

IPEF, n.35, p.71-78, abr.1987

ESTRUTURA POPULACIONAL, FLUXO GÊNICO E CONSERVAÇÃO " in situ"

PAULO SODERO MARTINS

ESALQ-USP, Departamento de Genética
13400- Piracicaba -SP

ABSTRACT - The programs of conservation in situ of genetic resources must take into account the genetic and demographic characteristics of species, considering that this kind of conservation implies in the possibility of continuous evolution and the development of new adaptive strategies. Among several micro-evolutionary mechanisms, gene flow is important because its implication on the genetic structure of populations. In plants the gene flow occurs through pollen and seed dispersal. Besides this, the soil seed bank, can promote gene flow through time. To estimate effective gene flow, we must use gene markers. The occurrence of gene flow within and among populations affects the nature and level of variation of these populations, and must be considered in the establishment and management of genetic reserves.

RESUMO - Os programas de conservação de recursos genéticos in situ , devem levar em consideração as características genéticas e demográficas das espécies, tendo em vista que este tipo de conservação implica na possibilidade de evolução contínua, e desenvolvimento de novas estratégias adaptativas. Dentre os diversos mecanismos microevolutivos, fluxo gênico é importante por suas implicações sobre a estrutura genética das populações. No caso de plantas, este fluxo pode ocorrer através da dispersão do pólen e da semente. Além disso, o banco de sementes do solo, pode possibilitar fluxo gênico no tempo. Para se estimar fluxo gênico efetivo, devem-se usar marcadores genéticos. A ocorrência de fluxo gênico dentro e entre populações, condiciona a natureza e o nível de variabilidade dessas populações, e precisa ser considerado no estabelecimento e manejo de reservas genéticas.

INTRODUÇÃO

A estrutura populacional de uma espécie, isto é, o conjunto de suas características genéticas e demográficas, é resultado da ação e das interações de uma série de mecanismos evolutivos e ecológicos.

Até há pouco tempo, o estudo desses mecanismos desenvolveu-se isoladamente. Porém, nestes últimos anos, as tentativas de unir os princípios teóricos da Genética de Populações, interessada nas alterações de frequências alélicas e genotípicas, com os princípios teóricos da Ecologia de Populações, preocupada em entender as relações de causa e efeito na regulação do número de indivíduos, resultou no aparecimento da Biologia de Populações, que vem oferecendo embasamento teórico consistente para analisar e interpretar, sob o enfoque evolutivo, a dinâmica populacional (ROUGHGARDEN, 1979; SOLBRIG, 1980; JAIN, 1982a; DIRZO & SARUKHÂN, 1984).

Um dos objetivos desta área é tentar explicar, de maneira integrada, os papéis relativos dos mecanismos microevolutivos como seleção, fluxo gênico, deriva genética, na

diferenciação de populações em ambientes heterogêneos, relacionando-os à distribuição dos indivíduos tanto no tempo como no espaço. Esta abordagem é de particular interesse para a análise e interpretação de aspectos biológicos fundamentais relacionados à conservação in situ de recursos genéticos.

Normalmente os programas de conservação desses recursos na natureza, são delineados ao nível de ecossistemas ou comunidades de multiespécies. Entretanto, reconhece-se hoje a necessidade de, no manejo de reservas naturais, identificarem-se as estratégias adaptativas dos vários membros desses sistemas e as forças seletivas que são responsáveis por estas estratégias (MOONEY et alii, 1977).

Em contraste com os chamados bancos de germoplasma, constituídos por coleções de sementes ou cultura de tecidos, a conservação in situ, envolve a possibilidade de evolução contínua dentro de ambientes naturais (JAIN, 1975).

Portanto, para o estabelecimento e manejo de reservas genéticas, devem ser levadas em consideração tanto a necessidade da existência de variabilidade genética para assegurar evolução contínua, como a ocorrência de certos processos ecológicos básicos que permitam reprodução contínua e sobrevivência. Além disso, há necessidade de se identificarem e serem compreendidas as restrições de natureza genética e ecológica à evolução de estratégias adaptativas e novas adaptações em ambientes que vêm mudando acelerada e drasticamente sob os impactos causados pelo homem (JAIN, 1982b). Muitos desses aspectos foram revistos por WILCOX (1980), FRANKEL & SOULÉ (1981) e SCHONEWALD-COX et alii (1983).

Nesta breve revisão, discutiremos apenas alguns fatores que condicionam a estrutura populacional de plantas, com ênfase em fluxo gênico, tentando enfatizar sua importância para a conservação genética in situ de populações que, em processo de evolução contínua, estão se modificando no espaço e no tempo.

ESTRUTURA DE POPULAÇÃO DE PLANTAS

A espécie é normalmente constituída por um conjunto de populações locais, que varia em número e no padrão de distribuição espacial.

