Universidade de São Paulo
Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”

Diversidade, estrutura genética e domesticação de piquiazeiros
(*Caryocar villosum*) em duas localidades da Amazônia brasileira

Ana Flávia Francisconi

Dissertação apresentada para obtenção do título de
Mestra em Ciências. Área de concentração: Genética e
Melhoramento de Plantas

Piracicaba
2018

Ana Flávia Francisconi
Bacharela em Engenharia Florestal

Diversidade, estrutura genética e domesticação de piquiazeiros (*Caryocar
villosum*) em duas localidades da Amazônia brasileira

versão revisada de acordo com a resolução CoPGr 6018 de 2011

Orientador:
Profa. Dra. **ELIZABETH ANN VEASEY**

Dissertação apresentada para obtenção do título de
Mestra em Ciências. Área de concentração: Genética e
Melhoramento de Plantas

Piracicaba
2018

Dedicatória: Aos meus pais,
José Melchiades e Lana,
por todo amor e carinho.

AGRADECIMENTOS

À Universidade de São Paulo, Escola Superior em Agricultura “Luiz de Queiroz” - ESALQ, e ao Departamento de Genética, pela oportunidade de obter o título de mestra.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001. E da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo- FAPESP, processo 2017/04868-6, que concedeu minha bolsa de mestrado.

Agradeço à minha orientadora, Profa. Dra. Elizabeth, por todo apoio, compreensão e conhecimento compartilhado durante meu mestrado. Sua calma e respeito foram um grande exemplo profissional que levarei comigo em minhas próximas etapas.

Aos amigos da salinha, Gabriel, Flaviane, Iris, João, Natália, Wellington e Jucelene, por todos os bons momentos e pelas nossas discussões sobre a vida, o universo e tudo mais. Cada um contribuiu nesse trabalho com sua palavra de incentivo e seu tempo disponível em me ajudar. Agradeço também ao biólogo Igor Araújo pela ajuda com a Modelagem de Nicho Ecológico. Em especial, agradeço ao Prof. Dr. Gabriel Dequigiovanni, pela ajuda desde a extração do DNA até as análises e discussões.

Agradeço também ao Dr. Charles R. Clement, a MSc. Rubana Alves Palhares e a toda equipe do INPA que contribuíram para a coleta dos piquiazeiros na FLONA do Tapajós – PA. Também agradeço ao Charles pela verba disponibilizada para eu participar das coletas na RESEX Rio Ouro Preto- RO e no auxílio à escrita. E à Rubana, por ter organizado nossa expedição. Agradeço aos moradores da FLONA e RESEX por nos atender, compartilhar experiências, e nos ensinar mais sobre o piquiá e outras espécies florestais de grande importância. Levarei nossas conversas e suas visões de vida como as maiores lições desse trabalho.

Aos funcionários do Departamento de Genética por sempre estarem disponíveis em nos ajudar. Em especial, agradeço ao nosso técnico Marcos Cella, pela ajuda nas extrações do DNA e pela grande amizade. Aos professores do Departamento de Genética da ESALQ-USP que contribuíram para o meu amadurecimento e pensamento crítico.

Aos amigos da academia Betty Training, em especial ao time Funcional e a nossa educadora física, Patrícia, por manter nossos corpos e mentes sãs. Agradeço também aos meus queridos amigos Henrique, Liamara e Maria pelo companheirismo, preocupação e, principalmente, por tornarem meus dias em Piracicaba mais felizes.

Agradeço aos meus pais, por me compreenderem e me apoiarem nessa trajetória, fazendo meus objetivos e sonhos se tornarem realidade. Por fim, agradeço à Deus, por me iluminar e pelo que há de bom em minha vida.

*“There will be an answer,
Let it be...”*

Lennon/ McCartney (1970)

RESUMO

Diversidade, estrutura genética e domesticação de piquiazeiros (*Caryocar villosum*) em duas localidades da Amazônia brasileira

O piquiazeiro (*Caryocar villosum* (Aubl.) Pers.) é uma arbórea presente no bioma Amazônico, sendo seus principais usos os alimentícios e madeireiros. O piquiazeiro encontra-se incipientemente domesticado, e a seleção e manejo feitos por populações tradicionais pode estar promovendo a continuidade desse processo, que se iniciou na Amazônia por volta do final do Pleistoceno e início do Holoceno, e hoje está sendo retomado por populações tradicionais que fazem cultivos em seus quintais, entre elas o piquiazeiro. Apesar de seu uso por populações tradicionais e do potencial comercial, a diversidade e distribuição do piquiazeiro ainda foram pouco estudadas. Os objetivos desse estudo foram analisar a diversidade genética e a estrutura genética de piquiazeiros em duas situações. A primeira foi examinando o processo de domesticação do *C. villosum* por populações tradicionais na Floresta Nacional (FLONA) do Tapajós e a segunda foi comparando a população da FLONA do Tapajós, no Pará, com outra localizada na Reserva Extrativista (RESEX) Rio Ouro Preto, em Rondônia. Na FLONA foram genotipados, com o uso de sete marcadores microssátélites, 67 indivíduos da mata e 26 cultivados nos quintais. Maior riqueza alélica, número de alelos, número de alelos efetivos, alelos privados e heterozigosidade observada foram encontrados na mata, assim como estruturação genética espacial nos indivíduos de quintal, o que indica a domesticação da espécie, apesar da baixa estruturação genética encontrada entre os grupos mata/quintal nos métodos aplicados. Na segunda parte foram genotipados 130 piquiazeiros, sendo 92 do Pará, os mesmos utilizados no estudo da domesticação, somados a 38 de Rondônia. O Pará apresentou valores superiores para número médio de alelos/loco, número efetivo de alelos, número de alelos privados, riqueza alélica e heterozigosidade esperada, indicando um possível centro de origem da espécie. A estrutura genética espacial foi significativa em ambas as localidades, o que sugere correlações de parentesco entre os indivíduos, provavelmente devido ao comportamento forrageiro de seus polinizadores e dispersores. A estruturação genética entre as duas localidades foi observada em todos os métodos, sendo que a maior parte da variação (89%) ocorre dentro das populações. A diferenciação entre as populações (11%) pode ser explicada por fatores históricos e pelo elevado fluxo gênico ($Nm = 2,043$). Foi também feita uma modelagem de nicho ecológico para determinar a distribuição da espécie. Foi observada a predominância de ocorrência da espécie no bioma Amazônico, com maior adaptação a climas quentes, com médias superiores a 18°C em todos os meses, e úmido, apresentando de 1 a 3 meses de seca.

Palavras-chave: Estrutura genética espacial; Diversidade genética; Espécie incipientemente domesticada; Microssátélites; Modelagem de nicho ecológico

ABSTRACT

Diversity, genetic structure and domestication of piquiás (*Caryocar villosum*) in two localities of the Brazilian Amazon

Piquiá (*Caryocar villosum* (Aubl.) Pers.) is a tree species present in the Amazon biome, used mainly for food and timber. Piquiá is incipiently domesticated, and the selection and management by traditional populations may be promoting the continuity of this process. This process began in the Amazon around the end of the Pleistocene and the beginning of the Holocene, and today is being resumed by traditional populations, which cultivate different species in their backyards, among them is the piquiá. Despite its constant use by traditional populations and commercial potential, the diversity and distribution of piquiá have been little studied. The objectives of this study were to analyze the genetic diversity and the genetic structure of piquiás in two different cases. The first was to examine the process of domestication of *C. villosum* by traditional populations in the Floresta Nacional (FLONA) do Tapajós. The second one was to compare the piquiás populations from the FLONA do Tapajós, in Pará, with another one located in the Reserva Extrativista (RESEX) Rio Ouro Preto, in Rondônia. Sixty-seven individuals from the forest and 26 cultivated in the backyards were genotyped, with the use of seven microsatellite markers, in FLONA. Higher allelic richness, number of alleles, number of effective alleles, private alleles and observed heterozygosity were found in the forest, as well as spatial genetic structuring in backyard individuals, which indicates the domestication of the species, despite the low genetic structure found between the forest/backyards groups in the applied methods. In the second part, 130 piquiás were genotyped, being 92 of Pará, the same ones used in the study of domestication, and 38 of Rondônia. Pará presented higher values for average number of alleles/locus, effective number of alleles, number of private alleles, allelic richness and expected heterozygosity, indicating a possible center of origin of the species. The spatial genetic structure was significant in both localities, suggesting kinship correlations among the individuals, probably due to the forage behavior of their pollinators and dispersers. Genetic structuring between the two localities was observed in all methods, with most of the variation (89%) occurring within populations, according to AMOVA. The differentiation between populations (11%) can be explained by historical factors and high gene flow ($N_m = 2,043$). According to the Ecological Niche Modeling, used to verify the species distribution, the piquiá occurs predominantly in the Amazonian biome, with best suitability in hot climates, with temperature averages above 18°C, and humid, presenting between 1 and 3 months of drought.

