

UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ETNOBIOLOGIA E
CONSERVAÇÃO DA NATUREZA
JOSÉ RIBAMAR DE SOUSA JÚNIOR

MANEJO LOCAL, DIVERSIDADE MORFOLÓGICA E GENÉTICA DE PEQUI
(*Caryocar coriaceum* WITTM.) NA CHAPADA DO ARARIPE, NORDESTE DO
BRASIL

RECIFE

2017

JOSÉ RIBAMAR DE SOUSA JÚNIOR

**MANEJO LOCAL, DIVERSIDADE MORFOLÓGICA E GENÉTICA DE PEQUI
(*Caryocar coriaceum* WITTM.) NA CHAPADA DO ARARIPE, NORDESTE DO
BRASIL**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Etnobiologia e Conservação da Natureza, nível Doutorado, da Universidade Federal Rural de Pernambuco, como parte dos requisitos necessários para obtenção do título de Doutor em Etnobiologia e Conservação da Natureza.

Orientador:

Prof. Dr. Ulysses Paulino de Albuquerque.
Dept^o de Biologia, área de Botânica/UFRPE

Coorientador (es):

Prof. Dr. Nivaldo Peroni
Departamento de Ecologia e Zoologia –
CCB/UFSC

Prof. Dr. Ernani M. de Freitas Lins Neto
UNIVASF

RECIFE

2017

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Sistema Integrado de Bibliotecas da UFRPE
Nome da Biblioteca, Recife-PE, Brasil

S729m Sousa Júnior, José Ribamar de.
Manejo local, diversidade morfológica e genética de **Pequi**
(*Caryocar coriaceum* **WITTM**) na Chapada do Araripe, Nordeste do
Brasil / José Ribamar de Sousa Júnior. – 2017.
103 f. : il.

Orientador: Ulysses Paulino de Albuquerque.
Tese (Doutorado) – Universidade Federal Rural de
Pernambuco, Programa de Pós-Graduação em Etnobiologia e
Conservação da Natureza, Recife, BR-PE, 2017.
Inclui referências e anexo(s).

1. Domesticação incipiente 2. Pequi 3. Manejo tradicional
4. Diversidade genética 5. Diversidade morfológica I. Albuquerque,
Ulysses Paulino de, orient. II. Título.

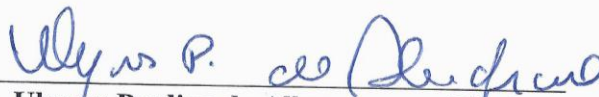
CDD 574

**MANEJO LOCAL, DIVERSIDADE MORFOLÓGICA E GENÉTICA DE PEQUI
(*Caryocar coriaceum* WITTM.) NA CHAPADA DO ARARIPE, NORDESTE DO
BRASIL**

JOSÉ RIBAMAR DE SOUSA JÚNIOR

Tese defendida em _____ em ____ / ____ / ____.

Presidente:



Prof. Dr. Ulysses Paulino de Albuquerque (Titular)

Universidade Federal Rural de Pernambuco - UFRPE

Examinadores:



Prof.^a Dr.^a Elcida de Lima Araújo (Titular)

Universidade Federal Rural de Pernambuco



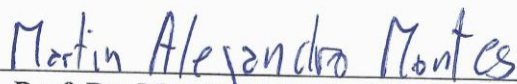
Prof. Dr. Washington Soares Ferreira Júnior (Titular)

Universidade de Pernambuco



Prof.^a Dr.^a Laise de Holanda Cavalcanti Andrade (Titular)

Universidade Federal de Pernambuco



Prof. Dr. Martin Alejandro Montes (Titular)

Universidade Federal Rural de Pernambuco

Prof. Dr. Thiago Antonio de Sousa Araujo (Suplente)

Universidade Federal Rural de Pernambuco

Prof.^a Dr.^a Ariadna Valentina de Freitas e Lopes

Universidade Federal de Pernambuco

A minha família, especialmente, minha mãe Jesus e Edileusa, meus pais Ribamar e Nivaldo e avó Maricota, pelo amor, proteção e força vital; A todos os meus amigos que as encruzilhadas do destino engendraram no caminho, especialmente meus queridos leanos; e a todos os colaboradores das comunidades rurais, onde essa tese começou a ser construída. Dedico.

*“Um índio descera de uma estrela colorida, brilhante De
uma estrela que virá numa velocidade estonteante E
pousará no coração do hemisfério sul
Na América, num claro instante Depois de
exterminada a última nação indígena
E o espírito dos pássaros das fontes de água límpida
Mais avançado que a mais avançada das mais avançadas das tecnologias*

*Virá
Impávido que nem Muhammad Ali
Virá que eu vi
Apaixonadamente como Peri
Virá que eu vi
Tranquilo e infalível como Bruce Lee
Virá que eu vi
O axé do afoxé Filhos de Gandhi
Virá*

*Um índio preservado em pleno corpo físico
Em todo sólido, todo gás e todo líquido
Em átomos, palavras, alma, cor
Em gesto, em cheiro, em sombra, em luz, em som magnífico
Num ponto equidistante entre o Atlântico e o Pacífico
Do objeto-sim resplandecente descera o índio
E as coisas que eu sei que ele dirá, fará
Não sei dizer assim de um modo explícito*

*E aquilo que nesse momento se revelará aos povos
Surpreenderá a todos não por ser exótico
Mas pelo fato de poder ter sempre estado oculto
Quando terá sido o óbvio”*

Caetano Veloso

*“While it is always best to believe in oneself, a little help from others can be a great
blessing”.*

Iroh

AGRADECIMENTOS

A Deus pelo dom da vida.

Ao Prof. Dr. Ulysses Paulino de Albuquerque, essencial para o motivo e realização desta tese, pelo aprendizado, inspiração e encorajamento para trilhar os caminhos da ciência e também pelas vezes que acreditou em meu potencial e me fez acreditar em mim.

A Profa. Rosane Collevatti, por ter proporcionado, além do apoio, ampliar minhas experiências e conhecimento em genética e também pela inspiração para seguir na caminhada científica.

Ao Prof. Dr. Nivaldo Peroni, por todo o aprendizado e toda atenção e inspiração para o trabalho com a abordagem de domesticação de plantas.

Ao Prof. Ernani Lins Neto, que também inspirou e muito contribuiu para o enriquecimento do meu aprendizado sobre o marco teórico desta tese.

A Profa. Elcida de Araújo, pelas muitas vezes que contribuiu significativamente para o meu crescimento e aprendizado científico.

A profa. Nicola Schiel, pelo apoio quando coordenadora do PPGETno.

Aos meus colegas de trabalho da UFPI, especialmente Coordenador Júlio Monteiro, por todo apoio e confiança.

A todos do Laboratório de *Ecologia e Evolução de Sistemas Socioecológicos (LEA)* por toda amizade, aprendizado e colaboração, sobretudo os pesquisadores do LEA – Araripe.

Aos meus irmãos da *HarryPública*, Taline e Washington pelo excelente convívio e todo aprendizado e carinho.

A Banda LEA (Rafael Prota, Washington Soares, Daniel Carvalho, Letícia Zenóbia, Taline Silva, Andresa Suana, André Sobral e Viviane Martha, nossa fã número 1) que foi muito muito muito importante nos momentos de descontração e alegria.

Aos senhores Edvan (painho), Rivaldo, Thyago, Luíz, Gilmaro e Damásio, Chico Costa, Raimundo, Tia Penha, Sr. Vicente por toda ajuda e colaboração prestados. Todos os colaboradores entrevistados que foram fundamentais para esta tese.

A CAPES (REUNI), pela concessão da bolsa de Doutorado.

A meu amigo Gilney Charll, companheiro nos trabalhos de campo, André Borba, Wendy Avilez, Josivan Soares, Ivanilda. Aos amigos de Goiânia, em especial Anselmo, Fernanda, Mayara, Marcos, Laryssa, Tatiana, Thainara, Thania, Alessandra, Yasmin, Fabiane, Sthefani e Mandala. A todos os meus amigos, Nonato, Fabrício, Ribamar Filho, Chico Léo, Sabrina, Raquel, Katia, Kelly, Sharlla, Milena, Celiane que mesmo na distância me deram todo apoio. À Prof^a Gardene Sousa, pelo incentivo e confiança.

A minha amiga Erica Thyago e família pelos muitos momentos de apoio que me deram Enfim, a todos que contribuíram direta ou indiretamente com esse trabalho.

A minha família (tia Edileusa, Eliane, Edna, Evaldo, Kaline, Kaliane, Luíz, meu irmão Thiago, Brenda, meu filho Cauã, Conceição, Pedim Zé Heitor e todos os outros que foram minha base dentro de casa).

A Elisa Santos, minha querida Lis, por ter acreditado em mim e ter estado ao meu lado nestes últimos meses.

Muitíssimo obrigado!!!

SUMÁRIO

LISTA DE TABELAS	x
LISTA DE FIGURAS	xi
RESUMO	xii
ABSTRACT	xiv
INTRODUÇÃO GERAL	12
REVISÃO DE LITERATURA	15
Domesticação de plantas	16
Domesticação incipiente	17
Domesticação de Paisagem e Construção de Nicho	20
Domesticação, Diversidade Genética e Etnobotânica	22
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	24
CAPÍTULO 1	32
O pequiheiro e os aspectos socioambientais da Chapada do Araripe, Nordeste do Brasil	
1. Apresentação	32
2. Localização e Características ecoclimáticas da Chapada do Araripe	32
3. Vegetação e aspectos socioeconômicos da Chapada do Araripe	33
4. O pequiheiro	35
5. Referências	38
CAPÍTULO 2	41
Traditional management affects the phenotypic diversity of fruits with economic and cultural importance in the Brazilian Savanna	
Abstract	42
Introduction	43
Materials and methods	45
Results	49
Discussion	55
Conclusion	59
References	60
CAPÍTULO 3	66

Estrutura e diversidade genética de <i>Caryocar coriaceum</i> Wittm: uma espécie arbórea em processo de domesticação incipiente	
Resumo	67
Introdução	68
Materiais e métodos	69
Resultados	74
Discussão	78
Referências	81
CONSIDERAÇÕES FINAIS	86
ANEXO	88

LISTA DE TABELAS

Capítulo 2 - Traditional management affects the phenotypic diversity of fruits with economic and cultural importance in the Brazilian Savanna

Table 1. Perception of local experts on the sizes (volume) of pequi fruits and putamens with respect to three different management regimes.....51

Table 2. Analysis of morphometric variables in *Caryocar coriaceum* Wittm fruits under three different management regimes (cultivation, *in situ* management and incipient management) of the Chapada do Araripe region, northeast Brazil, with data collected in 2011 and 2014.....53

Table 3. Phenotypic characteristics of *Caryocar coriaceum* Wittm individuals from the Chapada do Araripe under three management regimes.....55

Capítulo 3 - Estrutura e diversidade genética de *Caryocar coriaceum* Wittm: uma espécie arbórea em processo de domesticação incipiente

Tabela 1. Características das nove populações de *C. coriaceum* amostradas..... 71

Tabela 2. Sequências de primers, Motivo de repetição, Sequência de par de primers, Tamanho do fragmento e amplitude e temperatura aplicados para *C. coriaceum* a partir do estudo com *C. brasiliense* (Collevatti et al., 72

Tabela 3. Conjunto dos multiplex formados com a combinação de primers fluorescentes..... 73

Tabela 4. Caracterização dos locos microssatélites baseado nas nove populações de *C. coriaceum* pela estimação de heterozigosidade de 74

Tabela 5. Caracterização das nove populações de *C. coriaceum* com base em sete locos microssatélites..... 75

Tabela 6: Divergência genética (*FST*) par a par entre as 9 populações de *C. coriaceum*..... 76

Tabela 7. Análise de variância molecular (AMOVA) baseada em marcadores microssatélites. Os grupos foram formados com base nos regimes de manejo: *in situ*, incipiente, cultivado..... 77

LISTA DE FIGURAS

Revisão Bibliográfica

Domesticação incipiente

Figura 1. Estágios do processo de domesticação incipiente 19

Capítulo 1 - O pequizeiro e os aspectos socioambientais da Chapada do Araripe, Nordeste do Brasil

Figura 1. (A) Porção sul da Chapada do Araripe; (B) Visão aérea da vegetação da Floresta Nacional do Araripe, no topo da Chapada, sul do Ceará..... 33

Figura 2. (A) Porte arbóreo do pequizeiro; (B) frutos; (C) fruto cortado, mostrando o caroço (putâmen), cuja polpa é a parte comestível; (D) flor e botões do pequi.....37

Capítulo 2 - Traditional management affects the phenotypic diversity of fruits with economic and cultural importance in the Brazilian Savanna

Figure. 1 Classification of populations *Caryocar coriaceum* using cluster analysis....54

Capítulo 3 - Estrutura e diversidade genética de *Caryocar coriaceum* Wittm: uma espécie arbórea em processo de domesticação incipiente

Figura 1. UPGMA dendograma da distância genética (Nei, 1972) entre populações de *Caryocar coriaceum* sob distintos regimes de manejo: *in situ*, incipiente e cultivado...77

Sousa Júnior, José Ribamar (Dr.). Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE). Abril de 2017. Manejo local, diversidade morfológica e genética de pequi (*Caryocar coriaceum* Wittm.) na Chapada do Araripe, Nordeste do Brasil. Ulysses Paulino de Albuquerque (Orientador), Ernani Machado de Freitas Lins Neto (Coorientador), Nivaldo Peroni (Coorientador).

RESUMO

As abordagens etnobotânica, morfológica e genética podem levantar informações relevantes para as discussões sobre domesticação de plantas. A domesticação é entendida como o processo evolucionário regido pelas ações humanas, as quais podem desencadear modificações na estrutura genética e morfológica de plantas. Diante disso, o objetivo deste trabalho foi estudar a relação entre pessoas locais e populações de *Caryocar coriaceum* Wittm. em regiões do cerrado nordestino sob a perspectiva do processo de domesticação de plantas, associando a abordagem etnobotânica, fenotípica e genética. A abordagem etnobotânica revelou a importância cultural e econômica de *C. coriaceum*, além de indicar o conhecimento e percepção de variação morfológica que os grupos humanos locais possuem sobre o fruto de pequizeiro. A abordagem morfológica, por sua vez, indicou uma grande diversidade morfológica, a qual foi percebida pelas pessoas locais. Além disso, os dados morfológicos indicaram que populações cultivadas de *C. coriaceum* apresentam os maiores frutos em relação a populações de manejo *in situ* e incipiente. Com exceção da variável comprimento do fruto ($F= 23.9823$, $p > 0,05$), a população cultivada foi significativamente diferente das demais para todas as outras variáveis. As populações manejadas *in situ* e de manejo incipiente diferiram significativamente para as variáveis comprimento do fruto ($F= 23.9823$, $p < 0,01$), comprimento do putâmen ($F= 146.9718$, $p < 0,01$), espessura da polpa ($F= 33.8946$, $p < 0,05$), volume do fruto ($F= 238.49$, $p < 0,01$) e volume do putâmen ($F= 136.5118$, $p < 0,01$). As análises de variância indicaram que os frutos foram, de maneira geral, maiores na população cultivada em relação as populações manejadas *in situ* e de manejo incipiente. A abordagem genética indicou uma alta diversidade entre as populações, sendo que a riqueza alélica variou dentro das populações de 1 (população de cultivo) a 12,9 (população também de cultivo). Os maiores valores de heterozigosidade, por sua vez, foram observados em população de manejo *in situ* ($H_o = 0,79$) e em uma população

incipiente e outra cultivada (ambas com $H_o = 0,63$). Os resultados contribuíram, assim, para a discussão do papel do manejo e seleção humana sobre a diversidade genética de plantas. Neste sentido, a partir dos dados genéticos pôde-se deduzir que o manejo local de *C. coriaceum* contribuiu para o aumento da diversidade genética das populações de pequizeiros da região.

Sousa Júnior, José Ribamar (Dr.). Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE). Abril de 2017. Manejo local, diversidade morfológica e genética de pequi (*Caryocar coriaceum* Wittm.) na Chapada do Araripe, Nordeste do Brasil. Ulysses Paulino de Albuquerque (Orientador), Ernani Machado de Freitas Lins Neto (Coorientador), Nivaldo Peroni (Coorientador).

ABSTRACT

The ethnobotanical, morphological and genetic approach may elicit relevant information for discussions about plant domestication. Domestication is understood as the evolutionary process governed by human actions, which can trigger changes in the genetic and morphological structure of plants. Therefore, the objective of this work was to study a relationship between local populations and populations of *Caryocar coriaceum* Wittm. In regions of the northeastern cerrado under a perspective of the process of domestication of plants, associating an ethnobotanical, phenotypic and genetic approach. The Ethnobotanical approach revealed a cultural and economic value of *C. coriaceum*, besides indicating the knowledge and perception of morphological variation that the local human groups have on the fruit of pequi. The morphological approach, in turn, indicates a great morphological diversity, which was perceived by the local people. In addition, the morphological data indicated that cultivated populations of *C. coriaceum* present the greatest fruits in relation to populations of in situ and incipient management. With the exception of the fruit length variable ($F = 23.9823$, $p > 0.05$), the cultivated population was significantly different from the others for all other variables. In situ and incipiently managed populations differed significantly for fruit length variables ($F = 23.9823$, $p < 0.01$), length of the putamen ($F = 146.9718$, $p < 0.01$), pulp thickness ($F = 33.8946$, $p < 0.05$), fruit volume ($F = 238.49$, $p < 0.01$) and putamen volume ($F = 136.5118$, $p < 0.01$). Analyses of variance indicated that the fruits were generally larger in the cultivated population in relation to the populations managed in situ and incipient management. The genetic approach indicated a high diversity among populations, being that the allelic richness varied within the populations of 1 (cultivation population) to 12.9 (population also of cultivation). The highest values of heterozygosity, in turn, were observed in the in situ management population ($H_o = 0.79$) and in an incipient and cultivated population (both with $H_o = 0.63$). Our results have contributing to a debate on the role of human management and selection on plant genetic diversity. In this sense, from the genetic data it can be deduced that the local management of *C. coriaceum* contributes to the increase

of the genetic diversity of the pequiizeiros populations of the region.

INTRODUÇÃO GERAL

A complexa interação pessoas/plantas pode ser observada em duas perspectivas: a primeira, em que os efeitos da manipulação humana sobre populações vegetais são observados, e a segunda, na qual seria possível verificar os efeitos sofridos pelos grupos humanos em decorrência dessa relação. Neste trabalho, veremos um dos resultados dessa interação, a domesticação de plantas. O processo evolucionário guiado pelas ações humanas, principalmente por meio da seleção artificial, é denominado domesticação (HARLAN, 1992; DARWIN, 1859; PARRA et al. 2012). Diferente das abordagens clássicas, nas quais a preocupação se concentra em compreender onde e porque se originou o processo de domesticação, especialmente pela comparação entre plantas cultivadas e seus parentes silvestres (NUÑEZ-FARFÁN, 1998), o modelo do processo estudado nesta tese é o mesoamericano (CASAS et al. 1996, 2007) cujo foco maior é no estágio incipiente da domesticação (CASAS et al. 2007; LINS NETO et al. 2014; CASAS et al. 2015a), pela comparação de variações morfológicas entre populações vegetais submetidas a diferentes regimes de manejo (CRUZ e CASAS, 2002; CARMONA e CASAS, 2005; PARRA et al., 2010; LINS NETO et al., 2014).

Estudos etnobotânicos associados a outras abordagens, tais como variação morfológica e genética, têm contribuído fortemente para as discussões sobre o processo de domesticação de plantas, em especial para as modificações fenotípicas e genotípicas em função do manejo na etapa incipiente do processo (CRUZ e CASAS, 2002; LINS NETO et al. 2013; CASAS et al. 2015a; SOUSA JÚNIOR et al. 2016). Notadamente, em alguns estudos, o conhecimento tradicional e/ou a percepção que populações humanas possuem sobre os recursos naturais, têm sido acessados para ajudar na compreensão do processo de domesticação (ARELLANO e CASAS, 2003; PARRA et al. 2010; LINS NETO et al. 2011). Nesse sentido, o estudo da percepção humana mostra-se importante porque pode contribuir, juntamente com a abordagem da domesticação, no entendimento dos aspectos culturais (LIRA e CASAS, 1998; LINS NETO, 2012) da interação pessoas/plantas.

Na perspectiva da manipulação humana sobre populações de plantas, modificações fenotípicas e até mesmo genotípicas podem ser observadas, refletindo uma divergência entre populações sob diferentes regimes de manejo (ARELLANO e CASAS 2003; CARMONA e CASAS 2005, LINS NETO et al 2014). Neste contexto,

várias espécies vegetais têm sido estudadas, dentre elas as cactáceas colunares (ARELLANO e CASAS, 2003; CARMONA E CASAS, 2005; ARÉVALO et al., 2006; PARRA et al., 2010) com o foco nos efeitos da ação humana sobre populações vegetais em diferentes formas de manejo. As espécies lenhosas, contudo, têm sido incipientemente testadas sob o modelo da manipulação humana sobre populações vegetais, especialmente as arbóreas perenes (MILLER E GROSS 2011). Sob essa perspectiva, os principais estudos realizados foram com as espécies arbóreas *Sideroxylon palmeri* (Rose) Pennington (GONZÁLES-SOBERANIS et al. 2004), *Ceiba aesculifolia* (H.B. & K.) Britten & Baker (AVENDAÑO et al. 2006), e *Crescentia cujete* L. (AGUIRRE-DUGUA et al. 2013).

No Brasil os principais estudos foram desenvolvidos com algumas frutíferas arbóreas da região Amazônica (CLEMENT 2010), com a espécie *Acca selowiana* (O. Berg) na região sul, a qual está em processo de domesticação incipiente (SANTOS et al. 2009); e na região Nordeste com *Spondias tuberosa* (Arruda), que também se encontra no estágio inicial do processo (LINS NETO et al. 2011, 2013), e *Caryocar coriaceum* (Wittm.) cujo manejo tradicional tem afetado a diversidade fenotípica do pequizeiro (SOUSA JÚNIOR et al. 2016). A relevância destes últimos estudos é que eles indicam mudanças fenotípicas nos frutos em decorrência do uso e manejo pelas populações humanas. Na Amazônia, oitenta e cinco espécies foram identificadas em diferentes estágios de domesticação, sendo que vinte delas são plantas dominantes da comunidade vegetal e sua abundância e riqueza estão correlacionadas com a distância de sítios arqueológicos (Levis et al., 2017), indicando assim o papel da manipulação humana não apenas sobre populações vegetais, mas também a nível de paisagem.