Na caracterização da estrutura populacional do ponto de vista ecológico, procura-se determinar a densidade populacional, a natureza das relações entre os indivíduos e os diversos fatores ambientais, e as interações existentes entre os indivíduos e as populações locais. A abordagem genética e evolutiva, por outro lado, procuram quantificar a variabilidade morfológica e quantitativa existente entre os indivíduos, seu comportamento reprodutivo, os padrões de fluxo gênico, e as estratégias adaptativas aos ambientes locais. São estas, em conjunto, as principais características da estrutura de uma população local.

Além disto, sendo a estrutura populacional de uma espécie composta por número variado de populações locais, precisa ser caracterizada não somente em termos da estrutura de cada população, mas também em relação às diferenças existentes entre essas populações, aos padrões de distribuição espacial, à dinâmica populacional (colonização/extinção), e às relações mútuas de natureza genética e ecológica existentes entre elas.

O conjunto dos componentes estruturais da população e os principais parâmetros que são utilizados para expressá-los são os seguintes:

1. Sistema de reprodução: grau de sexualidade; proporção de sexos; taxa de cruzamento;

2. Fluxo gênico intra e interespecífico: taxa de fluxo gênico intra e interdeme; taxas de hibridação natural; grau de introgressão;
3. Variação cariotípica: número de cromossomos; homologia; variações numéricas e estruturais;
4. Variabilidade genética: número de alelos/locus; porcentagem de heterozigose; frequências genotípicas;
5. Padrão de distribuição geográfica: tipos e variedades de habitats e comunidades;
6. Dispersão local: padrões de distribuição espacial, densidade, frequência; tamanho e persistência de deme;
7. Componentes da história vital: taxas reprodutivas; mortalidade; duração de ciclo vital; esforço reprodutivo;
8. Heterogeneidade ambiental: variação no tempo e no espaço; mosaicismos do habitat;
9. Plasticidade fenotípica: variâncias genéticas vs. não genéticas.

Estas variáveis se inter-relacionam em diferentes graus, levando à grande diversidade de estruturas populacionais, e conseqüentemente às diferentes estratégias de adaptação que podem ser observadas em populações que vivem em ambientes heterogêneos.

Provavelmente nenhuma população de plantas tenha sido analisada em relação a todas essas variáveis, simultaneamente. Entretanto, abordagem múltipla, procurando integrar tanto a análise genética como ecológica, vem sendo utilizada no estudo de populações de plantas, como no caso de espécies colonizadoras (BAKER & STEBBINS, 1965; JAIN & MARTINS, 1979; BROWN & MARSHALL, 1981; OKA & MORISHIMA, 1982, e inclusive para estabelecer parâmetros de conservação na natureza, como no caso do gênero de gramínea **Orcuttia** na Califórnia (JAIN, 1982b).

NATUREZA E DETERMINAÇÃO DO FLUXO GÊNICO

O fluxo gênico em populações de plantas ocorre durante as gerações gametofítica e esporofítica, portanto através da dispersão do pólen e de semente. Ampla revisão sobre os fatores que afetam esse fluxo foi feita por LEVIN & KERSTER (1974).

As conseqüências da colonização de habitats vazios pela dispersão de sementes e da imigração de pólen e, ou sementes para populações já estabelecidas são diferentes (LEVIN, 1984). No primeiro caso pode ocorrer uma alteração da estrutura espacial da espécie, com a formação de colônias, conduzindo, muitas vezes, a um aumento da heterogeneidade da frequência gênica entre populações. No segundo caso, é o nível de variação dentro da população que tende a aumentar e a diferença entre a estrutura genética das diferentes populações tendem a diminuir.

Como as plantas apresentam grande diversidade de sistemas reprodutivos, desde aqueles envolvendo reprodução assexuada até os. Sistemas com endogamia completa e alogamia (SOLBRIG, 1979), o fluxo de genes tanto dentro como entre populações dependerá, obviamente, da estrutura reprodutiva, estando praticamente impedida no caso de populações que se reproduzem assexuadamente e ocorrendo em diferentes modos e graus no caso de populações com reprodução sexuada. Em espécies autógamas, por exemplo, o fluxo gênico, através de sementes é mais importante do que através do pólen, embora ocasionais cruzamentos à longa distância possam ter grande influência na diferenciação de populações (JAIN & BRADSHAW, 1966). Portanto, na conservação de recursos genéticos

in situ, é essencial obterem-se dados sobre a estrutura e comportamento reprodutivo das populações, pois os padrões de distribuição da variabilidade genética estão correlacionados com os sistemas reprodutivos. A análise de dados, principalmente de isoenzimas, que vêm sendo obtidos nestes últimos anos, tem mostrado que em espécies predominantemente autógamas e de ciclo curto, há menos variação dentro de populações e mais variação entre populações do que em espécies alógamas e de ciclo longo (GOTTLIEB, 1981; HAMRICK, 1983; LOVELESS & HAMRICK, 1984). Estas informações fornecem evidências para se entender adaptabilidade e persistência de populações.

