modo, menos radiação atinge a superfície (Pereira *et al.*, 2006). Outros fatores que alteram a incidência de radiação são relevo, topografia, inclinação da superfície, tipo da superfície, umidade, precipitação hora do dia e estação do ano (Pereira *et al.*, 2006).

As plantas diferem quanto à tolerância aos níveis de radiação, o que é compreensível tendo em vista que a radiação pode ser alterada por tantos fatores e da sua importância para a sobrevivência das plantas (Zeiger; Taiz, 2006). Desse modo, existem plantas que toleram maior ou menor quantidade de radiação. Os autores costumam denominar plantas de sol e plantas de sombra para fazer referência à capacidade que os indivíduos têm de sobreviver à maior ou menor incidência de energia luminosa (Zeiger; Taiz, 2006).

O aumento de tolerância à quantidade de radiação recebida é, portanto, uma característica que pode trazer vantagens adaptativas para a espécie. Conforme descrito nos resultados, a quantidade de radiação direta recebida pelas populações poliplóides foi significativamente maior que a quantidade recebida pelas populações diplóides.

Os resultados indicam que os citótipos poliplóides são capazes de receber maiores quantidades de radiação, o que amplia os limites de tolerância ambiental das espécies tanto em relação a esse fator ambiental como pode ter efeitos sobre outros fatores. A capacidade de suportar maiores quantidades de radiação permite que os poliplóides se estabeleçam em áreas com vegetação mais aberta, nas quais a quantidade de luz que atingem as plantas é maior, como as savanas e campos. Essa previsão foi confirmada conforme será discutido a seguir.

O citótipo poliplóide de *E. aurata*, ao contrário da tendência geral, apresentou quantidade média de radiação anual menor do que o citótipo diplóide, o que não deixa de ser uma ampliação dos limites de tolerância. Nesse caso, dos limites inferiores de tolerância ambiental da espécie para a radiação solar direta. Indivíduos dessa espécie crescem sob quantidades

elevadas de radiação, sendo abundantes em áreas do cerrado em processo de regeneração (Bordini, 2007). A tolerância dos citótipos poliplóides a níveis mais baixos de radiação pode ser tornar uma vantagem para espécie, permitindo seu estabelecimento em locais nos quais a quantidade de radiação é menor.

Os solos são o substrato do qual as plantas retiram os nutrientes e água. Contudo, os solos são diferentes em relação a estrutura físico-química, a quantidade e tamanho dos aglomerados, e a proporção de elementos químicos, de matéria orgânica e húmus (Gliessman, 2001). Esses fatores alteram a quantidade e a disponibilidade de nutrientes e água. Conseqüentemente, as plantas possuem adaptações e, às vezes, especializações para ocorrer em determinados tipos de solo (Benites *et al.*, 2003).

As espécies de *Eugenia* foram coletadas em apenas três tipos de solo, argissolo vermelho amarelo, cambiossolo háplico e neossolo litólico. A freqüência de ocorrência observada nesses tipos de solo foi significativamente diferente da freqüência esperada para os 33 tipos de solo que ocorrem no território brasileiro. Dessa forma, a explicação para freqüência observada é que nesses solos os teores de nutrientes, de água, e dos demais fatores físico-químicos do solo, como acidez, alcalinidade, compactação, quantidade de matéria orgânica, devem estar nas condições suportadas pelas espécies de *Eugenia*, o que permitiu o desenvolvimento das mesmas.

A comparação das freqüências esperada e observada de tipos de solo entre poliplóides e diplóides indicou que tais populações diferiram em relação à classe neossolo litólico. Os neossolos compõem uma classe de solo que têm como característica serem pouco desenvolvidos em relação aos processos pedogenéticos (Jacomine, 2008, 2009). Conseqüentemente, a estrutura mecânica desse solo e suas características físico-químicas são diferentes em relação aos cambissolos e argissolos.

A espessura desse solo é pequena, não ultrapassando 50 cm (Mocochinski, 2006). Isso pode ser uma limitação ao crescimento radicular, principalmente de raízes pivotantes. A concentração dos nutrientes, como fósforo, e a disponibilidade de água podem ser baixas, o que também limita o

crescimento das plantas. Assim, as condições fornecidas por esse tipo de solo limitam o estabelecimento das espécies de plantas e podem ser consideradas adversas (Benites *et al.*, 2003).

Os solos nesse trabalho foram estudados de maneira generalizada, pois a identificação foi realizada a partir de mapas do IBGE e não por análise de amostras coletadas *in loco*. O solo é um fator ambiental que engloba vários outros fatores. Tais fatores influenciam a formação, a estrutura e a composição dos solos. Mesmo não tendo sido estudados individualmente, esses fatores foram incluídos na análise pelo menos indiretamente, uma vez que a classificação dos tipos de solo leva em consideração todos esses fatores.

Semelhante ao solo, o tipo de vegetação habitado por diplóides e poliplóides se torna importante nesse estudo, pois o fator ambiental tipo de vegetação resume vários fatores que não foram separadamente estudados no trabalho, mas estão inclusos por meio do estudo do primeiro, o que torna mais robustos os resultados. A ocorrência de representantes de uma espécie em mais de um tipo de vegetação é indicativo de tolerância ambiental ampla, principalmente se os tipos de vegetação diferem em relação aos principais fatores ambientais que condicionam o estabelecimento das plantas.

As populações poliplóides das espécies de *Eugenia* foram capazes de se estabelecer em tipos de vegetação diferentes dos citótipos diplóides. Nos casos nos quais diplóides e poliplóides ocorreram no mesmo tipo de vegetação, a altitude, o tipo de solo ou a quantidade de radiação foram diferentes.

As freqüências de tipos de vegetação observadas para os citótipos de *Eugenia* diferiram das freqüências esperadas pelo teste Qui-Quadrado. Isso significa que as espécies não se distribuem nos tipos de vegetação ao acaso.

Os poliplóides ocorreram com maior freqüência em savanas. Reunindo as freqüências de ocorrência em savana *sensu stricto* (38,09%), savana estépica arborizada (9,52%) e savana gramíneo-lenhosa (9,52%), cerca de 57% dos citótipos poliplóides foram encontrados em savanas.

A comparação das frequências observadas entre poliplóides e diplóides foi significativamente diferente das frequências esperadas, ocorrendo mais poliplóides em savana *sensu stricto* do que o esperado ao acaso, assim como em savana gramíneo-lenhosa, vegetação na qual apenas populações poliplóides foram coletadas.

Também não foram encontrados diplóides ocorrendo em refúgios altimontanos, apenas poliplóides. Esse fato contrasta com os resultados descritos na Europa. Nas regiões montanhosas desse continente, as populações diplóides são encontradas nas áreas que teriam atuado com refúgios de fauna e flora durante as mudanças climáticas ocorridas no Pleistoceno (Mráz *et al.*, 2011). O fato de que apenas populações de poliplóides foram encontradas em áreas de refúgios florestais corrobora com as hipóteses de que as mudanças climáticas ocorridas durante o Pleistoceno tenham sido mais amenas na América do Sul (Neffa; Fernández; 2001).

As espécies diplóides não teriam sido encontradas em refúgios florestais, pois as alterações nas condições ambientais não teriam sido tão drásticas como fora no continente europeu. Ao contrário das zonas de refúgio descritas para Europa, que teriam sido áreas com condições ambientais mais amenas, as zonas de refúgio do Brasil estão localizadas em elevadas altitudes, sob condições ambientais diferentes dos locais ao nível do mar. Os poliplóides então, dado a variabilidade genética e a capacidade de tolerar essas condições adversas, conseguiram colonizar esses refúgios que ocorrem em elevadas altitudes.

As populações diplóides ocorrem com maior frequência em áreas de tensão ecológica entre savanas e floresta ombrófila (27,5%). As áreas de tensão ecológica são regiões nas quais ocorrem dois tipos de vegetação (Araújo *et al.*, 2004). Essas áreas são comuns no Cerrado, bioma que é considerado um mosaico de tipos de vegetação e no qual a maior parte das espécies diplóides foi coletada. A frequência observada de diplóides coletados nas áreas de tensão ecológica e floresta ombrófila densa foram significativamente maiores que a frequência observada de poliplóides.

Os diplóides foram encontrados em tipos de vegetação característicos de clima mais ameno, onde os níveis pluviométricos são altos, a variação na temperatura é baixa, os tipos de solo profundos, com condições estruturais e químico-físicas adequadas para árvores de grande porte. Essa vegetação de porte florestal tem efeitos sobre a radiação que atinge a superfície. Áreas florestadas apresentam albedo baixo (coeficiente de reflexão da superfície), o que diminui a quantidade de radiação que chega à superfície e que é refletida. E como discutido, a radiação dos diplóides foi menor que dos poliplóides. Isso se deve a maior nebulosidade e precipitação nessas áreas (Pereira *et al.*, 2006). Dessa forma, pode-se dizer que os fatores ambientes dos locais nos quais as populações diplóides ocorrem são “amenas”.

A PCA separou as populações de *Eugenia* em quatro grupos. A divisão dos grupos reflete a região na qual da população ocorre, assim, populações que estão em regiões nas quais as condições ambientais são similares, ficaram no mesmo grupo (ver Figura 7(A) e Gráfico 3). As populações tanto diplóides como poliplóides coletadas nas regiões nordeste e as coletadas próximas ao mar foram influenciadas principalmente pelo fator precipitação (ver Figura 7 (B)).