Keywords: Spatial genetic structure; Genetic diversity; Incipiently domesticated species; Microsatellites; Ecological niche modeling

1. INTRODUÇÃO

O piquiazeiro (*Caryocar villosum* (Aubl.) Pers.) é uma espécie amplamente distribuída pela Floresta Amazônica (ALVES; LEVIS; CLEMENT, 2016). Seus principais usos são o madeireiro e alimentação (consumo do fruto). Seu óleo possui potencial comercial devido a propriedades medicinais e características similares ao óleo de dendê, tornando-o interessante à indústria de cosméticos (CLAY; SAMPAIO; CLEMENT, 2000). As flores de piquiá tem antese noturna, cor amarela, grande quantidade de néctar, odor forte e pouco agradável e grande quantidade de pólen, dessa forma, é uma espécie com características típicas da síndrome de quiproterofilia, podendo ter dispersão de pólen em longas distâncias, o que potencialmente aumenta seu fluxo gênico (MARTINS; GRIBEL, 2007; COLLEVATTI et al., 2009b). Clement (1999a) sugere que o piquiazeiro é incipientemente domesticado, e que a seleção e manejo feito por populações tradicionais está promovendo a continuidade do processo de domesticação do piquiá.

Espécies cultivadas e selvagens podem apresentar diferentes caracteres quando são alvo da seleção humana. O continuo de exploração, seleção, cultivo e manejo de plantas resulta no conhecido processo de domesticação em que se observa mudanças morfológicas e, mais profundamente, mudanças genéticas que distinguem a cultura domesticada do seu progenitor selvagem (MARTINS, 1994; PICKERSGILL, 2007). A domesticação de plantas é um processo a longo prazo, em que a seleção natural é somada à seleção humana para aumentar a utilidade e adaptação tanto do espaço como das plantas em favor do homem (HARLAN, 1992; CLEMENT, 1999a).

Desde tempos pré-históricos, nas terras baixas da América do Sul, plantas são selecionadas e cultivadas pela ação humana para serem utilizadas como alimentos (MARTINS, 1994). Na Amazônia, estima-se que o processo de seleção de espécies feito por populações tradicionais tenha se iniciado entre o final do Pleistoceno e início do Holoceno. O grande número de espécies domesticadas nessa área a tornou um dos principais centros de domesticação (CLEMENT, 1999a, 1999b; CLEMENT et al., 2010). Próximo ao contato europeu, em 1492, ao menos 83 espécies nativas estavam domesticadas em algum grau, como, por exemplo, mandioca, batata-doce, cacau, tabaco, maçãs, abacaxis e pimentas, bem como inúmeras árvores frutíferas e palmeiras (CLEMENT et al., 2010).

Quintais são sistemas agroflorestais com plantas domesticadas e selvagens para usos múltiplos, encontrados em diversas partes do mundo, inclusive próximos a parques arqueológicos da Amazônia. A localização de quintais na Amazônia sugere que durante a

conquista europeia e subsequente colonização do Brasil, muitos desses locais foram abandonados e hoje se encontram reocupados por populações modernas, devido aos seus solos ricos e localizações favoráveis (LINS et al., 2015). A reocupação de quintais tem levado ao restabelecimento da domesticação e seleção que ocorria antes do contato, pois populações tradicionais mantêm diversas culturas em seus quintais com o plantio e manejo de espécies selvagens (MARTINS, 1994) e entre as espécies encontradas em quintais pela Amazônia está o piquiá (ALVES; LEVIS; CLEMENT, 2016).

Apesar da sua importância histórica, do constante uso por populações tradicionais e do potencial comercial, a diversidade e distribuição do piquiazeiro ainda foram pouco estudadas. Estudar a variação genética de uma espécie combinado com dados ambientais pode esclarecer as contribuições do fluxo gênico, eventos históricos e como o ambiente influencia o padrão de distribuição da espécie (SORK, 2016). Há também a necessidade de entender como a variação genética de uma espécie está distribuída para tomar as melhores decisões para preservar sua diversidade genética (LOVELESS; HAMRICK, 1984). Uma forma de prever a distribuição de uma espécie para amostrá-la é por meio de modelagem de nicho ecológico, que envolve desde observações da espécie em campo até variáveis de padrão ambiental, as quais podem afetar direta ou indiretamente o gradiente de distribuição da espécie (GUISAN; THUILLER, 2005).

Além disso, padrões de diversidade genética entre populações podem contribuir para entender um dos principais efeitos da domesticação, o afinamento genético ou *bottleneck*. Esse efeito ocorre devido a questões de amostragem, levando à redução de indivíduos que compõem uma população (HANCOCK JF, 2004). Marcadores moleculares têm sido utilizados para explicar a distribuição e estrutura genética das espécies (COLLEVATTI et al., 2009b), assim como para comparar a diversidade em populações selvagens, possivelmente domesticadas e cultivadas. Dentre os marcadores moleculares mais utilizados, estão os marcadores de DNA, como RAPDs (Random Amplified Polymorphic DNA), AFLPs (Amplified Fragment Length Polymorphism), ISSR (Inter Simple Sequence Repeats) e microsatélites ou SSR (Single Sequence Repeats), que foi escolhido para ser utilizado nesse estudo devido as suas propriedades como codominância, reprodutibilidade e polimorfismo (SCHLÖTTERER, 2004; VIEIRA et al., 2016), além dos marcadores de nova geração, como os SNPs (Single Nucleotide Polymorphism), que vêm sendo também muito utilizados atualmente. O estudo integrado desses fatores é útil para entender o processo de domesticação de uma espécie (Lins Neto et al., 2014).

1.1. OBJETIVO GERAL

O objetivo geral desse trabalho consiste em estudar a diversidade genética e estruturas genéticas de piquiazeiros em duas situações. A primeira situação é investigando o processo de domesticação do *C. villosum* por populações tradicionais na FLONA do Tapajós, analisando os resultados dos parâmetros entre piquiazeiros encontrados em quintais e na mata. Na segunda parte será feita a comparação entre a população de piquiazeiros da FLONA do Tapajós, no Pará, com outra localizada na Reserva Extrativista Rio Ouro Preto, em Rondônia.

1.1.1. Objetivos específicos

1. Analisar a diversidade genética, com o uso de marcadores microssatélites, dos piquiazeiros de mata e de quintais, utilizando estimativas de diversidade como o número de alelos por locos, riqueza alélica, heterozigosidades esperadas e observadas, e índice de fixação.
2. Determinar se os genótipos de piquiazeiros de quintal já possuem um determinado nível de domesticação em função da seleção humana que os diferem dos piquiazeiros de mata, de tal forma que ocorra uma divisão populacional vista nas análises de agrupamento e estrutura genética.
3. Determinar a estrutura genética espacial (EGE) e o fluxo gênico em piquiazeiros de mata e quintal. A EGE irá definir se há maior similaridade entre vizinhos do que com indivíduos distantes; endogamia irá mostrar se os cruzamentos são aleatórios, e assim será determinado se está ocorrendo fluxo gênico entre piquiazeiros de mata e de quintal.
4. Determinar a diversidade genética, a estrutura genética espacial, a estrutura genética e o fluxo gênico de piquiazeiros de duas diferentes regiões da Amazônia, Pará e Rondônia, a fim de compará-las e definir se fatores naturais, como longas distâncias, e/ou a presença do homem levaram a diferenciação dos indivíduos dessas duas regiões.
5. Realizar a modelagem de nicho ecológico baseado em variáveis bioclimáticas para definir se esses parâmetros são essenciais na distribuição da espécie e quais deles mais influenciam a adequabilidade do *C. villosum* em um determinado habitat.

