**DISTRIBUIÇÃO E DINÂMICA DA VARIABILIDADE
GENÉTICA EM POPULAÇÕES NATURAIS DE PALMITEIRO**
(Euterpe edulis MARTIUS)

MAURÍCIO SEDREZ DOS REIS
Engenheiro Agrônomo

Orientador: Prof. Dr. PAULO YOSHIO KAGEYAMA

Tese apresentada à Escola Superior de Agricultura
"Luiz de Queiroz", da Universidade de São Paulo,
para obtenção do título de Doutor em Agronomia,
Área de Concentração: Genética e Melhoramento
de Plantas.

PIRACICABA
Estado de São Paulo - Brasil
Fevereiro 1996

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
DIVISÃO DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - Campus "Luiz de Queiroz"/USP

Reis, Maurício Sedrez dos

Distribuição e dinâmica da variabilidade genética em populações naturais de
palmitreiro (*Euterpe edulis* Martius) / Maurício Sedrez dos Reis. - - Piracicaba, 1996.
210p. : il.

Tese (Doutorado) - - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, 1996.
Bibliografia.

1. Palmito - Melhoramento 2. Palmito - Variação genética I. Título

CDD 634.61

ii

**DISTRIBUIÇÃO E DINÂMICA DA VARIABILIDADE
GENÉTICA EM POPULAÇÕES NATURAIS DE PALMITEIRO
(*Euterpe edulis* MARTIUS)**

MAURÍCIO SEDREZ DOS REIS

Aprovada em:

Comissão julgadora :

Prof. Dr. Paulo Yoshio Kageyama

ESALQ/USP

Prof. Dr. Roland Vencovsky

ESALQ/USP

Prof. Dr. Paulo Sodero Martins

ESALQ/USP

Prof. Dr. Rubens Onofre Nodari

CCA/UFSC

Prof. Dr. Aldo Melender de Araujo

CCB/UFRGS

**Prof. Dr. Paulo Yoshio Kageyama
Orientador**

AOS ESPÍRITOS DA FLORESTA

AGRADECIMENTOS

Agradeço a todos que, de alguma forma auxiliaram na realização deste trabalho e que contribuíram para esta importante etapa da minha formação. Em especial,

Ao Prof. Dr. Paulo Yoshio Kageyama pela orientação e oportunidade de realização do meu treinamento;

Ao Prof. Dr. Roland Vencovsky pelas valiosas sugestões e discussões, que muito contribuíram para a minha formação;

Ao Departamento de Fitotecnia da Universidade Federal de Santa Catarina e ao Curso de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas do Departamento de Genética da ESALQ/USP pela oportunidade de realização do treinamento;

Ao Departamento de Engenharia Florestal da ESALQ/USP e IPEF pela cessão da área para produção de parte das plântulas utilizadas;

À Fundação Florestal / Fazenda Intervales, especialmente ao Escritório de Registro, pela permissão e colaboração na coleta e produção de parte das plântulas utilizadas e à Florestal RH / Fazenda Faxinal pela permissão para coleta;

À Financiadora de Estudos e Projetos (FINEP), ao CNPq , à FAO e à FAPEU / UFSC pelo apoio financeiro;

À CAPES / PICD pela concessão da bolsa;

Ao Núcleo de Pesquisas em Florestas Tropicais da UFSC pela cooperação e apoio.

Além disso, estiveram presentes neste trabalho :

Adelar Mantovani, Ademir Reis, Alfredo C. Fantini, Breno Burigo, Édio Sgrot, Elza Guimarães, Elza M. Ferraz, Flávio B. Gandara, Gabriela P. de Oliveira, Joanir Odorizzi, Mey Li M. O. Lima, Miguel P. Guerra, Nadja L. da Cuna, Raquel N. dos Anjos, Ricardo Lang, Rogério G. Franchini, Rubens O. Nodari.