As populações coletadas no nordeste foram influenciadas pela precipitação na estação seca e as populações coletadas no litoral foram agrupadas pelas similaridades na precipitação anual e na estação chuvosa. As populações poliplóides coletadas na região sudeste e central-oeste foram agrupados pela altitude enquanto que as populações diplóides coletadas nessa região responderam principalmente a similaridades nos valores da radiação.

As variáveis ambientais que influenciaram cada grupo correspondem, portanto, aos fatores mais característicos de cada região, os quais apresentaram variância similar entre os componentes. É sabido que a região nordeste é caracterizada pelos baixos índices pluviométricos e longos períodos de estiagem, de forma que a precipitação na estação seca foi a principal variável a influenciar os componentes desse grupo. Os poliplóides das regiões sudeste e centro oeste foram coletados em elevadas altitudes, por isso essa foi a variáveis mais associadas a essas populações.

As populações localizadas próximas ao litoral, em florestas ombrófila densa, apresentam altos índices pluviométricos, desse modo, foram a precipitação anual e na estação chuvosa as variáveis mais associadas às populações desse grupo. As populações diplóides coletadas nas regiões sudeste e centro oeste estavam em regiões florestadas que condicionam a entrada de radiação na superfície, por isso essa foi variável que mais influenciou os representantes desse grupo.

Analisados conjuntamente, as condições ambientais, a estrutura espacial e a fitofisionomia constituem o conceito de bioma (Coutinho, 2006). Os níveis altitudinais e os tipos de solo também formam biomas distintos, assim conceituam-se os zonobiomas, orobiomas e pedobiomas (Walter, 1986). Diplóides e poliplóides mostram tendência de ocorrer em biomas diferentes, os quais podem ser distinguidos tanto pelas condições ambientais, distribuição espacial e fitofisionomia (zonobioma), como pela altitude (orobioma) ou pelo tipo de solo (pedobioma), conforme visto anteriormente.

A ocorrência de espécies em diferentes biomas é possível (Coutinho, 2006). Contudo, para que a mesma espécie seja encontrada em diferentes biomas, ela deve apresentar adaptações para cada bioma e desse modo, tolerância aos fatores ambientais que os distinguem. O fato de poliplóides e diplóides da mesma espécie ocorrerem em biomas diferentes corrobora com a hipótese de que as espécies com diferentes níveis de plodia apresentarem tolerância ecológica ampla, ou escrito de outra maneira, a poliploidia amplia a tolerância ecológica das espécies.

Os poliplóides parecem ter adaptação a tipos de solos “adversos” com alto teor de alumínio ou mal formados, o que pode explicar os poliplóides terem sido encontrados principalmente em savanas. A disponibilidade de água nesses solos é baixa, esse fato associado à baixa precipitação e à declividade elevada do terreno, típica de elevadas altitudes, contribui para a situação de escassez hídrica.

As condições se tornam ainda mais adversas quando as variações bruscas de temperatura e a quantidade de radiação são levadas em consideração. Assim, de um modo geral, as condições ambientais das

populações poliplóides são diferentes e mais adversas que das populações diplóides.

Conclusão

As previsões formuladas foram testadas estatisticamente e corroboraram a hipótese inicial. A poliploidia amplia a tolerância ambiental das espécies que apresentam citótipos poliplóides, pois permite que as populações poliplóides ocorram em locais distintos tanto espacialmente como climatologicamente das populações diplóides. Assim, a espécie como um todo apresenta uma ampla distribuição geográfica, ocorrendo em diferentes condições ambientais, tipos de solo, de vegetação e de biomas.

Referencial Bibliográfico

- Aguiar, W.M.; Gaglianone, M.C. 2012. Euglossine bee communities in small forest fragments of the Atlantic Forest, Rio de Janeiro state, southeastern Brazil (Hymenoptera, Apidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 56:210-219.
- Almeida, E.A.B.; Santos, C.M.D 2011. Lógica da Biogeografia de Vicariância, pp. 52-64. In: Biogeografia da América do Sul: padrões e processos. (Cláudio J.B. de Carvalho e Eduardo A.B. Almeida, eds.). São Paulo: Roca, 306p.
- Arantes, A.A.; Monteiro, R. 2002. A família Myrtaceae na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia, Minas Gerais, Brasil. *Lundiana*. 3:111-127.
- Azócar, A.; Rada, F.; García-Núñez, C. 2007. Functional characteristics of the arborescent genus *Polylepis* along a latitudinal gradient in the high andes. *Interciencia*, 32(10): 663-668.
- Araújo, J.F.V.; Silva, R.C.; Júnior, J.C.; Abreu, S.B.; Pereira, R.F.; Amendola, P.L.; Ferreira, J.D.C.A.; Kaul, P.F.T.; Oliveura, P.T.T.M.; Pereira, B.A.S.; Gonzalez, S.R.; Couto, L.L. 2004. Vocabulário básico de recursos naturais e meio ambiente. 2ª ed. IBGE: Rio de Janeiro. 332p.
- Begon, M.; Townsend, C. R.; Haper, J. L. 2007. *Ecologia: de indivíduos a ecossistemas*. Porto Alegre: Artemed. 719p.

- Benites, V.M.; Caiafa, A.N.; Mendonça, E.S.; Schaefer, C.E.; Ker, J.C. 2003. Solos e vegetação nos complexos ruprestes de altitude da Mantiqueira e do Espinhaço. *Floresta e Ambiente*, 10:76-85.
- Bezerra, J. E. F.; Lederman, I. E.; Júnior, J. F. D.; Alves, M. A. 2004. Comportamento da pitangeira (*Eugenia uniflora* L.) sob irrigação na região do Vale do rio Moxotó, Pernambuco. *Revista Brasileira de Fruticultura*, 26:177-179.
- Biondo, E.; Miotto, S. T. & Schifino-Wittmann, M.T. 2005. Números cromossômicos e implicações sistemáticas em espécies da subfamília Caesalpinoideae (Leguminosae) ocorrentes na região sul do Brasil. *Revista Brasileira Botânica*, 28:797-808.
- Blumenschein, A. 1960. Estudo sobre a evolução no subgênero *Cyrtolaelia* (Orchidaceae). Tese de Livre-Docência. Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba, São Paulo. Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas. Orientador: Prof.º Dr. Frederico Gustavo Brieger.
- Bordini, M.C.P. 2007. Manejo da regeneração natural de vegetação de cerrado, em áreas de pastagem, como estratégia de restauração da fazenda Santa Maria do Jauru, município de Porto Esperidão, MT. Dissertação de Mestrado, Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba, São Paulo. Orientador: Ricardo Ribeiro Rodrigues.
- Buggs, R.J.A.; Soltis, P.S.; Soltis, D.E. 2011. Biosystematic relationships and the formation of polyploids. *Taxon*, 60:324-332.
- Comai, L. 2005. The advantages and disadvantages of being polyploids. *Nature Reviews Genetics*, 6:836-846.
- Conceição, A.S.; Queiroz, L.P.; Lewis, G.P.; Andrade, M.J.G.; Almeida, P.R.M.; Schnadelbach, A.S.; Berg, C.V.D. 2009. Phylogeny of *Chamaecrista* Moench (Leguminosae-Caesalpinoideae) based on nuclear and chloroplast DNA regions. *Taxon*, 58:1168-1180.
- Consendai, A.C.; Rodewald, J.; Hörandl, E. 2011. Origin and distribution of autopolyploids via apomixes in the alpine species *Ranunculus kuepferi* (Ranunculaceae). *Taxon*, 60:355-364.
- Costa, I.R.; Forni-Martins, E.R. 2006 Chromosome studies in *Eugenia*, *Myrciaria* and *Plinia* (Myrtaceae) from southeastern Brazil. *Australian Journal of Botany*, 54: 409- 415.

- Costa, I.R.; Forni-Martins, E.R. 2007. Chromosome studies in species of *Gomidesia*, *Marlierea*, *Myrceugenia* and *Myrcia* (Myrtaceae, subtribe Myrciinae). *Kew Bulletin*, 62:113-118.
- Costa, I.R.; Dornelas, M.C; Forni-Martins, E.R. 2008. Evolution of nuclear DNA contents among Neotropical Myrtaceae (fleshy-fruited Myrtaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 276:209–217.
- Costa, I.R. 2009. Estudos evolutivos em Myrtaceae: aspectos cototaxômicos e filogenéticos em Myrteae, enfatizando *Psidium* e gêneros relacionados. Tese de Doutorado, Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo. Doutorado em Biologia Vegetal. Orientadora: Eliana Regina Fortini-Martins.
- Coutinho, L.M. 2006. O conceito de bioma. *Acta Botanica Brasilica*, 20:13-23.
- Diniz-Filho, J.A.F.D; Araújo, M.B. 2011. Macroecologia e Mudanças Climáticas, pp. 151-161. In: *Biogeografia da América do Sul; padrões e processos*. (Carvalho, C.J.B.; Almeida, E.A.B., eds.). Brasil: Editora Roca.
- Fowler, N.L; Levin, D. A. 1984. Ecological constraints on the establishment of a novel polyploidy in competition with its diploid progenitor. *America Naturalista*, 124:703-742.
- Gliessman, S.R. 2001. *Agroecologia: processos ecológicos em agricultura sustentável*. Porto Alegre: Universidade/UFRGS. 653p.
- Govaerts, R.; Sobral, M.; Ashton, P.; Barrie, F.; Holst, B.K.; Landrum, L.R.; Matsumoto, F.; Mazine, F.F.; Lughadha, E.N.; Proença, C.; Soares-Silva, L.H.; Wilson, P.G.; Lucas, E. 2012. *World checklist of Myrtaceae*. Kew: Royal Botanic Garden. 455p.
- Guerra, M. S. 1988. *Introdução à citogenética geral*. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan. 154p.
- Harlan, J.R.; Wet, J.M.J. 1975. On Ö Winge and a prayer: the origins of polyploidy. *The Botanical Review*, 41(4):311-390.
- Husband, B.C. 2000 Constraints on polyploid evolution: a test of the minority cytotype exclusion principle. *Proceedings Royal Society of London Series B. Biological Sciences*, 267:217–223.
- Jacomine, P.K.T. 2008, 2009. A nova classificação brasileira de solos. *Anais da Academia Pernambucana de Ciências Agrônomicas, Recife*, 5,6: 161-179.