1.2. HIPÓTESES

1. Na Amazônia ocorre seleção de piquiás de árvores com frutos não-amargos, o que pode causar o estreitamento da base genética, visto que a coleta de sementes pode se concentrar em determinados indivíduos. Além disso, por se encontrar perto de Terras Pretas Amazônicas, regiões consideradas de antigas ocupações humanas, sua distribuição pode ter sido influenciada pelo homem.

Portanto, a reocupação de quintais e a seleção feita pelo homem moderno, podem ter levado os piquiás dessa localidade a se diferenciarem geneticamente. Dessa forma, a seleção pode ter reduzido o tamanho populacional e sua reconstrução pode contar com uma quantidade mais restrita de alelos.

2. Espera-se um grande fluxo gênico entre piquiazeiros, pois a polinização de *C. villosum* é de longa distância, visto que é feita por morcegos do gênero *Phyllostomus*. Dessa forma, a diferenciação genética entre as árvores encontradas em mata e em quintais talvez não seja tão evidente, ou seja, a ação da seleção humana na redução da diversidade genética pode ser contrabalanceada pela ação do fluxo gênico entre piquiazais.
3. Com a distância superior a 1500 km entre as duas regiões com os piquiazeiros amostrados, espera-se que as populações possuam uma clara estruturação genética entre elas. Entretanto, por se tratar de uma espécie polinizada por morcegos, que podem se movimentar à longas distâncias e estar presente em regiões perto de rios, em que há possibilidade das sementes se dispersarem por via fluvial, é possível que a diferenciação entre as populações tenha fatores mais significativos do que a distância geográfica.
4. Fatores abióticos como precipitação e temperatura possuem grande contribuição para determinar a distribuição de uma espécie em seus determinados biomas. Com base em dados georreferenciados nas coletas e dados presentes em herbários online, espera-se grande concentração da espécie no bioma amazônico, conforme a delimitação dada pelas variáveis bioclimáticas que mais contribuirão com a modelagem de nicho ecológico da espécie.

1.3. Revisão de literatura

1.3.1. Domesticação

A transição do ser humano de caçador-coletor para agricultor ocorreu independentemente em diferentes locais do mundo por volta de 10.000-12.000 a 3.000-4.000 anos atrás (GEPTS; PAPA, 2003; PIPERNO, 2011; MEYER; DUVAL; JENSEN, 2012). Caçadores e coletores adquiriram conhecimento sobre as plantas e animais ao seu redor e assim, deram início a agricultura o que os fez optarem por uma vida sedentária em vilas. As teorias para essa transição envolvem desde a mudança climática e o aumento populacional, que criaram a necessidade de estocar comidas (DIAMOND, 2002; GEPTS; PAPA, 2003; PIPERNO, 2011), até o desenvolvimento de práticas culturais e crenças (HARLAN, 1992).

O conhecimento sobre as plantas fez com que os homens realizassem a seleção de fenótipos, determinando quais plantas seriam promovidas, manejadas e cultivadas. Esse

processo é denominado domesticação e é descrito como co-evolucionário, pois ao mesmo tempo em que ocorrem mudanças nos fenótipos e genótipos de plantas, elas se tornam mais úteis e adaptadas para intervenção do homem (HARLAN, 1992; CLEMENT, 1999a). Esse processo é possível pois a plasticidade presente em determinadas culturas permite a adaptação a novas circunstâncias ecológicas, quando são trazidas do seu habitat natural para áreas de cultivo (PIPERNO, 2011).

O processo de domesticação resulta no surgimento de uma série de características que as distingue dos progenitores selvagens, conhecidos como síndromes de domesticação. Exemplos de síndromes são o aumento do tamanho de sementes e diminuição da dispersão, para facilitar o controle de cruzamentos, a dormência de sementes, de modo que a germinação ocorra na época de produção desejada, o crescimento compacto, a fim de diminuir a competição e o aumento da autopolinização, e a reprodução vegetativa, para manter o fenótipo similar (GEPTS; PAPA, 2003; GEPTS, 2004). A propagação seletiva dessas linhagens pode resultar no progressivo estreitamento da base genética de uma população (TANKSLEY; MCCOUCH, 1997) e, dessa forma, a redução da diversidade genética é um processo característico das plantas durante e depois da domesticação (GEPTS, 2004).

Segundo Clement (1999a), a população domesticada é aquela que se torna dependente da intervenção humana para sua manutenção, e a população silvestre é a natural que não sofreu modificação. Esses seriam os dois extremos de um gradiente de domesticação que existe no ambiente, incluindo as plantas incipientemente domesticadas, que apresentam fenótipos pouco diferentes dos encontrados na natureza; as semidomesticadas, onde a seleção humana é mais intensa, sendo que a variabilidade genética pode ter diminuído, pois alguns fenótipos já são selecionados para constituírem a próxima geração. Existem também as populações que são acidentalmente co-evoluídas, que se adaptam aos ambientes antrópicos ao acaso, sem sofrer seleção. O auge da domesticação ocorre quando a pressão de seleção gerou uma diminuição na variabilidade genética da população e houve perda crítica da adaptação ecológica, dependendo do manejo do homem e do ambiente por ele criado para se propagar. Estima-se que nos últimos mil anos 80% da variação genética de cultivos domesticados foi perdida em relação a seus parentes selvagens, como aconteceu com as culturas da soja, trigo, café, feijão e pêssego (TANKSLEY; MCCOUCH, 1997; TUXILL, 1999; LÓPEZ-GARTNER et al., 2009; BITOCCHI et al., 2013; CAO et al., 2014), entre outras. No geral, os maiores e menores centros de domesticação foram identificados baseados em informações arqueológicas e estudos genéticos. A maioria dos centros estão alocados em áreas tropicais entre as latitudes 35°N e 35°S, em áreas montanhosas, com alternância de estações secas e

chuvosas (GEPTS; PAPA, 2003; GEPTS, 2004). A Amazônia ocupa metade da América do Sul, mas por causa da falta de dados é frequentemente negligenciada quando são discutidos as origens e diversidade de culturas, enquanto a atenção é focada em estudos nos Andes. O ambiente encontrado na Amazônia é pobre para preservação arqueológica o que levou a falta de reforços para pesquisa (MARTINS, 1994; CLEMENT, 1999a).

Uma data crucial para a domesticação de culturas na Amazônia é 1492, quando Colombo chega as Américas, iniciando dois processos: (1) a troca de animais e culturas domesticadas entre América, Europa e África (“Troca Colombiana”) (GEPTS; PAPA, 2003) e (2) o declínio populacional dos Ameríndios, o que afetou a herança genética de culturas severamente (CLEMENT, 1999a; LOUGHLIN et al., 2018).

Segundo Clement (1999b), existiram dois centro de diversidade, quatro centros menores e cinco ou mais regiões de diversidade na parte baixa da América do Sul, ao leste dos Andes, sendo que todos apresentavam de moderada a alta densidade populacional, organização social e agricultura intensa, e muitas dessas regiões não são vistas hoje. Existiam, provavelmente, 138 cultivos na Amazônia antes do contato europeu, incluindo 44 famílias botânicas, cultivadas, manejadas e promovidas, o que é aproximadamente 50% do total das Américas. Dentre as 52 espécies domesticadas, 14 são árvores frutíferas, de nozes e lianas (27%); entre as 41 semi-domesticadas, 35 são árvores ou lianas (87%); e entre as 45 de domesticação incipiente, todas são frutíferas ou produzem nozes (CLEMENT, 1999a). Recentemente foi mostrado que cerca de 85 espécies arbóreas também eram de domesticação incipiente, semi- ou totalmente domesticadas antes do contato colombiano (LEVIS et al., 2017).