Como as taxas de imigração, mesmo quando muito reduzidas podem ter grande impacto tanto sobre a estrutura como a diferenciação de populações, procura-se estimá-las em relação à produção de pólen e semente da população que está recebendo esses disseminadores. LEVIN (1984) considera a taxa de imigração como a relação entre o número de pólen e sementes migrantes e o número total de pólen e sementes produzidos pela população receptora. Desta maneira, quanto maior for a produção local de pólen e de semente, menor será a taxa.

Além da determinação de taxas de imigração, é importante estimarem-se distâncias de dispersão tanto de pólen como de sementes. Muitas medidas de distância de dispersão em populações de plantas são obtidas diretamente, como por exemplo, movimento de pólen pelo vento, estimado a partir do número de grãos de pólen captados por lâminas com substância aderente, colocadas a distâncias regulares a partir de uma dada planta ou colônia. Movimentos e amplitudes de vôos de agentes polinizadores também são utilizados para estimar graus relativos de dispersão. Da mesma maneira a estimativa da dispersão de sementes pode ser feita diretamente pela contagem do número de sementes captadas por coletores colocados a distâncias regulares da planta dispersora ou por quadrados marcados no solo. Por exemplo, VIANA et alii (1984), usando metodologia deste tipo, mostraram que no ipê felpudo (**Zeyhera tuberculosa** (Vell.) Bur. , uma espécie de árvore colonizadora de habitats abertos e alterados, a dispersão de sementes em plantas isoladas atinge grandes distâncias, com 90% das sementes dispersas além de 30 m, e com uma nítida predominância de orientação, devido à direção do vento na área de estudo.

É evidente que os diferentes mecanismos e taxas de dispersão, tanto de pólen como de sementes têm implicações diretas sobre a estrutura genética das populações e com os possíveis problemas que possam surgir com isolamento ou endogamia, no manejo das reservas genéticas. Populações que acabam sendo separadas por diversos tipos de barreiras podem se tornar total ou parcialmente isoladas geneticamente, promovendo endogamia. "

A obtenção de taxas de dispersão de sementes de plantas isoladas, ou que ocorrem em habitats abertos, como no caso do ipê felpudo, é relativamente fácil. Porém, taxas de imigração em populações já existentes são bastante difíceis, por causa da superposição da produção local com a população migrante.

Diversos autores assinalam o fato de que nem sempre as distâncias de dispersão de pólen e de sementes refletem diretamente o fluxo gênico efetivo. Daí a necessidade da utilização de marcadores genéticos para efetivamente estimarem-se intercruzamentos e movimento de genótipos através de sementes, pelo levantamento das plântulas estabelecidas após dispersão. JAIN (1982b) chama a atenção para o fato de que no manejo de reservas naturais há necessidade de se utilizarem polimorfismos genéticos em estudos experimentais, como no caso das taxas de dispersão. Em trevo rosa (**Trifolium hirtum** Al.), MARTINS (1982) estimou diretamente a taxa de fluxo gênico, através do pólen como

uma função da distância de uma colônia que apresentava o caráter coloração da venação das brácteas da inflorescência dominante. Coletando indivíduos recessivos ao longo de translações lineares, pode-se estimar, através de testes de progênies, a frequência de heterozigotos e conseqüentemente o fluxo gênico efetivo. Porém, essa abordagem experimental torna-se muitas vezes difícil de ser utilizada em comunidades naturais.

FLUXO GÊNICO ENTRE E DENTRO DE POPULAÇÕES DE PLANTAS

Há diversos fatores que influenciam e condicionam o fluxo de genes dentro de populações de plantas. O reconhecimento desses fatores e o entendimento de seu papel, são essenciais para se poder compreender como o fluxo gênico afeta a estrutura da população e sua adaptação a condições específicas de habitat.

Muitos autores como ERLICH & RAVEN (1969), LEVIN & KERSTER (1974), LEVIN (1981, 1984), consideram que o fluxo gênico dentro de populações de plantas é restrito, contrastando com a proposição de que espécies vegetais seriam populações mendelianas integradas pelo fluxo gênico. Desta maneira, poder-se-ia explicar divergência local de populações de plantas em função do fluxo gênico altamente limitado. JAIN (1984) porém, chama a atenção para o fato de que a interpretação do papel do fluxo gênico, bem como de outros parâmetros microevolutivos, deve ser feita considerando-se tanto a dinâmica dos indivíduos como a dinâmica dos genes na população. Observações de frequências gênicas e estudos demográficos são necessários no manejo de reservas genéticas, para se analisar a ação dos mecanismos microevolutivos na determinação da estrutura das diferentes populações. Como observa JAIN (1982b) há necessidade de se monitorar a efetividade do tipo de manejo que se está utilizando para proteger espécies em reservas naturais.