Diante desse cenário, esse estudo teve como marco teórico o processo de domesticação de plantas em seu estágio incipiente e tomou a espécie *C. coriaceum* como objeto modelo para estudar a relação pessoas/plantas e os aspectos culturais dessa interação, bem como as diferentes formas de manejo da espécie. Desta forma, populações de *C. coriaceum* (uma espécie de grande importância econômica e cultural), foram estudadas na região da Chapada do Araripe a fim de testar o modelo mesoamericano, a partir de comparações entre populações submetidas a diferentes regimes de manejo. O que motivou a realização deste estudo foi a possibilidade de testar o modelo para espécie arbórea de grande importância econômica, uma vez que são escassos trabalhos com essa abordagem com plantas perenes. Para isso, métodos

etnobotânicos, morfológico e genético foram conduzidos. Assim, a tese foi constituída por três capítulos: o primeiro trata das características gerais do local onde o estudo foi desenvolvido, bem como informações relevantes sobre a espécie estudada; o segundo capítulo foi desenvolvido com abordagem etnobotânica a partir da qual foi possível caracterizar os aspectos socioculturais, econômicos e a percepção de variação morfológica pelas pessoas locais; e a abordagem morfológica, a qual possibilitou caracterizar morfológicamente populações de pequi, a partir da percepção de variação indicada pelos grupos mantenedores locais de pequi e verificar se populações vegetais sob diferentes regimes de manejo se distingue uma das outras significativamente; o terceiro capítulo trás a abordagem genética, contribuindo significativamente, uma vez que possibilitou a identificação e caracterização da diversidade genética entre as populações de *C. coriaceum* estudadas, além de indicar se o manejo local está afetando a diversidade genética dessas populações.

REVISÃO DE LITERATURA

Domesticação é um processo biológico evolutivo por meio do qual uma espécie sofre mudanças genéticas em resposta à seleção em ambientes construídos ou modificados pelos grupos humanos. Neste contexto, as ações humanas atuam fortemente determinando divergências fenotípicas, fisiológicas e genéticas (PARRA et al. 2012) a fim de atender as necessidades dos seres humanos. O processo de domesticação tem sido descrito para centenas de espécies de plantas cultivadas (MEYER e PURUGGANAN, 2013) e para espécies animais (LARSON e FULLER, 2014). Uma população (animal ou vegetal) pode ser considerada domesticada quando os indivíduos apresentam fenótipos domesticados (características selecionadas) em maior número quando comparado com fenótipos selvagens (FULLER, 2012; PICKERSGILL, 2013).

A domesticação pode ainda ser considerada um processo seletivo para a adaptação de plantas (ou animais) à nichos agroecológicos humanos (LARSON et al. 2014). Para Clement (1999) domesticação promove mudanças nos genótipos das populações que as tornam mais úteis e melhores adaptadas aos ambientes criados pelos humanos. Ainda de acordo com este autor, a domesticação pode ser subdividida em populações incipientemente domesticada (modificadas por seleção e intervenção humana, mas com média fenotípica ainda dentro do espectro de variação encontrado em populações selvagens) e semi-domesticadas (modificações significativas causadas pela seleção humana, ou seja, média fenotípica pode divergir daquela encontrada em seus parentes selvagens). Vale ressaltar ainda que, por selvagem, entende-se uma população natural, as quais seus fenótipos e genótipos não sofreram modificação pela ação humana (CLEMENT, 1999).

Os estudos sobre o processo de domesticação têm avançado muito nos últimos anos, sobretudo com a conjunção de várias áreas do conhecimento, desde a genética até a geoarqueologia (LARSON et al. 2014). Ainda de acordo com esses últimos autores, a domesticação de plantas e animais deve ser considerada dentro de um quadro evolutivo integrado, que aborda ideias relacionadas não apenas a genética e arqueologia, mas também a epigenética, plasticidade, interações gene-ambiente, coevolução gene-cultura e construção de nicho. Este último conceito parece ter atualmente forte relevância no que diz respeito a domesticação de plantas, quando se considera esta última como uma

das vias da complexa interação pessoas/plantas. Dentro deste contexto, este texto buscou indicar, nos tópicos a seguir, particularmente a domesticação de plantas, relacionada a ideias evolutivas, tais como a construção de nicho (LALAND e BOOGERT, 2010; SMITH, 2011).

Domesticação de plantas

Domesticação de plantas é o processo evolucionário pelo qual espécies vegetais selvagens evoluíram para espécies cultivadas, por meio da seleção e manejo humano. Neste processo, as plantas manejadas se adaptam ao ambiente criado ou modificado pelos seres humanos, divergindo, assim, morfológica, fisiológica e geneticamente das populações vegetais silvestres (PARRA et al., 2012; GUILLÉN et al., 2015). No processo de domesticação a seleção humana atua como uma ferramenta que é baseada nas preferências das pessoas, pela qual populações vegetais são promovidas, manejadas ou cultivadas, resultando em mudanças genotípicas e fenotípicas destas populações que se tornam mais úteis para os grupos humanos e mais dependentes destes últimos (HARLAN, 1992; CLEMENT, 2001).

O tipo de seleção atuando conjuntamente com o manejo das populações vegetais pode levar a uma série de alterações estruturais denominadas síndromes de domesticação (GEPTS, 2002, 2004; PICKERSGILL, 2013), dentre as quais se podem citar a perda de dormência, perda da dispersão de sementes, redução de substâncias tóxicas etc. (GEPTS, 2002). Assim, a manipulação de plantas pelas pessoas pode ocasionar modificações na morfologia, fisiologia e genética das populações vegetais, levando a divergências fenotípicas entre populações sob distintos regimes de manejo (CRUZ e CASAS, 2002; CARMONA e CASAS, 2005; LINS NETO et al., 2011).

Os grupos humanos podem realizar graus distintos de manejo sobre as plantas. Dentre esses eles podem-se destacar a coleta, o manejo incipiente e o cultivo de plantas (CABALLERO e CORTÉS, 2001; CASAS et al., 2001; GONZÁLEZ-INSUASTY e CABALLERO, 2007), que são, neste contexto, formas de manejo não agrícolas. A coleta pode envolver diferentes técnicas e ser realizada de distintas maneiras de acordo com fatores tais como econômico, cultural e número de pessoas envolvidas nessa prática (GONZÁLEZ-INSUASTI e CABAELLERO 2007; LIRA et al. 2009). No entanto, em comparação com os demais regimes de manejo (manejo incipiente e cultivo), a coleta é de certa forma a mais simples e aqui neste trabalho considerada

como manejo *in situ*. O manejo incipiente pode incluir outras formas de manejo tais como: tolerância (preservação de indivíduos vegetais com características preferidas em determinadas áreas, como por exemplo, em áreas de plantação agrícola); proteção (ocorre eliminação de organismos competidores como, por exemplo, outras plantas, ou contra herbívoros); promoção (prática que leva a um aumento da densidade populacional, geralmente por propagação vegetativa ou sexual) (GONZÁLEZ-INSUASTI e CABALLERO, 2007; LINS NETO et al., 2014). O cultivo, por sua vez, oferece ambiente com condições envolvendo algum nível de proteção pelos grupos humanos, fornecendo o cenário para que ocorra a domesticação (PICKERSGILL 2013). Os trabalhos mesoamericanos têm abordado esses tipos de manejo e comparado populações vegetais mantidas sob regimes distintos de manejo, para testar modificações morfológicas e/ou genéticas (PARRA et al., 2010; LINS NETO et al., 2014) como consequência da manipulação humana.

Algumas espécies, entretanto, podem ser manipuladas sem necessariamente estar em ambientes de cultivo. É o caso de algumas cactáceas cujos indivíduos com características menos desejáveis são removidos e outros com características mais desejáveis podem ser introduzidos (CASAS et al. 2007). Assim, podem-se distinguir duas principais práticas de manejo: seletivo (quando indivíduos com características fenotípicas são selecionado para serem favorecido) e não seletivo (quando indivíduos de uma população são manejados deliberada e oportunisticamente) (GONZÁLEZ-INSUASTI e CABALLERO, 2007). No tópico a seguir serão considerados particularmente os casos de prática de manejo seletivo, com enfoque na domesticação incipiente, como uma subetapa do processo.

Domesticação incipiente

Domesticação incipiente é uma etapa dentro do processo evolutivo de domesticação, na qual algumas características tais como fisiológicas, morfológicas e até mesmo genótípicas podem sofrer modificações em função de a seleção humana agir favorecendo caracteres fenotípicos desejáveis de uma espécie em particular (Lins Neto et al., 2011, 2014). De acordo com Clement (1999), a domesticação incipiente é um estágio intermediário de domesticação, isto é, um recorte do processo que contempla o espectro das alterações decorrentes das interações humanas com espécies vegetais nos

estágios iniciais da domesticação. Sobre esse aspecto, CASAS et al (2007) indicaram que a seleção humana (artificial) opera sobre populações manejadas *in situ*, desencadeando o processo de domesticação incipiente.

A seleção artificial exerce um importante papel no processo, sendo um fator crucial da interação entre pessoas e plantas e outros organismos sob domesticação (LINS NETO et al. 2014). A importância da ação humana, no favorecimento de variação em características de plantas e outros organismos, já havia sido indicada por Charles Darwin (1859) em seu clássico livro ‘A origem das Espécies’. A seleção humana, por tanto, é uma força motora que determina mudanças na estrutura morfológica, fisiológica e genética, favorecendo as características que as pessoas entendem como melhores para atender suas necessidades (SOUSA JÚNIOR et al.2016). Neste contexto, é factível que, ao selecionar uma planta ou qualquer outro recurso biológico, os grupos humanos adotem critérios com base em valores culturais (preferência, qualidade etc) dos organismos alvo de seleção. Sob essa perspectiva vale ressaltar a importância do conhecimento tradicional e percepção de variação no processo de domesticação (LINS NETO et al. 2014; SOUSA JÚNIOR et al. 2016), uma vez que o reconhecimento de populações variantes é um aspecto crucial da seleção artificial (BLANCAS et al.2013).

Alguns estudos têm demonstrado que os grupos humanos são mantenedores de populações vegetais manejadas, das quais possuem conhecimento preciso das variações morfológicas nas estruturas alvo de seleção (CASAS et al. 2007; AGUIRRE-DUGUA et al. 2013; SOUSA JUNIOR et al. 2016). Embora tanto estruturas vegetativas quanto reprodutivas de plantas podem ser selecionadas, fruto tem se destacado como alvo de seleção cujos fenótipos preferidos pelas pessoas têm sido encontrados em populações cultivadas e toleradas (CASAS e CABALLERO, 1996; ZÁRATE et al., 2005, ZIZUMBO-VILLARREAL et al. 2005; LINS NETO et al. 2011, 2013). Sousa Júnior et al. (2016), por exemplo, demonstraram que o manejo tradicional afeta a diversidade fenotípica em frutos de *C. coriaceum*. Outros trabalhos também observaram o tamanho do fruto como a tendência alvo da seleção, tais como *Spondias tuberosa* (LINS NETO et al., 2011), *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth (RAYA-PÉREZ et al., 2010), e *Acca selowiana* (Santos et al., 2009). Quanto a estrutura vegetativa, por sua vez, um bom exemplo é o de Félix-Valdez et al. (2016), os quais indicaram os efeitos do manejo tradicional sobre a diversidade e estrutura genética de *Agave potatorum* (Asparagaceae)

no México central. Dentro, deste cenário, as práticas de manejo sobre populações vegetais podem ser consideradas dentro de importantes regimes de manejos: coleta de plantas, manejo incipiente de plantas e cultivo, já descritos anteriormente. Assim, os principais efeitos causados nas populações alvo de interesse parecem seguir um *continuum* que vai da prática menos complexa (coleta) até o cultivo, o qual é um pré-requisito para a domesticação. A seleção humana, por sua vez, é uma força motriz direcionada intencionalmente para obter as características preferidas nas populações vegetais (SOUSA JÚNIOR et al., 2016). O conhecimento tradicional e percepção de variação juntamente com a seleção humana formam mecanismo que leva as populações vegetais à domesticação (CASAS et al., 2007), sendo seu estágio incipiente um recorte no qual é possível observar esses fatores. A conjunção das práticas de manejos, seleção humana, conhecimento tradicional e percepção de variação (morfológica) pode ser observada em estágios distintos que caracterizam o processo de domesticação incipiente, de acordo com a figura 1.

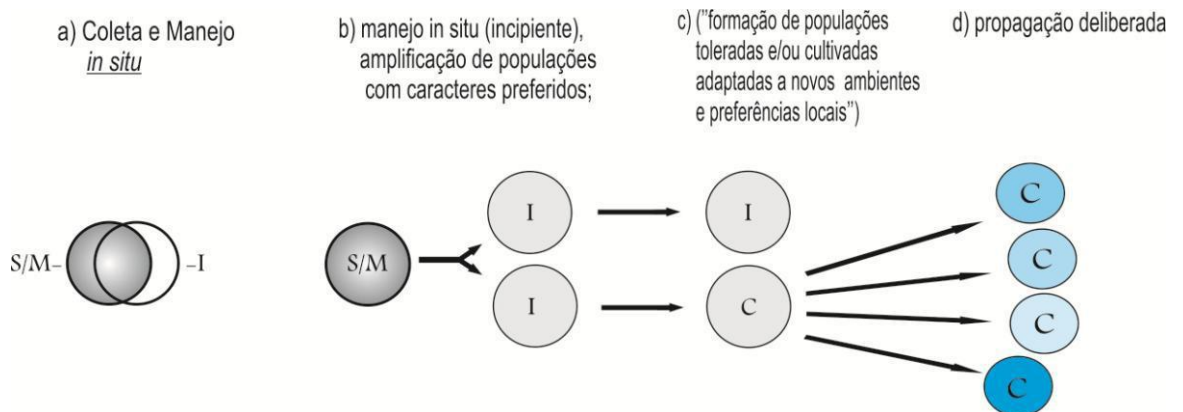


Figura 1. Estágios do processo de domesticação incipiente. O primeiro estágio (a) envolve duas ações principais: a coleta (como já visto, pode ser um tipo de manejo) e o manejo das populações *in situ*. Nesta etapa, o manejo pode ser direcionado a populações consideradas selvagens (S) e/ou populações consideradas apenas com algum grau de manejo (M). É importante ressaltar que a definição de “selvagem” pode remeter a ideia de populações “intactas” e esse não é o contexto geral da maioria das plantas nativas, especialmente frutíferas arbóreas. No segundo estágio (b) destaca-se o manejo incipiente, durante o qual ocorre a amplificação de populações com caracteres preferidos. Nesta etapa os caracteres preferidos, que podem exibir alguma mudança fenotípica, são favorecidos para o aumento de sua frequência nas populações seguintes. No terceiro estágio (c) do processo há formação de populações toleradas e/ou cultivadas em novos ambientes e preferências locais. Nesta etapa pode ser exibida alguma mudança genética. No quarto estágio (d) há uma propagação deliberada de indivíduos com diferenças marcantes em relação a seus antecessores. Nesta etapa pode ser observado, em alguns casos, o surgimento de variedades.

Uma vez que a domesticação pressupõe mudança genotípica, modificações podem ser observadas na estrutura e diversidade genética de populações (FÉLIX-

VALDEZ et al., 2016) já na etapa incipiente do processo (Fig. 1), mesmo que ainda não estejam “completamente” domesticadas, isto é, que dependam totalmente do homem para concluir seus ciclos biológicos (CLEMENT, 1999). Embora cada espécie de planta tenha seu próprio contexto sociocultural, ecológico e climático, os estágios da etapa incipiente do processo de domesticação (Fig. 1) podem ser um marco geral de referência aplicável às populações vegetais estudadas sob a perspectiva das modificações fenotípica e genotípica relacionadas ao manejo tradicional, seleção humana (artificial) e etnobotânica. Diferentemente, portanto, dos estudos clássicos sobre domesticação, a proposta da abordagem de domesticação incipiente é investigar fatores que desempenham papel fundamental no início do processo de domesticação como um todo.

Domesticação de Paisagem e Construção de Nicho

A capacidade de muitos organismos em modificar o ambiente ao seu redor tem sido muito discutida à luz da teoria da construção de nicho, a qual pode ser definida como modificações ambientais dirigidas por organismos e suas atividades (ODLING-SMEE et al. 2003; SMITH 2007a). Neste contexto, os seres humanos são considerados os construtores finais de nicho ou engenheiros ecossistêmicos finais (ODLING-SMEE et al. 2003; SMITH 2007b) em termos de habilidades de modificações e seus impactos no ambiente (SMITH 2007b). A construção de nicho pode, então, ser entendida como o conjunto de modificações sofridas pelo ambiente em decorrência das ações humanas, em que as pressões de seleção sobre o ambiente afetam tanto a evolução das pessoas quanto a de outras espécies envolvidas (KENDAL et al. 2011). Sob esta perspectiva, o processo de domesticação pode ser considerado um exemplo de construção de nicho, no qual as populações vegetais sofrem mudanças em seus genótipos afetando sua evolução, por meio da ação do ser humano, o qual atua como um poderoso construtor de nicho (ALBUQUERQUE et al. 2015).

Um bom exemplo das ações humanas modificando o ambiente é a domesticação da paisagem, a qual pode ser entendida como um processo evolutivo intencional causado pela manipulação humana (CASAS et al. 2015b), resultando em mudanças na paisagem ecológica e demográfica de populações de plantas e animais (CLEMENT, 1999). Estas modificações ambientais fornecem às populações humanas paisagens mais úteis e produtivas. Tanto a domesticação de plantas quanto a de paisagem são processos

que têm diferentes graus de intensidade e estão interrelacionados (ALVES et al. 2016). Neste sentido, a domesticação de paisagem pode ser distinguida de acordo com a intensidade de manipulação humana em prístino (paisagem que não possuem população animal ou vegetal manejada); promovida (paisagem cujas populações vegetais com caracteres de interesse são selecionadas e mantidas em detrimento da derrubada de outras); manejada (há abundância e diversidade de espécies úteis, as quais sofrem manejo mais intensivo, inclusive com transplante de indivíduos preferidos); cultivada (completa transformação da paisagem biótica para favorecer uma comunidade vegetal de plantas úteis selecionadas ou mesmo uma única população, havendo poda, remoção ou queimada das demais espécies não úteis) (CLEMENT, 1999). Assim, os agregados de espécies na paisagem podem indicar domesticação de paisagem ou de populações vegetais ou ambos (ALVES et al. 2016).

Neste contexto, a manipulação da paisagem pelo ser humano, sob a perspectiva da construção de nicho, se enquadra nas categorias definidas por Smith (2011), as quais são: a) modificação geral de comunidades vegetais; b) semeadura de espécies anuais; transplantes de espécies frutíferas perenes; c) incentivo local de plantas perenes economicamente importantes; d) transplantes e incentivo local de culturas de raízes perenes; e) modificação da paisagem para aumentar a abundância de presas em locais específicos. Todas essas seis categorias Smith (2011) definiu como categorias gerais da construção de nicho humano. Essas categorias apontam o papel da seleção humana nas modificações ambientais que, ao nível de populações, pode afetar a estrutura fenotípica e genética dos organismos manipulados (CARMONA e CASAS 2005). Uma vez que a domesticação pressupõe mudança genética das populações sob pressão seletiva humana, a construção de nicho presume mudanças na estrutura genética de todos os indivíduos envolvidos no processo (inclusive o ser humano). O processo de domesticação (plantas, animais e paisagem) tem transformado fortemente o planeta terra, afetando não apenas as espécies domesticadas, mas também populações humanas e sua evolução (LARSON e FULLER, 2014). Assim, integrar o marco teórico da construção de nicho aos estudos do processo de domesticação (de plantas e paisagem) pode contribuir significativamente na compreensão da interação pessoas/plantas.

Embora seja pertinente considerar a abordagem de domesticação (inclusive a incipiente) dentro do marco teórico da construção de nicho, são escassos os estudos na literatura delineados para aprofundar o entendimento do processo de domesticação de

plantas sob essa perspectiva. Uma das dificuldades, por exemplo, têm sido avaliar os efeitos que a relação das pessoas com os recursos vegetais causam sobre a genética das próprias populações humanas. Embora esta tese não aborde essa lacuna, estudos futuros que avaliem essa perspectiva são necessários para o entendimento do processo de domesticação, bem como dos fatores relacionados a ele.

Domesticação, Diversidade Genética e Etnobotânica

Estudos de genética têm oferecido novas possibilidades para uma interação sinérgica entre Etnobotânica e Genética, com esta última trazendo contribuições na tentativa de elucidar os principais questionamentos sobre o processo de evolução e domesticação de plantas (HARLAN 1975; CLEMENT 2006). Técnicas de Biologia Molecular, sobretudo a análise de isoenzimas e mais atualmente os marcadores microssatélites (HUNTER; MERKERT, 1957; POWELL et al., 1996; OTERO-ARNAIZ, 2005), permitem analisar geneticamente as populações vegetais de interesse do ser humano (CLEMENT 2006; PARRA et al., 2008). Inicialmente, a contribuição da genética para o entendimento do processo de evolução e domesticação era voltada para elucidar o início da agricultura e dos centros de origem e domesticação de plantas (VAVILOV, 1951; HARLAN, 1975). Atualmente, os estudos de etnobotânica em sinergia com a genética têm sido focados sobre a variação genética das plantas sob diferentes formas de manejo (REDÓN e NUÑEZ-FARFÁN, 1998; PARRA et al., 2008).

A etnobotânica, por sua vez, tem contribuído para o entendimento dos aspectos culturais relacionados à seleção e manipulação dos recursos vegetais pelos grupos humanos que pode causar modificações em espécies e paisagens, tornando-as mais produtivas para as pessoas (CLEMENT 1999; LINS NETO et al., 2011). Um bom exemplo da interação sinérgica entre estudos etnobotânicos e genéticos, e neste caso também da arqueologia, foi a descoberta da origem e domesticação da abóbora (*Cucurbita pepo* L.) (SANJUR et al., 2002), milho (*Zea mays* L.) (MATSUOKA et al., 2002) e feijão (*Phaseolus vulgaris* L.) (PAPA e GETPS, 2003) na região da Mesoamérica. Outro exemplo tem-se o estudo dos sistemas agrícolas autóctones que apontou a importância do manejo feito pelos agricultores, os quais conservam um extenso número, e de acordo com suas necessidades aumentam intencionalmente a

frequência, de etnovarietades de mandioca (PERONI et al., 1999). Recentemente, um estudo demonstrou que a abundância e riqueza de plantas domesticadas diminuem com a distância para sítios arqueológicos na floresta Amazônica (Levis et al., 2017), indicando fortemente o papel da ação humana na manipulação sobre plantas, comunidades vegetais ou mesmo ecossistemas. Ainda de acordo com esse estudo, oitenta e cinco espécies arbóreas foram identificadas em diferentes estágios de domesticação (incipiente, semi e totalmente domesticadas).

Diante disso, ferramentas dos estudos de genéticas vêm sendo associadas à abordagem da domesticação, contribuindo no entendimento de como as pessoas vêm modificando as plantas geneticamente. Nesse sentido, uma grande variedade de marcadores é utilizada para estudar a variação genética em plantas, que incluem os marcadores isoenzimáticos (HUNTER; MERKERT, 1957). Além das isoenzimas, outras técnicas amplamente empregadas tem sido o uso de marcadores morfológicos e moleculares, tais como RAPD (*Random Amplified Polimorphic DNA*), RFLP (*Restriction Fragment Length Polymorphism*), AFLP (*Amplified Fragment Length Polymorphism*), SSR (*Simple Sequence Repeats*) (WELSH e MCCLELLAND, 1990; CASAS et al., 2006). Essas ferramentas contribuem para o entendimento de como as pessoas vêm modificando geneticamente populações vegetais que lhes são mais interessantes, possibilitando inferir à ação humana sobre a estrutura genética de populações vegetais sob distintos regimes de manejo (PARRA et al., 2008; 2010).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AGUIRRE-DUGUA, X.; PÉREZ-NEGRÓN, E.; CASAS, A. 2013. Phenotypic differentiation between wild and domesticated varieties of *Crescentia cujete* L. and culturally relevant uses of their fruits as bowls in the Yucatan Peninsula, Mexico. **Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine** 9:76.