Atualmente, são encontrados em quintais, conhecidos por serem sistemas agroflorestais, plantas em diversos níveis do processo de domesticação, assim como plantas selvagens para usos múltiplos. São abundantes pela Amazônia, especialmente nas margens de rios. Lins et al. (2015) estudaram ocupações modernas no Rio Urubu, um tributário do Rio Amazonas a 200 km de Manaus, e encontraram 205 espécies cultivadas em 40 quintais, com uma média de 8,2 (± 66) espécies nativas da Amazônia por quintal, sendo as espécies mais comuns: cupuaçu (*Theobroma grandiflorum*), presente em 65% das hortas, mandioca (*Manihot esculenta*), em 45%, e pimenta amazônica (*Capsicum chinense*) em 43%. A mandioca e a pimenta são exemplos de espécies domesticadas antes do contato europeu, e o cupuaçu, provavelmente, possui domesticação mais recente. Os diferentes graus de domesticação que são encontrados hoje podem ser explicados por origens culturais,

abandono, reocupação e ao conhecimento ecológico combinado com preferências pessoais (LINS et al., 2015).

Alguns autores já sugeriram que a diversidade genética pode ser relativamente menor na situação descrita anteriormente em plantações agroflorestais de quintais, como resultados do efeito da deriva genética devido à coleta de um limitado número de material e uma grande variação na forma de propagação (WEBER et al., 2001; HOLLINGSWORTH et al., 2005; LENGKEEK; JAENICKE; DAWSON, 2005). Hollingsworth et al. (2005) fizeram um estudo comparando a diversidade genética de *Inga edulis*, na Amazônia Peruana. Utilizando marcadores microsatélites para determinar diminuições da diversidade associados com a domesticação, os autores demonstram que há diferenças entre populações naturais e cultivadas, porém, as cultivadas ainda detêm 80% da diversidade alélica presente na natureza, o que pode refletir a contribuição da dispersão de pólen e sementes entre os dois sistemas.

1.3.2. Piquiá, seus usos e domesticação

A espécie *Caryocar villosum*, conhecida popularmente como piquiazeiro ou piquiá, pertence à família Caryocaraceae, que é exclusivamente neotropical (PRANCE; DA SILVA, 1973). A planta é da ordem Theales, composta por 25 espécies agrupadas em dois gêneros: *Caryocar* e *Anthodiscus*. São poliploides com $2n=46$ cromossomos (EHRENDORFER; MORAWETZ; DAWE, 1984).

Os piquiazeiros não são vistos na região de Terra Preta Amazônica, porém todos encontram-se próximos a elas, regiões consideradas antigas ocupações humanas, o que pode sugerir a influência do homem na distribuição do padrão da espécie e domesticação (ALVES; LEVIS; CLEMENT, 2016), visto que, quanto maior a proximidade com sítios arqueológicos, maior a abundância e riqueza de espécies domesticadas na Amazônia (LEVIS et al., 2017). Clement (1999b) sugeriu que a espécie está passando pelo processo de domesticação incipiente, ou seja, a população foi modificada pela seleção do homem, mas o fenótipo médio ainda está dentro da variação encontrada na natureza para as características que são objeto de seleção, em regiões da Amazônia, sendo necessários estudos a níveis moleculares para determinar a existência do processo de domesticação. Estudar uma espécie em estágio de domesticação incipiente oferece uma oportunidade em analisar como o ser humano interage com as plantas em estágios iniciais da agricultura (LINS NETO et al., 2014).

O principal uso comercial do piquiazeiro é o madeireiro, pois sua madeira possui coloração de esbranquiçada para amarelada, grã áspera por causa de fibras entrelaçadas e compactas, textura média, fácil para trabalhar, e resistente à decomposição (CLAY;

SAMPAIO; CLEMENT, 2000). Segundo Shanley e Medina (2005), o fruto do piquiazeiro, o piquiá, apresenta usos múltiplos, podendo ser cozido com água e sal para se comer a polpa. De sua semente podem ser obtidas amêndoas para consumo, assim como óleo para a indústria cosmética. A casca do fruto é rica em tanino, podendo ser utilizada na preparação de tinta para escrever e tingimento de tecidos. A casca também pode ser usada na fabricação de sabão. O óleo serve para cozinhar, sendo muito bom para frituras. O óleo do piquiá também é listado como cosmético, sendo usado em sabão, perfume, creme e repelente de insetos. Galuppo (2004) determinou a presença de componentes orgânicos, como esteroides, triterpenoides e outros que caracterizam o óleo do piquiá como um produto fitoterápico (compostos derivados exclusivamente de plantas).

Segundo Clay e Clement (2000), todos os usos secundários do piquiá dependem da criação de uma agroindústria para beneficiar o fruto, separar os óleos do mesocarpo e da semente e o tanino do pericarpo. O óleo do piquiá não é um atrativo em larga escala pois é muito similar ao do dendê, que já passou por melhoramento genético e produz mais. E o tanino irá competir com outros já existentes. Entretanto, é preciso considerar que o piquiá, além de usos múltiplos para as indústrias, conta com a importância para as populações tradicionais, que já o manejam para uso próprio e podem se beneficiar de iniciativas como criações de cooperativas.

Pesquisas mostram os diferentes usos do piquiá em comunidades do bioma da Amazônia. Alguns exemplos de uso por populações tradicionais foram descritas no trabalho de Almeida et al. (2013), que entrevistaram moradores na comunidade de Santo Antônio, no Assentamento Mojú I e II, oeste do Pará, onde foi apontado o uso medicinal do piquiá como curador de queimaduras. Em Manacapuru, no Amazonas, o piquiá foi apontado como alimento, sua madeira utilizada na fabricação de objetos e construção de casas (COSTA; MITJA, 2010). Moraes (2011) estudou as práticas de conservação socioambiental do piquiazeiro, realizadas por agricultores da Região dos Lagos Parú e Calado, Manacapuru – Amazonas. Nessa região o piquiazeiro, além de ser utilizado na alimentação, gera renda com a venda dos frutos e é utilizado para recuperar áreas desmatadas para agricultura. Na Reserva Extrativista Arióca Pruanã (REAP), em Oeiras do Pará, onde há predominância de agricultura familiar e extrativismo, espécies como castanheira (*Bertholletia excelsa* H. & B.), tucumã-açu (*Astrocaryum tucuma* Martius) e o piquiazeiro (*C. villosum* (Aubl.) Pres.) são plantadas em quintais e terreiros pelos moradores. Eles reportam que o piquiá é de fácil germinação e é selecionado para que seus frutos ofereçam sabor agradável. Quando a produção de piquiá apresenta excedente para o núcleo familiar, é vendido pelas famílias nas cidades (Oeiras ou

Cametá). De acordo com os moradores, os piquiazeiros são comprados pelas madeireiras, e tiveram suas populações severamente reduzidas em decorrência dessa ação (SILVA-JÚNIOR, 2012).

Populações tradicionais das vilas de Maguari e Jamaraquá da FLONA do Tapajós citaram o piquiá como, primeiramente, uma fonte de alimento. O segundo uso mais citado pelas populações é o medicinal, derivado do óleo da polpa, pois é recomendado para queimaduras na pele, micoses, dores musculares, entre outros. O óleo também é listado como cosmético, sendo usado em sabão, perfume, creme e repelente de insetos. Os entrevistados da FLONA deixaram claro que frutos menos amargos são preferencialmente selecionados e consumidos. Plantações intencionais são feitas em quintais localizadas ao lado de moradias. As sementes cultivadas são de árvores em que os frutos caídos tiveram consumo por animais observado. Além do cultivo, as populações tradicionais também realizam o manejo com a retirada de plantas daninhas e videiras, uso de fertilizantes orgânicos e realização de queimadas longe de piquiazeiros. Paralelamente também ocorre a plantação acidental dos piquiás, pelo descarte de sementes no solo depois da extração de óleo para evitar acidentes devido à exposição dos espinhos do endocarpo (ALVES; LEVIS; CLEMENT, 2016).