A circulação de genes dentro de populações de plantas está condicionada tanto pela densidade e arranjo espacial dos indivíduos, como pelas relações de natureza genética existentes entre eles. Padrões de dispersão de genes podem ser sensivelmente diferentes em populações que apresentam distribuição contínua e alta densidade em relação aquelas que formam colônias com maior ou menor grau de isolamento. Porém, como já observado, podemos incorrer em erros de interpretação quando inferimos fluxo gênico a partir das distâncias de dispersão de pólen, baseando-se apenas na distribuição espacial dos indivíduos. LEVIN (1981), mostra que a circulação de genes dentro de populações de plantas está condicionada pelo grau de compatibilidade genética entre os indivíduos da população. Por exemplo, a presença de auto-incompatibilidade gametofítica pode impedir certos tipos de cruzamento. Se a dispersão de sementes de uma população é restrita, pode-se imaginar que as plantas de uma vizinhança tenham alelos de auto-incompatibilidade comuns, o que pode impedir ou dificultar o cruzamento. Portanto, neste caso, a probabilidade de plantas de uma mesma vizinhança serem fertilizadas por plantas mais distantes é maior.

Semelhantemente o mesmo deve ocorrer em espécies vegetais que apresentam heterostilia, como no caso de **Cordia goeldiana** Huber, uma espécie de árvore, onde a heterostilia está associada à um forte sistema de incompatibilidade (KANASHIRO & MARTINS, dados não publicados). Embora ainda não haja dados sobre a distribuição espacial das diferentes formas de estrutura floral dentro das populações, a heterostilia associada à baixa densidade populacional e ao florescimento tem óbvias implicações nos padrões de fluxo gênico intra e interpopulacional e, conseqüentemente, no manejo dessas

populações para a conservação *in situ* desta espécie.

Além disso, a possibilidade de cruzamento está condicionada pela compatibilidade genotípica do pólen e estigma (LEVIN, 1977), do vigor e viabilidade da semente híbrida (CRUMPACKER, 1967) e diferenças na qualidade da plântula e consequentemente sobrevivência, resultantes de cruzamentos mais próximos ou mais distantes (COLES & FOWLER, 1976).

Em consequência destes fatores todos, em populações de plantas alógamas, os indivíduos que estão próximos parecem ter menor capacidade de se cruzarem do que plantas que estão distantes, o que faz com que o fluxo gênico dentro da população possa ser amplificado.

Fatores ecológicos tanto bióticos como abióticos também influenciam o fluxo de genes. Em *Avena barbata*, RAI & JAIN (1982) mostraram que as taxas médias e distâncias de fluxo de pólen e de sementes, variaram muito devido à direção do vento, ataque de predadores, heterogeneidade ambiental etc., condicionando padrões de variação nesta espécie que vão desde altamente descontínuos formando mosaicos, até a ocorrência de clines.

Tabela 1 - Sucesso relativo de estabelecimento de colônias de *Trifolium hirtum*, em função do polimorfismo das sementes (MARTINS & JAIN, 1979).

Índice de polimorfismo IP*	Nº de colônias plantadas	1º Ano		2º Ano	
		Nº de colônias estabelecidas	Sucesso (%)	Nº adicional de colônias estabelecidas	Sucesso (%)
baixo (.9-1.0)	21	3	14.2	0	0
médio (1.3-1.9)	89	8	8.9	3	3.7
alto (> 1.9)	25	3	12.0	4	18.1
Genótipo predominante		Uuspsp		UUSpSp	

*IP = $1/N \sum_{j=1}^N \sum_{i=1}^k p_{ij} \ln p_{ij}$, onde N = nº de loci, pi = frequência alélica do j-ésimo locus

Outro aspecto importante a ser considerado em populações de plantas é a possibilidade do fluxo gênico ocorrer no tempo, através da germinação diferencial de sementes que ficam armazenadas no solo, constituindo o chamado banco de sementes. Em ensaio realizado na Califórnia (Tabela 1), MARTINS & JAIN (1979), procuraram acompanhar o sucesso de estabelecimento de colônias de *Trifolium hirtum*, em função do nível de variabilidade genética das fontes de semente utilizadas, verificando que no primeiro ano, foi considerado normal em termos de temperatura e precipitação, não houve diferenças significativas entre as diferentes fontes de semente. Porém, no segundo ano, que foi excepcionalmente seco houve maior sucesso de estabelecimento de colônias cujo banco de sementes apresentava índice de polimorfismo alto. Além disso, observou-se germinação diferencial de genótipos nos dois diferentes anos. Isto chama a atenção para o fato de que no manejo de reservas genéticas, o banco de sementes seja levado em consideração, não

apenas em relação aos seus aspectos demográficos, mas também genéticos, tendo em vista seu significado como reserva potencial de genótipos em uma determinada área. A ocorrência de dormência de sementes que permite a formação do banco, leva à sobreposição entre gerações sucessivas, e pode funcionar como mecanismo efetivo de fluxo de genes no tempo.