ALBUQUERQUE, U. P.; FERREIRA JÚNIOR, W. S.; SANTORO, F. R.; TORRES-AVILEZ, W. M.; SOUSA JÚNIOR, J. R. 2015. Niche Construction Theory and Ethnobiology. In: ALBUQUERQUE, U. P.; MEDEIROS, P. M.; CASAS, A. (eds.). **Evolutionary Ethnobiology**. Springer International Publishing Switzerland. p. 73-87.

ALVES, R. P.; LEVIS, C.; CLEMENT, C. R. 2016. Use and Management of *Piquiá* Suggest *in situ* Domestication along the Lower Tapajós River, Brazilian Amazonia. **Economic Botany** 70(2):198-202.

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

ARÉVALO, I. R.; CASAS, A.; LIRA, R.; CAMPOS, J. 2006. Uso, manejo y procesos de domesticación de *Pachycereus hollianus* (F. A. C. WEBER) Buxb. (Cactaceae), en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México. **Interciencia** 31(9): 677-685.

AVENDAÑO, A.; CASAS, A.; DÁVILA, P.; LIRA, R. 2006. Use forms, management and commercialization of —pochote|| *Ceiba aesculifolia* (H. B. & K.) Britten & Baker f. subsp. *parvifolia* (Rose) P. E. Gibbs & Semir (Bombacaceae) in the Tehuacán Valley, central Mexico. **Journal of Arid Environments** 67(1):15-35.

BLANCAS, J.J.; PARA, F.; LUCIO, J. D.; RUÍZ-DURÁN, M. E.; PERÉZ-NEGRÓN, E.; OTERO-ARNAIZ, A.; PÉREZ-NASSES, N.; CASAS, A. 2006. Manejo Tradicional y Conservación de La Biodiversidad de *Polaskia* spp. (Cactaceae) em México. In: **Zonas Áridas** 10:20-40.

CABALLERO, J.; CORTÉS, L. 2001. Percepción, uso y manejo tradicional de los recursos vegetales en Mexico. In: AGUILAR, B. R.; DOMÍNGUEZ, S. R.; NIETO, J.

C.; ALFARO, M. A. M.; (Eds). **Plantas, cultura y sociedad**, Estudio sobre la relación entre seres humanos y plantas en los albores del siglo XXI. San Rafael Atlixco 186, Col. Vicentina, Iztapalapa México, D. F. p, 79-100.

CARMONA, A.; CASAS, A. 2005. Management, phenotypic patterns and domestication of *Polaskiachichipe* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. **Journal of Arid Environments** 60: 115-132.

CASAS, A.; CABALLERO, J. 1996. Traditional management and morphological variation in *Leucaena esculenta* (Fabaceae: mimosoideae) in the mixtc region of Guerrero, Mexico. **Economic Botany** 50(2):167-181.

CASAS, A.; PICKERSGILL, B.; CABALLERO, J.; VALIENTE-BANUET. 1997. Ethnobotany and domestication in Xoconochtli, *Stenocereus stellatus* (Cactaceae), in the Tehuacán Valley and la mixteca baja, Mexico. **Economic Botany** 51:(3)279-292.

CASAS, A., CRUSE, J., MORALES, E., OTERO-ARNAIZ, A., VALIENTE-BANUET, A. 2006. Maintenance of phenotypic and genotypic diversity in *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) by indigenous peoples in Central Mexico. **Biodiversity and Conservation** 15: 879–898.

CASAS, A.; OTERO-ARNAIZ, A.; PÉREZ-NEGRÓN, E.; VALIENTE-BANUET, A. 2007. *In situ* Management and Domestication of Plants in Mesoamerica. **Annals of Botany**. 100:1101-1115.

CASAS, A.; BLANCAS, J.; OTERO-ARNAIZ, A.; CRUSE-SANDERS, J.; LIRA, R.; AVENDAÑO, A.; PARRA, F.; GUILLÉN, S.; FIQUEREDO, C. J.; TORRES, I.; RANGEL-LANDA, S. 2015a. Evolutionary ethnobotanical studies of incipient domestication of plants in Mesoamerica. In ALBUQUERQUE, U. P.; MEDEIROS, P. M.; CASAS, A. (Eds.). *Evolutionary Ethnobiology*. Springer international Publishing Switzerland.

CLEMENT, C. R. 1999. 1492 and loss of Amazonian crop genetic resources. I. The relation between domestication and human population decline. **Economic Botany** 53(2): 188-202.

CLEMENT, C. R. 2001. Melhoramento de espécies nativas. In: NASS, L.L.; VALOIS, A.C.C.; MELO, I.S.; VALADARES-INGLIS, M.C. (Eds.). **Recursos genéticos & melhoramento B Plantas**. Rondonópolis, MT: Fundação MT.

- CLEMENT, C. R.; MCCANN, J. M.; SMITH, N. J. H. 2003. Agrobiodiversity in Amazônia and Its Relationship with Dark Earths. Chap. 09. In: LEHAMANN, J.; KERN, D.; WOODS, W. **Amazonian Dark Earths: origin, properties, management**. Kluwer Academic Publishers.
- CLEMENT, C. R., DE CRISTO-ARAÚJO, M., D'EECKENBRUGGE, G. C., ALVES PEREIRA, A., PICANÇO-RODRIGUES, D. 2010. Origin and Domestication of Native Amazonian Crops. **Diversity** 2(1):72-106.
- COLLEVATTI, R. G.; BRONDANI, R. V.; GRATTAPAGLIA, D. 1999. Development and characterization of microsatellite markers for genetic analysis of a Brazilian endangered tree species *Caryocar brasiliense*. **Heredity** (83) 748-756.
- CRUZ, M.; CASAS, A. 2002. Morphological variation and reproductive biology of *Polaskia chende* (Cactaceae) under domestication in Central Mexico. **Journal of Arid Environments** 51: 561-576.
- DARWIN, C. 1859. The origins of species by means in natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life. London: John Murray.
- DOEBLEY, J. 1992. Molecular systematics and crop evolution. In: SOLTIS P. S.; SOLTIS D. AND DOYLE J. J. (eds), **Molecular systematics of plants**. Chapman and Hall, London, pp. 202-222.
- FÉLIX-VALDEZ, L. I.; VARGAS-PONCE, O.; CABRERA-TOLEDO, D.; CASAS, A.; CIBRIAN-JARAMILLO, A.; CRUZ-LARIOS, L. 2016. Effects of traditional management for mescal production on the diversity and genetic structure of *Agave potatorum* (Asparagaceae) in central Mexico. **Genetic Resources and Crop Evolution** 63:1255–1271.
- GEPTS, P. 2002. A comparison between crop domestication, classical plant breeding, and genetic engineering. **Crop Science** 42: 1780-1790.
- GEPTS, P. 2004. Crop domestication as a long-term selection experiment. In: **Plant Breeding. Reviews**. v. 24, part 2, Ed JuleJanick. p. 1-44.
- GONZÁLES-INSUASTI, M. S.; CABALLERO, J. 2007. Managing plant resources: how intensive can it be? **Human Ecology** 35:303–314.
- GONZÁLES-SOBERANIS, C.; CASAS, A. 2004. Traditional management and domestication of tempequistle, *Sideroxylon palmeri* (Sapotaceae) in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Central México. **Journal of Arid Environments**. . 59: 245-258.

- GUILLÉN, S.; TERRAZAS, T.; CASAS, A. 2015. Effects of natural and artificial selection on survival of columnar cacti seedlings: the role of adaptation to xeric and Mesic environments. **Ecology and Evolution**. 5(9): 1759-1773.
- HARLAN, J. R. 1992. **Crops and Man**. 2ed. Madison: American Society of Agronomy,. Crop Science Society of America.
- HARLAN, J. R. 1975. **Crops and Man**. Foundation for modern Crop Science. American 24 Society of Agronomy. Madison, Wisconsin.
- HAWKES, J. G. 1983. The Diversity of Crop Plants. Harvard University Press, London.
- HEISER, C. B. Aspects of unconscious selection and evolution of domesticated plants. **Euphytica** 37: 77-81
- HILLMAN, G. C.; DAVIES, M. S. 1990. Measured domestication rates in wild wheats and barley under primitive cultivation, and their archaeological implications. **Journal of World Prehistory** 4(2):157-222.
- HUNTER, R. L.; MERKERT, C. L. 1957. Histochemical demonstration of enzymes separated by zone electrophoresis in starch gels. **Science** 125: 1294-1295.
- KENDAL, J.; TEHRANI, J. J.; ODLING-SMEE, J. 2011. Human niche construction in interdisciplinary focus. **Philosophical Transactions of the Royal Society B** 366: 785–792.
- LALAND, K. N.; BOOGERT, N. J. 2010. Niche construction, co-evolution and biodiversity. **Ecological Economics** 69: 731-736.
- LARSON G.; PIPERNO, D.R.; ALLABY, R.G.; PURUGGANAN, M.D.; ANDERSSON, L.; ARROYO-KALIN, M.; BARTON, L.; VIGUEIRA, C.C.; DENHAM, T.; DOBNEY, K.; DOUST, AN.; GEPTS, P.; GILBERT, M.T.; GREMILLION, K. J.; LUCAS, L.; LUKENS, L.; MARSHALL, F.B.; OLSEN, K.M.; PIRES, J.C.; RICHERSON, P. J.; CASAS, R. R.; SANJUR, O. I.; THOMAS, M. G.; FULLER, D. Q. 2014. Current perspectives and the future of domestication studies **PNAS**. P, 1-8 www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1323964111
- LARSON, G.; FULLER, D. Q. The evolution of animal domestication. **Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.** 66:115–36, 2014.

LEVIS, C.; COSTA, F. R. C.; BONGERS, F.; PEÑA-CLAROS, M.; CLEMENT, C. R.; JUNQUEIRA, A. B.; NEVES, E. G.; TAMANAHA, E. K.; FIGUEIREDO, F. O. G.; SALOMÃO, R. P.; et al. 2017. Persistent effects of pré-Columbian plant domestication on Amazonian forest composition. **Science** doi: 10.1126/science.aal0157.

LINS NETO, E. M. F.; PERONI, N.; ALBUQUERQUE, U. P. 2010. Traditional Knowledge and Management of Umbu (*Spondias tuberosa*, Anacardiaceae): An Endemic Species from the Semi-Arid Region of Northeastern Brazil. **Economic Botany** 1-11.

LINS NETO, E. M. F.; PERONI, N.; MARANHÃO, C. M. C.; MACIEL, M. I. S.; ALBUQUERQUE, U. P. 2011. Analysis of umbu (*Spondias tuberosa* Arruda (Anacardiaceae)) in different landscape management regimes: a process of incipient domestication? **Environ Monit Assess**, doi 10.1007/s10661-011-2280-7.

LINS NETO, E. M. F. 2012. **Conhecimento Tradicional, fenologia, variabilidade morfológica e genética de populações de *Spondias tuberosa* Arruda (Anacardiaceae) no seminário nordestino**. Tese de doutorado. 197 pgs. Recife.

LINS NETO, E. M. F.; OLIVEIRA, I. F.; BRITTO, F. B.; ALBUQUERQUE, U. P. 2013. Traditional knowledge, genetic and morphological diversity in populations of *Spondias tuberosa* Arruda (Anacardiaceae). **Genetic Resources and Crop Evolution** 60:1389–1406.

LINS NETO, E. M. F.; PERONI, N.; CASAS, A.; PARRA, F.; AGUIRRE, X.; GUILLÉN, S.; ALBUQUERQUE, U. P. 2014. Brazilian and Mexican experiences in the study of incipient domestication. **Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine**. 10:33.

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

LIRA, R.; CASAS, A.; ROSAS-LÓPEZ, R.; PAREDES-FLORES, M.; PÉREZ-NEGRÓN, E.; RANGEL-LANDA, S.; SOLÍS, L.; TORRES, I.; DÁVILA, P. 2009. Traditional knowledge and useful plant richness in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. **Economic Botany** 63(3): 271–287.

- MEYER, R. S.; PURUGGANAN, M. D. 2013. Evolution of crop species: genetics of domestication and diversification. **Nature reviews/genetics**. 14: 840-852.
- MILLER, A. J.; GROSS, B. L. 2011. From forest to field: perennial fruit crop domestication. **American Journal of Botany** 98(9):1389–1414.
- ODLING-SMEE, F. J.; LALAND, K. N.; FELDMAN, W. 2003. Niche construction. **Monographs in Population Biology**. Princeton Univ. Press, Princeton.
- OTERO-ARNAIZ, A.; CASAS, A.; HAMRICK, J. L.; CRUSE-SANDERS, J. 2005. Genetic variation and evolution of *Polaskia chichi* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacán Valley, Central Mexico. **Molecular Ecology** 14:1603–1611.
- PARRA, F., PÉREZ-NASSER, N., LIRA, R., PÉREZ-SALICRUP, D., CASAS, A. 2008. Population genetics and process of domestication of *Stenocereus pruinosus* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, México. **Journal of Arid Environments** 72: 1997-2010.
- PARRA, F.; CASAS, A.; PEÑALOZA-RAMÍREZ, J. M.; CORTÉS-PALOMEC, A. C.; ROCHA-RAMÍREZ, V.; GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ, A. 2010. Evolution under domestication: ongoing artificial selection and divergence of wild and managed *Stenocereus pruinosus* (Cactaceae) populations in the Tehuacán Valley, Mexico. **Annals of Botany** 106: 483–496.
- PARRA, F.; BLANCAS, J. J.; CASAS, A. 2012. Landscape management and domestication of *Stenocereus pruinosus* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley: human guided selection and gene flow. **Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine** 8: 32, 1-17.
- PERONI, N. 2005. Manejo agrícola itinerante e domesticação de plantas neotropicais: o papel das capoeiras. In: ALBUQUERQUE, U. P.; ALVES, A. G. C.; SILVA, A. C. B. L.; SILVA, V. A. **Atualidades em Etnobiologia e Etnoecologia** - 2ª edição. Editora Livro Rápido/NUPEEA. p. 97-108.
- PERONI, N.; MARTINS, P. S.; ANDO, A. 1999. Diversidade inter- e intra-específica e uso de análise multivariada para morfologia da mandioca (*Manihot esculenta* Crantz): um estudos de caso. **Scientia Agrícola** 56(3):587-595.

- PICKERSGILL, B. 2013. Some current topics in plant domestication: an overview with particular reference to Amazonia. *Tipití: Journal of the Society for the Anthropology of Lowland South America* 11:16–29.
- POPE, K. O.; POHL, M. E. D.; JONES, J. G.; LENTZ, D. L.; NAGY, C. V.; VEGA, F. J.; QUITMYER, I. R. 2001. Origin and Environmental Setting of Ancient Agriculture in the Lowlands of Mesoamerica. *Science* 292: 1370-1373.
- POWELL, W.; MORGANTE, M.; ANDRE, C.; HANAFEY, M.; VOGEL, J.; TINGEY, S.; RAFALSKI, A. 1996. The comparison of RFLP, RAPD, AFLP and SSR (microsatellite) markers for germplasm analysis. *Molecular Breeding* 2(3):225-238.
- RENDÓN, B.; NÚÑEZ-FARFÁN, J. 1998. Genética evolutiva del proceso de domesticación en plantas. *Boletín de la Sociedad Botánica del México* 63:131-151.
- RUÍZ-DURÁN, M. E. 2007. **Patrones de diversidad genética y proceso de domesticación de *Polaskia chende* (Cactaceae) en el Valle de Tehuacán**. B.Sc. Dissertation, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán, México.
- SANJUR, O. I.; PIPERNO, D. R.; ANDRES, T. C.; WESSEL-BEAVER, L. 2002. Phylogenetic relationships among domesticated and wild species of *Cucurbita* (Cucurbitaceae) inferred from a mitochondrial gene: Implications for crop plant evolution and areas of origin. *PNAS* 99(1): 535-540.
- SANTOS, K. L.; PERONI, N.; GURIES, R. P.; NODARI, R. O. 2009. Traditional Knowledge and Management of Feijoa (*Acca sellowiana*) in Southern Brazil. *Economic Botany* 63(2): 204-214.
- SMITH, B. D. 2011. General patterns of niche construction and the management of ‘wild’ plant and animal resources by small-scale pre-industrial societies. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 366, 836–848.
- SMITH, B. D. 2007a. Niche Construction and the Behavioral Context of Plant and Animal Domestication. *Evolutionary Anthropology* 16:188–199.
- SMITH, B. D. 2007b. The Ultimate Ecosystem Engineers. *Science* 315: 1797-1798.

SOUSA JÚNIOR, J.R.; ALBUQUERQUE, U. P.; PERONI, N. 2013. Traditional Knowledge and Management of *Caryocar coriaceum* Wittm. (pequi) in the Brazilian Savanna northeastern Brazil. **Economic Botany** 67:225–233.

SOUSA JÚNIOR, J.R.; COLLEVATTI, R.G.; LINS NETO, E. M. F.; PERONI, N.; ALBUQUERQUE, U. P. 2016. Traditional management affects the phenotypic diversity of fruits with economic and cultural importance in the Brazilian Savanna. **Agroforestry Systems**, doi 10.1007/s10457-016-0005-1.

WELSH, J.; MCCLELLAND, M. 1990. Fingerprinting genomes using PCR with arbitrary primers. **Nucleic Acids Research** 18: 7213-7218.

ZÁRATE, S. 1997. Domestication of cultivated *Leucaena* (Leguminosae) in Mexico: The sixteenth century documents. **Economic Botany** 51(3): 238-250.

ZOHARY, D. 2004. Unconscious selection and evolution of domesticated plants. **Economic Botany** 58(1): 5-10.

ZOHARY, D.; HOPF, M. 2000. Domestication of plants in the old world. Oxford University Press, New York.

CAPÍTULO 1

O pequizeiro e os aspectos socioambientais da Chapada do Araripe, Nordeste do Brasil

1. Apresentação

Neste capítulo, realizou-se uma descrição da área de estudo onde a pesquisa foi realizada, bem como a espécie botânica estudada. Características ecoclimáticas (clima, precipitação, altitude, tipos de vegetação e extensão) foram descritas, assim como aspectos sociais, culturais e econômicos da região da Chapada do Araripe. A FLONA que ocorre na chapada também foi caracterizada e seus principais recursos vegetais de importância econômica foram descritos. Esse capítulo de caracterização se mostra de grande importância para melhor compreensão do cenário de estudo, da espécie botânica estudada e do marco teórico abordado nesta tese, uma vez que os capítulos seguintes estão escritos na forma de artigo científico, o que dificulta uma maior caracterização do cenário onde a pesquisa foi desenvolvida.

2. Localização e características ecoclimáticas da Chapada do Araripe

A Chapada do Araripe localiza-se no Nordeste brasileiro, abrangendo os estados do Piauí, Ceará e Pernambuco, constitui-se em uma região morfogeográfica com cerca de 1.063.000 hectares, com aparente transição entre os biomas caatinga e cerrado (Dias, 2007). Sua altitude situada entre 800 a 900 metros e com maior precipitação e menor temperatura (Costa et al., 2004) faz a Chapada do Araripe uma área constituída por diferentes formações vegetais, cada uma com fatores bióticos e abióticos específicos: floresta úmida semi-perenifólia; transição úmida/cerrado; carrasco, floresta úmida com incidência de incêndios (IBAMA 2010). Assim, o cerrado da Chapada constitui-se em uma disjunção encravada no domínio do semi-árido da caatinga (Costa et al., 2004). A área de cerrado localiza-se no interior da Floresta Nacional do Araripe (FLONA) (Figura 1), a qual abrange uma área de aproximadamente 39 mil hectares e perímetro de

138 quilômetros, pertencentes aos municípios cearenses do Crato, Barbalho e Santana do Cariri.

Criada em 1946, a unidade de conservação FLONA Araripe foi a primeira floresta nacional do Brasil e sua composição vegetacional é de áreas de cerrado e de transição entre floresta úmida semi-perenifólia e cerrado (IBAMA, 2010), localizando-se aí a maior parcela de cerrado na região do Araripe. Pertencente ao Sistema Nacional de Unidades de Conservação (SNUC), a FLONA Araripe foi criada com o objetivo de proteger a fauna e a flora da região, compatibilizando a interação entre conservação dos recursos naturais e o extrativismo realizados por populações humanas locais, as quais habitam nas adjacências da floresta (Sousa Júnior, 2012).

A ocorrência de cerca de 300 fontes ou nascentes de águas é outro fator que contribui para elevada umidade e diversidade vegetacional na região da Chapada do Araripe onde se localiza a FLONA (Bagnoli, 1998; Dias, 2007). Ainda de acordo com este último autor o índice pluviométrico anual de aproximadamente 920mm e a temperatura varia entre 24°C e 26°C, sendo a amplitude térmica anual relativamente baixa.



Figura 1. (A) Porção sul da Chapada do Araripe; (B) Visão aérea da vegetação da Floresta Nacional do Araripe, no topo da Chapada, sul do Ceará (Imagens do acervo do Laboratório de Ecologia e Evolução de Sistemas Socioecológicos – LEA, UFRPE).

3. Vegetação e aspectos socioeconômicos da Chapada do Araripe

Os tipos vegetacionais que ocorrem na área do topo da Chapada do Araripe são os seguintes: Savana (Cerrado) caracteriza-se como vegetação semidecídua; Savana estépica (Carrasco) caracteriza-se como uma fisionomia decídua arbustiva densa; e Floresta Estacional Sempre-Verde (floresta úmida), cobertura foliar de mais de 80% ao longo do ano (Loiola et al., 2015). Ainda de acordo com estes últimos autores, a partir de uma lista de 474 espécies e 275 gêneros relacionados a 79 famílias, 218 espécies foram registradas na savana (cerrado), 168 na savana estépica (carrasco) e 181 na floresta estacional sempre-verde (floresta úmida).

A região do Araripe abriga uma importante biodiversidade, especialmente no interior da FLONA. Em relação a diversidade vegetal, as principais famílias botânicas que ocorrem na região são Fabaceae, Poaceae, Euphorbiaceae, Malpighiaceae, Apocynaceae e Polygalaceae, Annonaceae, Asteraceae, Solanaceae e Verbenaceae, as quais apresentaram maior riqueza de gênero, de acordo com Costa et al. (2004). Estudo mais recente indicou a família Fabaceae como a mais rica em espécies, porém, as sucessivas famílias em riqueza de espécies foram Rubiaceae, Euphorbiaceae, Bignoniaceae e Asteraceae (Loiola et al., 2015). Ainda de acordo com estes autores os gêneros mais representativos foram *Croton*, *Erythroxylum*, *Senna*, *Mimosa*, *Sida* e *Passiflora*.