Em 1998, a unidade de piquiá nas feiras de Belém-PA custava entre R\$0,15 a R\$0,50. Em 2004, no começo da safra, 2 frutos eram vendidos a R\$1,00. Nesse mesmo ano, nas 10 principais feiras de Belém, foram comercializados cerca de 343 mil frutos de piquiá, o que movimentou uma renda bruta de R\$ 138 mil. Em 2008, em Belém, o preço do fruto variou entre R\$ 0,50 até R\$ 1,00 nas ruas. O preço de seu óleo nesse ano custou R\$ 35,00 o litro (SHANLEY; MEDINA, 2005). No primeiro semestre de 2011, em diferentes municípios do Pará, o preço do fruto variou entre R\$0,69 e R\$ 2,00 (PINTO et al., 2011a), sendo que no segundo semestre o fruto estava custando entre R\$ 6,00 e R\$ 6,80/kg (PINTO et al., 2011b).

1.3.3. Características morfológicas e distribuição do *Caryocar villosum*

O piquiazeiro pode atingir altura de 40-50 m quando ocorre como um emergente acima do dossel, sem galhos, troncos retos, com uma copa folhosa no topo (Figura 1). Quando ocorrem em área aberta, as árvores são mais baixas, com galhos abundantes e com uma copa larga. O tronco das árvores emergentes possui por volta de 2,5 mm de DAP (diâmetro a altura do peito), sendo ele de aspecto áspero e com fissuras. As raízes são grossas e longas, mas a maioria é superficial. As folhas são trifoliadas, com a folha central mais longa e as duas laterais relativamente menores (CLAY; SAMPAIO; CLEMENT, 2000).

As inflorescências de *C. villosum* possuem coloração amarelada de pedúnculo longo e pouco flexível, com flores acima da folhagem. As inflorescências produzem botões verde-claros que abrem de um a dois por noite. Antes da abertura e durante a antese as flores exalam odor adocicado e pouco agradável. A produção de pólen viável por flor chega a 89%. Seus dispersores de pólen durante o dia são beija-flores *Heliothryx aurita*, abelhas (Apidae), besouros (Lampiridae) e mariposas (Noctuidae) (MARTINS; GRIBEL, 2007). Após o crepúsculo, os besouros e mariposas continuam a visitar as flores, porém as atividades dispersoras e visitas de mariposas (Sphingidae), morcegos (Phyllostomidae) e pequenos mamíferos não voadores são mais intensas, como os *Caluromys lanatus* e *C. philander* (Didelphimorphia, Caluromyidae). *Caluromys* têm uma mobilidade pequena. Provavelmente a taxa de endocruzamento e cruzamento entre parentais em função dos *Caluromys* é maior do que as causadas por morcegos (MARTINS; GRIBEL, 2007).

A fruta apresenta um peso médio de 300 g, podendo conter até 4 sementes, sendo 1 a 2 sementes encontradas com maiores frequências. Sua casca tem cores marrom acinzentadas, moderadamente lisas (Figura 2A). O pericarpo é grosso e carnudo, representa 65% do peso do fruto. O mesocarpo é oleoso, com cerca de 10% do peso do fruto. O endocarpo contém espinhos curtos (Figura 2B), e possui 23% do peso do fruto. A semente é branca e oleosa, possuindo por volta de 3% do peso do fruto. O mesocarpo/endocarpo também oleoso e duro, complementa o peso do fruto, com cerca de 35%. O período de frutificação é de março-maio em Manaus e Belém (CLAY; SAMPAIO; CLEMENT, 2000).

Figura 1. F Piquiazeiros (*Caryocar villosum*) em diferentes estágios de desenvolvimento: A) árvore, B e C) vareta, D) plântula. É possível observar as folhas trifoliadas, com a folha central mais longa e as duas laterais menores. Fotos tiradas na RESEX Rio Ouro Preto.

O piquiazeiro ocorre ao norte, desde o escudo da Guiana até Caiene (Guiana Francesa), ao leste, até o Pará e Roraima, e à oeste, estendendo para o Rio Negro na Amazônia (Figura 3). Na região sul da Amazônia a distribuição é limitada pelo escudo

brasileiro, que começa em São Luiz (Maranhão, Brasil), ao leste entre o Pará e Amazonas, até o oeste do norte de Rondônia (PRANCE; DA SILVA, 1973).

O *Caryocar villosum* possui características similares ao pequizeiro, *Caryocar brasiliense* Gam., que ocorre naturalmente no cerrado (DE ARAUJO, 1995). O pequizeiro atinge no máximo 10 m de altura. Tem proporção endocarpo/mesocarpo semelhante ao piquiazeiro e sua exploração por comunidades locais também possui finalidade alimentícia (FAO, 1986). Grande parte dos estudos de genética de populações do gênero *Caryocar* foram realizados para a espécie *C. brasiliense*, por isso parte da revisão será baseada neles.

Figura 2. A) Fruto de *Caryocar villosum* maduro encontrado no chão da RESEX Rio Ouro Preto; B) Moradora da RESEX Rio Ouro Preto mostrando o endocarpo com espinhos dos frutos de piquiá.

Figura 3. Estados com ocorrência confirmada de *Caryocar villosum* no Brasil. Em verde, os estados do norte: Amazonas, Amapá, Pará, Rondônia, Roraima. Em laranja, o estado do nordeste: Maranhão. Fonte: Flora do Brasil.

1.3.4. Marcadores microsatélites

Os microsatélites são constituídos de repetições simples em tandem de DNA, compostos por 1-6 pares de bases. Cada loco é analisado individualmente com *primers*, sequencias iniciadoras de replicação de DNA, e possuem expressão codominante para discriminação entre indivíduos homozigotos e heterozigotos, além de serem altamente multialélicos. Apresentam grande frequência e encontram-se distribuídos aleatoriamente em eucariotos. Com amplificação feita por meio da PCR (*polymerase chain reaction*) é possível observar seu extenso polimorfismo, que é altamente reproduzível (FERREIRA; GRATTAPAGLIA, 1998; TÓTH et al., 2000; ELLEGREN, 2004; VIEIRA et al., 2016).

Este marcador tem se mostrado uma ferramenta de valor para análises de paternidade, para a construção de mapas de genoma com grande densidade, mapeamento de genes úteis, seleção assistida com marcadores e para o estabelecimento de relações evolutivas (PARIDA et al., 2009). Se mostraram ideais para a identificação e distinção de genótipos e em estudos de genética de populações, sendo sua habilidade de diferenciar dois parentes próximos particularmente importante para a genética vegetal (ELLEGREN, 2004; MONDINI; NOORANI; PAGNOTTA, 2009).

1.3.5. Gênero *Caryocar* e estudos de genética de populações

Somente um estudo de genética de populações foi realizado com a espécie *Caryocar villosum*, utilizando amostras de *C. villosum* e *C. microcarpum* à esquerda e à direita do baixo Rio Negro (COLLEVATTI et al., 2009a). Os autores tiveram como objetivo determinar se o rio agia como barreira geográfica entre as populações dos diferentes lados, concluindo que populações dos dois lados do Rio Negro não apresentavam diferenciação e possuíam baixa estruturação populacional para as duas espécies, assim, independente da localização, os indivíduos pertenciam a somente um *pool* genético. Outra conclusão relativa a *C. villosum* é que no final do Pleistoceno a espécie provavelmente passou por isolamento populacional em algumas áreas de terra firme na parte baixa do Rio Negro, formando refúgios durante o período glacial o que levou a extinção de outros haplótipos. Esse período foi seguido por expansão populacional, que definiu a presente distribuição de haplótipos da espécie (COLLEVATTI et al., 2009b). A falta de diferenciação genética entre as árvores de lados opostos da bacia pode estar relacionada a fatores ecológicos, como a polinização e dispersão de sementes a longa distância, visto, por exemplo, que a polinização é feita principalmente por morcegos do gênero *Phyllostomus* (GRIBEL; HAY, 1993; MARTINS; GRIBEL, 2007). Os resultados comprovam que o Rio Negro não funciona como barreira geográfica para o fluxo gênico das duas espécies (COLLEVATTI et al., 2009b).