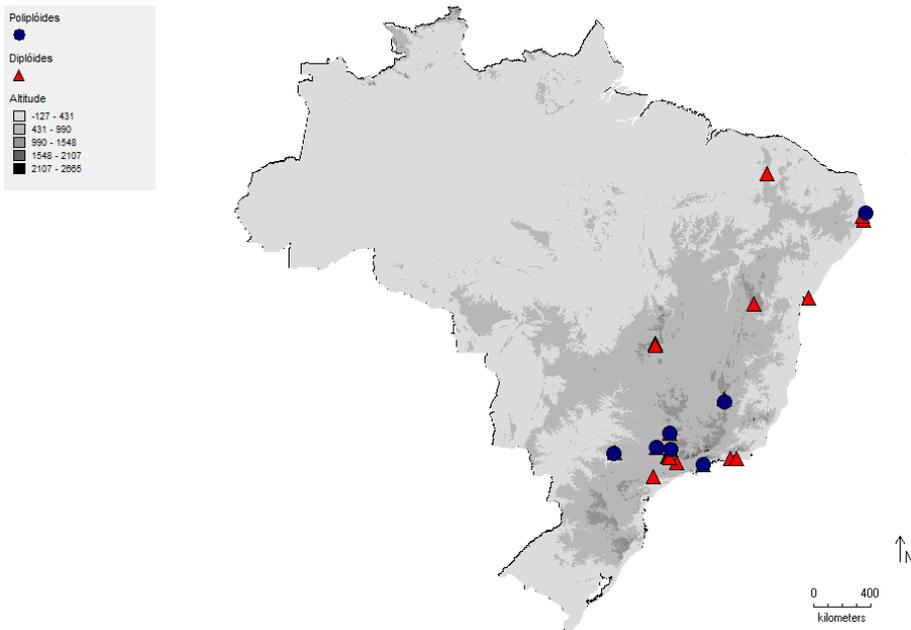
- Johnson, M.T.J.; Husband, B.C.; Burton, T.L. 2003. Habitat differentiation between diploid and tetraploid *Galax urceolata* (Diapensiaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 164:703-710.
- Júnior, P.M.; Siqueira, M.F. 2009. Como determinar a distribuição potencial de espécies sob uma abordagem conservacionista? *Megadiversidade*, 5(1-2): 65-76.
- Leitch, I.J.; Bennet, M.D. 1997. Polyploidy in angiosperms. *Trends in Plant Science*, 2:470-476.
- Levin, D.A. 2002. *The role of chromosomal change in plant evolution*. Oxford: Oxford University Press. 240p.
- Lucas, E.J.; Harris, S.A.; Mazine, F.F.; Belsham, S.R.; Lughadha, E.M.N.; Telford, A.M.; Chase, W. 2007. A suprageneric phylogeny of tribe Myrteae (Myrtaceae) with biogeographical analysis and morphological discussion. *Taxon*. 55:1105-1128.
- Kearney, M. 2005. Hybridization, glaciations and geographical parthenogenesis. *Trends in Ecology & Evolution*, 20:495-502.
- Kellis, M.; Birren, B.W.; Lander, E.S. 2004. Proof and evolutionary analysis of ancient genome duplication in the yeast *Saccharomyces cerevisiae*. *Nature*, 428:617-624.
- Krupek, R.A.; Fritz, R.B. 2011. Avaliação da retenção de água no solo sob diferentes usos na região de Floresta Ombrófila Mista da região centro-sul do Paraná. *Ambiência Guarapuava*, 7:317-328.
- Machado, R.B.; Neto, M.B.R.; Silva, S.M.; Camargo, G.; Pinto, E.; Fonseca, R.L.; Nogueira, C.; Ribeiro, A.P. 2009. Integrando padrões e processos para planejar sistemas regionais de unidades de conservação. *Megadiversidade*, 5(1-2): 54-64.
- Majure, L.C.; Judd, W.S.; Soltis, P.S.; Soltis, D.E. 2012. Cytogeography of the Humifusa clade of *Opuntia* s.s Mill. 1754 (Cactaceae, Opuntioideae, Opuntieae): correlations with pleistoceno refugia and morphological traits in a polyploid complex. *Comparative Cytogenetics*, 6:53-77.
- Melo, C. A. F. 2009. Estudo citogenético e molecular em nove espécies do gênero *Solanum* L. (Solanaceae A. Juss). Dissertação de Mestrado, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, Pernambuco. Mestrado em Melhoramento Genético de Plantas. Orientador: Reginaldo de Carvalho.

- Mingoti, R.; Flecha, P.A.N.; Duarte, S.N.; Cruciani, D.E. 2006. Efeito de velocidades de rebaixamento do nível freático em diferentes períodos de desenvolvimento da cultura da alface. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, 10:10-16.
- Mingoti, S.A. 2007. Análise de dados através de métodos de estatística multivariada: uma abordagem aplicada. Belo Horizonte: Editora UFMG. 297p.
- Mocochinski, A. Y. 2006. Campos de altitude na Serra do Mar paranaense: aspectos florísticos e estruturais. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Paraná. Mestrado em Ecologia e Conservação. Orientador: Sandro Menezes Silva.
- Mondo, V.H.V.; Carvalho, S.J.P.; Dias, A.C.R.; Filho, J.M. 2010. Efeitos da luz e temperatura na germinação de sementes de quatro espécies de plantas daninhas do gênero *Digitaria*. *Revista Brasileira de Semente*, 32:131-137.
- Moore, A.J.; Bartoli, A.; Tortosa, R.D.; Baldwin, B.G. 2012. Phylogeny, biogeography, and chromosome evolution of the amphitropical genus *Grindelia* (Asteraceae) inferred from nuclear ribosomal and chloroplast sequence data. *Taxon*, 61:211-230.
- Mráz, P.; Singliarová, B.; Urfus, T.; Krahulec, F. 2008. Cytogeography of *Pilosella officinarum* (Compositae): altitudinal and longitudinal differences in ploidy level distribution in the Czech Republic and Slovakia and the general pattern in Europe. *Annals of Botany*, 101:59-71.
- Morettin, P. A.; Bussab, W. O. 2010. *Estatística Básica*. 6ª ed. São Paulo: Saraiva. 540p.
- Müntzing, A. 1936. The evolutionary significance of autopolyploidy. *Hereditas*, 21:263-378.
- Nascimento, A.R.T.; Longhi, S.J.; Brena, D.A. 2001. Estrutura e padrões de distribuição espacial de espécies arbóreas em uma amostra de floresta ombrófila mista em Nova Prata, RS. *Ciência Florestal*, 11:105-119.
- Neffa, V.G.S.; Fernández, A. 2001. Cytogeography of the American *Turnera sidoides* L. complex (Turneraceae, Leiocarpea). *Botanical Journal of the Linnean Society*. 137:189-196.
- Nepomuceno, A.L.; Neumaier, N.; Farias, J.R.B.; Oya, T. 2001. Tolerância à seca em plantas: mecanismos fisiológicos e moleculares. *Biotecnologia, Ciência e Desenvolvimento*, 23:12-18.