Quanto ao aspecto socioeconômico, a região do Araripe abrange 49 municípios, com uma população de cerca de quase um milhão e meio (Corrêa e Corrêa, 2015). No sul do Ceará, nas proximidades da FLONA Araripe, os municípios mais populosos são Juazeiro do Norte, Crato e Barbalha. A economia da região é, sobretudo, baseada na agricultura de subsistência, na pecuária, apicultura e o extrativismo de recursos florestais (Corrêa e Corrêa, 2015). No entorno da FLONA Araripe ocorrem cerca de vinte comunidades historicamente extrativistas, as quais vêm ao longo do tempo usando e manejando muitos recursos do interior da floresta (Gonçalves, 2008; Sousa Júnior, 2012). Dentre os recursos vegetais alvos de extrativismo, destacam-se a janaguba (*Himatanthus drasticus* Mart.), a faveira (*Dimorphandra gardneriana* Tullasne), (Sousa Júnior et al., 2013), mangaba (*Hancornia speciosa* Gomes), maracujá do mato (*Passiflora cincinnata* Mast) e araçá verdadeiro (*Psidium guineense* Swartz) (Campos et al., 2016) e o pequi (*Caryocar coriaceum* Wittm) (Sousa Júnior et al., 2013).

As espécies citadas acima se destacam na região por suas importâncias na econômica local, especialmente de famílias que vivem ao redor da FLONA Araripe. O pequi, por exemplo, é uma espécie arbórea de grande importância alimentícia, econômica e cultural (Sousa Júnior et al., 2013). Ao longo da safra do pequi, que pode ir de Dezembro a Março, várias famílias se reúnem em acampamentos estabelecidos no limite da floresta com a APA (área de proteção ambiental), realizando as atividades de coleta e comercialização, além da produção de óleo a partir da polpa do fruto (Sousa Júnior et al., 2013). Além disso, ao final da safra, os coletores de pequi realizam uma festa (Festa do Pequi) em um dos principais acampamentos de coleta denominado Barreiro Novo, com atividades esportivas e realização de cerimônia religiosa para agradecer pela safra (Sousa Júnior et al., 2015).

Outra espécie alimentícia de grande importância econômica é a mangaba, a qual possui frutos muito apreciados pelas populações humanas da região, pois, além de serem consumidos *in natura*, servem para fazer sucos (Santos et al., 2015). A janaguba, por sua vez, é uma espécie cujo uso que se destaca é o medicinal. Seu látex (ou “leite”, como é localmente denominado) é um recurso utilizado para fins medicinais na região do Araripe, onde um litro de látex pode custar cerca de R\$ 25,00 (Santos et al., 2015). Além da janaguba, a fava d’anta é outra espécie de uso medicinal com grande valor econômico. Suas vagens apresentam alto teor do flavonoide rutina, o qual atrai a atenção de indústrias farmacêuticas de cosméticos e de alimentos, incentivando, assim, o extrativismo local dessa espécie (Santos et al., 2015).

4. O pequizeiro

A família Caryocaraceae compreende dois gêneros, *Anthodiscus* e *Caryocar*, sendo este último constituído por cerca de 16 espécies. A palavra *Caryocar* vem do grego *caryon* (núcleo ou noz) mais *kara* (cabeça), em referência ao fruto globoso (Carvalho 2009). Dentre as principais espécies do gênero estão *Caryocar brasiliense* Cambess. e *Caryocar coriaceum* Wittm, as quais são conhecidas pelo mesmo nome vulgar, pequi (Sousa Júnior et al. 2013) ou piquí (Agra et al. 2007). De acordo com Carvalho (2009), o nome pequi vem da língua indígena tupy *py* (pele, casca) mais *qui* (espinho), pele ou casca com espinhos, por conta da ocorrência de espinhos no endocarpo lenhoso.

O pequi objeto de estudo dessa tese foi *C. coriaceum*, uma espécie arbórea perene nativa do Nordeste brasileiro, ocorrendo nos estados do Maranhão, Piauí, Ceará e Pernambuco (Lorenzi, 1992). Na região da Chapada do Araripe, o pequi ocorre em áreas de cerrado e cerradão (Peixoto, 1973; Costa et al., 2004), tanto no interior quanto nas adjacências da FLONA, apresentando-se como árvores frondosas (Figura 2 A) e engalhadas que podem atingir entre a dez a quinze metros de altura (Oliveira et al., 2009; Prance e Silva, 1973). Características florais de espécies do gênero *Caryocar* sugerem a polinização por morcegos (Ramos e Souza, 2011; Souza Neto, 2012). Além disso, estudos com espécies congêneres de *C. coriaceum* indicaram forte alogamia em representantes do gênero (Gribel e Hay, 1993; Martins e Gribel, 2007) e presença de mecanismos (separação espacial de anteras e estigmas) que funcionam de modo a evitar a autogamia (Gribel e Hay, 1993), embora possa ocorrer autopolinização ainda que em pequena proporção (Gribel e Hay, 1993; Martins e Gribel, 2007; Ramos e Souza, 2011). A floração (Figura 2 D), bem como a frutificação e maturação, ocorre entre os meses de novembro e abril (Costa et al., 2004).

O fruto (pequi) é uma drupa (Figura 2 B e C) com epicarpo coriáceo, carnoso (polpa oleaginosa e de cor amarelada) e endocarpo espinhoso (Ramos e Souza, 2011). Em geral, o fruto contém um único caroço (putâmen) desenvolvido, mas, às vezes, pode ocorrer de dois até quatro caroços (Silva e Medeiros Filho, 2006). Com grande valor econômico, o fruto é bastante apreciado na culinária local (Figueiredo et al., 1989), podendo servir também para alimentação de animais, como bovinos, por exemplo, que consomem a casca (Ramos e Souza, 2011). Tanto a polpa quanto a amêndoa (embrião) são ricas em termos nutricionais, sendo a primeira rica em vitaminas E e B (Agra et al., 2007) e a segunda fonte de minerais e proteína bruta (Ramos e Souza, 2011). Além de ser consumido *in natura*, o fruto é utilizado no preparo de um prato tradicional denominado *pequizada*, o qual é muito apreciado na região do Araripe (Sousa Júnior et al., 2013).



Figura 2. (A) Porte arbóreo do pequizeiro; (B) frutos; (C) fruto cortado, mostrando o caroço (putâmen), cuja polpa é a parte comestível; (D) flor e botões do pequi (Imagens do acervo do Laboratório de Ecologia e Evolução de Sistemas Socioecológicos – LEA, UFRPE).

Esta tese teve como principal motivação observações feitas a partir do trabalho de mestrado de Sousa Júnior (2012), realizado entre 2010 e 2012, ao longo do qual foi observado um forte uso e manejo local de *C. coriaceum*. O reconhecimento de “tipos distintos” de pequizeiros pelas pessoas locais foi um indicador para testar os principais tipos de manejo sob a perspectiva da domesticação de plantas no estágio incipiente. Recentemente, a partir de estudo etnobotânico foi possível observar que as pessoas locais percebem variação morfológica em frutos de pequizeiros, sendo aqueles considerados maiores, segundo as próprias pessoas, os preferidos para uso e manejo (Sousa Júnior et al., 2016). Foi possível ainda observar que populações de *C. coriaceum* apresentaram variação morfológica relacionada aos tipos e regimes de manejo sob os quais estão submetidas. Os capítulos seguintes apresentam com maiores detalhes os resultados relacionados ao manejo local da espécie.

5. Referências

- AGRA, M. F.; FREITAS, P. F.; BARBOSA FILHO, J. M. 2007. Synopsis of the plants known as medicinal and poisonous in Northeast of Brazil. **Brazilian Journal of Pharmacognosy** 17 (1): 114-140.
- BAGNOLI, E. 1998. Projeto Araripe – 1ª parte: Conhecendo o Araripe: Atividades produtivas da população. Turismo, Ecoturismo, Turismo Cultural e Científico. In: **Projeto Araripe**. [s.l]: [s.n.], p. 292-318,
- CAMPOS, L.; NASCIMENTO, A.; ALBUQUERQUE, U.; ARAÚJO, E. 2016. Criteria for native food plant collection in Northeastern Brazil. **Human Ecology**. doi 10.1007/s10745-016-9863-4.
- CARVALHO, P. E. R. 2009. Pequiizeiro *Caryocar brasiliense*. **Comunicado técnico**. Embrapa, Colombo, PR. ISSN 1517-5030.
- COSTA, I. R.; ARAÚJO, F. S.; LIMA-VERDE, L. W. 2004. Flora e aspectos autoecológicos de um enclave de cerrado na chapada do Araripe, Nordeste do Brasil. **Acta botanica Brasilica**. 18(4): 759-770.
- CORRÊA, L. C.; CORRÊA, C. E. 2015. Caracterização geral da região do Araripe e distinção entre diferentes denominações. IN: Albuquerque, U. P.; Meiado, M. V. (Eds.). **Sociobiodiversidade na Chapada do Araripe**. Recife, PE: NUPEEA; Bauru, SP: Canal6.
- DIAS, F. B. S. **Ecologia de *Rhodnius nasutus* STAL, 1859 (HEMIPTERA: REDUVIIDAE: TRIATOMINAE) em palmeiras da Chapada do Araripe, Ceará, Brasil. 2007**. Dissertação (mestrado em Ciências da Saúde). Centro de Pesquisa René Rachou, Belo Horizonte.
- FIGUEIREDO, R. W.; MAIA, G. A.; FIGUEIREDO, E. A. T. 1989. Propriedades físico-químicas e composição dos ácidos graxos da fração lipídica da polpa e amêndoa do piqui (*Caryocar coriaceum* Wittm.). **Revista de Ciências Agronômicas**, Fortaleza, 20 (1/2): 135-139.
- GONÇALVES, C. U. 2008. Os Piquizeiros da Chapada do Araripe. **Revista de Geografia**. Recife: UFPE – DCG/NAPA, jan/abr 25 (1): 88-103.
- GRIBEL, R.; HAY, J. D. 1993. Pollination ecology of *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae) in Central Brazil cerrado vegetation. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge 9: 199-211.
- Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (IBAMA). 2010. http://www.ibama.gov.br/prevfogo/wpcontent/files/Plano_Operativo_Final_Flora_de_Araripe.pdf (consultado em 03 de outubro de 2010).

LOIOLA, M. I. B.; ARAÚJO, F. S.; LIMA-VERDE, L. W.; SOUZA, S. S. G.; MATIAS, L. Q.; MENEZES, M. O. T.; SOARES NETO, R. L.; SILVA, M. A. P.; SOUZA, M. M. A.; MENDONÇA, A. C. A. M.; MACÊDO, M. S.; OLIVEIRA, S. F.; SOUSA, R. S.; BALCÁZAR, A. L.; CREPALDI, C. G.; CAMPOS, L. Z. O.; NASCIMENTO, L. G. S.; CAVALCANTI, M. C. B. T.; OLIVEIRA, R. D.; SILVA, T. C.; ALBUQUERQUE, U. P. 2015. Flora da Chapada do Araripe. IN: IN: Albuquerque, U. P.; Meiado. M. V. (Eds.). **Sociobiodiversidade na Chapada do Araripe**. Recife, PE: NUPEEA; Bauru, SP: Canal6.

LORENZI, H. 1992. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. 4.ed. **Nova Odessa: Plantarum**, v.1, 368p.

MARTINS, R. L; GRIBEL, R. 2007. Polinização de *Caryocar villosum* (Aubl.) Pers. (Caryocaraceae) uma árvore emergente da Amazônia Central. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, 30(1):37- 45.

OLIVEIRA, M. E. B., GUERRA, N. B., MAIA, A. H. N., ALVES, R. E., XAVIER, D. S., MATOS, N. M. S. 2009. Caracterização física de frutos do pequizeiro nativos da Chapada do Araripe – CE. **Revista Brasileira de Fruticultura**. Jaboticabal, SP, 31(4): 1196-1201.

PEIXOTO, A. R. 1973. O pequi e a lavoura no Cerrado. In: Peixoto, A. R (Ed.). **Plantas oleaginosas arbóreas**. São Paulo: Nobel p. 197-226.

PRANCE, G. T.; SILVA, M. F. 1973. Flora Neotropica. monograph N° 12 Caryocaraceae. **Hafner Publishing Company**, New York.

RAMOS, K. M. C.; SOUZA, V. A. B. 2011. Características físicas e químico-nutricionais de frutos de pequizeiros (*Caryocar coriaceum* Wittm.) em populações naturais da região Meio-Norte do Brasil. **Revista Brasileira de Fruticultura**. Jaboticabal, SP, 33(2): 500-508.

SANTOS, G. C.; ALMEIDA, A. L. S.; SOUSA JÚNIOR, J. R.; CAMPOS, L. Z. O.; FEITOSA, I. S.; CAMPOS, J. L. A.; CAVALCANTI, M. C. B. T.; SILVA, R. R. V.; ALBUQUERQUE, U. P. 2015. Espécies lenhosas de importância econômica na Chapada do Araripe. IN: IN: Albuquerque, U. P.; Meiado. M. V. (Eds.). **Sociobiodiversidade na Chapada do Araripe**. Recife, PE: NUPEEA; Bauru, SP: Canal6.

SILVA, M. A. P.; MEDEIROS FILHO, S. 2006. Morfologia de fruto, semente e plântula de pequi (*Caryocar coriaceum* Wittm.). **Revista Ciência Agronômica**, Fortaleza, 37(3): 320-325.

SOUSA JÚNIOR, J. R. 2012. **Conhecimento e manejo tradicional de *Caryocar coriaceum* Wittm (Pequi) na Chapada do Araripe, Nordeste do Brasil**. Dissertação (mestrado em Botânica). Recife: Universidade Federal Rural de Pernambuco.

SOUSA JÚNIOR J. R., ALBUQUERQUE U. P., PERONI, N. 2013. Traditional Knowledge and Management of *Caryocar coriaceum* Wittm. (pequi) in the Brazilian Savanna northeastern Brazil. **Economic Botany**, 67:225–233.

SOUSA JÚNIOR, J. R.; SANTOS, G. C.; CAMPOS, L. Z. O.; SOUSA, R. S.; CORDEIRO, P. S. S.; ALMEIDA, A. L. S.; CAVALCANTI, M, C. B. T.; ALBUQUERQUE, U. P. 2015. O pequi (*Caryocar coriaceum* Wittm. – Caryocaraceae) na Chapada do Araripe. IN: IN: Albuquerque, U. P.; Meiado. M. V. (Eds.). **Sociobiodiversidade na Chapada do Araripe**. Recife, PE: NUPEEA; Bauru, SP: Canal6.

SOUSA JÚNIOR, J. R.; COLLEVATTI, R. G.; LINS NETO, E. M. F.; PERONI, N.; ALBUQUERQUE, U. P. 2016. Traditional management affects the phenotypic diversity of fruits with economic and cultural importance in the Brazilian Savanna. **Agroforestry Systems**, doi 10.1007/s10457-016-0005-1.

SOUSA NETO, A. C. **Filogeografia e fluxo gênico em espécies do gênero *Caryocar***. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Evolução). Goiânia: Universidade Federal de Goiás. 2012.

CAPÍTULO 2

Traditional management affects the phenotypic diversity of fruits with economic and cultural importance in the Brazilian Savanna

José Ribamar Sousa Júnior, Rosane Garcia Collevatti, Ernani Machado Freitas Lins Neto, Nivaldo Peroni, Ulysses Paulino Albuquerque

Artigo publicado em *Agroforestry Systems* (DOI 10.1007/s10457-016-0005-1)

TRADITIONAL MANAGEMENT AFFECTS THE PHENOTYPIC DIVERSITY OF FRUITS WITH ECONOMIC AND CULTURAL IMPORTANCE IN THE BRAZILIAN SAVANNA

José Ribamar Sousa Júnior¹, Rosane Garcia Collevatti², Ernani Machado Freitas Lins Neto³, Nivaldo Peroni⁴ and Ulysses Paulino Albuquerque¹

1 - Laboratory of Ecology and Evolution of Social-Ecological Systems (LEA), Department of Biology, Federal Rural University of Pernambuco, Av. Dom Manoel de Medeiros, s/n, Dois Irmãos, 52171-900, Recife, Pernambuco, Brazil; 2 - Laboratório de Genética e Biodiversidade - Universidade Federal de Goiás, CP 131, 74001-970, Goiânia, GO, Brasil; 3 - Department of Sciences of Nature at Universidade Federal do Vale do São Francisco, Campus Senhor do Bonfim, Bahia, Brazil; 4 - Department of Ecology and Zoology at Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, Santa Catarina, Brazil

Abstract The management of plant populations may cause phenotypic changes in the characteristics of a plant that is targeted by human selection over time, which can therefore lead to the domestication process. Studies about this approach have shown that managed plant populations have the most interesting features for use by human populations because they have more productive plants and larger fruits. To evaluate this effect, the traditional management of *Caryocar coriaceum* Wittm (pequi) in the Chapada do Araripe region of northeast Brazil was studied by using a morphometric and ethnobotanical approach. A morphometric analysis of the fruits was conducted, during which the plants were recorded to the following three different management regimes: cultivation, *in situ* management (collection) and incipient management (the tolerance and protection of individuals). To test the hypothesis that people perceive natural morphological variations in the fruits, local people perception was assessed through different methods. To assess the possible influence of management regimes on fruit morphology, 40 reproductive individuals cultivated, 40 managed *in situ* and 36 individuals under incipient management were randomly selected, and 20 fruits of each were collected for the morphometric analyses. The fruits from individuals grown under

the cultivation system were significantly different from the individuals who were managed *in situ* and from those under incipient management. The perception study showed that local people perceive great morphological diversity among the study populations, which was consistent with the findings of the morphometric analyses. Based on these results, it could be said that *Caryocar coriaceum* is in the early stage of the domestication process.

Keywords: artificial selection, directed management, ethnobotany, evolutionary ethnobiology, phenotypic variation, plant domestication

Introduction

With the management of resources over time, human selection can lead to genetic and/or morphological changes in organisms that are the targets of human attention (Pickersgill 2007; López-Palacios et al. 2015). Studies on morphological changes in managed plant populations have been used to estimate variations in patterns and levels of diversity (Zizumbo-Villarreal and Piñero 1998; Vargas and Blanco 2000; Zizumbo-Villarreal et al. 2005), and for identifying useful phenotypes for domestication (Gwali et al. 2012).

Some of this research has shown that human selection leads to morphological changes in populations under different management regimes (Arellano and Casas 2003; Casas et al. 2007; Lins Neto et al. 2013). When they are selecting plants, human groups can favor the frequency of individuals that have preferred phenotypes that meet their economic, social and/or cultural needs (Lira and Casas 1998; Gepts 2004; Lins Neto et al. 2012). Plant populations under different management regimes (such as managed *in situ* and cultivated crops) provide fruits, which are a major target of human selection (Arellano and Casas 2003; Aguirre-Dugua et al. 2012; Lins Neto et al. 2014) and differ significantly when compared with wild populations (or less managed populations) (Casas et al. 1999; Cruz and Casas 2002 Arellano and Casas 2003; Lins Neto et al. 2014). Genetic alterations also occur as a result of managing plant populations that are associated with human selection, and thus play important roles in maintaining genetic diversity (Cruse-Sanders et al. 2013).

Although prospective changes in the target characteristics of human selection are well documented for species of cacti and some herbaceous plants (Casas et al. 2007; Parra et al. 2012), this model has been subjected to incipient testing for woody plants species, especially long-lived tree species (Miller and Gross 2011). In spite of these tests, previous studies on trees have indicated that the preferred phenotypes for human groups have been found in cultivated and tolerated populations (Casas and Caballero 1996; Zárate 2005). Tree species such as *Olea europaea* L. subsp. *europaea* (Zohary and Hopf 2000), *Sideroxylon palmeri* (Rose) Pennington (González-Soberanis et al. 2004), *Ceiba aesculifolia* (H.B. & K.) Britten and Baker (Avendaño et al. 2006), *Spondias tuberosa* Arruda (Lins Neto et al. 2012) and *Crescentia cujete* L. (Aguirre-Dugua et al. 2013) are among the relevant woody species that have been studied from this perspective. These studies have shown that the human maintainers of managed plant populations hold accurate knowledge of the morphological variations in the structures that are targets of selection. The recognition of population variants is a crucial aspect of artificial selection (Blancas et al. 2013). Thus, the perception of morphological variations by people may indicate that the current process of domestication of native socioeconomic importance plant is driving conscious exploitation patterns in these resources (see Zohary 2004 for a discussion of conscious and unconscious forms of selection and management of natural resources). Intentional human selection is a prerequisite for domestication (Clement et al. 2010).

In this context, this paper addresses the pequi (*Caryocar coriaceum* Wittm), a native tree species that bears fruits of great importance to the local people of the Araripe region in northeast Brazil; these people have been handling this species for at least two centuries. Hence, the objective was to analyze the people/plant relations from the perspective of traditional management and the incipient domestication process from two perspectives, namely ethnobotanical and morphometric. For the purposes of this study, agricultural practices at a small scale in local (rural) communities that employ the natural resources of tropical forests are considered traditional management. Thus, the intention was to answer the following: Do the local people perceive the morphological diversity in pequi fruits in light of the different management regimes employed? The hypothesis is that the morphological diversity of pequi fruits will be perceived by local people and related to the distinct management regimes in use.

There was also a question as to whether there are phenotypic differences in fruits between the *Caryocar coriaceum* populations that are subject to different management regimes. The hypothesis is that *C. coriaceum* individuals differ phenotypically among populations under different management conditions (cultivation, *in situ* and incipient), but that there are no differences between individuals of the same population. Cultivated populations are expected to have higher averages for the study variables when compared with other populations. To test whether the type of management regime affects other plant parts beyond the reproductive structures (covariance), there was a question as to whether the phenotypic characteristics of the vegetative parts such as the heights and diameters at ground level (DGL) exhibit differences under different management regimes. The hypothesis is that individuals from different management regimes differ phenotypically. There are expected differences in the height and DGL between individuals under cultivation, *in situ* and incipient management.

Materials and Methods

Study area

This study was developed in the Araripe National Forest (FLONA), in the adjacent community of Distrito Horizonte and São José of the Chapada do Araripe region, in the southern state of Ceará. The National Forest was established in 1946 by the federal government to reconcile nature conservation with the sustainable use of natural resources. The National Forest is a category of protected area that constitutes the Group of Sustainable Use Units (Snuc 2002). The forest has an area of approximately 38,000 hectares, encompassing the municipalities of Crato, Barbalha, Jardim and Santana do Cariri. The vegetation consists of cerrado areas and areas of transition between semi-evergreen rain forest, cerrado, cerradão and carrasco (IBAMA 2010).

In the FLONA surroundings, there are approximately twenty human communities that are historically extractive, among which Distrito Horizonte (07° 29' 36.9" S, 39° 22' 6.02" W) is one of the largest and most important. This local community has approximately 1,120 inhabitants (Lozano et al. 2014) who use the resources of the FLONA as their primary sources of livelihood. Agriculture and extractivism are the primary activities, and the pequi (*C. coriaceum*) is one of the

primary resources extracted from the forest. For more than a century (Gonçalves 2008), the human populations from Horizonte have related to the various features found in the National Forest at that location.