Um estudo realizado por Collevatti, Grattapaglia e Hay (2001a) com *C. brasiliense* comparou populações contínuas e fragmentadas no cerrado. Os coeficientes de endogamia foram similares entre populações fragmentadas, com distúrbios recentes e contínuos. Esse resultado mostra que o processo de perturbação do cerrado é recente, com cerca de 60 anos, e a espécie *C. brasiliense*, por ter um ciclo de vida longo, ainda não foi afetada. Entretanto, alguns locos apresentaram excesso de heterozigotos e valores negativos de F , o que sugere que os alelos não foram unidos ao acaso e indica forças seletivas agindo sobre os locos dentro dessas populações.

Buscando maior entendimento sobre o sistema de cruzamento de *C. brasiliense*, Collevatti, Grattapaglia e Hay, (2001b) encontraram evidências que apoiam a existência de cruzamentos que não são ao acaso. Foi sugerido que *C. brasiliense* forma pequenas unidades de *demes*, resultado da restrição do fluxo gênico. Diferente da hipótese levantada no estudo com *C. villosum* (COLLEVATTI et al., 2009b), nesse caso o fluxo de gene pode estar sendo restrito pela polinização feita por morcegos, pelo fato deles estarem fazendo forrageio em grupo restringindo a dispersão a um conjunto de árvores (GRIBEL; HAY, 1993). Outro fator

que pode estar diminuindo o fluxo gênico é a restrição à dispersão de sementes. Collevatti et al. (2001a) fizeram uma observação sobre o fato de terem encontrado grande número de sementes abaixo das copas de pequizeiros, sendo a fragmentação uma das principais causas, por estar diminuindo a dispersão de sementes por pequenos animais. A comparação entre genoma de cloroplasto, microssatélite de cloroplasto e microssatélite nuclear (COLLEVATTI; GRATTAPAGLIA; HAY, 2001b) mostrou que o movimento do pólen é significativamente maior que a dispersão de sementes, o que também dá suporte à hipótese de que a conexão entre populações ocorre principalmente por fluxo de pólen.

Em 2009, foi estudado o aborto de sementes na espécie *C. brasiliense* com a instalação de um experimento com progênies de 18 árvores. O objetivo era verificar se sementes abortadas eram de autopolinização por meio de genotipagem com o uso de marcadores microssatélites das árvores mães, dos indivíduos presentes aos redores, que são potenciais doadores de pólen, e das sementes. O teste de parentesco mostrou que todas as sementes abortadas eram autopolinizadas, com exceção de somente três, provavelmente abortadas devido a presença de endogamia bi-parental. A competição entre irmãos foi apontada como principal motivo para as sementes de cruzamento entre parentes serem perdidas (COLLEVATTI et al., 2009b).

O sistema de cruzamento e a dispersão de pólen de *C. brasiliense* foi mais profundamente estudado em 2010 por Collevatti et al. Os autores analisaram 280 sementes de 101 árvores adultas com o uso de dez marcadores microssatélites. Foi encontrado que *C. brasiliense* apresenta sistema misto de cruzamento, pois 11,4% das sementes eram resultado de autopolinizações. A taxa de cruzamento multilocos encontrada foi de $t_m = 0,891 \pm 0,025$ e a taxa de cruzamento de único loco ($t_s = 0,819 \pm 0,025$). Esses valores indicaram a presença de baixa de endogamia bi-parental ($t_m - t_s = 0,071 \pm 0,025$), sendo observada a alta probabilidade de existência de irmãos completos dentro de matrizes de progênie ($r_p = 0,135 \pm 0,032$). Foi constatado que a distância máxima de dispersão de pólen para o pequizeiro é de 500 m e a média é de 132 m, além de raros eventos de migração ($\sim 1\%$ $N_e m = 0.35$). A dispersão de pólen também foi superior a de sementes, a qual atinge, no máximo, 86,20 m. Foi concluído que a restrição do fluxo gênico provavelmente é resultado do comportamento forrageiro dos polinizadores e dispersores, sendo que o serviço de polinização varia entre árvores matrizes. Foi sugerido que a alta densidade e a distribuição espacial de *C. brasiliense* junto ao florescimento em sincronia pode causar um alto tempo de permanência dos polinizadores dentro de uma árvore individual ou dentro de um agregado de plantas com flores (COLLEVATTI et al., 2010).

A estrutura genética espacial da *C. brasiliense* foi estudada em 2011 por Collevatti et al., com a demarcação de duas parcelas de 2500 m². A cada 3-4 anos eram realizados o inventário do local para analisar a dinâmica da espécie. Foi feita a genotipagem com dez marcadores microssatélites em todas os indivíduos presentes nas parcelas, em diferentes estágios de vida. Observou-se que a diversidade genética não mudou nos diferentes estágios de desenvolvimento da espécie. A estrutura genética espacial se mostrou significativa em até 13 m. Esse parâmetro não se diferiu entre os estágios de desenvolvimento, provavelmente por causa do ciclo de vida longo de 200 anos do pequizeiro. Porém, o parentesco para a primeira classe de distância foi maior em adultos do que para as outras fases. Foi constatado que a sobrevivência e a mortalidade são altamente afetadas pelo genótipo de cada indivíduo, sendo a probabilidade de morte menor em indivíduos com alta heterozigosidade. Indivíduos que sobreviveram a mais de 23 anos são significativamente mais heterozigotos e tal resultado pode ser influenciado pela estrutura espacial de parentesco dessa população. A presença de parentes leva ao aumento da competição, diminuindo assim a estruturação genética espacial ao longo do tempo (COLLEVATTI; HAY, 2011). Esse resultado complementa os encontrados nos estudos anteriores (COLLEVATTI et al., 2009a, 2010), em que é visto que a dispersão de sementes e pólen é restrita, o que pode aumentar a estrutura genética espacial, e que a seleção natural tende a eliminar sementes de autopolinização. Indivíduos resultantes de autopolinização e homozigotos que prevalecem provavelmente serão eliminados nos estágios mais avançados de desenvolvimento pela seleção natural (COLLEVATTI; HAY, 2011).

2. CONCLUSÕES

- Nos piquiazeiros da Flona do Tapajós presentes em estado silvestre (na mata) foi observado maior riqueza alélica, número de alelos, número de alelos efetivos, alelos privados e heterozigosidade observada, determinando sua maior diversidade em relação aos cultivados em quintais.
- A estrutura genética especial foi significativa apenas entre indivíduos cultivados em quintais, com parentesco entre os piquiazeiros em até 4 metros, provavelmente resultado da escolha de frutos adocicados pela ação humana, barreiras para polinização e dispersão. Essas ações recentes podem resultar em indivíduos juvenis estruturados, pois indivíduos adultos já passaram pelo processo de competição.
- Observou-se baixa estruturação genética entre os grupos mata/quintal nos métodos aplicados. Apesar da série de práticas de manejo aplicadas para promover o piquiá, os resultados mostram que a população ainda não passou por um processo de domesticação acentuado. A seleção tanto por frutos doces quanto para extração de óleo, assim como o grande fluxo gênico entre piquiazeiros, pode estar contribuindo para não diferenciar profundamente os grupos.
- Comparando piquiazeiros encontrados na FLONA do Tapajós, no Pará, com piquiazeiros encontrados em Rondônia, a região do Pará mostrou valores superiores de diversidade e pode estar indicando um centro de origem da espécie.
- Ambas as localidades apresentaram estrutura genética espacial entre os indivíduos, com distâncias máximas de 10 m no Pará e 3 m em Rondônia, sendo os valores de coancestria encontrados nas duas localidades inferiores ao esperado para meios-irmãos, indicando a predominância de polinização cruzada. A estruturação espacial pode estar refletindo o comportamento forrageiro dos principais dispersores e polinizadores da espécie.
- A estrutura genética deixa clara a separação entre as duas localidades (Pará e Rondônia), apesar do grande fluxo gênico encontrado entre as populações.
- Conforme a modelagem de nicho ecológico, a distribuição da espécie está ligada à precipitação anual e à temperatura sazonal. Comparando o modelo com dados do IBGE, a região em que o piquiá melhor se adequa apresenta climas quentes, com médias superiores a 18°C todos os meses, e úmido, apresentando de 1 a 3 meses de seca.