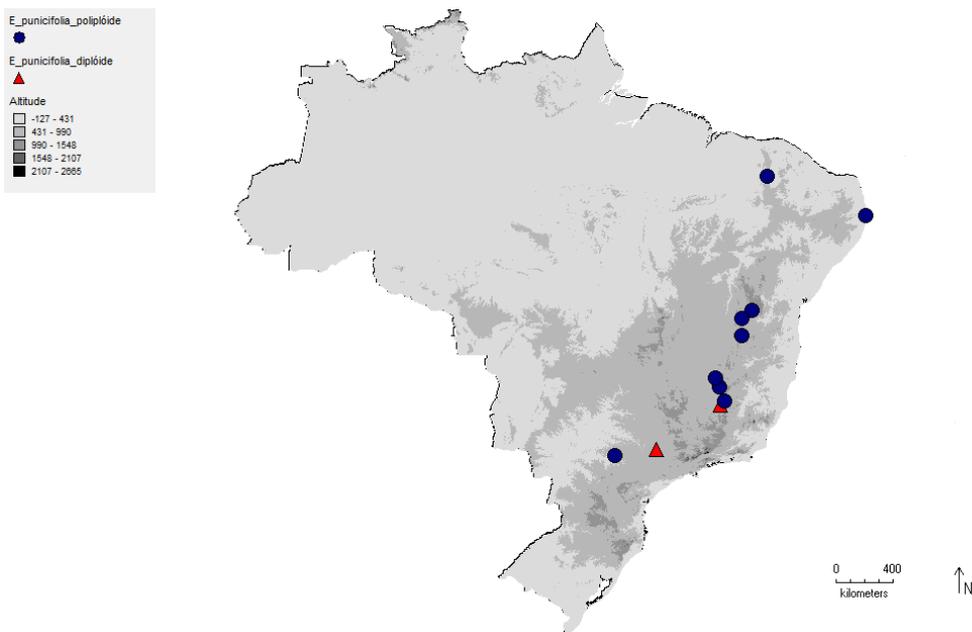
- Nogueira, C.; Valdujo, P.H.; Paese, A.; Neto, M.B.R.; Machado, R.B. 2009. Desafios para identificação de áreas para conservação da biodiversidade. *Megadiversidade*, 5(1-2): 43-53.
- Oliveira, V.A.; Souza, C.G.; Macedo, E.L.R.; Silva, R.C.; Silva, G.B.; Rios, A.J.W.; Fraga, A.G.C.; Oliveira, V.; Vieira, P.C.; Shimizu, S.H.; Costa, N.L.; Fortunato, A.F.; Botelho, R.G.M.; Dariva, T.A.; Azevedo, W.P.; Lima, E. 2007. *Manual técnico de pedologia*. 2ª ed. IBGE: Rio de Janeiro. 316p.
- Osborn, T.C.; Pires, J.C.; Birchler, J.A.; Auger, D.L.; Chen, Z.L.; Lee, H.S.; Comai, L.; Madlung, A.; Doerge, R.W.; Colot, V.; Martienssen, P.A. 2003. Understanding mechanisms of novel gene expression in polyploids. *Trends in Genetics*, 19:141-147.
- Otto, S.P.; Whitton, J. 2000. Polyploid incidence and evolution. *Annual Review of Genetics*, 34:401-437.
- Peirson, J.A.; Reznicek, A.A.; Semple, J.C. 2012. Polyploidy, infraspecific cytotype variation, and speciation in Goldenrods: The cytogeography of *Solidago* subsect. *Humilies* (Asteraceae) in North America. 2012. *Taxon*, 61:197-210.
- Pereira, E. B.; Martins, F. R.; Abreu, S. L.; Rütger, R. 2006. *Atlas Brasileiro de Energia Solar*. São José dos Campos: INEP. 60p.
- Queiroz, L. P. 2009. *Leguminosas da caatinga*. Feira de Santana: Editora Universitária UEFS. 443p.
- Ramsey, J.; Schemske, D.W. 1998. Pathways, mechanisms and rates of polyploid formation in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29:467-501.
- Ramsey, J.; Schemske, D.W. 2002. Neopolyploidy in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33:589-639.
- Ricklefs, R.E. 2003. *A economia da natureza*. 3ª ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 503p.
- Romagnolo, M.B.; Souza, M.C. 2006. O gênero *Eugenia* L. (Myrtaceae) na planície de alagável do alto do rio Pará, estados de Mato Grosso do Sul e Paraná, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 20:529-548.
- Sá, J.S.; Cruciani, D.E.; Minami, K. 2004. Efeitos de inundações temporárias do solo em plantas de ervilha. *Horticultura Brasileira*, 22:50- 54

- Sakai, A.; Larcher, W. 1987. *Frost survival of plants. Responses and adaptation to freezing stress. Ecological Studies*. New York: Springer. 332p.
- Schifino-Wittmann, S.W.; Dall'Agnol, M. 2001. Gametas não reduzidos no melhoramento de plantas. *Ciência Rural*, 31:169-175.
- Schifino-Wittmann, M. T. 2004. Poliploidia e seu impacto na origem e evolução das plantas silvestres e cultivadas. *Revista Brasileira de Agrociência*, 10:151-157.
- Schlaepfer, D.R.; Edwards, P.J.; Semple, J.C.; Billeter, R. 2008. Cytogeography of *Solidago gigantea* (Asteraceae) and its invasive ploidy level. *Journal Biogeography*, 35:2119-2127.
- Silveira, R.M. 2011. Citotaxonomia e evolução cariotípica de espécies de *Chamaecrista* Moench. (Leguminosae-Caesalpinioideae). Trabalho de Conclusão de Curso, Universidade Federal do Ceará. Curso de Ciências Biológicas. Orientador: Itayguara Ribeiro da Costa.
- Soejima, A.; Park, J.; Morita, T.; Ito, M. 2005. Cytogeography of the *Aster ageratoides* complex (Asteraceae) in Korea. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica Journal*, 56:97-104.
- Soltis, D.E.; Soltis, P.S., Schemske, D.W.; Hancock, J.F.; Thompson, J.N.; Husband, B.C.; Judd, W.S. 2007. Autopoliploidy in Angiosperms: Have we grossly underestimated the number of species? *Taxon*, 56:13-30.
- Soltis, D.E.; Buggs, R.J.A.; Doyle, J.J.; Soltis, P.S. 2010 What we still don't know about polyploidy. *Taxon*, 59:1387-1403.
- Sosa, M.M.; Seijo, G.J.; Fernández, A. 2009. Cytogeography analysis of southern South American species of *Stemodia* (Scrophulariaceae). *Annales Botanici Fennici*, 46:389-396.
- Souza, M. C.; Morim, M. P. 2008. Subtribos Eugeniinae O. Berg e Myrtinae O. Berg (Myrtaceae) na Restinga da Marambaia, RJ, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 22(3): 652-683.
- Stebbins, G.L. 1950. *Variation and evolution in plants*. New York: Comumbia University Press.
- Stebbins, G.L. 1971. *Chromosomal evolution in higher plants*. London: Addison Wesley Publishing Company. 216p.

- Thompson, J.N.; Nuismer, S.L.; Merg, K. (2004) Plant polyploidy and the evolutionary ecology of plant/animal interactions. *Biological Journal of the Linnean Society*, 82:511–519.
- Via, S.; Gomulkiewicz, R.; Jong, G.D.; Scheiner, S.M.; Schlichting, C.D.; Tienderen, P.H.V. 1995. Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. *Tree*, 10:212-217.
- Walter, H. 1986. *Vegetação e Zonas Climáticas: Tratado de Ecologia global*. São Paulo: E.P.U. 330p.
- Wet, J.M.J. 1980. Origins of polyploids. *Basic Life Sciences*, 13:3-15.
- Wood, T.E.; Takebayashi, N.; Barkey, M.S.; Mayrose, I.; Greenspoon, P.B.; Reiseberg, L.H. 2009. The frequency of polyploid speciation in vascular plants. *Proceeding of the National Academy of the Sciences*, 106:13875-13879.
- Zanella, F.C.V. 2011. Evolução da biota da diagonal de formações abertas secas da América do Sul, pp. 198-220. In: Biogeografia da América do Sul: padrões e processos. (Cláudio J.B. de Carvalho e Eduardo A.B. Almeida, eds.). São Paulo: Roca, 306p.
- Zeiger, E.; Taiz, L. 2006. *Fisiologia Vegetal*. Porto Alegre: Artmed. 820p.
- Zucchi, M.I.; Pinheiro, J.B.; Chaves, L.J.; Coelho, A.S.G.; Couto, M.A.; Morais, L.K.; Vencovski, R. 2005. Genetic structure and gene flow of *Eugenia dysenterica* natural populations. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 40:975-980.
- Zuur, A.F; Leno, E.N.; Meesters, E.H.W.G. 2009. *A Beginner's guide to R*. New York: Springer. 218p.

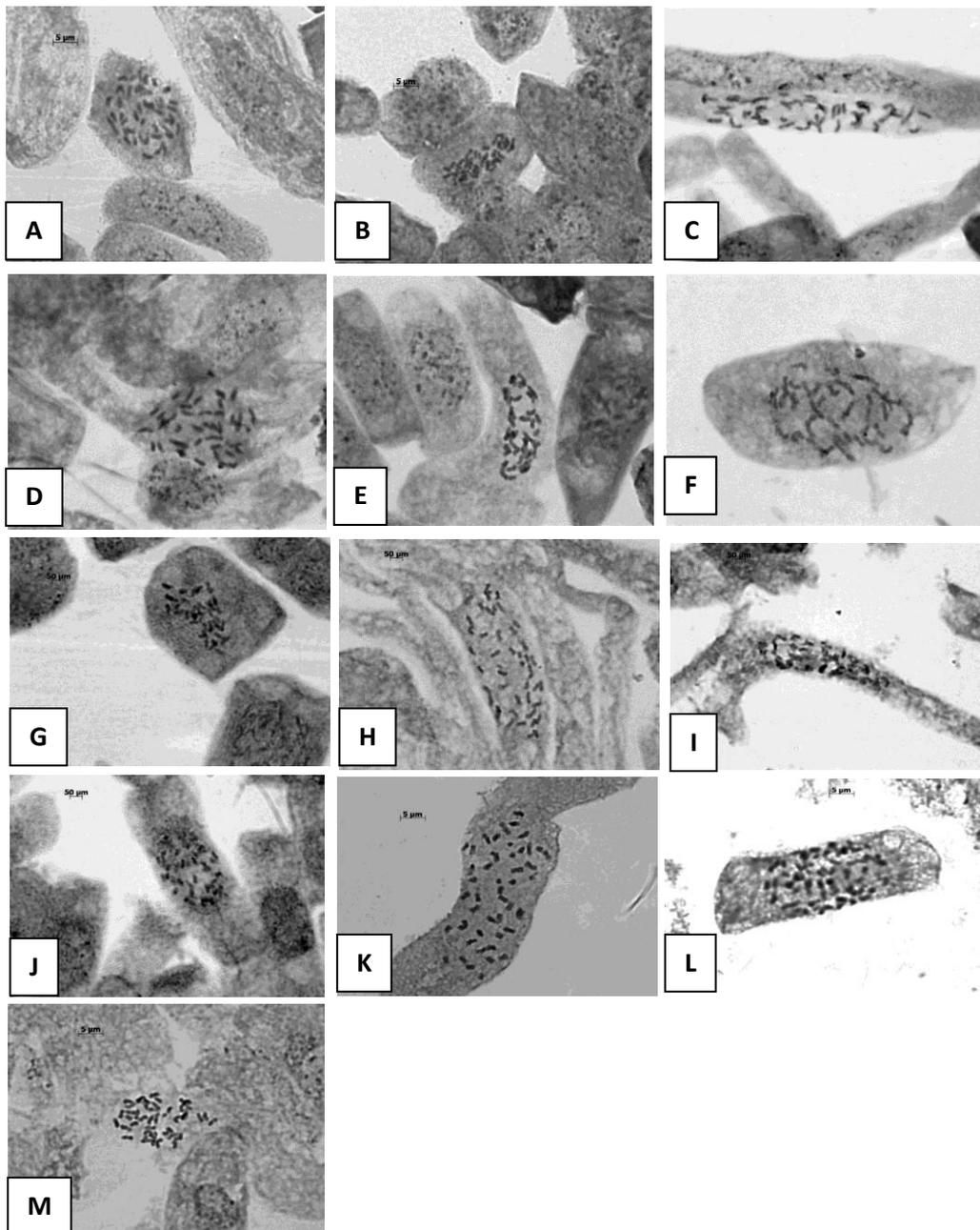


Mapa 1. Populações de espécies de *Eugenia* plotadas em *shape* de altitude do Brasil. As populações diplóides estão representadas por triângulos vermelhos e as populações poliplóides por círculos azuis.