O fluxo de genes entre populações de uma mesma espécie pode levar, também, à formação de variação clinal, como no caso de diferentes espécies do gênero **Miltonia** Ldl. (Orchidaceae) (MARTINS, 1970). Tanto em **Miltonia flavescens**, que possui ampla distribuição geográfica (Figura 1), como em **Miltonia regrellii**, que apresenta distribuição mais restrita (Figura 2), ocorre variação clinal em 12 caracteres morfológicos estudados, envolvendo as partes vegetativas e florais. A tendência da variação, que é a de aumento gradual de tamanho no sentido sul-norte da área de distribuição, está exemplificada para alguns caracteres nas Figuras 3, 4 e 5.

Com relação a **M. flavescens** porém, a variação clinal é interrompida no limite norte na distribuição. Na região 5 há evidente descontinuidade na variação, como pode ser observada nas Figuras 3 e 4. Observações de época de florescimento indicaram que as plantas dessa região florescem em época diferente do resto da população. Enquanto nas regiões de 1 a 4, o florescimento se dá nos meses de outubro e novembro, nesta região ocorre de junho a setembro. A descontinuidade evidente entre as dimensões dos caracteres nesta região em relação às demais, é indicação de restrições ao fluxo gênico, relacionada à diferença em época de florescimento. No caso de **Miltonia spectabilis** também estudada por MARTINS (1967), e que ocorre nesta área, além da época diferencial de florescimento ocorre descontinuidade geográfica em relação ao resto da população, o que impede totalmente o fluxo gênico.

Estes padrões de distribuição geográfica e de variabilidade, que refletem a dinâmica dos genes tanto dentro como entre populações, têm que ser considerados na definição e no manejo de áreas de conservação. A subdivisão em áreas menores, levando à interrupção do fluxo gênico pode alterar a estrutura dessas populações, com implicações nos processos evolutivos.

Outro aspecto que deve ser considerado é a possibilidade de fluxo gênico ocorrer entre espécies diferentes, levando ao fenômeno de introgressão (ANDERSON, 1949; GRANT, 1971). Em gêneros, como **Hevea**, onde ocorre sobreposição de distribuição geográfica de diferentes espécies, parece ser comum a hibridação interespecífica e consequentemente a introgressão (WYCHERLEY, 1976). No manejo de reservas genéticas, este fenômeno deve merecer atenção, devido ao fato da possibilidade de estabelecimento de populações híbridas e com diferentes graus de introgressão, estar associada a alterações dos habitats (HEISER, 1949; ANDERSON & GAGE, 1952); STEBBINS, 1959).

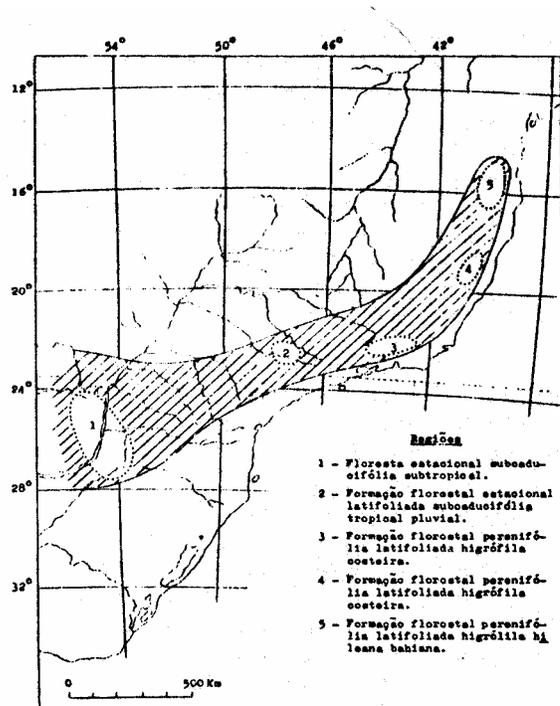


Figura 1 - Mapa mostrando a área de distribuição da *M. flavescens* com as cinco regiões onde foram feitas as amostragens