REFERÊNCIAS

- ALMEIDA, LARISSA SANTOS; GAMA, JOÃO RICARDO VASCONCELLOS; OLIVEIRA, FRANCISCO DE ASSIS; FERREIRA, MARIA DO SOCORRO GONÇALVES; MENEZES, ANTÔNIO JOSÉ ELIAS AMORIN; GONÇALVES, D. C. M. Uso de Espécies da Flora na Comunidade Rural Santo Antônio. **Floresta e Ambiente**, v. 20, n. 4, p. 435–446, 2013.
- ALVES, R. P.; LEVIS, C.; CLEMENT, C. R. Use and Management of Piquiá Suggest in situ Domestication along the Lower Tapajós River, Brazilian Amazonia1. **Economic Botany**, v. 70, n. 2, p. 198–202, 2016.
- BITOCCHI, E.; BELLUCCI, E.; GIARDINI, A.; RAU, D.; RODRIGUEZ, M.; BIAGETTI, E.; SANTILOCCHI, R.; SPAGNOLETTI ZEULI, P.; GIOIA, T.; LOGOZZO, G.; ATTENE, G.; NANNI, L.; PAPA, R. Molecular analysis of the parallel domestication of the common bean (*Phaseolus vulgaris*) in Mesoamerica and the Andes. **New Phytologist**, v. 197, n. 1, p. 300–313, 2013.
- CAO, K.; ZHENG, Z.; WANG, L.; LIU, X.; ZHU, G.; FANG, W.; CHENG, S.; ZENG, P.; CHEN, C.; WANG, X.; XIE, M.; ZHONG, X.; WANG, X.; ZHAO, P.; BIAN, C.; ZHU, Y.; ZHANG, J.; MA, G.; CHEN, C.; LI, Y.; HAO, F.; LI, Y.; HUANG, G.; LI, Y.; LI, H.; GUO, J.; XU, X.; WANG, J. Comparative population genomics reveals the domestication history of the peach, *Prunus persica*, and human influences on perennial fruit crops. **Genome Biology**, v. 15, n. 7, p. 1–15, 2014.
- CLAY, J. W.; SAMPAIO, P. de T. B.; CLEMENT, C. R. **Biodiversidade Amazonica - exemplos e estratégias de utilização**. 1. ed. Manaus- AM: Manaus: Programa de Desenvolvimento Empresarial e Tecnológico 2000, 2000.
- CLEMENT, C. R. 1492 and the loss of amazonian crop genetic resources. I. The relation between domestication and human population decline. **Economic Botany**, v. 53, n. 2, p. 188–202, 1999a.
- CLEMENT, C. R. 1492 and the loss of amazonian crop genetic resources. II. Crop biogeography at contact. **Economic Botany**, v. 53, n. 2, p. 203–216, 1999b.
- CLEMENT, C. R.; DE CRISTO-ARAÚJO, M.; D’ECKENBRUGGE, G. C.; PEREIRA, A. A.; PICANÇO-RODRIGUES, D. **Origin and domestication of native Amazonian crops**. [s.l: s.n.]v. 2

- COLLEVATTI, R. G.; GRATTAPAGLIA, D.; HAY, J. D. Population genetic structure of the endangered tropical tree species *Caryocar brasiliense*, based on variability at microsatellite loci. **Molecular Ecology**, v. 10, p. 349–356, 2001a.
- 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**, v. 86, n. 1, p. 60–67, 2001b.
- COLLEVATTI, R. G.; GRATTAPAGLIA, D.; HAY, J. D. Evidences for multiple maternal lineages of *Caryocar brasiliense* populations in the Brazilian Cerrado based on the analysis of chloroplast DNA sequences and microsatellite haplotype variation. **Molecular Ecology**, v. 12, n. 1, p. 105–115, 2003.
- COLLEVATTI, R. G.; LEOI, L. C. T.; LEITE, S. A.; GRIBEL, R. Contrasting patterns of genetic structure in *Caryocar* (Caryocaraceae) congeners from flooded and upland Amazonian forests. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 98, n. 2, p. 278–290, 2009a.
- COLLEVATTI, R. G.; ESTOLANO, R.; GARCIA, S. F.; HAY, J. D. Seed abortion in the bat pollinated Neotropical tree species, *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae). **Botany**, v. 87, n. 11, p. 1110–1115, 2009b.
- COLLEVATTI, R. G.; ESTOLANO, R.; GARCIA, S. F.; HAY, J. D. Short-distance pollen dispersal and high self-pollination in a bat-pollinated neotropical tree. **Tree Genetics and Genomes**, v. 6, n. 4, p. 555–564, 2010.
- COLLEVATTI, R. G.; HAY, J. D. Kin structure and genotype-dependent mortality: A study using the neotropical tree *Caryocar brasiliense*. **Journal of Ecology**, v. 99, n. 3, p. 757–763, 2011.
- COSTA, J. R.; MITJA, D. Uso dos recursos vegetais por agricultores familiares de Manacapuru (AM). **Acta Amazonica**, v. 40, n. 1, p. 49–58, 2010.
- DE ARAUJO, F. D. A review of *Caryocar brasiliense* (caryocaraceae)-an economically valuable species of the central brazilian cerrados. **Economic Botany**, v. 49, n. 1, p. 40–48, 1995.
- DIAMOND, J. Evolution, consequences, and future of plant and animal domestication. **Nature**, v. 418, n. August, p. 700–707, 2002.
- EHRENDORFER, F.; MORAWETZ, W.; DAWE, J. The neotropical angiosperm families Brunelliaceae and Caryocaraceae: First karyosystematical data and affinities. **Plant Systematics and Evolution**, v. 145, n. 3–4, p. 183–191, 1984.

- ELLEGREN, H. Microsatellites: Simple sequences with complex evolution. **Nature Reviews Genetics**, v. 5, n. 6, p. 435–445, 2004.
- FAO. **Food and fruit-bearing forest species. 3: Examples from Latin America.** FAO Forestry Paper 44/3, Department of Forestry. Rome, Italy, 1986
- FERREIRA, M. E.; GRATTAPAGLIA, D. Introducción al uso de marcadores moleculares en el análisis genético. 3rd ed., EMBRAPA-CENARGEN, Brasília, p. 220, 1998.
- GALUPPO, S. C. Documentação do uso e valorização do óleo de piquiá (*Caryocar villosum* (Aubl) Pers.) e do leite do amapá-doce (*Brosimum parinarioides* Ducke) para a comunidade de Piquiatuba, Floresta Nacional do Tapajós. Estudos físicos, químicos, fitoquímicos e farmacológicos. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal Rural da Amazônia – UFRA, 2004, p. 92.
- GEPTS, P. Selection experiment. **Plant Breeding**, v. 24, n. 2, p. 1–44, 2004.
- GEPTS, P.; PAPA, R. Evolution during domestication. **Encyclopedia of Life Sciences**, p. 1–7, 2003.
- GRIBEL, R.; HAY, J. D. of Tropical Ecology : Pollination ecology of *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae) in Central Brazil cerrado vegetation. **Journal of Tropical Ecology**, v. 9, n. 2, p. 199–211, 1993.
- GUISAN, A.; THUILLER, W. Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models. **Ecology Letters**, v. 8, n. 9, p. 993–1009, 2005.
- HANCOCK JF. **Plant evolution and the origin of crop species.** CABI, Cambridge, MA, ed. 2, 2004).
- HARLAN, J. R. **Crops and man.** Madison, Wisconsin: American Society of Agronomy, 1992.
- HOLLINGSWORTH, P. M.; DAWSON, I. K.; GOODALL-COPESTAKE, W. P.; RICHARDSON, J. E.; WEBER, J. C.; MONTES, C. S.; PENNINGTON, R. T. Do farmers reduce genetic diversity when they domesticate tropical trees? A case study from Amazonia. **Molecular Ecology**, v. 14, n. 2, p. 497–501, 2005.
- LENGKEEK, A. G.; JAENICKE, H.; DAWSON, I. K. Genetic bottlenecks in agroforestry systems: Results of tree nursery surveys in East Africa. **Agroforestry Systems**, v. 63, n. 2, p. 149–155, 2005.