Mapa 2. Populações de espécies de *Eugenia puniceifolia* plotadas em *shape* de altitude do Brasil. As populações diplóides estão representadas por triângulos vermelhos e as populações poliplóides por círculos azuis.

Prancha 1. Metáfases mitóticas das espécies de *Eugenia* com número cromossômico poliplóide. Legenda: A) *E.punicifolia* (pop6, 2n=33); (B) *E.punicifolia* (pop 9,2n=33); (C) *E.punicifolia* (pop2, 2n=44); (D) *E.punicifolia* (pop3, 2n=44); (E) *E.punicifolia* (pop4, 2n=33); (F) *E.punicifolia* (pop5, 2n=44); (G) *E.punicifolia* (pop6, 2n=33); (H) *E.punicifolia* (pop7, 2n=44); (I) *E.punicifolia* (pop8, 2n=44); (J) *E. pitanga* (pop1, 2n=44); (K) *E.mooseni* (pop2, 2n=44); (L) *Eugenia* sp.2 (2n=55); (M) *E. aurata* (pop2, 2n=44).



Prancha 2. Metáfases mitóticas das espécies de *Eugenia* com número cromossômico diplóide. Legenda: (A) *E. sect. glomeratae*; (B) *E. dichotoma*; (C) *E. dysenterica* (pop2); (D) *E. klothschiana* (pop1); (E) *E. klothschiana* (pop2); (F) *E. uniflora* (pop1); (G) *E. piauienses*; (H) *E. uniflora* (pop1); (I) *E. uniflora* (pop2); (J) *E. uniflora* (pop3); (K) *E. bracteata*; (L) *Eugenia* sp.1; (M) *E. pitanga* (pop1).

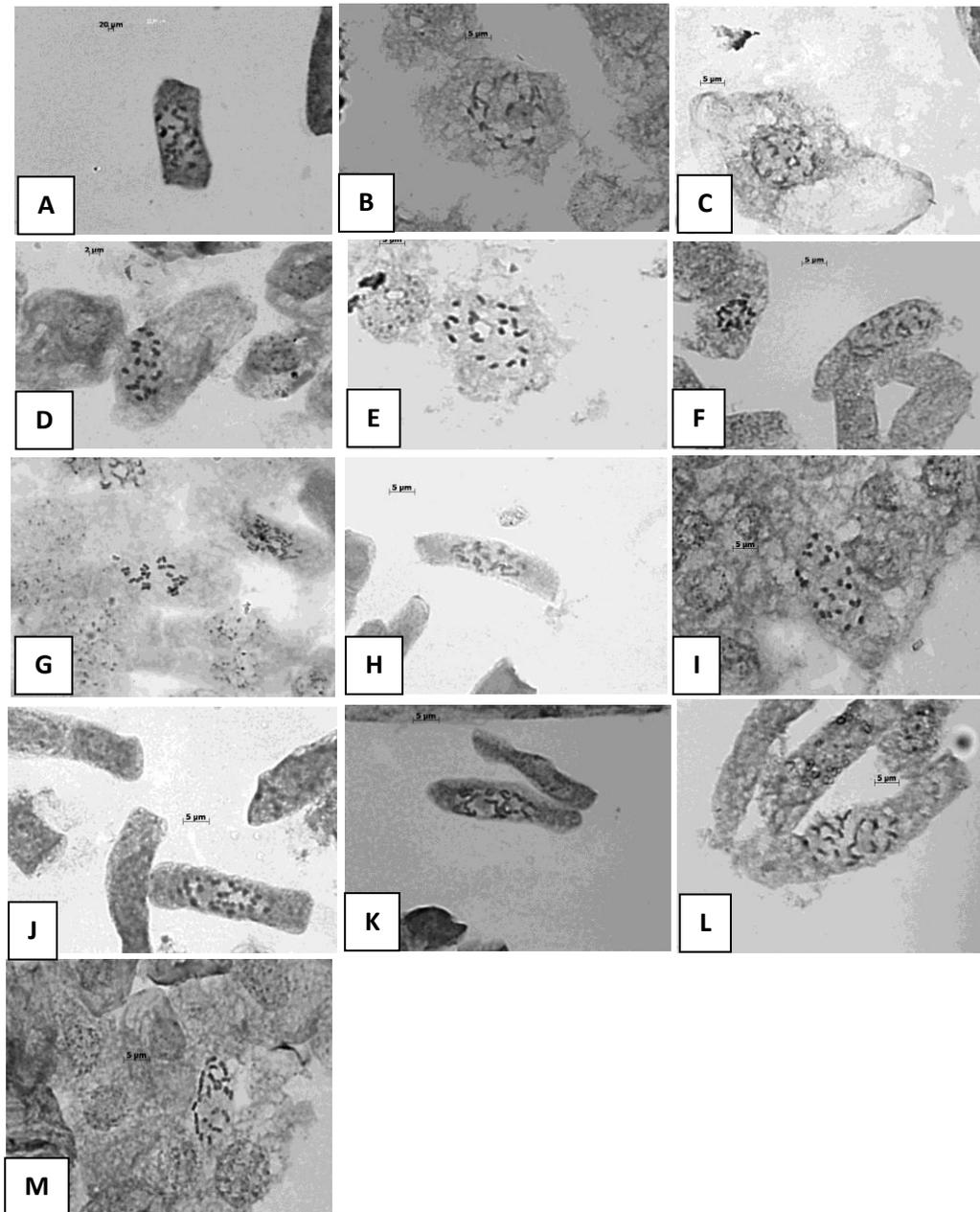


Tabela 1. Números cromossômicos em espécies de *Eugenia* encontrados na literatura e registrados neste trabalho. (*n*) número cromossômico gamético e (*2n*) somático. (*) populações analisadas nesse trabalho.

Espécie	2n	Número do coletor	Local	Referências
<i>E.aurata</i> (pop1)	22		Mogi Guaçu, SP	Forni-Martins; Martins (2000)
<i>E.aurata</i> (pop2)*	44	IRC 429	Itirapina, SP	Este trabalho
<i>E.bimarginata</i>	32		Itirapina, SP	Forni-Martins; Martins (2000)
<i>E.bracteata</i> *	22	IRC 434	Campinas, SP	Costa; Forni-Martins (2006)
<i>E.brasiliensis</i> (pop1)	22	IRC 484	Itirapina, SP	Costa; Forni-Martins (2006)
<i>E.brasiliensis</i> (pop2)	22	IRC 505	Assis, SP	Costa; Forni-Martins (2006)
<i>E.crenata</i>	22		Jardim Botânico, DF	Costa et al. (2008)
<i>E.cyclophyla</i>	22		Salvador, BA	Cairo et al. (2009)
<i>E.dichotoma</i> *	22		Ubatuba, SP	Este trabalho
<i>E.dysenterica</i> (pop1)	33	IRC 455	Serra do Cipó, MG	Costa; Forni-Martins (2006)
<i>E.dysenterica</i> (pop2)*	22		Jardim Botânico, DF	Costa; Forni-Martins (2006)
<i>E.florida</i>	22		Acebrugo, RJ	Costa (2009)
<i>E.hirta</i>	44		Goiana, PE	Amorim et al. (2012)
<i>E.hyemalis</i> (pop1)	22, 44	IRC 693	Serra do Cipó, MG	Costa et al. (2008)
<i>E.hyemalis</i> (pop2)	22	IRC 426	Atibaia, SP	Costa; Forni-Martins (2006)
<i>E.hyemalis</i> (pop3)	44	IRC 455	Serra do Cipó, MG	Costa; Forni-Martins (2006)
<i>E.involucrata</i>	22	IRC 434	Campinas, SP	Costa et al. (2008)
<i>E.klotzschiana</i> (pop1)*	22, 33		Itirapina, SP	Costa; Forni-Martins (2006)
<i>E.klotzschiana</i> (pop2)*	22	IRC 637	Brasília, DF	Costa; Forni-Martins (2006)
<i>E.linearifolia</i>	22	IRC 774	Ouro Verde	Costa (2009)
<i>E.luschnathiana</i>	22		Recife, PE	Pedrosa et al. (1999)
<i>E.malaccensis</i>	22		Recife, PE	Pedrosa et al. (1999)
<i>E.mosenii</i> (pop1)	22	IRC 512	Sete Barras, SP	Costa; Forni-Martins (2006)
<i>E.mosenii</i> (pop2) *	44		Ubatuba, SP	Este trabalho
<i>E.multicostata</i>	22		Ubatuba, SP	Costa et al. (2008)
<i>E.piauiensis</i> *	22		Serra das Almas, CE	Este trabalho
<i>E.pitanga</i> (pop1)*	22, 44	IRC 492	Mogi Guaçu, SP	Costa; Forni-Martins (2006) Este trabalho
<i>E.pitanga</i> (pop2)*	22	IRC 505	Assis, SP	Costa; Forni-Martins (2006) Este trabalho
<i>E.pyrififormes</i>	33			Costa; Forni-Martins (2006)
<i>E.punicifolia</i> _pop1	22	IRC 492	Itirapina, SP	Costa; Forni-Martins (2007)
<i>E.punicifolia</i> _pop2 *	44		Cardeal Mota, MG	Este trabalho
<i>E.punicifolia</i> _pop3 *	33, 44	IRC 701	Serra do Cipó, MG	Este trabalho
<i>E.punicifolia</i> _pop4 *	33	IRC 648	Assis-SP	Costa; Forni-Martins (2006)
<i>E.punicifolia</i> _pop5 *	33, 44		Serra do Cabral-MG	Este trabalho Costa; Forni-Martins (2006)
<i>E.punicifolia</i> _pop6*	44	IRC 760	Rio de Contas-BA	Este trabalho
<i>E.punicifolia</i> _pop7 *	44	IRC 755	Brejo Esmeraldas-BA	Este trabalho
<i>E.punicifolia</i> _pop8*	33		Brejo Ametista BA	Este trabalho