At the foot of the plateau is the São José community in the Arisco region, in which a pequi that is locally known as "pequi do Arisco" can be found. At approximately 30 km from the forest, the Arisco region is within the Environmental Protection Area (APA). *C. coriaceum* populations have been historically managed here, presenting, according to the locals, the best fruits, which are larger and of better quality (tasty and attractive fruits) in relation to the fruits of the forest.

Data collection

To study the variability and perception of morphological variation, three *C. coriaceum* populations were selected and each was classified into three different management regimes as follows: *in situ* management, incipient management and cultivation. These management regimes are based on the work of González-Insuasti and Caballero (2007). The intentional (non-selective) and non-opportunistic (not occasional) practice of collecting fruit from native vegetation areas in which individuals that spontaneously occur in the forest are found was considered *in situ* management. Incipient management is related to the practice of tolerance (plants are left standing) and the protection of individuals that spontaneously occur in areas adjacent to the National Forest (Casas et al. 2007; Lins Neto et al. 2013). In this type of management, pequi is recognized locally as "zelado" (nurtured). Finally, the cultivation thought to favor pequi individuals is locally known as "pequi do arisco". From sowing in a small-scale local management, cultivation involves growing plants in environments with different degrees of protection performed by people, such as control of weeds and predators, irrigation and soil tillage (Pickersgill 2013). For the selection of these populations, the statements of local people were taken into account, and these individuals participated in the previous study (see Sousa Júnior et al. 2013).

Perception of morphological variation

To test the hypothesis that local collectors perceive morphological variations in pequi fruit, it was necessary to collect data on local perception, and thus it was necessary to request consent through the Free and Informed Term of Consent (FITC),

(according to Resolution No. 466, dated 12/12/2012). This research was submitted to the Ethics Committee (CEP) and approved under number 412/11 by the CEP of the Health Sciences Center, Federal University of Pernambuco.

Semi-structured interviews were conducted with the community collectors, and they were based on semi-structured scripts (Albuquerque et al. 2014). Through meetings in the community, some collectors (key informants) who are recognized as experts in collecting pequi were identified and interviewed. After the first interviewees, the rest were sampled and selected on the basis of the "snowball" technique (Bailey 1994), which consists of an intentional sample in which an expert informant indicates others, and the process was repeated for each new informant until all the experts were consulted (Albuquerque et al. 2014). Thus, the total number of respondents was 56 collectors, with 28 women and 28 men. The following questions are contained in the script: 1) Are there differences between the fruits of the pequi tree? (If there is) What is (are) the difference(s)? Which one is preferred? Why? 2) What is the most frequently used part of the pequi tree?

To categorize the fruit sizes in the study in terms of morphological perception, an activity was held with twenty-two informants (within the sampling of 56 experts), which consisted of asking them to choose (among 500) 10 fruits that were perceived as being under cultivation, 10 of which were under incipient management and 10 of which were under *in situ* management, with a total of 30 fruits per informant. The same activity was performed for the putamen. To perform this activity, 500 fruits and 500 putamens (the edible portion corresponding to the inner mesocarp, endocarp and seed) were randomly collected in the National Forest area, and then a morphometric analysis was conducted to test the differences according to the perception of fruit morphology (size) with respect to the types of management regimes. To test the perceived differences between each management regime, the lengths and the highest and lowest diameters of the fruits were measured to calculate the fruit volumes. The same was done for the putamens (cores containing the edible part).

Phenotypic variation

To evaluate the possible effect of different management regimes on *C. coriaceum* populations, three representative areas of different management regimes were selected, and individuals were identified for each of them and subsequently

selected randomly. In two of the areas (*in situ* management and cultivation), 40 reproductive individuals were selected. In the area corresponding to incipient management (“zelado” pequi), 36 individuals were selected, for a sum of 116 individuals in the study. For logistical reasons, it was not possible to sample a higher number of individuals from the incipient management area or to sample forest individuals during the same year. The fruits from the “zelado” pequi area were collected in 2011, and the fruits from other areas were collected in 2014 because those were the rainiest years and were consequently more productive. During 2012 and 2013, collection was practically impossible for lack of fruit because of the drought. To collect the fruits in the region, *a priori* authorization was requested from the Chico Mendes Institute for Biodiversity Conservation (ICMBio), with authorization No 26882-1/SISBIO for 2011 and authorization No. 38093-2/SISBIO for the 2014 collection.

Of the 116 pequi individual trees that were sampled, 20 mature fruits were collected, for a total of 2,320 fruits on which morphometric analyses were conducted. The quantitative variables under analysis were as follows: the weight, length and volume of the fruit; the weight and thickness of the bark; the weight, length and volume of the putamen and the thickness of the pulp. The putamen consists of the inner mesocarp, endocarp and seed, which are commonly called the core by the people of the region. The diameter and length measurements of the fruits were measured by using a caliper rule, and the volume was estimated by using the formula $\frac{4}{3}\pi abc$ (as adapted from Jacomini et al. 2007), where **a**, **b** and **c** are the length and the highest and lowest diameters of the semi-axis; the fruit in this study was considered to have an ellipsoid shape. The weights of the fruits and of the fresh bark were obtained with the aid of a semi-analytical balance. The thickness of the fresh pulp was measured with a caliper rule.

In addition to the above variables, the populations were compared with respect to the phenotypic characteristics of some vegetative parts, such as the height and circumference at ground level (CGL), to check if the management regime types affect other parts of the plant beyond the reproductive structures (fruit). For the analysis, the circumference at ground level was converted to the diameter at ground level, on the basis of the following formula: diameter at the ground level (DGL = Circumference at ground level $[\text{CGL}/\pi]$).

Data analysis

To test if there are phenotypic differences between the *C. coriaceum* populations that were studied under different management regimes (*in situ* management, incipient management and cultivation), analyses of variance (ANOVA - one way) were conducted, with a comparison of means by Tukey's test (95% confidence) *a posteriori* to assess how the morphological characteristics differed between populations according to their management type. The R 2.3.1 program was used for these analyses (R Development Core Team 2011). To test the hypothesis in which cultivated individuals differ significantly among different management regimes, a hierarchical Cluster Analysis (CA) was conducted to classify the sampled individuals according to their morphological similarities to explore if their similarities are related to the management regime type. This analysis accounts for the average of all variables per individual, and because of the differences between the measurement units of the variables, the values were standardized. The height and diameter parameters at ground level (DGL) were subjected to non-parametric statistical tests (Kruskal-Wallis test at 5% probability), given the non-normality of the data. To analyze the perception of the fruit morphology (size) under each type of management regime, the volumes were calculated (from 220 fruits and 220 putamens, corresponding to 10 fruits and 10 putamens per informant), which were related to each type of management according to their classification as large, medium and small. Subsequently, an analysis of variance was conducted by non-parametric statistical Kruskal-Wallis test (5% probability) for both the fruits and the putamens.

Results

Perception of variations in *Caryocar coriaceum* fruits

Of the 56 people interviewed, 78.6% affirmed that there was organoleptic variation in the fruits of the pequi tree (*C. coriaceum*). The taste of the fruit, which can be sweet ("yummy") or bitter, was cited as one of the major organoleptic characteristics for the pequi. Another perceived variation was the color of the pulp, which can be white or yellow. Fruits with white pulp were the most frequent (41.07%) relative to fruits with

yellow pulp (8.92%), with white-pulped fruits being more preferred by collectors because they are considered to have a better taste. Another feature of the pequi tree, as perceived by the informants, is the size of the fruit. There is variation in the morphological perception of the pequi tree fruits (in 80.35% of interviews), indicating the existence of varying sizes. The size perception of the fruits and putamens, which were classified as large, medium and small and related to the type of management regime, presented significant differences between each of the different regimes, with the large size related to cultivation, the medium size to incipient management and the small size to *in situ* (forest) management (Table 1).

The local perception of differences in fruits between cultivated populations that were grown under incipient management (“zelado”) and managed *in situ* is related to the different management practices that the collectors perform on *C. coriaceum* populations. The most significant management practices were collecting the fruit (100%) in the forest (the area of *in situ* management) and the so-called practice of “zelar” (*nurturing*) pequi (67.8%) in the areas of human habitation in the vicinity of the forest (incipient management areas).

Table 1 Perception of local experts on the sizes (volume) of pequi fruits and putamens with respect to three different management regimes

	Population/size of fruit	Putamen
	Mean* ± SD**	
Cultivated (large)	181.56 ± 9.16	625.93 ± 58.84
Incipient management (medium)	110.49 ± 17.6	415.74 ± 62.69
<i>In situ</i> management (small)	61.43 ± 14.14	261.92 ± 43.57

* All averages differed significantly ($p < 0.001$) with one another by Kruskal-Wallis test at 5% probability. ** Standard deviation.

The practice of protection (locally called *zelar*) the pequi consists of pruning the dead branches, opening glades for shady individuals and eliminating host species (epiphytes). The performance of this practice on individuals in the forest interior is not permitted because the FLONA is a protected area. Cultivation (which is very recent and performed at a small scale) is related to pequi trade demands because the collection of these fruits in the forest has not led to this type of demand.

Furthermore, cultivation involves some local management practices such as large seed selection (from individuals who are recognized as having large fruits), seedling irrigation during the dry season, and plant protection. The local farmers also perform dormancy breaking using some local practices, such as drying the seeds under the sun for three days and subsequently immersing them in the water for three additional days. Moreover, rural farmers do not use chemicals in the management of this species. Information on the breeding system of this species is scarce. However,

since its congener (*Caryocar brasiliense*) is self-compatible (Gribel and Hay, 1993), it is possible that *C. coriaceum* also shows this behavior.

Phenotypic variation

There are significant differences among the three populations with regards to different management regimes for all morphological characteristics. The analyses indicated that there are differences in the nine studied traits (Table 2). Except for the variable length of the fruit ($F=23.9823$, $p>0.05$), the cultivated population was significantly different from the others in terms of all other variables. The populations managed *in situ* and under incipient management, zelado (nurtured) pequi, differed significantly in the fruit length ($F=23.9823$, $p<0.01$), putamen length ($F=146.9718$, $p<0.01$), pulp thickness ($F=33.8946$, $p<0.05$), fruit volume ($F=238.49$, $p<0.01$) and putamen volume ($F=136.5118$, $p<0.01$) variables. According to the analyses of variance, the fruits were generally observed to be larger in the cultivated population relative to the populations that were managed *in situ* and under incipient management, thus confirming our hypothesis. The cluster analysis was consistent with the results of the variance analysis, indicating the formation of two groups according to their morphological similarities (Figure 1). One of the groups was formed by individuals under the cultivation regime and *in situ* management, and the second was formed by the incipient management population.

Table 2 Analysis of morphometric variables in *Caryocar coriaceum* Wittm fruits under three different management regimes (cultivation, *in situ* management and incipient management) of the Chapada do Araripe region, northeast Brazil, with data collected in 2011 and 2014

Variables	Population		
	Cultivation	<i>In situ</i> management	Incipient management
	Mean ± SD	Mean ± SD	Mean ± SD
Fruit length	5.75 ± 0.58a*	4.80 ± 0.65ab	5.45 ± 0.92 ac
Fruit weight	127.09 ± 44.69a	87.42 ± 28.27b	75.30 ± 22.56b
Fruit volume	892.16 ± 277.25a	501.51 ± 184.76b	131.32 ± 45.30c
Bark weight	86.29 ± 32.17a	63.96 ± 21.60b	53.82 ± 16.34b
Bark thickness	1.04 ± 0.24a	0.92 ± 0.24b	0.92 ± 0.19b
Putamen length	4.67 ± 0.45a	3.81 ± 0.46b	3.23 ± 0.39c
Putamen volume	255.84 ± 65.40a	146.74 ± 45.39b	107.02 ± 34.66c
Putamen weight	40.62 ± 15.61a	23.31 ± 8.24b	21.07 ± 8.18b
Pulp thickness	0.37 ± 0.09a	0.30 ± 0.07b	0.26 ± 0.05c

*Means followed by the same letter on the line do not differ significantly from one another according to the Kruskal-Wallis test at 5% probability

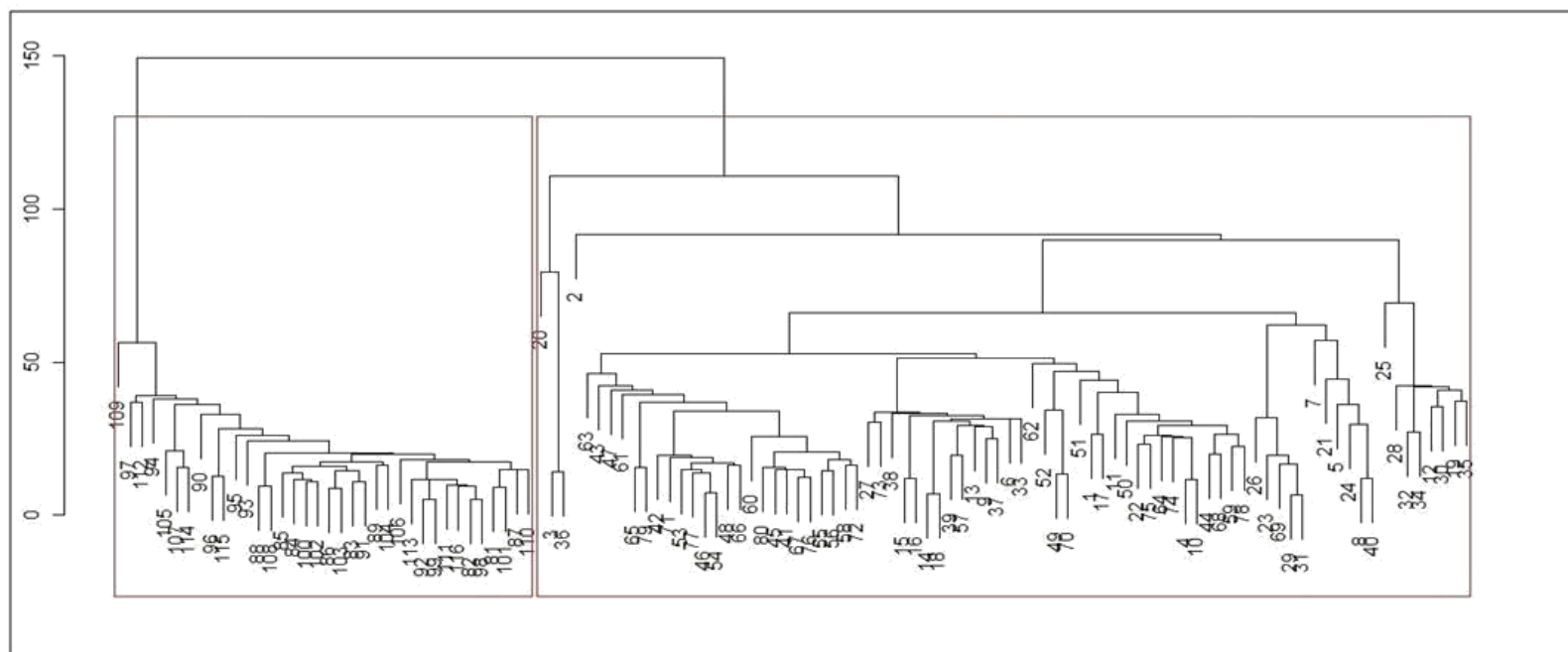


Fig. 1 Classification of populations *Caryocar coriaceum* using cluster analysis. (There is formation of two groups delimited in red: a largest formed by the cultivated and managed *in situ* populations and a less formed by the incipient managed population).

The hypothesis that individuals from different management regimes differ phenotypically with regards to their vegetative parts, heights and diameters at ground level (DGL) was refuted. There was no significant difference between the populations of different management regimes for the height parameter ($H=1.42$; $p=0.49$) or the diameter at ground level, that is, the DGL ($H=5.22$; $p=0.07$) (Table 3).

Table 3 Phenotypic characteristics of *Caryocar coriaceum* Wittm individuals from the Chapada do Araripe under three management regimes.

Management	HEIGHT (m)	DGL (cm)
	$X \pm S.D$	$X \pm S.D$
Cultivation	9.3 ± 1.8	38.3 ± 12.8
<i>in situ</i>	9.4 ± 2.9	38.2 ± 13.9
Incipient (“zelado”)	8.5 ± 2.9	30.4 ± 14.2

Discussion

Perception of morphological variation

The color and size of the pequi tree fruits were also noted by collectors as target characteristics for selection, a trend that is also observed in other studies that distinguish populations under different management regimes (Casas et al. 1997; Casas 2005). Our hypothesis that the morphological diversity in pequi fruits is perceived by local collectors was confirmed. The fruit size was the primary characteristic that was perceived as a variant in relation to the different management regimes employed in the Araripe region. The perception of morphological variation has allowed human groups to manage plant species to favor the varying characteristics between populations (Casas and Caballero 1996; Lins Neto et al. 2010; Lins Neto et al. 2013). This perception is also important for the conscious selection of desirable traits in plant species during the process of *in situ* domestication (Casas et al. 2007). In addition, the local perception indicates that traditional management and the plant domestication process are currently being conducted solely by intentional (conscious) selection (Zohary 2004). Besides being a favorable condition for the occurrence of domestication (Clement et al. 2010), conscious selection is also a distinctive landmark of *in situ* management during the plant

domestication process (Casas et al. 2007; Pickersgill 2013). This perspective is a counterpoint to the understanding of conscious selection as an after-domestication occurrence (Zeder et al. 2006).

This view suggests that management is directed to favor features of human interest, which is a strong factor in morphological diversity, especially with regards to the species of great economic importance. Therefore, this management is often intensified (Blancas et al. 2013). This type of management (directional), which is considered the primary cause of phenotypic diversification (Rieseberg et al. 2002), is an important activity because it can contribute to the sustainable management and genetic diversity of plants in traditional agro-ecosystems (Duputié et al. 2009) and amplify the divergence between these populations over time (Casas et al. 2006). Studies have often shown that plant populations of managed and cultivated areas present the most interesting features for local human groups in relation to wildlife populations (Cruz and Casas 2002; Carmona and Casas 2005; Rodríguez-Arévalo et al. 2006). Although each human community has its own selection criteria, the conscious management directed at obtaining the preferred characteristics is an important driving force for socio-ecological systems.

The food and economic importance of pequi is a factor that has contributed to the use of different management practices on this species. The extensive collection of fruits in the forest is related to the abundance of pequi populations in relation to other areas. This relation indicates that the areas that are more frequently assessed for collection will necessarily be the managed ones, as found by Lins Neto et al. (2010) for *Spondias tuberosa*, because the commercial value of the species is a relevant factor that influences the degree of management intensity (González-Insuasti and Caballero 2007; Blancas et al. 2013). Furthermore, the population areas with a higher degree of management (cultivated) are very few when compared with the native vegetation areas (FLONA). The areas with incipient management individuals (“zelado” pequi) are also fewer. It is noteworthy that the “zelado” (*nurtured*) pequi (populations considered to be under incipient management in this study) was, in this case, the tree individual that was maintained and protected in a similar way to the protection provided to other plant species, which was also observed in other studies (Avedaño et al. 2006; Lins Neto et al. 2010), indicating that the promotion and protection of individuals is a management tool that plays an important role in the domestication process. The elimination of unwanted

individuals as shown in other plant species (Casas et al. 1997) was not observed in the case of pequi, according to collectors, which was similar to a study of another important tree species in northeastern Brazil (*S. tuberosa*) (Lins Neto et al. 2010), which did not show elimination. Pequi is not eliminated because it represents an important source of income and food. In addition, people collect the best fruits from pequi trees, even when they are less desirable (smaller and less tasty) because the fruits can be used to produce an oil that has commercial value. The importance of *C. coriaceum* can also be noted in the appreciation that collectors have for the species, which is often compared by local people to a "family man" (Sousa Júnior et al. 2013). This description indicates its cultural importance from the perspective of traditional management and underlines the theoretical gaps that have not yet been filled, with questions about what leads certain species to be selected over others for management. Therefore, cultural and economic factors such as the importance of plants in human subsistence and ecological factors such as the distribution and abundance of species play crucial roles in the interactions between people and plants (Casas et al. 2007). Blancas et al. (2013) also show that the number of uses of a species and its abundance and distribution are important indicators for the management of plants, which is driven in response to food security and resource scarcity.

Morphological variation

Morphometric analyses have indicated that *C. coriaceum* individuals differ phenotypically according to their management type, confirming our hypothesis that *C. coriaceum* individuals differ phenotypically between populations under different conditions (cultivation, *in situ* management and incipient management). In general, the phenotypes preferred by local people were more abundant in cultivated populations, and therefore, the average values for the studied characteristics were different between the management types. As described above, the fruit size is a major feature for humans, and this fact indicates that human selection has favored this feature, particularly in cultivated populations in which the desirable characteristics are selected. The confirmation of our hypothesis shows that the management regime model for analyzing morphological diversity from the perspective of human selection and incipient domestication process, as already tested for many other non-woody plant species, is also suitable for woody species, as studied in *Spondias tuberosa* (Lins Neto et al. 2012), *Crescentia cujete* (Aguirre-Dugua et al. 2013) and in this work on pequi.

In addition to the fruits, other plant parts tend to be analyzed, such as flowers and some vegetative parts (branches, height) (Parra et al. 2012), to test whether the management regime type affects other parts of the plant beyond the reproductive structures. For *C. coriaceum*, there were no observed differences in the studied vegetative parts (height and DGL). This finding may be indicative that the selection of a particular characteristic as a target does not necessarily lead to concurrent changes in other parts of the plant. Furthermore, there may be more variations in secondary metabolites for tree species as a result of human selection than in other syndromes commonly related to annual species (Meyer et al. 2012). Although other characteristics (in the reproductive and vegetative parts, such as in the flowers and branches, respectively) were not analyzed in this study, the results of the local perception along with morphometric data are strong evidence of the role of human selection in the evolutionary process of plants at the incipient stage of domestication. If human selection is considered a decisive factor in this process, then a selection that is directed to a particular target characteristic is expected, even if other features are indirectly selected or not during the process. Thus, the results for *C. coriaceum* indicate a strong trend in the influence of human selection on plant species populations, and they are in accordance with the findings of other studies (Cruz and Casas 2002; Arellano and Casas 2003; Lins Neto et al. 2012, 2014), which are therefore indicative of the role of traditional management in morphological changes in plant populations.

The formation of two groups, according to the cluster analysis, was not consistent with the perception of a continuum that local collectors have in relation to the fruit's morphological diversity. According to this continuum, the populations under cultivated and incipient management would be more similar to one another; however, incipiently managed populations were observed to be less similar to the cultivated plants and more similar to those managed *in situ*, and the latter were more similar to the populations under cultivation. This finding may be related to the proximity of these management types (incipient and *in situ* management) or because the populations under *in situ* management likely have the same management history as the populations under incipient management. This fact may be evidence of past management that was conducted in the area in which the population was managed *in situ* (National Forest), which was once inhabited by local human groups approximately 60 years ago and is a sustainable-use conservation unit today. Thus, the native individuals that are found

inside the FLONA experienced some degree of management in the past, which is why we have not considered the forest individuals to be wild.