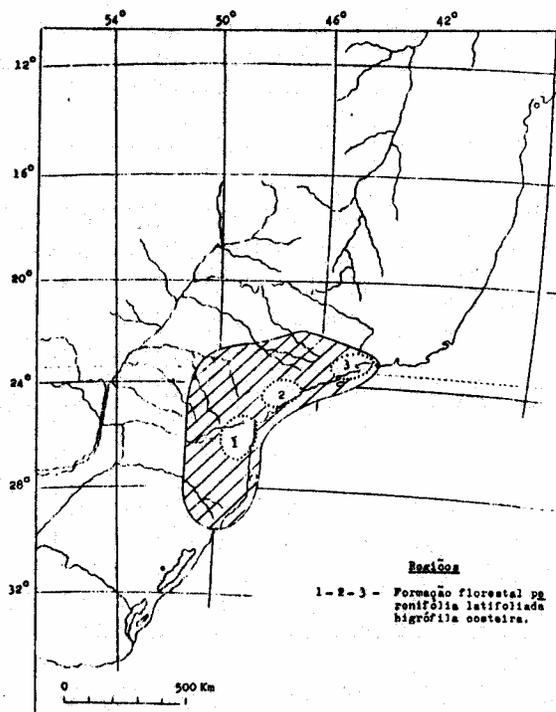


Figura 2 - Mapa amostrando a área da distribuição da *M. rognollii* Reichb. f. com as três regiões onde foram feitas as amostragens

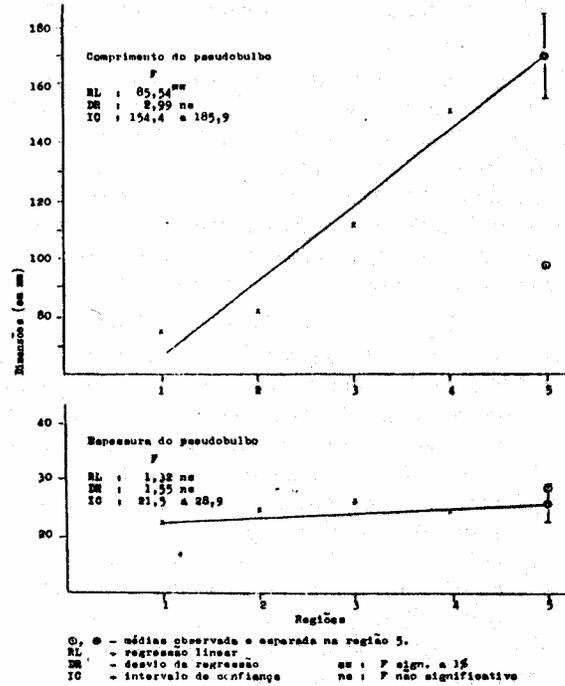


Figura 3 - Médias (em mm) do comprimento e espessura do pseudobulbo da *M. flavescens* nas regiões 1, 2, 3, 4 e 5 e respectivas linhas de regressão.

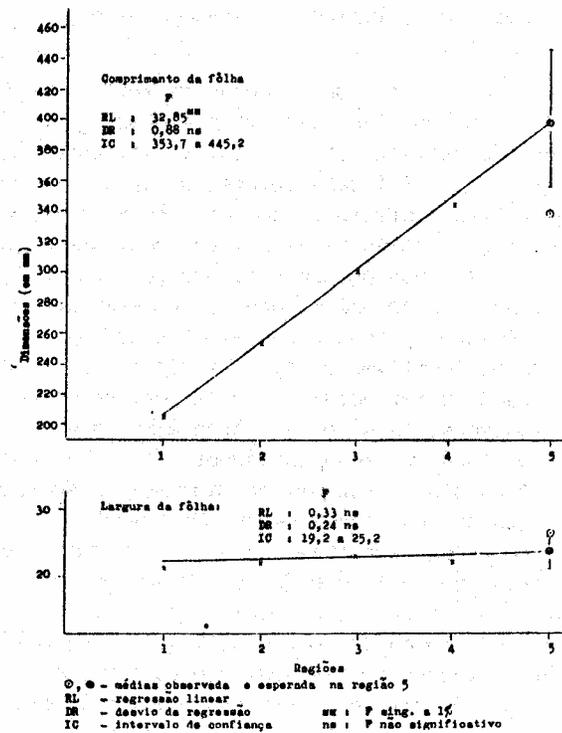


Figura 4 - Médias (em mm) do comprimento e largura da folha da *M. flavescens* nas regiões 1, 2, 3, 4 e 5 e respectivas linhas de regressão