<i>E.punicifolia_pop9*</i>	44		Serra das Almas	Este trabalho
<i>E.punicifolia_pop10</i>	22	IRC 687	Serra do Cipó, MG	Costa; Forni-Martins (2006)
<i>E.punicifolia_pop11</i>	44		Goiana, PE	Amorim <i>et al.</i> (2012)
<i>E.uniflora_pop1*</i>	22	IRC 420	Campinas, SP	Este trabalho
<i>E.uniflora_pop2*</i>	22		Campinas, SP	Este trabalho
<i>E.uniflora_pop3*</i>	22	IRC 603	Maricá, RJ	Este trabalho
<i>E.uniflora_pop4*</i>	22	IRC 491	Itirapina, SP	Este trabalho
<i>E.uniflora_pop5</i>	22		Rio de Janeiro, RJ	Costa <i>et al.</i> (2008)
<i>E.uniflora_pop6</i>	22		Itirapina, SP	Costa (2009)
<i>E.uniflora_pop7</i>	22		Igarassu, PE	Amorim <i>et al.</i> (2012)
<i>E.stigmatorosa</i>	22	IRC 782	Campinas,SP	Costa <i>et al.</i> (2008)
<i>E. sec. glomeratae *</i>	22		Ubatuba, SP	Este trabalho
<i>Eugenia sp1*</i>	22		Campinas, SP	Este trabalho
<i>Eugenia sp2</i>	22		Campinas, SP	Costa; (2009)
<i>Eugenia sp3</i>	22		Ubatuba, SP	Costa (2009)
<i>Eugenia sp4</i>	22		Ubatuba, SP	Costa (2009)
<i>Eugenia sp5</i>	22		Mucugê, RJ	Costa (2009)
<i>Eugenia sp6*</i>	55		Aceburgo, MG	Este trabalho
<i>Eugenia sp7*</i>	22		Ubatuba, SP	Este trabalho
<i>E.tumescens</i>	22		Igarassu, PE	Amorim <i>et al.</i> (2012)
<i>E.umbrosa</i>	22		Igarassu, PE	Amorim <i>et al.</i> (2012)

Tabela 2. Resumo das condições ambientais associadas às populações de espécies de *Eugenia* georreferenciadas coletadas neste trabalho e disponíveis na literatura. Legenda. Plodia: (1) diplóide, (2) poliplóide. Solo: (AVA) argissolo vermelho amarelo, (CH) cambiossolo háplico, (NL) neossolo litólico. Vegetação: (S) savana, (FES) floresta estacional semidecídua, (FOD) floresta ombrófila densa, (AT) área de tensão vegetacional, (RV) refúgios vegetacionais altomontanos, (SGL) savana gramíneo-lenhosa, (SEA) savana estépica arborizada, (FED) floresta estacional decidual.

Espécie	Plodia	Altitude (m)	Varição da Temperatura Média Anual (°C)	Precipitação Média Anual mm ³	Radiação Média Anual (kW.h.m ² /dia)	Tipo de solo	Tipo de Vegetação
<i>E.aurata_pop1</i>	1	616	12,03	113,42	6123,27	AVA	AT
<i>E.aurata_pop2</i>	2	800	10,98	114,67	5792,58	AVA	S
<i>E.bimarginata</i>	2	800	10,98	114,67	5792,58	AVA	S
<i>E.bracteata</i>	1	603	11,66	109,58	5934,78	AVA	AT
<i>E.brasiliensis_pop1</i>	1	734	10,98	114,67	5934,78	AVA	S
<i>E.brasiliensis_pop2</i>	1	575	12,63	111,00	5874,27	AVA	FES
<i>E.crenata</i>	1	25	7,88	116,75	5109,82	AVA	FOD
<i>E.cyclophyla</i>	1	24	6,50	114,67	4437,05	AVA	FOD
<i>E.dichotoma</i>	1	4	9,46	205,67	4385,57	CH	FOD
<i>E.dysenterica_pop1</i>	2	1400	11,55	129,67	5755,35	NL	S
<i>E.dysenterica_pop2</i>	1	1039	11,11	135,08	5510,97	CH	S
<i>E.florida</i>	1	700	12,13	117,83	5975,21	AVA	S
<i>E.hirta</i>	2	4	8,68	177,67	4122,14	AVA	FES
<i>E.hyemalis_pop1</i>	1	1066,8	11,88	128,50	5862,55	AVA	S
<i>E.hyemalis_pop1</i>	2	1066,8	11,88	128,50	5862,55	AVA	S
<i>E.hyemalis_pop2</i>	1	1200	10,63	127,75	5522,50	AVA	FOD
<i>E.hyemalis_pop3</i>	2	1400	11,55	129,67	5755,35	NL	S
<i>E.involucrata</i>	1	603	11,66	109,58	5934,78	AVA	AT
<i>E.klotzschiana_pop1</i>	1	800	10,98	114,67	5896,33	AVA	S
<i>E.klotzschiana_pop1</i>	2	800	10,98	114,67	5896,33	AVA	S
<i>E.klosthschiana_pop2</i>	1	1130	11,33	137,50	5539,99	CH	S
<i>Eugenia linearifolia</i>	1	917	11,97	82,17	5773,82	AVA	FED
<i>E.luschnathiana</i>	1	15	6,53	151,00	4059,91	AVA	FES
<i>E.malaccensis</i>	1	15	6,53	151,00	4059,91	AVA	FES
<i>E.mosenii_pop1</i>	1	742	10,20	114,50	4461,09	AVA	AT
<i>E.mosenii_pop2</i>	2	4	9,46	205,67	4508,70	CH	FOD
<i>E.multicostata</i>	1	4	9,46	205,67	4385,57	CH	FOD
<i>E.piauiensis</i>	1	700	10,76	79,25	5536,57	AVA	SEA
<i>E.pitanga_pop1</i>	1	578	12,03	113,42	6123,27	AVA	AT
<i>E.pitanga_pop1</i>	2	578	12,03	113,42	6123,27	AVA	AT
<i>E.pitanga_pop2</i>	1	575	12,63	111,00	5874,27	CH	FES
<i>E.punicifolia_pop1</i>	1	734	10,98	114,67	5896,33	AVA	S
<i>E.punicifolia_pop2</i>	2	1066,8	11,88	128,50	5755,35	NL	S

<i>E.punicifolia_pop3</i>	2	1207,6	10,94	116,67	5921,53	CH	RV
<i>E.punicifolia_pop3</i>	2	1207,6	10,94	116,67	5921,53	CH	RV
<i>E.punicifolia_pop4</i>	2	546	12,63	112,17	5893,71	AVA	FES
<i>E.punicifolia_pop5</i>	2	730	12,43	103,67	5768,02	CH	SGL
<i>E.punicifolia_pop5</i>	2	730	12,43	103,67	5768,02	CH	SGL
<i>E.punicifolia_pop6</i>	2	1106	11,76	74,50	5529,15	AVA	AT
<i>E.punicifolia_pop7</i>	2	1113	11,16	69,75	5307,68	AVA	AT
<i>E.punicifolia_pop8</i>	2	895	10,58	71,50	6103,26	AVA	S
<i>E.punicifolia_pop9</i>	2	700	10,76	79,25	5536,57	AVA	SEA
<i>E.punicifolia_pop10</i>	1	736	12,08	112,25	5772,82	AVA	S
<i>E.punicifolia_pop11</i>	2	4	8,68	177,67	4122,14	AVA	FES
<i>E.pyrifomes</i>	2	580	12,61	112,17	5893,71	AVA	FES
<i>E.sec.glomeratae</i>	1	4	9,46	205,67	4385,57	CH	FOD
<i>Eugenia sp1*</i>	1	700	11,66	109,58	5934,78	AVA	AT
<i>Eugenia sp2</i>	1	4	11,50	109,83	5934,78	AVA	AT
<i>Eugenia sp3</i>	1	4	11,50	109,83	5934,78	AVA	AT
<i>Eugenia sp4</i>	1	4	9,46	205,67	4385,57	CH	FOD
<i>Eugenia sp5</i>	1	4	9,46	205,67	4385,57	CH	FOD
<i>Eugenia sp6*</i>	2	700	12,13	117,83	5881,24	AVA	S
<i>Eugenia sp7*</i>	1	4	9,46	205,67	4385,57	CH	FOD
<i>E.stigmataosa</i>	1	700	11,66	109,58	5934,78	AVA	AT
<i>E.tumescens</i>	1	4	7,94	143,17	4189,96	AVA	FES
<i>E.umbrosa</i>	1	4	7,94	143,17	4189,96	AVA	FES
<i>E.uniflora_pop1</i>	1	580	11,73	108,92	5934,78	AVA	AT
<i>E.uniflora_pop2</i>	1	580	11,73	108,92	5934,78	AVA	AT
<i>E.uniflora_pop3</i>	1	600	11,66	109,58	5934,78	AVA	AT
<i>E.uniflora_pop4</i>	1	55	8,03	98,42	5109,82	AVA	FOD
<i>E.uniflora_pop5</i>	1	734	10,98	114,67	5896,33	AVA	S
<i>E.uniflora_pop6</i>	1	15	6,53	151,00	4059,91	AVA	FES
<i>E.uniflora_pop7</i>	1	4	7,94	143,17	4189,96	AVA	FES