The size of the *C. coriaceum* fruit is a very important characteristic that influences even the collection dynamic inside the FLONA (Sousa Júnior et al. 2013), with the largest fruits generally collected for sale while the smaller ones are used for oil production. In this way, people grow pequi trees individuals with the aim of producing larger fruit that is of better quality, not only for consumption but also for trade (Sousa Júnior et al. 2013). This observation highlights the socio-economic aspect as a driving force based on the economy (Bürgi et al. 2004), which favors the manipulation of plant populations to meet the demands of human groups. Human selection (artificial) and traditional management are mechanisms that are therefore leading plant populations to domestication (Casas et al. 2007). Although environmental and genetic variables (which are not included in the current study) influence morphological variation, our evidence indicates human selection along with different management regimes (cultivation, *in situ* and incipient management) as strong factors favoring the differences in *C. coriaceum* fruit, and it follows the trends in studies of other species (Cruz and Casas 2002; Arellano and Casas 2003; Lins Neto et al. 2012, 2014). However, it is important to note that the perennial species may have different domestication syndromes from those found in annual plants (Meyer et al. 2012), therefore making it necessary to focus more on these differences in future studies.

Conclusion

The results presented here allow us conclude that the pequi fruits (*C. coriaceum*) shows great morphological diversity and that it is perceived by local people. Fruits from cultivated areas were significantly higher than from all others, corroborating the local perception of morphological variation related to the distinct management regimes in use. The fruit size is preferred feature for humans, who select this feature and keep it in cultivated populations. Although this study has some limitations (such as lack of sampling in other areas for each type of system studied), a crucial contribution of this work was to identify cultivation as the probable consequence of this human selection of a particular character (fruit). This result is observed in other tree species already described above. Although environmental factors can influence morphological variation, human selection is shown to be the driving force that favors

morphological differences of the target character of this selection. In this study, for example, the fruit, compared to other parameters of the species examined here (DGL and plant height), has shown morphological variation in relation to the management systems studied. The intentional selection of *C. coriaceum* fruit as well as the management forms used by local people may be evidence of the incipient process of domestication of this species because the management of the pequi tree is a process that has been started long ago, and, as in all studies, the data from this work fit the time frame of this process. Nonetheless, genetic studies are needed for greater clarity on this issue.

Acknowledgments We thank all the informants from the Horizonte (Ceará) and São José communities who contributed to this study; Prof. Patricia Muniz de Medeiros, for assistance with the statistical analyses; colleagues of the Laboratory of Ecology and Evolution of Social-Ecological Systems that contributed to the collection of data; CAPES for the scholarship granted to JRSJ; and CNPq, for the research productivity scholarship granted to UPA and NP.

References

- Aguirre-Dugua X, Eguiarte LE, Gonzáles-Rodríguez A, Casas A (2012) Round and large: morphological and genetic consequences of artificial selection on the gourd tree *Crescentia cujete* by the Maya of the Yucatan Peninsula, México. *Ann Bot* 109:1297-306
- Aguirre-Dugua X, Pérez-Negrón E, Casas A (2013) Phenotypic differentiation between wild and domesticated varieties of *Crescentia cujete* L. and culturally relevant uses of their fruits as bowls in the Yucatan Peninsula, Mexico. *J Ethnobiol Ethnomed* 9:76
- Albuquerque UP, Ramos MA, Lucena RFP, Alencar NL (2014a) Methods and techniques used to collect Ethnobiological data. In: Albuquerque UP, Cunha LVFC, Lucena RFP and Alves RRN (eds), *Methods and techniques in Ethnobiology and Ethnoecology*, Springer Protocols Handbooks, New York, pp. 15-37
- Albuquerque UP, Lucena RFP, Lins Neto EMF (2014b) Selection of research participants In: Albuquerque UP, Cunha LVFC, Lucena RFP and Alves RRN

(eds), *Methods and techniques in Ethnobiology and Ethnoecology*, Springer Protocols Handbooks, New York, pp.1-13

- Arellano E, Casas A (2003) Morphological variation and domestication of *Escontria chiotilla* (Cactaceae) under silvicultural management in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Genet Resour Crop Evol* 50:439-453
- Avendaño A, Casas A, Dávila P, Lira R (2006) Use forms, management and commercialization of “pochote” *Ceiba aesculifolia* (H. B. & K.) Britten & Baker f. subsp. *parvifolia* (Rose) P. E. Gibbs & Semir (Bombacaceae) in the Tehuacán Valley, central Mexico. *J Arid Environ* 67:15-35
- Bailey K (1994) *Methods of social research*. New York, The Free Press
- Blancas J, Casas A, Pérez-Salicrup D, Caballero J, Vega E (2013) Ecological and socio-cultural factors influencing plant management in Náhuatl communities of the Tehuacán Valley, Mexico. *J Ethnobiol Ethnomed* 9:39
- Bürgi M, Hersperger AM, Schneeberger N (2004) Driving forces of landscape change – current and new directions. *Landsc Ecol* 19:857-868
- Carmona A, Casas A (2005) Management, phenotypic patterns and domestication of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *J Arid Environ* 60:115-132
- Casas A, Caballero J (1996) Traditional management and morphological variation in *Leucaena esculenta* (Fabaceae: mimosoideae) in the mixtc region of Guerrero, Mexico. *Econ Bot* 50:167-181
- Casas A, Pickersgill B, Caballero J, Valiente-Banuet (1997) Ethnobotany and domestication in Xoconochtli, *Stenocereus stellatus* (Cactaceae), in the Tehuacán Valley and la mixteca baja, Mexico. *Econ Bot* 51:279-292
- Casas A, Caballero J, Valiente-Banuet A, Soriano JA, Dávila P (1999) Morphological variation and the processo f domestication of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in Central Mexico. *Am J Bot* 86:522-533

- Casas A (2005) Evolución bajo domesticación en cactáceas columnares Mesoamericanas. In: Albuquerque UP, Alves AGC, Silva ACBL, Silva VA (eds) *Atualidade em Etnobiologia e Etnoecologia - 2ª edição*. Editora Livro Rápido/NUPEEA
- Casas A, Cruse-Sanders J, Morales E, Otero-Arnaiz A, Valiente-Banuet A (2006) Maintenance of phenotypic and genotypic diversity in managed populations of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) by indigenous peoples in Central Mexico. *Biodivers Conserv* 5:879-898
- Casas A, Otero-Arnaiz A, Pérez-Negrón E, Valient-Banuet A (2007) In situ management and domestication of plants in Mesoamerica. *Ann Bot* 100:1101-1115
- Clement CR, Cristo-Araújo M, d'Eeckenbrugge GC, Pereira AA, Picanço-Rodrigues D (2010) Origin and domestication of native Amazonian crops. *Diversity* 2:72-106
- Cruz M, Casas A (2002) Morphological variation and reproductive biology of *Polaskia chende* (Cactaceae) under domestication in Central Mexico. *J Arid Environ* 51:561-576
- Cruse-Sanders JM, Parker KC, Friar EA, Huang DI, Mashayekhi S, Prince LM, Otero-Arnaiz A, Casas A (2013) Managing diversity: domestication and gene flow in *Stenocereus stellatus* Riccob. (Cactaceae) in Mexico. *Ecol Evol* 3: 1340-1355
- Duputié A, Massol F, David P, Haxaire C, Mckey D (2009) Traditional Amerindian cultivators combine directional and ideotypic selection for sustainable management of cassava genetic diversity. *J Evol Biol* 22: 1317–1325
- Gepts P (2004) Crop domestication as a long-term selection experiment. In: *Plant Breeding Reviews*. Connecticut: Ed Jule Janick. 1-44
- Gonçalves CU (2008) Os Piquizeiros da Chapada do Araripe. *Revista de Geografia*. Recife: UFPE – DCG/NAPA 25:88-103
- González-Soberanis C, Casas A (2004) Traditional management and domestication of tempesquistle, *Sideroxylon palmeri* (Sapotaceae) in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Central México. *J Arid Environ* 59:245-258

- González-Insuasti MS, Caballero, J (2007) Managing plant resources: how intensive can it be? *Hum Ecol Interdiscip J* 35: 303-314
- Gribel R, Hay JD (1993) Pollination ecology of *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae) in Central Brazil Cerrado Vegetation. *J Trop Ecol* 9: 199-211
- Gwali S, Nakabonge G, Okullo JBL, Eilu G, Nyeko P, Vuzi P (2012) Morphological variation among shea tree (*Vitellaria paradoxa* subsp. *nilotica*) ‘ethnovarieties’ in Uganda. *Genet Resour Crop Evol* 59:1883-1898
- Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (IBAMA) (2010)http://www.ibama.gov.br/prevfogo/wpcontent/files/Plano_Operativo_Final_Flona_de_Araripe.pdf
- Jacomini JO, Esper CR, Diniz EG, Beletti ME (2007) Morfogênese do testículo de embriões e fetos de vacas da raça nelore (*Bos taurus indicus*) Braz. J. vet. Res. Anim. Sci. São Paulo 44: 33-39
- Lins Neto EMF, Peroni N, Albuquerque UP (2010) Traditional Knowledge and Management of Umbu (*Spondias tuberosa*, Anacardiaceae): An Endemic Species from the Semi-Arid Region of Northeastern Brazil. *Econ Bot* 64:11–21
- Lins Neto EMF, Peroni N, Maranhão CMC, Maciel MIS, Albuquerque UP (2012) Analysis of umbu (*Spondias tuberosa* Arruda. (Anacardiaceae)) in different landscape management regimes: a process of incipient domestication? *Environ Monit Assess* 184: 4489-4499
- Lins Neto EMF, Oliveira IF, Britto FB, Albuquerque UP (2013) Traditional knowledge, genetic and morphological diversity in populations of *Spondias tuberosa* Arruda (Anacardiaceae). *Genet Resour Crop Evol* 60: 1389-1406
- Lins Neto EMF, Peroni N, Casas A, Parra F, Aguirre X, Guillén S, Albuquerque UP (2014) Brazilian and Mexican experiences in the study of incipient domestication. *J Ethnobiol Ethnomed* 10:33
- Lira R, Casas A (1998) Uso y manejo de *Ibervillea millspaughii* (Cogn.) C. Jeffrey, *Melothria pendula* L. y otras especies silvestres de la familia Cucurbitaceae:

posibles procesos de domesticación incipiente. Boletín de la Sociedad Botánica del México 62: 77-89

López-Palacios B, Peña-Valdivia J, Reyes-Agüero A, Aguirre-Rivera R, Ramírez-Tobías HM, Soto-Hernández RM, Jiménez-Bremont JF (2015) Inter- and intra-specific variation in fruit biomass, number of seeds, and physical characteristics of seeds in *Opuntia* spp., Cactaceae. Genet Resour Crop Evol Doi: 10.1007/s10722-015-0223-9

Lozano A, Araújo EL, Medeiros MFT, Albuquerque UP (2014) The apparency hypothesis applied to a local pharmacopoeia in the Brazilian northeast. J Ethnobiol Ethnomed 10:2

Meyer RS, DuVal AE, Jensen HR (2012) Patterns and processes in crop domestication: an historical review and quantitative analysis of 203 global food crops. New Phytol 196: 29-48

Parra F, Blancas JJ, Casas A (2012) Landscape management and domestication of *Stenocereus pruinosus* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley: human guided selection and gene flow. J Ethnobiol Ethnomed 8:32

Pickersgill B (2007) Domestication of plants in the Americas: insights from Mendelian and molecular genetics. Ann Bot 100:925–940

Pickersgill B (2013) Some current topics in plant domestication: an overview with particular reference to Amazonia. Tipití: Journal of the Society for the Anthropology of Lowland South America: 11:16-29

R Development Core Team (2011) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051 07-0, URL <http://www.r-project.org/>

Rieseberg LH, Widmer A, Arntz AM, Burke JM (2002) Directional selection is the primary cause of phenotypic diversification. Proc Natl Acad Sci U S A 99:12242-12245

- Rodríguez-Arévalo I, Casas A, Lira R, Campos J (2006) Uso, Manejo y procesos de domesticación de *Pachycereus hollianus* (F.A.C. WEBER) BUXB. (Cactaceae), em El Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México. *Interciencia* 31: 677-685
- Snuc (Sistema Nacional de Unidade de Conservação: texto da Lei 9.985 de 18 de Junho de 2000 e vetos da presidência da República ao PL aprovado pelo Congresso Nacional e Decreto Nº 4.340, de 22 de Agosto de 2002 (http://www.rbma.org.br/rbma/pdf/Caderno_18_2ed.pdf))
- Sousa Júnior JR, Albuquerque UP, Peroni N (2013) Traditional Knowledge and Management of *Caryocar coriaceum* Wittm. (pequi) in the Brazilian Savanna, Northeastern Brazil. *Econ Bot* 67: 225-233
- Vargas A, Blanco FA (2000) Fruit characterization of *Cocos nucifera* L. (ARECACEAE) cultivars from the Pacific coast of Costa Rica and the Philippines. *Genet Resour Crop Evol* 47: 483–487
- Zizumbo-Villarreal D, Piñero D (1998) Pattern of morphological variation and diversity of *Cocos nucifera* (Arecaceae) in Mexico. *Am J Bot* 6: 855-865
- Zizumbo-Villarreal D, Fernández-Barrera M, Torres-Hernández N, Colunga G-MP (2005) morphological variation of fruit in Mexican populations of *Cocos nucifera* L. (Arecaceae) under in situ and ex situ conditions. *Genet Resour Crop Evol* 52:421-434
- Zohary D, Hopf M (2000) Domestication of plants in the old world. Oxford University Press. New York, USA
- Zohary D (2004) Unconscious selection and evolution of domesticated plants. *Econ Bot* 58:5-10

CAPÍTULO 3

Estrutura e diversidade genética de *Caryocar coriaceum* Wittm: uma espécie arbórea em processo de domesticação incipiente

José Ribamar Sousa Júnior, Rosane Garcia Collevatti, Ernani Machado Freitas Lins Neto, Nivaldo Peroni, Ulysses Paulino Albuquerque

Artigo submetido ao periódico *BMC Genetics*

**ESTRUTURA E DIVERSIDADE GENÉTICA DE *Caryocar coriaceum* WITTM:
UMA ESPÉCIE ARBÓREA EM PROCESSO DE DOMESTICAÇÃO
INCIPIENTE**

José Ribamar Sousa Júnior¹, Rosane Garcia Collevatti², Ernani Machado
Freitas Lins Neto³, Nivaldo Peroni⁴, Ulysses Paulino Albuquerque¹

1 - Laboratory of Ecology and Evolution of Social-Ecological Systems (LEA), Department of Biology, Federal Rural University of Pernambuco, Av. Dom Manoel de Medeiros, s/n, Dois Irmãos, 52171-900, Recife, Pernambuco, Brazil; 2 - Laboratório de Genética e Biodiversidade - Universidade Federal de Goiás, CP 131, 74001-970, Goiânia, GO, Brasil; 3 - Department of Sciences of Nature at Universidade Federal do Vale do São Francisco, Campus Senhor do Bonfim, Bahia, Brazil; 4 - Department of Ecology and Zoology at Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, Santa Catarina, Brazil

Resumo: Domesticação incipiente é uma etapa dentro do processo evolutivo de domesticação, na qual algumas características fisiológicas, morfológicas e até mesmo genótípicas podem sofrer modificações em função da seleção humana. Neste sentido, o objetivo deste trabalho foi caracterizar geneticamente populações de *C. coriaceum*, considerando três regimes de manejo: *in situ*, incipiente, cultivado. Três populações constituídas por 32 indivíduos foram selecionadas dentro de cada regime. A partir de folíolos o material genético foi extraído para posterior genotipagem, usando marcadores microsatélites desenvolvidos para *C. brasiliense*, realizando a transferibilidade para *C. coriaceum*. De maneira geral, resultados indicaram forte diversidade genética dentro das populações. Quando comparados os grupos dentro de cada regime de manejo, não foi observado diferenciação genética entre eles. Os dados, contudo, apontam para um aumento na diversidade genética de populações de *C. coriaceum*, mesmo em face ao manejo realizado pelas pessoas locais.

Introdução

Em meio aos vários recursos biológicos, as plantas têm sido alvo de seleção, coleta e manejo por grupos humanos, podendo resultar em diferentes estágios de domesticação entre populações silvestres e cultivadas, de acordo com o grau de intensidade da interação entre pessoas e plantas (Blanckaert et al. 2012). Esta interação pode refletir em fases distintas do processo de domesticação, ao longo do tempo e espaço, uma vez que tal processo é gradual, contínuo e multidirecional (Hernández-Xolocotzi, 1993; Blanckaert et al. 2012). Dentre as muitas maneiras de interação da relação pessoas/plantas, uma forma considerada intermediária entre coleta e agricultura é denominada de manejo incipiente (Casas et al. 2007), na qual, de acordo com González-Insuasti e Caballero (2007), é possível identificar as seguintes práticas: tolerância (preservação de planta em áreas nas quais há preparo para fins agrícolas ou pecuários); proteção (eliminação de competidores ou proteção contra predadores e/ou condições abióticas adversas); promoção (aumento na densidade populacional da espécie através de poda ou corte, dispersão deliberada de sementes, preparação do solo, etc.); e o cultivo (propagação intencional de semente e/ou semeadura em áreas antropogênicas ou agrícolas).

A ação humana atua (via distintas formas de manejo) promovendo, manipulando e cultivando populações vegetais a partir da seleção intencional de características alvo da atenção das pessoas (Carmona e Casas, 2005; Lins Neto et al. 2014; Sousa Júnior et al. 2016). Assim, através da seleção e manejo de plantas, as ações humanas podem resultar em mudanças fenotípicas e/ou genotípicas das estruturas de populações vegetais em processo incipiente de domesticação, tornando-as mais úteis para as pessoas e mais dependentes destas últimas ao longo do tempo (Clement, 2001). Neste contexto, modificações fenotípicas têm sido documentadas em populações mantidas em diferentes regimes de manejo, apresentando o alvo de seleção (como o fruto, por exemplo) características com diferenças significativas quando comparadas populações silvestres (ou menos manejadas) com populações manejadas (*in situ* ou incipientemente) e cultivadas (Cruz e Casas, 2002; Arellano e Casas, 2003; Lins Neto et al. 2013,2014; Sousa Júnior et al. 2016).

As modificações genotípicas, por sua vez, podem ser observadas como resultante da ação humana na manutenção da diversidade genética de plantas (Cruse-

Sanders et al. 2013). Uma discussão bastante relevante sobre os efeitos da seleção humana sobre as plantas é o impacto na diversidade genética das populações vegetais. A respeito disso, avanços nas pesquisas com diferentes espécies vegetais, estudos recentes têm correlacionado os padrões observados na variação genética com a seleção humana em função dos regimes de manejo ainda são poucos, mas de grande importância para a compreensão do processo de domesticação, uma vez que a seleção humana depende da variação genética e plasticidade fenotípica (Blanckaert et al. 2012).

Diante disso, este trabalho tem como objetivo estudar a interação pessoas/plantas sob a perspectiva do processo de domesticação incipiente, tendo como modelo para o estudo o pequi (*Caryocar coriaceum* Wittm). Esta espécie arbórea é nativa do Nordeste brasileiro e possui grande importância cultural e econômica na região da Chapada do Araripe (Sousa Júnior et al. 2013). Além disso, este trabalho encontra evidências, no capítulo anterior, do efeito do manejo tradicional sobre a diversidade fenotípica de frutos (Sousa Júnior et al., 2016). Aqui se procurou observar se o manejo local tem afetado a diversidade genética da espécie. Assim, este trabalho foi delineado para responder as seguintes perguntas: Há diferença na diversidade genética entre as populações de *C. coriaceum* nos diferentes regimes de manejo (*in situ*, incipiente e cultivado)? Para responder a essa pergunta, um estudo sobre a diversidade genética de pequi foi conduzido, a partir da análise da estrutura genética com base em marcadores moleculares microssatélites.

Material e métodos

Área de estudo

Esse trabalho foi desenvolvido na região da Chapada do Araripe, onde se localiza a Floresta Nacional do Araripe (FLONA-Araripe). A FLONA foi criada em 1946 pelo governo federal com o objetivo de compatibilizar a conservação da natureza com o uso sustentável dos recursos naturais. Floresta Nacional é uma categoria de unidade de conservação que constitui o Grupo das Unidades de Uso Sustentável (Snuc 2002). Nos arredores da FLONA ocorre várias comunidades humanas que são predominantemente extrativistas, dentre as quais se destaca Distrito Horizonte (S 07° 29' 36.9" W 39° 22' 06.02") que é uma das maiores e mais importantes. Esta comunidade

local possui cerca de 1120 pessoas (Lozano et al. 2014; Sousa Júnior et al. 2016). Outra comunidade muito importante (no que se refere ao manejo do pequi) estudada neste trabalho foi a comunidade São José, pertencente ao município do Crato, CE. A comunidade São José, embora não esteja localizada no entorno da FLONA, têm o pequi como umas das principais fontes de renda. Nesta comunidade as pessoas reconhecem o pequi chamado “pequi do Arisco” que segundo elas são diferentes daqueles encontrados na FLONA por que têm as características mais interessantes para consumo (frutos maiores, mais doces, árvores mais produtivas, etc). De acordo com informações etnobotânicas de Sousa Júnior et al. (2013, 2016), as pessoas locais percebem um gradiente relacionado ao tamanho dos frutos, sendo os menores aqueles encontrados no interior da FLONA; intermediário (*zelado*), aqueles que ocorrem em quintais nas adjacências da FLONA; maiores (*arisco*), os que são cultivados em algumas localidades da região. Assim, a amostragem das populações foi com bases nessas informações, a fim de se testar o modelo mesoamericano de estudos sobre manejo de plantas para o pequi.

Os locais de amostragem das populações de *C. coriaceum* foram selecionados com base nos locais de amostragem de pequi realizados por Sousa Júnior et al. (2016). Assim, nove populações de *C. coriaceum* foram amostradas e classificadas de acordo com os seguintes regimes de manejo: manejo *in situ* (prática intencional - não seletiva - de coleta de frutos em áreas de vegetação nativa); manejo incipiente (prática de tolerância e proteção de indivíduos de pequizeiros que ocorrem naturalmente em áreas adjacentes às FLONA); cultivo (favorecimento de indivíduos de *C. coriaceum* selecionados em virtude de características preferidas pelas pessoas locais) (Sousa Júnior et al. 2016). Desta forma, três populações foram amostradas sob o regime de manejo *in situ* (FL, MB, TC), três sob manejo incipiente (MA, BM, FM) e três cultivadas (SM, RL, AC), totalizando 280 indivíduos amostrados (Tabela 1).