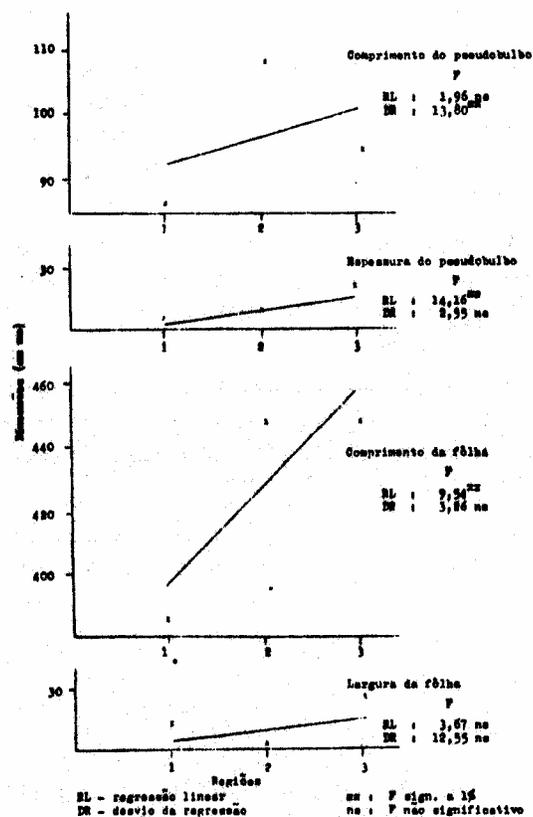


Figura 5 - Médias (em mm) do comprimento e espessura do pseudobulbo e do comprimento e largura da folha da *M. regnellii* nas regiões 1, 2 e 3 e respectivas linhas de regressão.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Com relação às estratégias de conservação de recursos genéticos *in situ*, a preocupação da Biologia de Populações, não é só entender a ação dos mecanismos microevolutivos que condicionam a estrutura populacional, como o fluxo gênico aqui discutido, mas detectar as restrições tanto de natureza genética como ecológica às possibilidades de evolução contínua e de aparecimento de novas estratégias adaptativas.

As possibilidades de perda significativa de variabilidade genética, causadas pela atividade humana, principalmente devido à destruição de habitats, com conseqüente limitação do potencial evolutivo futuro de muitas espécies, estão cada vez mais presentes.

Entretanto, embora tenhamos, cada vez mais informações consistentes sobre o nível de variabilidade genética em populações naturais, principalmente a partir da utilização de técnicas de eletroforese, ainda pouco sabemos sobre as relações entre esta variabilidade e a adaptação e sobrevivência.

A integração de métodos de abordagem, tanto genéticos como ecológicos, provavelmente nos permitirão compreender de maneira mais abrangente os processos a que

populações naturais estão submetidas, tornando possível estabelecer estratégias mais adequadas para a preservação das diferentes formas de vida.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDERSON,E. **Introgressive hybridization**. New York, John Wiley,- 1949. 109p.
- ANDERSON,E. & GAGE,A. Introgressive hybridization in *Phlox bifida*. **American journal of botany**, New York, (39): 399-404, 1952.
- BAKER,H. & STEBBINS,G.L. **The genetics of colonizing plant species**. New York, Academic Press, 1965. 588p.
- BROWN,A.H.D. & MARSHALL,D.R. The evolutionary genetics of colonizing plants. In: SANDER,G.G.E. & REVEAL,J.L. **Evolution today**, Carnegie- Millon, Pittsburgh, 1981.
- COLES,J.F. & FOWLER,D.P. Inbreeding in neighboring trees in two white spruce populations. **Silvae genetica**, Frankfurt, 25: 29-34, 1976.
- CRUMPACKER,D.W. Genetic loads in maize (*Zea mays* L.) and other cross-fertilized plants and animals. **Evolutionary biology**, 1: 306-424, 1967.
- DIRZO,R. & SARUKHAN,J. **Perspectives on plant population ecology**. Sunderland, Sinauer, 1984. 478p.
- ERLICH, P.R. & RAVEN,P.H. Differentiation of populations. **Science**, Washington, 165: 1228-32, 1969.
- FRANKEL , O. H. & SOULÉ, M .E. **Conservation and evolution**. Cambridge, Cambridge University Press, 1981. 327p.
- GOTTLIEB,L.D. Electrophoretic evidence and plant population. **Progress in phytochemistry**, London, 7: 1-46, 1981.
- GRANT,V. **Plant speciation**. New York, Columbia University Press, 1971. 435p.
- HAMRICK,J.L. The distribution of genetic variation within and among natural plant populations. In: SCHONEWALD-COX, C.M. et alii. **Genetic and conservation**. Menlo Park, Benjamin Cummings, 1983. p.335-48.
- JAIN,S.K. Genetic reserves. In: FRANKEL,O.H. & HAWKES, J. G. **Crop genetic resources for today and tomorrow**, Cambridge, Cambridge University Press 1975. p.379-96.