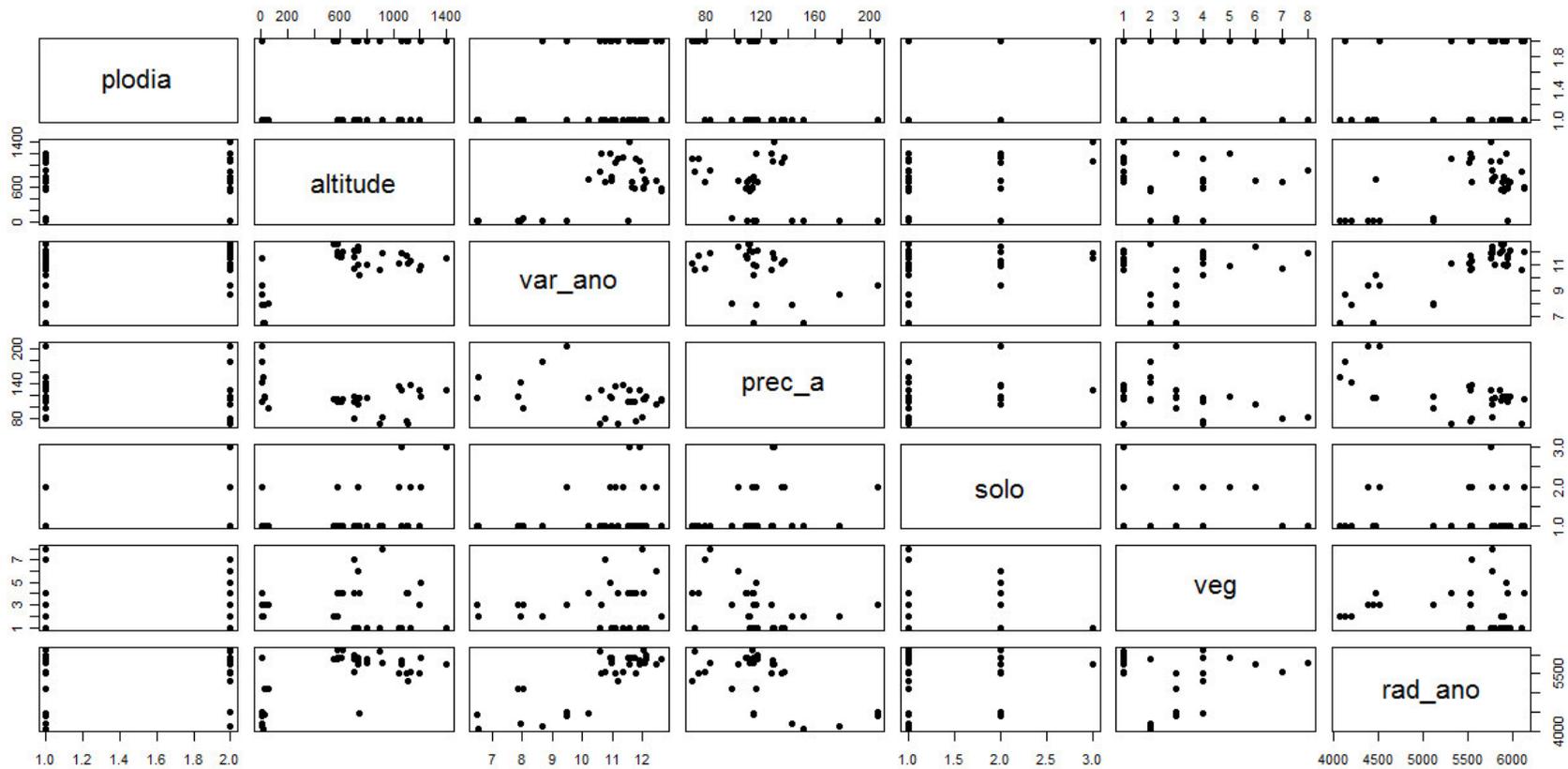


Tabela 3. Scatterplot da matriz contendo os dados das variáveis ambientais. Legenda: precipitação anual (prec_a), variação da temperatura anual (var_ano), tipos de vegetação (veg), radiação anual (rad_ano). Variáveis qualitativas. Plodia: (1) diplóide, (2) poliplóide. Vegetação: (1) savana, (2) floresta estacional semidecídua, (3) floresta ombrófila densa, (4) área de tensão ecológica, (5) refúgios florestais, (6) savana gramíneo-lenhosa, (7) savana estépica arborizada, (8) floresta estacional decidual. Solo: (1) argissolo vermelho-amarelo, (2) cambiossolo háplico, (3) neossolo litólico.

Variação de Temperatura

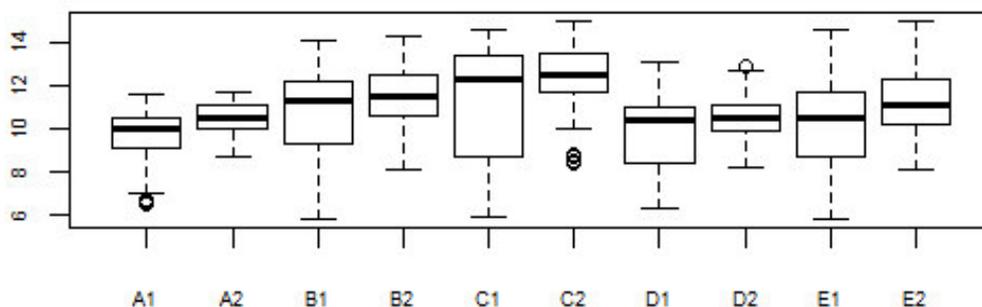


Figura 1. Boxplot da variação de temperatura nas estações (A=verão, B=outono, C=inverno, D=primavera) e ao longo do ano (E). Os números representam nível de plodia (1=diplóide, 2=poliplóide).

Precipitação

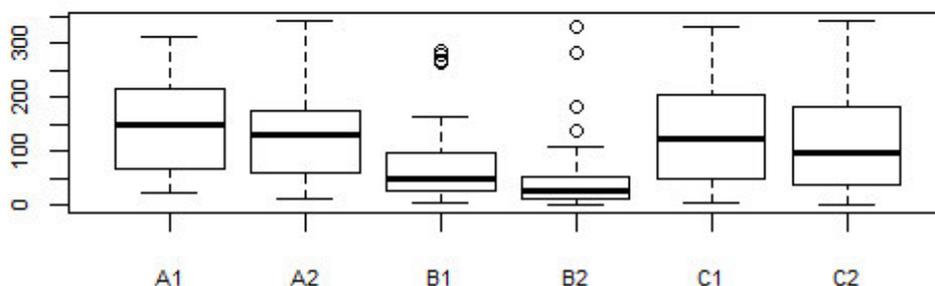


Figura 2. Boxplot da precipitação nas quadras chuvosa (A), seca (B) e ao longo do ano (C). Os números representam nível de plodia (1=diplóide, 2=poliplóide).

Radiação solar direta

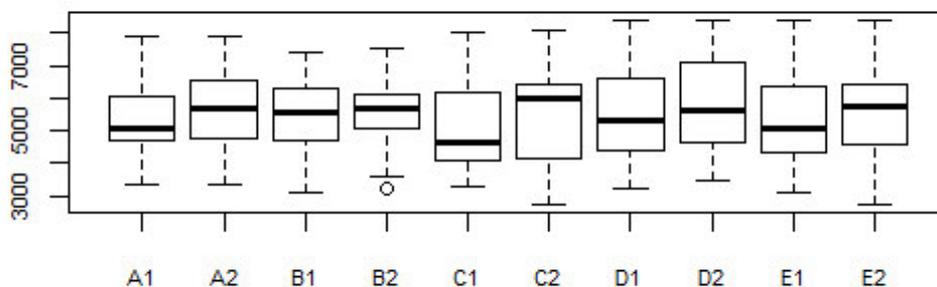


Figura 3. Boxplot da radiação solar direta nas estações (A=verão, B=outono, C=inverno, D=primavera) e ao longo do ano (E). Os números representam nível de plodia (1=diplóide, 2=poliplóide).