- 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.; CASTILHO, C. V.; MAGNUSSON, W. E.; PHILLIPS, O. L.; GUEVARA, J. E.; SABATIER, D.; MOLINO, J.-F.; CARDENAS LOPEZ, D.; TER STEEGE, H. Persistent effects of pre-Columbian plant domestication on Amazonian forest composition. **Science**, v. 931, n. March, p. 925–931, 2017.
- LINS, J.; LIMA, H. P.; BACCARO, F. B.; KINUPP, V. F. Pre-Columbian Floristic Legacies in Modern Homegardens of Central Amazonia. **PloS one**, v. 10, n. 6, p. 1–10, 2015.
- LINS NETO, E. M. D. F.; PERONI, N.; CASAS, A.; PARRA, F.; AGUIRRE, X.; GUILLÉN, S.; ALBUQUERQUE, U. P. Brazilian and Mexican experiences in the study of incipient domestication. **Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine**, v. 10, n. 1, p. 1–12, 2014.
- LÓPEZ-GARTNER, G.; CORTINA, H.; MCCOUCH, S. R.; MONCADA, M. D. P. Analysis of genetic structure in a sample of coffee (*Coffea arabica* L.) using fluorescent SSR markers. **Tree Genetics & Genomes**, v. 5, n. 3, p. 435–446, 2009.
- LOUGHLIN, N. J. D.; GOSLING, W. D.; MOTHESE, P.; MONTOYA, E. Ecological consequences of post-Columbian indigenous depopulation in the Andean–Amazonian corridor. **Nature Ecology and Evolution**, v. 2, n. 8, p. 1233–1236, 2018.
- LOVELESS, M. D.; HAMRICK, J. L. Ecological determinants of genetic structure in plant populations. **Ecology & Genetic Structure**, p. 65–95, 1984.
- MARTINS, P. S. Biodiversity and agriculture: patterns of domestication of Brazilian native plant species. **Anais da Academia Brasileira de Ciências (Brazil)**, v. 66, p. 219–224, 1994.
- MARTINS, R. L.; GRIBEL, R. Polinização de *Caryocar villosum* (Aubl.) Pers. (Caryocaraceae) uma árvore emergente da Amazônia Central. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 30, n. 1, p. 37–45, 2007.
- MEYER, R. S.; DUVAL, A. E.; JENSEN, H. R. Patterns and processes in crop domestication: an historical review and quantitative analysis of 203 global food crops. **New Phytologist**, v. 196, n. 1, p. 29–48, 2012.
- MONDINI, L.; NOORANI, A.; PAGNOTTA, M. A. Assessing plant genetic diversity by molecular tools. **Diversity**, v. 1, n. 1, p. 19–35, 2009.
- MORAES, R. P. **Conservação socio-ambiental do piquiá na região dos lagos Parú e Calado, no município de Manacapuru, AM**. Dissertação (Mestrado em Ciências do Ambiente) - Universidade Federal do Amazonas, p. 97, Manaus, 2011

- PARIDA, S. K.; KALIA, S. K.; KAUL, S.; DALAL, V.; HEMAPRABHA, G.; SELVI, A.; PANDIT, A.; SINGH, A.; GAIKWAD, K.; SHARMA, T. R.; SRIVASTAVA, P. S.; SINGH, N. K.; MOHAPATRA, T. Informative genomic microsatellite markers for efficient genotyping applications in sugarcane. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 118, n. 2, p. 327–338, 2009.
- PICKERSGILL, B. Domestication of plants in the Americas: Insights from Mendelian and molecular genetics. **Annals of Botany**, v. 100, n. 5, p. 925–940, 2007.
- PINTO, A.; SAMPAIO, L.; AMARAL, P.; GUIMARÃES, J.; PAIXÃO, I. Índice de Preço de Produtos da Floresta. **Imazon**, v. 1, p. 12, 2011. Disponível em: <<http://imazon.org.br/PDFimazon/Portugues/preco%20de%20produtos%20da%20floresta/Indice%20PFNM%2001.pdf>>
- PINTO, A.; AMARAL, P.; GUIMARÃES, J.; SOUSA, S.; SAMPAIO, L. Índice de Preço de Produtos da Floresta. **Imazon**, v. 2, p. 12, 2011. Disponível em: <[http://imazon.org.br/PDFimazon/Portugues/preco de produtos da floresta/Boletim_IndicePreco_18ago2012.pdf](http://imazon.org.br/PDFimazon/Portugues/preco%20de%20produtos%20da%20floresta/Boletim_IndicePreco_18ago2012.pdf)>.
- PIPERNO, D. R. The origins of plant cultivation and domestication in the New World tropics. **Current Anthropology**, v. 52, n. S4, p. S453–S470, 2011.
- PRANCE, G. T.; DA SILVA, M. F. A Monograph of Caryocaraceae. **Flora Neotropica**, v. 12, p. 1–75, 1973.
- SCHLÖTTERER, C. The evolution of molecular markers--just a matter of fashion? **Nature reviews. Genetics**, v. 5, n. 1, p. 63–69, 2004.
- SHANLEY, P.; MEDINA, G. **Frutíferas e Plantas Úteis na Vida Amazônica**. 1. ed. Belém-PA: Cifor, Imazon, 2005.
- SILVA-JÚNIOR, A. L. da. Quando os paus de fruta da mata viram plantas: O amálgama entre agricultura e floresta na Resex Arióca Pruanã, Oeiras do Pará. **Novos Cadernos NAEA**, v. 16, n. 1, p. 153, 2012.
- SORK, V. L. Gene flow and natural selection shape spatial patterns of genes in tree populations: Implications for evolutionary processes and applications. **Evolutionary Applications**, v. 9, n. 1, p. 291–310, 2016.
- TANKSLEY, S. D.; MCCOUCH, S. R. Seed banks and molecular maps: Unlocking genetic potential from the wild. **Science**, v. 277, n. 5329, p. 1063–1066, 1997.
- TÓTH, G.; GÁSPÁRI, Z.; JURKA, J.; TOTH, G.; TÓTH, G.; GÁSPÁRI, Z.; JURKA, J. Microsatellites in different eukaryotic genomes: survey and analysis. **Genome research**, v. 10, n. 7, p. 967–981, 2000.

- TUXILL, J. Nature's Cornucopia: Our stake in plant diversity. **Worldwatch Paper**, p.148, Washington DC: Worldwatch Institute, 1999.
- VIEIRA, M. L. C.; SANTINI, L.; DINIZ, A. L.; MUNHOZ, C. de F. Microsatellite markers: What they mean and why they are so useful. **Genetics and Molecular Biology**, v. 39, n. 3, p. 312–328, 2016.
- WEBER, J. C.; MONTES, C. S.; VIDAURRE, H.; DAWSON, I. K.; SIMONS, A. J. Participatory domestication of agroforestry trees: An example from the Peruvian Amazon. **Development in Practice**, v. 11, n. 4, p. 425–433, 2001.