- JAIN,S.K. Genetic characteristics of populations. In: MOONEY,H.A. & GOUDRON,S. **Comparative structural and functional characteristics of natural versus Nan-modified ecosystems**. Helldelberg, Springer-Verlag, 1982a. p.240-58.
- JAIN,S.K. Genetic variation in populations: an important tool for ecological report. Paper presented at the 10th R.E.A., Mar del Plata.1982b.
- JAIN,S.K. Some evolutionary aspects of plant-plant interactions. In: DIRZO,R. & SARUKHAN,J. **Perspectives on plant population ecology**. Sunderland, Sinauer, 1984. p.128-40.
- JAIN,S.K. & BRADSHAW,A.D. Evolutionary divergence among adjacent plant populations. 1. the evidence and its theoretical analysis. **Heridity**, London, 21: 207-441, 1966.
- JAIN,S.K. & MARTINS,P.S. Ecological genetics of the colonizing ability of rose clover (*Trifolium histun Alb.*). **American journal of botany**, New York, 66: 361-6, 1979.
- LEVIN,D.A. The organization of genetic diversity in **Phlox drumondii**. **Evolution** Lawrence, 31: 477-94, 1977.
- LEVIN,D.A. Dispersal versus gen flow in plants. **Annals of the Missouri botanical garden**, St.Louis, 68: 233-53, 1981.
- LEVIN,D.A. Imigration in plants: an exercise in the subjunctive. In: DIRZO,R. & SARVKHAN,J. **Perspectives on plant population ecology**. Sunderland, Sinauer, 1984. p.242-60.
- LEVIN,D.A. & KESTER,H.W. Gene flow in seed plants. **Evolutionary biology**, 7: 139-220, 1974.
- LOVELESS,M.D. & HAMRICK,J.L. Ecological determinants of genetic structure in plant populations. **Annual review of ecology and systematics**, Palo Alto,15: 65-95, 1984.
- MARTINS,P.S. Análise de clines e revisão taxonômica da espécie, **Miltonia spectabilis** Ldl.(Orchidaceae-Oncidilae). Piracicaba,1967, 39p. (Tese Mestrado-ESALQ).
- MARTINS,P.S. Estudo de variação intra- específica no gênero **Miltonia** (Orchidaceae-Oncidieae). Piracicaba, 1970, 66p.(Tese-Doutoramento-ESALQ).
- MARTINS,P.S. & JAIN,S.K. Role of genetic variation in the colonizing ability of rose clover (**Trifolium histum** All.). **The american naturalist** Chicago, 114: 591-5, 1979.
- MOONEY,H.A. et alii. The producers-their resources and adaptative responses. In: MOONEY,H.A. **Convergent evolution in Chile and California**: mediterranean climate ecosystem. stroudsburgh, Dowden, Hutchinson and Ross, 1977. p.85-143.

- OKA,H.J. & MORISHIMA,H. Ecological genetics and the evolution of weeds. In: HOZNER,V. & NUMATA, N. **Biology and ecology of weeds**. The Hague, W. Junk, 1982.p.73-89.
- RAI,K.N. & KAIN,S.K. Population biology of *Avena*. 9.gene flow and neighborhood size in relation to microgeographic variation in *A. barbata*. **Oecologia**, Berlin, 53: 399-405, 1982.
- ROOGHARDEN, J. **Theory of population genetics and evolutionary ecology**: and introduction. New York, MacMillan,1979. 634p.
- SCHONEWALD-COX,C.M. et alii. **Genetics and conservation**: a reference for managing wild animal and plant populations. Menlo Park, Benjamin Cummings, 1983. 720p.
- SOLBRIGO, O. T. **Demography and evolution in plant populations**. Berkeley, University of California Press, 1980. 219p.
- SOLBRIG,O.T. & SOLBRIG,D.J. **Introduction to population biology and evolution**. Reading, Addison-Wesley, 1979. 468p.
- STEBBINS,G.L. The role of hybridization in evolution. **Proceedings American Philosophical Society**, Philadelphia, 103: 231-51, 1959.
- VIANA,V.M. et alii. Ecologia da dispersão de sementes e conservação genética do ipê felpudo(*Zeyhera tuberculosa* (Vell.) Bur. COLÓQUIO SOBRE CITOGENÉTICA E EVOLUÇÃO DE PLANTAS, 1, Piracicaba, jan.1984. **Resumos**. p.35.
- WILCOX,B. Insular ecology and conservation. In: SOULÉ,N.E. & WILCOX,B.A. **Conservation biology**, Sunderland, Sinauer, 1980. 598p.
- WYCHERLEYP.R. Rubber. In: SIMMONDS,N.W. **Evolution of crop plants**. London, Longmans. 1976. p.77-80.