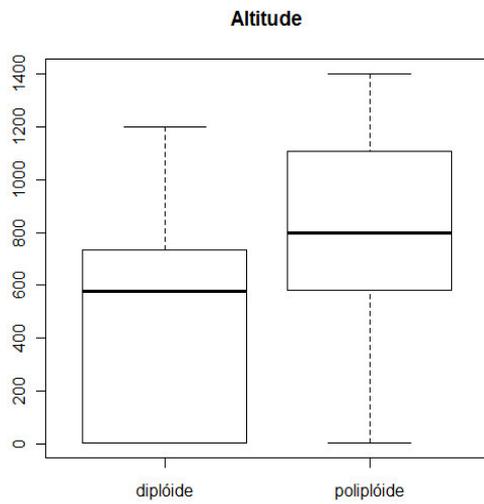


Figura 4. Boxplot da altitude de diplóides e poliplóides.

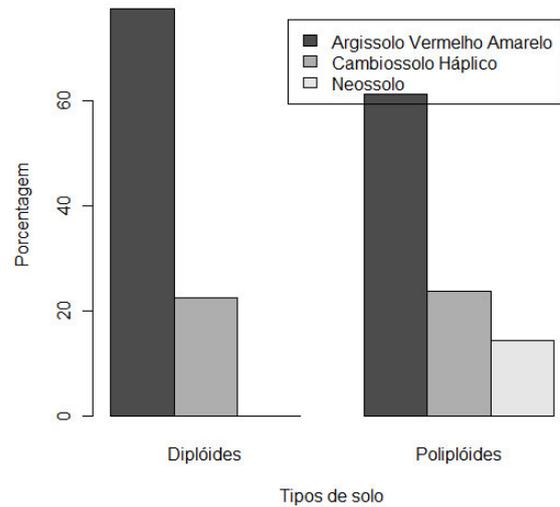


Figura 5. Barplot da porcentagem de ocorrências de populações diplóide e poliplóides em diferentes tipos de solo.

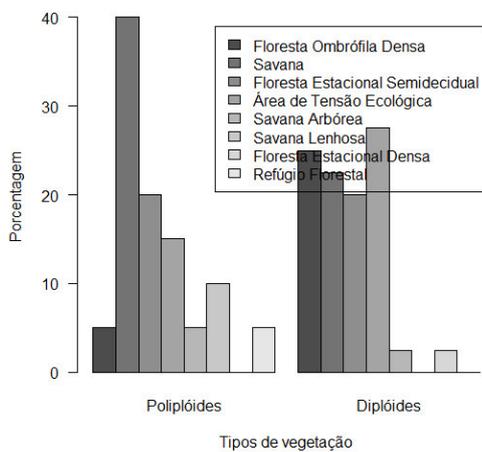


Figura 6. Barplot da porcentagem de tipos de vegetação das populações diplóides e poliplóides.

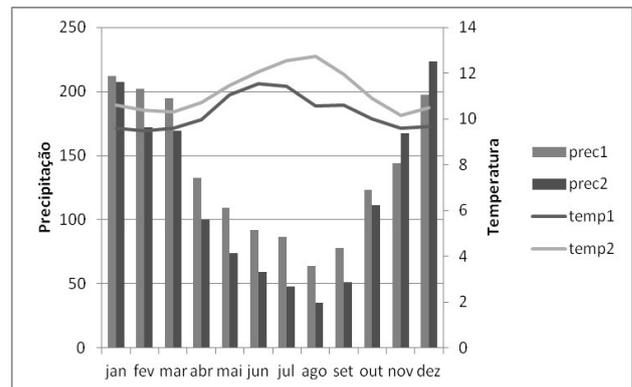


Gráfico 1. Os valores da variação de temperatura e de precipitação de poliplóides e diplóides em cada mês do ano. As colunas representam os valores de precipitação, em verde a precipitação de poliplóides e em roxo a precipitação dos diplóides. As linhas representam os valores da variação de temperatura, em azul a variação de temperatura dos poliplóides e em vermelho a variação de temperatura dos diplóides.

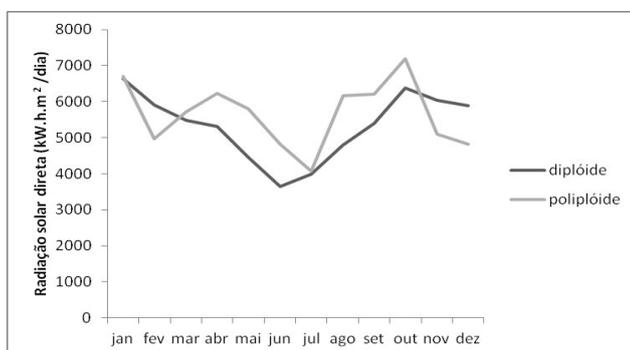


Gráfico 2. Radiação solar direta em cada mês do ano. A linha em vermelho representa a radiação direta de diplóides e a linha azul representa a radiação direta de poliplóides.

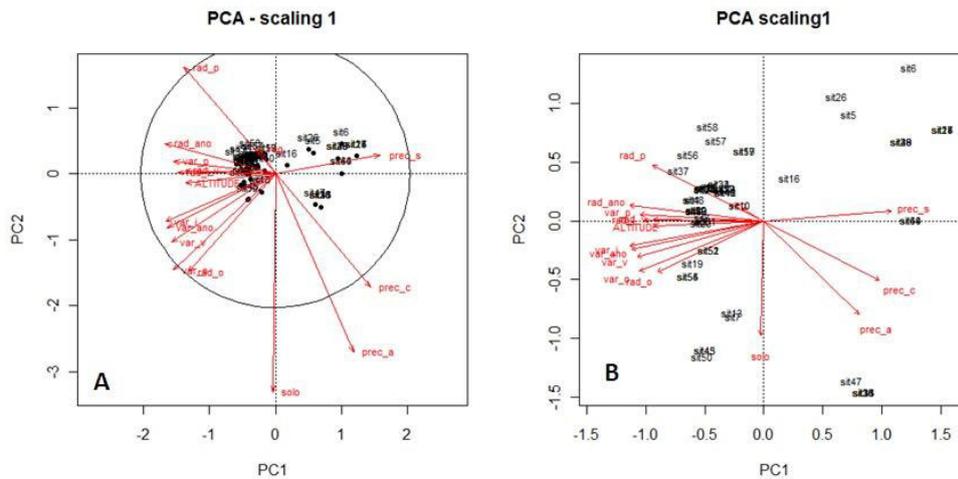


Figura 7. Separação das populações de Eugenia em 4 grupos (A). Em cada quadrante as populações e as variáveis associadas (B).

AXIS	Eigenvalue	% of Variance	Cum. % of Var.	Broken-stick Eigenvalue
1	10.443	61.429	61.429	3.440
2	1.934	11.379	72.808	2.440
3	1.251	7.358	80.166	1.940

Tabela 4. Porcentagem de variância de cada eixo da PCA e a variância acumulada.

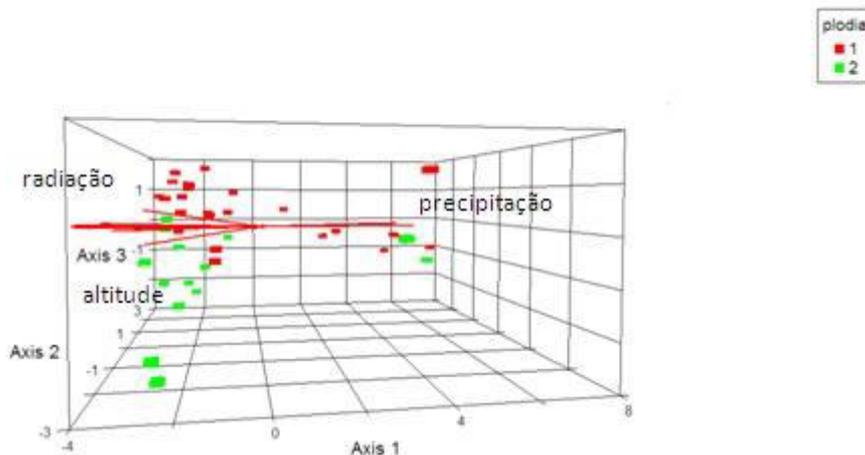


Gráfico 3. Disposição das populações de Eugenia (representadas por paralelepípedos) de acordo com as variáveis analisadas (representados por linhas vermelhas). Legenda: nível de plodia. (1) diplóide, (2) poliplóide.

variável	Eigenvector		
	1	2	3
plodia	-0.0883	-0.1692	-0.6136
altitude	-0.2442	-0.0496	-0.3848
var_ano	-0.2933	-0.1349	0.1482
prec_a	0.2111	-0.4700	0.1937
var_v	-0.2820	-0.1851	0.0511
var_o	-0.2764	-0.2436	0.1796
var_i	-0.2971	-0.1173	0.1386
var_p	-0.2749	0.0431	0.1767
prec_c	0.2564	-0.3000	0.1834
prec_s	0.2829	0.0435	0.0248
solo	-0.0092	-0.6113	-0.2665
veg	-0.0476	0.0748	0.2186
rad_ano	-0.2970	0.0903	0.0278
rad_v	-0.2455	0.0085	-0.0971
rad_i	-0.2655	-0.0020	-0.1588
rad_o	-0.2337	-0.2308	0.3758
rad_p	-0.2461	0.2964	0.0316

Tabela 5. Variáveis que contribuem para formação de cada eixo da PCA. Legenda: variação da temperatura anual (var_ano); precipitação anual (prec_a); variação da temperatura no verão (var_v), inverno (var_i), outono (var_o) e primavera (var_p); precipitação na quadra chuvosa (prec_c) e seca (prec_s); tipo de vegetação (veg); radiação anual (rad_ano), verão (rad_v), inverno (rad_i), outono (rad_o), primavera (rad_p).