Tabela 1. Características das nove populações de *Caryocar coriaceum* amostradas

População	Nº Indivíduos	Município/UF	Regime de Manejo	Longitude	Latitude
Maracujá (MA)	32	Missão Velha - CE	Incipiente	-39.22561	-7.43458
Flores (FL)	32	Barbalha-CE	In situ	-39.30533	-7.37506
Serra Mosquito (SM)	32	Moreilândia- PE	Cultivado	-39.527	-7.48996
Baixa do Maracujá (BM)	32	Crato-CE	Incipiente	-39.52531	-7.21376
Malhada Bonita (MB)	30	Barbalha-CE	In situ	-39.43499	-7.36036
Raimundo Lage (RL)	30	Jardim-CE	Cultivado	-39.35362	-7.49962
Fazenda Murici (FM)	31	Jardim-CE	Incipiente	-39.36806	-7.46156
Trilha Caçua (TC)	30	Crato-CE	In situ	-39.46146	-7.30101
Arisco (AC)	31	Crato-CE	Cultivado	-39.36621	-7.21963

Estrutura e diversidade genética de Caryocar coriaceum

Coleta de material vegetal genético

Cada população foi constituída por 32 indivíduos reprodutivos, mas nem todos os indivíduos tiveram sucesso na genotipagem do DNA (populações que não tiveram todos os indivíduos genotipados: MB, RL, FM, TC e AC; ver tabela 1), totalizando assim 280 pequizeiros analisados. Em cada indivíduo foram coletados folíolos jovens, os quais foram acondicionados em sacos plásticos contendo sílica gel. O material coletado foi transportado para o Laboratório de Genética e Biodiversidade (LGBio) da Universidade Federal de Goiás para posterior extração do material genético. Para a coleta de material vegetal na região foi solicitada *a priori* a autorização do Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio) por meio da autorização Nº 38093-2/SISBIO. O material foi coletado no início de 2015.

Extração de DNA

O DNA genômico total das amostras de *C. coriaceum* foi extraído a partir dos folíolos de acordo com o protocolo de extração de Doyle e Doyle (1987) e descrito por Ferreira e Gratapaglia (1998), utilizando o CTAB (*Cationic hexadecyl trimethyl ammonium bromide*) como detergente do tampão de extração. Após a extração, o DNA foi quantificado em eletroforese em gel de agarose 1%, usando para comparação das

bandas o marcador de peso molecular λ DNA de 10, 50, 100 e 200 ng/ μ L, diluído a uma concentração de 3ng/ μ L.

Amplificação dos locos Microssatélites

Com bases primers desenvolvidos para a espécie *Caryocar brasiliense*, de um total de dez pares de primers, apenas sete funcionaram bem e foram usados para a amplificação dos locos de *C. coriaceum* (Tabela 2). Para as reações em cadeia da polimerase (PCR), com um volume total de 10 μ L, foram utilizados 3ng/ μ L de DNA, 0,5 μ M de cada primer (*foward/reverse*, concentrado a 10 μ M), 1 μ L de tampão (composto por Tris-HCl, pH 8,3, KCl e MgCl₂), 1 μ L de BSA, 2,8 μ L de água Milli-Q e 0,2 μ L de Taq DNA polimerase.

As amplificações foram realizadas em termocicladores Gene Amp PCR System 9700 Applied Biosystems, de acordo com as seguintes condições: 95 °C por 5 min (1 ciclo), 95 °C por 1 min, 56 °C por 1 min (temperatura de anelamento dos primers), 72 °C por 1 min (30 ciclos) e 72 °C por 30 min (1 ciclo).

Tabela 2. Sequências de primers, Motivo de repetição, Sequência de par de primers, Tamanho do fragmento e amplitude e temperatura aplicados para *Caryocar coriaceum* a partir do estudo com *Caryocar brasiliense* (Collevatti et al 1999)

Locus	Repeat motif	Primer pair sequences (5'-3')	Fragment size and range (bp)	Ta (°C)
Cb 1	(AG) 27	ggTgTgAgCTTAgAgCTgAA gTCCAgCTTAATgTCCgACT	189 150-195	56
Cb 3	(AG) 25	CAGCCATggTTCACgTTAgT CgCACATggAAACgCTTA	158 130-175	56
Cb 5	(AG) 19	gTCAgAATgAAggCAgCTTg ATAgAATCCAggCCACACCA	153 130-180	56
Cb 6	(AG) 19	CTACCACAACCTCggAgACAA gACACTCCTgCAACTCCATT	123 105-160	56
Cb 9	(AG) 21	ATCgAgATgAgCCAACCgAC ggAAggTgTTgCAgCACTgA	92 55-95	56
Cb 11	(AG) 28	ggTCgTTATTgCTgTggT gTgAACATgAgCATCggT	176 135-185	56
Cb 12	(AG)21(AC)9	GACATgTggCAATAggCggT TTgTgTgTgAAggTgTgTTggTT	179 150-210	56

As amostras foram amplificadas com um par de primer de cada vez por meio de sistemas simples e em seguida foi feita a verificação da amplificação do DNA através de eletroforese em gel de agarose a 3% de concentração, utilizando 3 µL do produto da amplificação, 4 µL de tampão carregamento e 3 µL do marcador 1 Kb DNA Ladder. Após a verificação da amplificação as amostras foram distribuídas em placas de genotipagem, diluídas e misturadas para a formação dos sistemas multiplex de genotipagem, desenvolvidos por Collevatti et al. (1999), com a combinação de primers fluorescentes de diferentes coloração: FAM (azul), HEX (verde) e NED (amarelo) (Tabela 3).

Tabela 3. Conjunto dos multiplex formados com a combinação de primers fluorescentes

	FAM (Azul)	HEX (verde)	NED (amarelo)
MULTIPLEX 1	Cb 1	Cb 3	Cb 5
MULTIPLEX 2	Cb 6	Cb 11	Cb 20*
MULTIPLEX 3	Cb 12	Cb 13*	Cb 23*
	Cb 9		

* primers que não funcionaram satisfatoriamente para *C. coriaceum*.

As amostras contidas nas placas de genotipagem (cada placa constituída por três populações de *C. coriaceum*) foram submetidas à análise no sequenciador automático de DNA ABI-3100 (Applied Biosystems), constituindo um volume final de 10 µL composto por 1 µL do produto da reação de amplificação, 0,5 µL de marcador de tamanho conhecido (ladder) com fluorocromo ROX e 8,5 de formamida Hi-Di. Posteriormente, essas amostras foram submetidas à desnaturação por 5 minutos a 95 °C, seguida pelo imediato resfriamento e submetida à análise pelo sequenciador ABI-3100 para genotipagem. Seguidamente a obtenção dos genótipos através da eletroforese no sequenciador automático, os dados obtidos foram analisados pelo programa Genemapper 3.5 (Applied Biosystems) para a visualização dos genótipos.

Análise estatística dos dados moleculares

Variabilidade genética das populações de *C. coriaceum*

Para estimar os parâmetros genéticos populacionais, utilizou-se o programa Arlequin 3.11 (EXCOFFIER, 2007). Através deste programa foram calculadas a heterozigosidade média observada (H_o), a heterozigosidade média esperada (H_e),

assumindo o equilíbrio de Hardy-Weinberg, de acordo com Nei (1975). Com base nas estimativas das heterozigosidades esperadas (H_e) e observadas (H_o) foi calculado o índice de fixação ou coeficiente de endogamia (f) para cada loco, bem como o valor de diferenciação genética (F_{st}). A frequência e riqueza alélica foram calculadas com uso do programa R (R Development Core Team, 2011).

Um teste de AMOVA foi realizado para verificar a distribuição da variação genética entre as populações estudadas sob distintos regimes de manejo. Além disso, um dendograma foi elaborado a partir das distâncias genéticas de Nei, usando o método de UPGMA, a partir dos dados básicos dos parâmetros genéticos, com o auxílio do programa R. Esse método foi aplicado a fim de se observar se há formação de grupos entre as populações estudadas.

Resultados

Caracterização, variabilidade e estrutura genética das populações de C. coriaceum

O número de alelos variou entre 19 para o loco Cb5 e 9 para o Cb, com uma média de 13.71 alelos por loco (Tabela 4). Os resultados demonstram um elevado conteúdo informativo associado aos marcadores microssatélites, reforçando sua utilidade em estudos de genética de populações naturais de *C. coriaceum*, uma vez que este é um caso de transferibilidade, pois esses marcadores foram desenvolvidos para a espécie congênere *C. brasiliense*. Os valores médios de heterozigosidade esperada (H_e) e observada (H_o), para o conjunto de locos, foram 0,702 e 0,618 respectivamente (Tabela 4). Os sete locos microssatélites apresentaram fortes níveis de polimorfismo, tanto dentro como entre as nove populações estudadas.

Tabela 4. Caracterização dos locos microssatélites baseado nas nove populações de *Caryocar coriaceum* pela estimação de heterozigosidade de Nei

Loco	N	H_e	H_o	f
Cb1	13	0.66	0.69	0.46
Cb3	15	0.67	0.65	0.61
Cb5	19	0.83	0.71	0.81

CB6	13	0.78	0.65	0.88
Cb9	11	0.70	0.69	0.60
Cb11	16	0.75	0.50	0.97
Cb12	9	0.53	0.44	0.74
Média	13.71	0.70	0.62	0.73

N, Número total de alelos por loco; H_e , heterozigosidade esperada; H_o , heterozigosidade observada; f , coeficiente de endogamia. Intervalo de confiança 0,05.

A riqueza alélica dentro das populações variou de 1 (população RL) a 12,9 (população AC). Os valores de heterozigosidade esperada (H_e) e observada (H_o) foram maiores na população *in situ* TC ($H_e = 0,79$) e população de manejo incipiente MA e cultivada SM (ambas com $H_o = 0,63$), respectivamente. Os menores valores de H_e e H_o , por sua vez, foram observados na população BM, com $H_e = 0,61$ e $H_o = 0,36$ (Tabela 5). O Coeficiente de endogamia dentro das populações (f) foi significativo, no entanto as populações BM (manejo incipiente), RL (cultivado) e MB (manejo *in situ*) apresentaram maior coeficiente de endogamia.

Tabela 5. Caracterização das nove populações de *Caryocar coriaceum* com base em sete locos microssatélites

	POPULAÇÃO	TIPO DE MANEJO			N	A	A_R	H_e	H_o
		O	O	O					
Manejo <i>in situ</i>	TC	30	7.57	8.43	0.79	0.59	0.08		
	FL	32	6.85	7.05	0.71	0.6	0.04		
	MB	30	7.28	8.14	0.66	0.47	0.16		
Manejo incipiente	BM	32	6.00	6.45	0.61	0.36	0.25		
	MA	32	7.14	7.32	0.72	0.63	0.06		
	FM	31	7.00	7.82	0.77	0.55	0.09		
Cultivado	SM	32	7.28	8.05	0.77	0.63	0.07		
	RL	30	9.50	8.86	0.67	0.43	0.21		
	AC	31	7.42	8.23	0.76	0.54	0.09		
	TOTAL	280	7.33	-	-	-	-		

N, número de indivíduos; A, número médio de alelos por população; A_R riqueza alélica; H_e , heterozigosidade esperada; H_o , heterozigosidade observada; (f), coeficiente de endogamia dentro das populações. Todos os valores de f são significativos, $p < 0.00079$, valor obtido por 1260 permutações. Intervalo de confiança 0,05. (TC: Trilha Caçua; FL: Flores; MB: Malhada Bonita; BM: Baixa do Maracujá; MA: Maracujá; FM: Fazenda Murici; SM: Serra Mosquito; RL: Raimundo Lage; AC: Arisco).

Na análise de F_{ST} par a par, a população de manejo incipiente (MA) apresentou valores significativos de divergência genética quando comparada com as populações

cultivadas (RL e AC), de manejo incipiente (FM) e manejo *in situ* (TC). O mesmo pode ser observado quando se comparou a população FL (*in situ*) com FM (incipiente), TC (*in situ*) e AC (cultivado). A população SM (cultivado), por sua vez, apresentou divergência genética com as populações FM (incipiente), TC (*in situ*) e AC (cultivado) (Tabela 6).

Tabela 6: Divergência genética (*FST*) par a par entre as nove populações de *Caryocar coriaceum*

	MA	FL	SM	BM	MB	RL	FM	TC	AC
MA0		0.54583 ^{IN} _s	0.19167 ^{IN} _s	NA	NA	0.00139*	0.00139*	0.00139*	0.00139*
FL		0	0.09167 ^N _s	NA	NA	NA	0.00139*	0.00139*	0.00139*
SM			0	NA	NA	NA	0.00139*	0.00139*	0.00139*
BM				0	NA	NA	NA	NA	NA
MB					0	NA	NA	NA	NA
RL						0	NA	NA	NA
FM							0	0.21528 ^N _s	0.35833 ^N _s
TC								0	0.71806 ^N _s
AC									0

NA^{NS}, valores não significativos, * valores significativos de divergência genética entre as populações. $P < 0.001389$, valores obtidos após 720 permutações, com intervalo de confiança de 95%.

Os resultados obtidos com o teste de AMOVA apontaram maior variação genética distribuída dentro das populações (97%). A variação entre populações dentro dos grupos, por sua vez, foi de 4,08%. O valor de *Fst* entre todas as populações foi 0,02, sendo este significativo ($p < 0,05$). Contudo, esse valor de *Fst* é baixo, ou seja, de

maneira geral há pouca diferenciação genética entre as populações analisadas, considerando os grupos (Tabela 7).

Tabela 7. Análise de variância molecular (AMOVA) baseada em marcadores microssatélites. Os grupos foram formados com base nos regimes de manejo: *in situ*, incipiente, cultivado.

Fonte de variação	Graus de liberdade	Soma dos quadrados	Componentes de variação	Porcentagem de variação
Entre grupos		6,60	-0,02	-1,08
Entre populações dentro dos grupos		45,13	0,09	4,08
Dentro das populações		1054,97	2,18	97,00
Total		1106,71	2,25	
Fst=0,02; p=0,00				

A análise de distância genética de Nei corroborou os dados da AMOVA, apontando em geral a pouca diferenciação genética entre os grupos. No entanto, houve formação de três grupos, mostrando as distâncias genéticas entre as populações estudadas (Figura 1). A formação desses grupos, contudo, não seguiu o gradiente de regimes de manejo (tratamentos) considerados na análise, os quais são população de manejo *in situ*, manejo incipiente e cultivada. Isso indica que o manejo local não está afetando (ao menos nessa geração) fortemente a estrutura genética das populações.

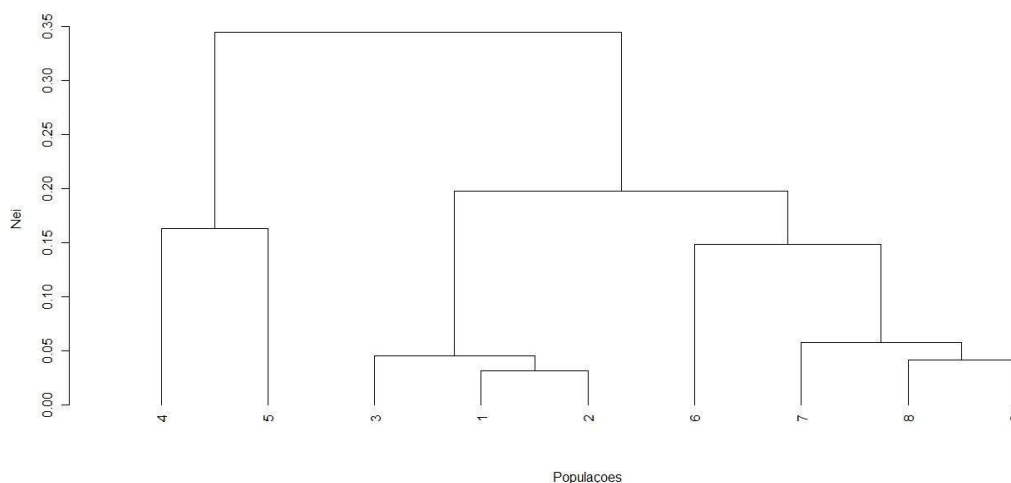


Figura 1. UPGMA dendrograma da distância genética (Nei, 1972) entre populações de *Caryocar coriaceum* sob distintos regimes de manejo: *in situ*, incipiente e cultivado. 1=MA; 2=FL; 3=SM; 4=BM; 5=MB; 6=RL; 7=FM; 8=TC; 9=AC. (TC: Trilha Caçua);

FL: Flores; MB: Malhada Bonita; BM: Baixa do Maracujá; MA: Maracujá; FM: Fazenda Murici; SM: Serra Mosquito; RL: Raimundo Lage; AC: Arisco).

Discussão

Caracterização, variabilidade e estrutura genética das populações de C. coriaceum

As nove populações de *Caryocar coriaceum* analisadas possuem boa diversidade genética, com um número médio razoável de alelos por loco. Os valores de heterozigosidade esperada e observada também se apresentam altos. Considerando os diferentes regimes de manejo (*in situ*, incipiente e cultivado) não foi observada diferença entre eles. É provável que a unidade de conservação FLONA-Araripe esteja contribuindo para a conservação da diversidade entre as populações, uma vez que as distâncias entre elas podem não ser suficientes para interferir no fluxo gênico. Resultados similares foram encontrados por Collevatti et al. (2001) ao estudar populações de *Caryocar brasiliense*, uma espécie congênere da estudada neste trabalho.

No desenvolvimento e caracterização dos locos microssatélites desenvolvidos para *C. brasiliense*, Collevatti et al. (1999) observaram uma média de 16 alelos por loco e heterozigosidade esperada e observada de 0,89 e 0,73 em média, respectivamente. Dos dez locos desenvolvidos para *C. brasiliense*, sete funcionaram satisfatoriamente neste estudo com *C. coriaceum*, para o qual o número de alelos observados pode ser considerado também satisfatório, levando em consideração o que deve ser esperado para locos microssatélites mutialélicos (Ellegren, 2004).

Quanto à comparação entre os regimes de manejo abordados neste trabalho (*in situ*, incipiente, cultivado), não foi verificada diferenças significativas entre populações dentro de cada regime. Isso pode ser observado com a ocorrência de populações de “diferentes” regimes de manejo dentro do mesmo grupo na análise de UPGMA. É possível que a proximidade geográfica entre os grupos seja um fator que explique esses aspectos, uma vez que isso permite o fluxo gênico entre as populações, mantendo assim,

em conjunção com o manejo local, a manutenção da diversidade genética. Resultado similar foi encontrado para *Spondias tuberosa*, a qual apresentou populações bem estruturadas e com diversidade genética mantida pelas pessoas locais (Lins Neto et al. 2013). Parra et al. (2010) também identificaram alta diversidade genética em populações mantidas sob ação humana, havendo inclusive maior diversidade nestas populações quando comparadas as silvestres.

Alta diversidade genética mesmo em face de grandes perturbações e fragmentação da vegetação tem sido observada para populações de muitas espécies de espécies arbóreas, tais como *Handroanthus chrysotrichus*, *H. impetiginosus*, *H. serratifolius* e *Tabebuia roseoalba* (Collevatti et al. 2014). Isto aumenta a importância da discussão do papel da ação humana na manipulação da estrutura genética de populações vegetais. Fatores como fluxo gênico, longo período juvenil, mecanismos que dificultam a auto-fecundação e grandes taxas de hibridização favorecem a alta variação genética em arbóreas frutíferas (Miller e Gross, 2011). Dentro do contexto do manejo de plantas, elucidar os vários fatores relacionados ao aumento ou diminuição de diversidade genética pode contribuir para os propósitos de conservação de muitas espécies de árvores. Assim, este estudo contribui fortemente com a discussão sobre o papel da ação humana no aumento ou redução da diversidade genética de plantas. A conjunção das formas de manejo com a seleção humana e a manutenção da diversidade genética entre as populações de *C. coriaceum* apontam para o contexto em que as pessoas favorecem a variabilidade e não a redução da diversidade genética. Portanto, é possível indicar a espécie *C. coriaceum* esteja nos estágios iniciais do processo de domesticação.

Manejo local de populações de C. coriaceum

O manejo local praticado sobre as populações de pequizeiros está relacionado, sobretudo, com o uso alimentício de pequi, que além desse uso apresenta a produção de óleo como outro fator utilitário relevante (Sousa Júnior et al. 2013). Características tidas como preferidas (sabor, tamanho, cheiro, por exemplos) costumam ser consideradas no momento em que os grupos humanos estão manejando populações vegetais. Tais características são alvo de seleção humana que em conjunção com as formas e intensidade de manejo sobre populações pode acarretar modificações na estrutura

morfológica e também genética das espécies vegetais sob manejo (Casas e Caballero, 1996; Lins Neto et al. 2013; Sousa Júnior et al. 2016).

De acordo com Sousa Júnior et al. (2016), o manejo tradicional de *C. coriaceum* afeta a diversidade fenotípica dos frutos desta espécie. Tal diversidade fenotípica foi estudada sob um gradiente de regimes de manejo, iguais aos deste presente estudo: manejo *in situ*, incipiente e cultivo. Neste aspecto, há uma discussão sobre a influência da manipulação humana na diversidade fenotípica e genotípica de plantas. Sob o aspecto fenotípico há bons exemplos do papel da manipulação humana na divergência morfológica de plantas (Cruz e Casas, 2002; Lins Neto et al 2011; Sousa Júnior et al. 2016). Na perspectiva genotípica, alguns estudos apontam para redução da variação genética em algumas espécies, como por exemplo, *Polaskia chichipe*, *Escontria chiotilla*, quando comparadas populações de manejo *in situ* e cultivadas com populações silvestres (Otero-Arnaiz et al.2003; Tinoco et al. 2005). Por outro lado, Casas et al. (2006) apontaram para uma maior diversidade genética em populações de *Stenocereus stellatus* manejadas *in situ* e cultivadas em comparação com populações silvestres. Para *C. coriaceum*, no entanto, não foi observada diferenciação genética entre as populações relacionadas aos regimes de manejos estudados. Essa não diferenciação, contudo, pode estar relacionada ao fluxo gênico entre as populações, o qual pode ocasionar elevada diversidade genética mesmo em populações sob forte manejo humano (Parra et al. 2010). Além disso, a seleção humana atua não apenas ocasionando mudança genética e/ou fenotípica, mas também propiciando a manutenção de caracteres desejáveis nas populações.

Na perspectiva do processo de domesticação, as mudanças fenotípicas e/ou genotípicas em plantas estão condicionadas, não apenas ao manejo e seleção humana, mas a fatores abióticos e características de solo, além da ação de todos os fatores anteriores atuando ao longo do tempo. É relevante ressaltar ainda que as plantas perenes ainda estão sendo incipientemente estudadas em comparação com outras espécies, dentro da perspectiva do manejo e seleção humana alterando a estrutura genética de plantas (Casas et al., 2006; Lins Neto et al., 2014).

Estudos com plantas frutíferas perenes, por exemplo, indicaram que não há fortes reduções na diferenciação genética entre indivíduos de populações silvestres e cultivadas (Miller e Gross, 2011). Fatores como longo período em fase juvenil,

mecanismos que evitam auto-fecundação, sistema reprodutivo, hibridização (inter e intraespecífica) são algumas das possíveis explicações de plantas perenes manterem alta porcentagem de variação genética tanto em populações cultivadas como em silvestres (Miller e Gross, 2011). Contudo, muitas espécies perenes se encontram em processo de domesticação incipiente, etapa na qual a conjunção de vários fatores tais como práticas distintas de manejo, seleção humana (artificial), conhecimento e percepção de variação, levam as populações vegetais a modificações na estrutura alvo de seleção. Essas modificações podem ocorrer na estrutura fenotípica e/ou genética, uma vez que nesta etapa do processo as populações manejadas (cultivadas) apresentam uma média fenotípica ainda dentro do espectro de variação encontrado em populações silvestres (Clement, 1999). De acordo com Sousa Júnior et al. (2016), na sua etapa incipiente, o processo de domesticação é dirigido por padrões de exploração intencional, sendo isto uma condição relevante para que ocorra domesticação (Clement et al. 2010). Portanto, o processo de domesticação incipiente é fortemente indicado para *Caryocar coriaceum* na região da Chapada do Araripe.

Referências

- Arellano E, Casas A. Morphological variation and domestication of *Escontria chiotilla* (Cactaceae) under silvicultural management in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2003; 50:439-453.
- Blanckaert I, Paredes-Flores M, Espinosa-García FJ, Piñero D, Lira R. Ethnobotanical, morphological, phytochemical and molecular evidence for the incipient domestication of Epazote (*Chenopodium ambrosioides* L.: Chenopodiaceae) in a semi-arid region of Mexico. *Genet Resour Crop Evol*. 2012; 59:577-573.
- Carmona, A., Casas, A., 2005. Management, phenotypic patterns and domestication of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *J Arid Environ*. 60 (1), 115-132.

- Casas, A. Caballero, J. Traditional management and morphological variation in *Leucaena esculenta* (Fabaceae: mimosoideae) in the mixtc region of Guerrero, Mexico. *Economic Botany* 1996; 50, 167-181.
- Casas A, Cruse-Sanders J, Morales E, Otero-Arnaiz A, Valiente-Banuet A. Maintenance of phenotypic and genotypic diversity in managed populations of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) by indigenous peoples in Central Mexico. *Biodivers Conserv.* 2006; 5:879–898.
- Casas A, Otero-Arnaiz A, Pérez-Negrón E, Valiente-Banuet A. In situ Management and Domestication of Plants in Mesoamerica. *Annals of Botany.* 2007; 100: 1101–1115.
- Clement, C.R. 1492 and loss of Amazonian crop genetic resources. I. The relation between domestication and human population decline. *Economic Botany.* 1999; 53: 188-202.
- Clement CR. Melhoramento de espécies nativas. In: Nass, L.L.; Valois, A.C.C.; Melo, I.S.; Valadares-Inglis, M.C. (Eds.). Recursos genéticos & melhoramento B Plantas. Rondonópolis, MT: Fundação MT. 2001.
- Clement, C. R., De Cristo-Araújo, M., D'eeckenbrugge, G. C., Alves Pereira, A., Picanço-Rodrigues, D. Origin and Domestication of Native Amazonian Crops. *Diversity.* 2010; 2(1): 72-106.
- Collevatti, R. G.; Brondani, R. V.; Grattapaglia, D. Development and characterization of microsatellite markers for genetic analysis of a Brazilian endangered tree species *Caryocar brasiliense*. *Heredity.* 1999; 83(6): 748-756.
- Collevatti, R. G.; Grattapaglia, D.; Hay, J. D. High resolution microsatellite based analysis of the mating system allows the detection of significant biparental inbreeding in *Caryocar brasiliense*, an endangered tropical tree species. *Heredity.* 2001; 86(1): 60-67.
- Collevatti RG, Estolano E, Ribeiro ML, Rabelo SG, Lima EJ, Munhoz CBR. High genetic diversity and contrasting fine-scale spatial genetic structure in four seasonally dry tropical tree species. *Plant Syst Evol.* 2014; 300:1671-1681.

- Cruse-Sanders JM, Parker KC, Friar EA, Huang DI, Mashayekhi S, Prince LM, Otero-Arnaiz A, Casas A. Managing diversity: domestication and gene flow in *Stenocereus stellatus* Riccob. (Cactaceae) in Mexico. *Ecol Evol.* 2013; 3:1340–1355.
- Cruz M, Casas A. Morphological variation and reproductive biology of *Polaskia chende* (Cactaceae) under domestication in Central Mexico. *Journal of Arid Environments.* 2002; 51:561-576.
- Doyle, J. J.; Doyle, J. L. **A rapid isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue.** *Phytochemical Bulletin, St. Louis.* 1987; 19: 11-15.
- Ellegren H. Microsatellites: simple sequences with complex evolution. *Nature Reviews Genetics.* 2004; 5:435-445.
- Excoffier, L. G.; Schneider, S. Arlequin ver. 3.11: A software package Integrated analysis of genetic data population. *Evolutionary Bioinformatics Online.* 2007; 1:47–50.
- Félix-valdez LI, Vargas-Ponce O, Cabrera-Toledo D, CASAS A, Cibrian-Jaramillo A, Cruz-Larios L. Effects of traditional management for mescal production on the diversity and genetic structure of *Agave potatorum* (Asparagaceae) in central Mexico. *Genet Resour Crop Evol.* 2016; 63:1255–1271.
- Ferreira, M. E.; Grattapaglia, D. Introdução ao uso de marcadores moleculares em análise genética. 3. ed. , Brasília: EMBRAPA/CENARGEN, 220p, 1998.
- González-Insuasti, M.S., Caballero, J., 2007. Managing plant resources: how intensive can it be? *Hum Ecol Interdiscip J.* 35 (3), 303-314.
- Hernández-Xolocotzi E. Aspects of plant domestication in Mexico: a personal view. In: Ramamoorthy TP, Bye R, Lot A, Fa J (eds) *Biological diversity of Mexico: origins and distribution.* Oxford University Press, Oxford. 1993; 733–753.
- Lins Neto, E. M. F.; Peroni, N.; Maranhão, C. M. C.; Maciel, M. I. S.; Albuquerque, U. P. Analysis of umbu (*Spondias tuberosa* Arruda (Anacardiaceae)) in different landscape management regimes: a process of incipient domestication? *Environ Monit Assess.* 2011; doi 10.1007/s10661-011-2280-7.

- Lins Neto EMF, Oliveira IF, Britto FB, Albuquerque UP. Traditional knowledge, genetic and morphological diversity in populations of *Spondias tuberosa* Arruda (Anacardiaceae). *Genet Resour Crop Evol.* 2013; 60:1389–1406.
- Lins Neto EMF, Peroni N, Casas A, Parra F, Aguirre X, Guillén S, Albuquerque UP. Brazilian and Mexican experiences in the study of incipient domestication. *J Ethnobiol Ethnomed.* 2014; 10:33.
- Lozano A, Araújo EL, Medeiros MFT, Albuquerque UP. The apparency hypothesis applied to a local pharmacopoeia in the Brazilian northeast. *J Ethnobiol Ethnomed* 2014; 10:2
- Miller AJ, Gross BL. From forest to field: perennial fruit crop domestication. *American Journal of Botany.* 2011; 98 (9):1389–1414.
- Nei M. Genetic distance between populations. *The American Naturalist.* 1972; 106(949): 283-292.
- Otero-Arnaiz A, Casas A, Bartolo C, Pérez-Negrón E, Valiente-Banuet A. Evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacán valley, central Mexico: reproductive biology. *American Journal of Botany.* 2003; 90(4): 593-602.
- Parra, F.; Casas, A.; Peñaloza-Ramírez, J.M.; Cortés-Palomec, A.C.; Rocha-RAMÍREZ, V.; González-Rodríguez, A. Evolution under domestication: ongoing artificial selection and divergence of wild and managed *Stenocereus pruinosus* (Cactaceae) populations in the Tehuacán Valley, Mexico. *Annals of Botany.* 2010; 106: 483–496,
- R Development Core Team R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2011, ISBN 3-900051 07-0, URL <http://www.r-project.org/>
- Snuc (Sistema Nacional de Unidade de Conservação: texto da Lei 9.985 de 18 de Junho de 2000 e vetos da presidência da República ao PL aprovado pelo Congresso Nacional e Decreto Nº 4.340, de 22 de Agosto de 2002 (http://www.rbma.org.br/rbma/pdf/Caderno_18_2ed.pdf).

Sousa Júnior JR, Albuquerque UP, Peroni N. Traditional Knowledge and Management of *Caryocar coriaceum* Wittm. (pequi) in the Brazilian Savanna northeastern Brazil. *Econ Bot.* 2013; 67:225–233.

Sousa Júnior JR, Collevatti RG, Lins Neto EMF, Peroni N, Albuquerque UP. Traditional management affects the phenotypic diversity of fruits with economic and cultural importance in the Brazilian Savanna. *Agroforest Syst.* 2016; Doi: 10.1007/s10457-016-0005-1.

Tinoco A, Casas A, Luna R, Oyama K. Population genetics of *Escontria chiotilla* in wild and silvicultural managed populations in the Tehuacán Valley, Central México. *Genetic Resources and Crop Evolution.* 2005; 52:525–538.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este trabalho contribuiu com a discussão teórica sobre o processo de domesticação de plantas, de modo especial do estágio incipiente do processo. Quanto a isto, três eixos temáticos contribuíram para estudar a espécie *C. coriaceum*, um modelo singular, objeto de estudo do marco teórico desta tese. No primeiro eixo, a abordagem etnobotânica possibilitou caracterizar os aspectos socioculturais e econômicos que esta espécie possui. Além disso, um aspecto muito relevante que a abordagem etnobotânica trouxe foi o conhecimento e a percepção que pessoas locais têm sobre a variação fenotípica de frutos de *C. coriaceum*, informação essencial para o desenvolvimento dos demais eixos temáticos.

O Segundo eixo, a abordagem morfológica possibilitou caracterizar morfológicamente populações de pequizeiros, a partir da percepção de variação indicada pelos grupos mantenedores locais de pequi. A principal contribuição dessa abordagem foi indicar que o manejo local que as pessoas conduzem de forma intencional afeta diretamente a diversidade de frutos de *C. coriaceum*, sendo estes últimos a estrutura morfológica alvo de seleção e manejo humano em distintos regimes de manejo (*in situ*, incipiente e cultivado).

A abordagem genética, o terceiro eixo temático desta tese, contribuiu significativamente para as discussões sobre o papel da manipulação humana sobre populações vegetais, uma vez que indicou forte diversidade genética entre as populações estudadas. Diferente da abordagem morfológica, a genética indicou não haver diferenciação genética relacionada aos três regimes de manejo abordados: *in situ*, incipiente e cultivado. Isso, contudo, foi uma informação muito relevante, uma vez que indica a necessidade de se caracterizar melhor cada forma (regime de manejo) discutida na literatura sobre a abordagem de domesticação incipiente. Outro aspecto relevante da abordagem genética foi indicar que nem sempre populações vegetais em estágio incipiente do processo de domesticação exibirão modificações na estrutura genética, como já indicado na própria literatura. Além disso, é preciso se investigar mais a fundo o papel da ação humana sobre a estrutura genética de espécies nativas arbóreas, pois outros aspectos da biologia da espécie devem ser considerados, tais como biologia reprodutiva, fluxo gênico, filogeografia. Há ainda a necessidade de se estudar as

consequências do processo de domesticação sobre a estrutura genética de populações humanas como um efeito bilateral da interação pessoas/plantas.

A conjunção das abordagens presentes neste estudo, portanto, indica fortemente que o pequizeiro está em processo de domesticação incipiente. Além disso, as informações levantadas neste trabalho poderão contribuir para estratégias de conservação da espécie, ajustando as necessidades das populações humanas locais que dependem deste recurso com o uso sustentável do mesmo.

ANEXO

ANEXO I

Normas para submissão *BMC Genetics*

Submission Guidelines

Research article

Criteria

Research articles should report on original primary research, but may report on systematic reviews of published research provided they adhere to the appropriate reporting guidelines which are detailed in our [editorial policies](#). Please note that non-commissioned pooled analyses of selected published research will not be considered.

BMC Genetics strongly encourages that all datasets on which the conclusions of the paper rely should be available to readers. We encourage authors to ensure that their datasets are either deposited in publicly available repositories (where available and appropriate) or presented in the main manuscript or additional supporting files whenever possible. Please see Springer Nature's [information on recommended repositories](#). Where a widely established research community expectation for data archiving in public repositories exists, submission to a community-endorsed, public repository is mandatory. A list of data where deposition is required, with the appropriate repositories, can be found on the [Editorial Policies Page](#).

Preparing your manuscript

The information below details the section headings that you should include in your manuscript and what information should be within each section.

Please note that your manuscript must include a 'Declarations' section including all of the subheadings (please see below for more information).

Title page

The title page should:

- present a title that includes, if appropriate, the study design
- list the full names, institutional addresses and email addresses for all authors
- if a collaboration group should be listed as an author, please list the Group name as an author. If you would like the names of the individual members of the Group to be searchable through their individual PubMed records, please

include this information in the “Acknowledgements” section in accordance with the instructions below

- indicate the corresponding author

Abstract

The Abstract should not exceed 350 words. Please minimize the use of abbreviations and do not cite references in the abstract. The abstract must include the following separate sections:

- **Background:** the context and purpose of the study
- **Results:** the main findings
- **Conclusions:** a brief summary and potential implications

Keywords

Three to ten keywords representing the main content of the article.

Background

The Background section should explain the background to the study, its aims, a summary of the existing literature and why this study was necessary.

Results

This should include the findings of the study including, if appropriate, results of statistical analysis which must be included either in the text or as tables and figures.

Discussion

For research articles this section should discuss the implications of the findings in context of existing research and highlight limitations of the study. For study protocols and methodology manuscripts this section should include

a discussion of any practical or operational issues involved in performing the study and any issues not covered in other sections.

Conclusions

This should state clearly the main conclusions and provide an explanation of the importance and relevance of the study to the field.

Methods (can also be placed after Background)

The methods section should include:

- the aim, design and setting of the study
- the characteristics of participants or description of materials
- a clear description of all processes, interventions and comparisons. Generic names should generally be used. When proprietary brands are used in research, include the brand names in parentheses
- the type of statistical analysis used, including a power calculation if appropriate

List of abbreviations

If abbreviations are used in the text they should be defined in the text at first use, and a list of abbreviations can be provided.

Declarations

All manuscripts must contain the following sections under the heading 'Declarations':

- Ethics approval and consent to participate
- Consent for publication
- Availability of data and material
- Competing interests
- Funding
- Authors' contributions

- Acknowledgements
- Authors' information (optional)

Please see below for details on the information to be included in these sections.

If any of the sections are not relevant to your manuscript, please include the heading and write 'Not applicable' for that section.

Ethics approval and consent to participate

Manuscripts reporting studies involving human participants, human data or human tissue must:

- include a statement on ethics approval and consent (even where the need for approval was waived)
- include the name of the ethics committee that approved the study and the committee's reference number if appropriate

Studies involving animals must include a statement on ethics

approval. See our [editorial policies](#) for more information.

If your manuscript does not report on or involve the use of any animal or human data or tissue, please state “Not applicable” in this section.

Consent for publication

If your manuscript contains any individual person's data in any form (including any individual details, images or videos), consent for publication must be obtained from that person, or in the case of children, their parent or legal guardian. All presentations of case reports must have consent for publication.

You can use your institutional consent form or our [consent form](#) if you prefer. You should not send the form to us on submission, but we may request to see a copy at any stage (including after publication).

See our [editorial policies](#) for more information on consent for publication.

If your manuscript does not contain data from any individual person, please state “Not applicable” in this section.

Availability of data and materials

All manuscripts must include an ‘Availability of data and materials’ statement. Data availability statements should include information on where data supporting the results reported in the article can be found including, where applicable, hyperlinks to publicly archived datasets analysed or generated during the study. By data we mean the minimal dataset that would be necessary to interpret, replicate and build upon the findings reported in the article. We recognise it is not always possible to share research data publicly, for instance when individual privacy could be compromised, and in such instances data availability should still be stated in the manuscript along with any conditions for access.

Data availability statements can take one of the following forms (or a combination of more than one if required for multiple datasets):

- The datasets generated and/or analysed during the current study are available in the [NAME] repository, [PERSISTENT WEB LINK TO DATASETS]
- The datasets used and/or analysed during the current study are available from the corresponding author on reasonable request.
- All data generated or analysed during this study are included in this published article [and its supplementary information files].
- The datasets generated and/or analysed during the current study are not publicly available due [REASON WHY DATA ARE NOT PUBLIC] but are available from the corresponding author on reasonable request.
- Data sharing is not applicable to this article as no datasets were generated or analysed during the current study.
- The data that support the findings of this study are available from [third party name] but restrictions apply to the availability of these data, which were used under license for the current study, and so are not publicly available. Data are however available from the authors upon reasonable request and with permission of [third party name].
- Not applicable. If your manuscript does not contain any data, please state 'Not applicable' in this section.

More examples of template data availability statements, which include examples of openly available and restricted access datasets, are available [here](#).

BioMed Central also requires that authors cite any publicly available data on which the conclusions of the paper rely in the manuscript. Data citations should include a persistent identifier (such as a DOI) and should ideally be included in the reference list. Citations of datasets, when they appear in the reference list, should include the minimum information recommended by

DataCite and follow journal style. Dataset identifiers including DOIs should be expressed as full URLs. For example:

Hao Z, AghaKouchak A, Nakhjiri N, Farahmand A. Global integrated drought monitoring and prediction system (GIDMaPS) data sets. figshare. 2014. <http://dx.doi.org/10.6084/m9.figshare.853801>

With the corresponding text in the Availability of data and materials statement:

The datasets generated during and/or analysed during the current study are available in the [NAME] repository, [PERSISTENT WEB LINK TO DATASETS].^[Reference number]

Competing interests

All financial and non-financial competing interests must be declared in this section.

See our [editorial policies](#) for a full explanation of competing interests. If you are unsure whether you or any of your co-authors have a competing interest please contact the editorial office.

Please use the authors initials to refer to each authors' competing interests in this section.

If you do not have any competing interests, please state "The authors declare that they have no competing interests" in this section.

Funding

All sources of funding for the research reported should be declared. The role of the funding body in the design of the study and collection, analysis, and interpretation of data and in writing the manuscript should be declared.

Authors' contributions

The individual contributions of authors to the manuscript should be specified in this section. Guidance and criteria for authorship can be found in our [editorial policies](#).

Please use initials to refer to each author's contribution in this section, for example: "FC analyzed and interpreted the patient data regarding the hematological disease and the transplant. RH performed the histological examination of the kidney, and was a major contributor in writing the manuscript. All authors read and approved the final manuscript."

Acknowledgements

Please acknowledge anyone who contributed towards the article who does not meet the criteria for authorship including anyone who provided professional writing services or materials.

Authors should obtain permission to acknowledge from all those mentioned in the Acknowledgements section.

See our editorial policies for a full explanation of acknowledgements and authorship criteria.

If you do not have anyone to acknowledge, please write "Not applicable" in this section.

Group authorship (for manuscripts involving a collaboration group): if you would like the names of the individual members of a collaboration Group to be searchable through their individual PubMed records, please ensure that the title of the collaboration Group is included on the title page and in the submission system and also include collaborating author names as the last paragraph of the "Acknowledgements" section. Please add authors in the format First Name, Middle initial(s) (optional), Last Name. You can add institution or country information for each author if you wish, but this should be consistent across all authors.

Please note that individual names may not be present in the PubMed record at the time a published article is initially included in PubMed as it takes PubMed additional time to code this information.

Authors' information

This section is optional.

You may choose to use this section to include any relevant information about the author(s) that may aid the reader's interpretation of the article, and understand the standpoint of the author(s). This may include details about the authors' qualifications, current positions they hold at institutions or societies,

or any other relevant background information. Please refer to authors using their initials. Note this section should not be used to describe any competing interests.

Endnotes

Endnotes should be designated within the text using a superscript lowercase letter and all notes (along with their corresponding letter) should be included in the Endnotes section. Please format this section in a paragraph rather than a list.

References

All references, including URLs, must be numbered consecutively, in square brackets, in the order in which they are cited in the text, followed by any in tables or legends. The reference numbers must be finalized and the reference list fully formatted before submission.

Examples of the BioMed Central reference style are shown below. Please ensure that the reference style is followed precisely.

See our editorial policies for author guidance on good citation practice.

Web links and URLs: All web links and URLs, including links to the authors' own websites, should be given a reference number and included in the reference list rather than within the text of the manuscript. They should be provided in full, including both the title of the site and the URL, as well as the date the site was accessed, in the following format: The Mouse Tumor Biology Database. <http://tumor.informatics.jax.org/mtbwi/index.do>. Accessed 20 May 2013. If an author or group of authors can clearly be associated with a web link (e.g. for blogs) they should be included in the reference.

Example reference style:

Article *within* *a* *journal*
Smith JJ. The world of science. Am J Sci. 1999;36:234-5.

Article within a journal (no page numbers)
Rohrmann S, Overvad K, Bueno-de-Mesquita HB, Jakobsen MU, Egeberg R, Tjønneland A, et al. Meat consumption and mortality - results from the European Prospective Investigation into Cancer and Nutrition. *BMC Med.* 2013;11:63.

Article within a journal by DOI
Slifka MK, Whitton JL. Clinical implications of dysregulated cytokine production. *Dig J Mol Med.* 2000; doi:10.1007/s801090000086.

Article within a journal supplement
Frumin AM, Nussbaum J, Esposito M. Functional asplenia: demonstration of splenic activity by bone marrow scan. *Blood* 1979;59 Suppl 1:26-32.

Book chapter, or an article within a book
Wyllie AH, Kerr JFR, Currie AR. Cell death: the significance of apoptosis. In: Bourne GH, Danielli JF, Jeon KW, editors. *International review of cytology.* London: Academic; 1980. p. 251-306.

OnlineFirst chapter in a series (without a volume designation but with a DOI)

Saito Y, Hyuga H. Rate equation approaches to amplification of enantiomeric excess and chiral symmetry breaking. *Top Curr Chem.* 2007. doi:10.1007/128_2006_108.

Complete book, authored
Blenkinsopp A, Paxton P. *Symptoms in the pharmacy: a guide to the management of common illness.* 3rd ed. Oxford: Blackwell Science; 1998.

Online document
Doe J. Title of subordinate document. In: *The dictionary of substances and their effects.* Royal Society of Chemistry. 1999. <http://www.rsc.org/dose/title> of subordinate document. Accessed 15 Jan 1999.

Online database
Healthwise Knowledgebase. *US Pharmacopeia,* Rockville. 1998. <http://www.healthwise.org>. Accessed 21 Sept 1998.

Supplementary material/private homepage
Doe J. Title of supplementary material. 2000. <http://www.privatehomepage.com>. Accessed 22 Feb 2000.

University

site

Doe, J: Title of preprint. <http://www.uni-heidelberg.de/mydata.html> (1999). Accessed 25 Dec 1999.

FTP

site

Doe, J: Trivial HTTP, RFC2169. <ftp://ftp.isi.edu/in-notes/rfc2169.txt> (1999). Accessed 12 Nov 1999.

Organization

site

ISSN International Centre: The ISSN register. <http://www.issn.org> (2006). Accessed 20 Feb 2007.

Dataset

with

persistent

identifier

Zheng L-Y, Guo X-S, He B, Sun L-J, Peng Y, Dong S-S, et al. Genome data from sweet and grain sorghum (*Sorghum bicolor*). GigaScience Database. 2011. <http://dx.doi.org/10.5524/100012>.

Figures, tables additional files

See [General formatting guidelines](#) for information on how to format figures, tables and additional files.

[Submit your manuscript in Editorial Manager](#)