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS	iv
SÚMARIO	v
RESUMO	vii
SUMMARY	x
1.INTRODUÇÃO	1
2.REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	6
2.1.O Palmitreiro	6
2.2.Diversidade Genética	12
2.3.Estrutura Genética em Populações Naturais.....	18
2.4.Taxa de Cruzamento.....	40
2.5.Fluxo Gênico e Tamanho de Vizinhança	47
3.MATERIAL E MÉTODOS	53
3.1.Características das Áreas de Coleta de Amostras Foliares e Sementes.....	53
3.1.1.Região do Médio Vale do Itajaí Açu.....	53
3.1.2.Região do Vale do Rio Ribeira do Iguape.....	56
3.2.Caracterização Genética das Populações em Estudo	58
3.2.1.Tecidos para Eletroforese de Alocimas.....	58
3.2.2.Procedimentos de Extração de Enzimas e Carregamento do Gel.....	59
3.2.3.Tampões de Eletrodo e Gel.....	60
3.2.4.Sistemas Enzimáticos Testados e Procedimentos para Coloração	60
3.2.5.Interpretação dos Zimogramas	63
3.3.Análise dos Dados	64
3.3.1.Caracterização da Variação Genética.....	64
3.3.1.1.Estimativas das Frequências Alélicas.....	64
3.3.1.2.Estimativas dos Índices de Diversidade	65
3.3.2.Caracterização da Estrutura Genética das Populações.....	67
3.3.2.1.Estatísticas F	68
3.3.2.2.Coeficientes de Coancestralidade	69

3.3.2.3. Análise da Diversidade em Populações Subdivididas.....	80
3.3.3. Caracterização do Sistema Reprodutivo.....	81
3.3.3.1. Teste de Aderência ao Equilíbrio de Panmixia e Endogamia.....	82
3.3.3.2. Estimativas da Taxa de Cruzamento	82
3.3.3.2.1. Taxa de Cruzamento Aparente.....	83
3.3.3.2.2. Taxa de Cruzamento Multilocos	83
3.3.4. Estimativas do Fluxo Gênico	85
3.3.5. Caracterização da Variação Geográfica	86
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	89
4.1. Sistemas Utilizados	89
4.2. Variação Genética	91
4.3. Organização da Variação Genética Entre e Dentro de Populações	106
4.3.1. Estatísticas F	107
4.3.2. Análise da Diversidade em Populações Subdivididas.....	111
4.3.3. Estimativas dos Coeficientes de Coancestralidade	114
4.4. Sistema Reprodutivo	118
4.4.1. Equilíbrio de Endogamia	118
4.4.2. Taxa de Cruzamento.....	126
4.5. Fluxo Gênico.....	132
4.6. Associação da Variação Genética com a Distribuição Geográfica..	136
4.7. Implicações para o Manejo e Conservação de Populações Naturais	147
5. CONCLUSÕES.....	152
BIBLIOGRAFIA CITADA	155
ANEXOS	173

DISTRIBUIÇÃO E DINÂMICA DA VARIAÇÃO GENÉTICA EM POPULAÇÕES NATURAIS DE PALMITEIRO (*Euterpe edulis* MARTIUS)

Autor : Maurício Sedrez dos Reis

Orientador : Prof. Doutor Paulo Yoshio Kageyama

RESUMO

O palmito (*Euterpe edulis* Martius) é uma palmeira do sub-bosque da Floresta Tropical Atlântica cujas populações naturais se encontram degradadas pelo extrativismo. Entretanto, apresenta características que indicam ser uma espécie estratégica para a conservação deste ecossistema e adequada para o manejo sustentado de suas populações naturais.

Assim, este trabalho visou gerar informações relativas à distribuição e dinâmica dos alelos em populações naturais da espécie, caracterizando, através de marcadores alozímicos, os níveis e a distribuição da variabilidade genética, a estrutura genética de suas populações, o sistema reprodutivo e o fluxo gênico da mesma. Além disso, procurou avaliar a adequação de diferentes sistemáticas de análise e, principalmente, discutir as perspectivas de utilização dos resultados obtidos. Para tanto, foram coletadas amostras foliares e sementes (progênies) de indivíduos procedentes de regiões distintas (Santa Catarina - Município de Blumenau, Vale do Rio Itajaí Açu; São Paulo - Município de Sete Barras, Vale do Rio Ribeira do Iguape). Em São Paulo as coletas foram realizadas na Fazenda Intervalos em dois locais; no primeiro - Saibadela - as amostras foram obtidas em três níveis altitudinais (100, 250 e 350 m), constituindo três populações contíguas; no segundo - Limão - em dois níveis altitudinais (350 e 700 m), constituindo duas populações contíguas. Em Santa Catarina, a amostragem foi realizada em apenas um

local, em três níveis de altitude (450, 550 e 650 m), constituindo três populações contíguas.

A caracterização genética foi realizada empregando-se marcadores alozímicos, revelados a partir de eletroforese em gel de amido (penetrose 30 à 13%), com tampão Citrato/Morfolina (eletrodo: Ác. Cítrico 7,7 g/l - titular com Morfolina até pH 6,1; gel: diluição 1:20). Foram utilizados os sistemas enzimáticos Peroxidase (4 locos: PRX2 3 alelos; PRX3 5 alelos; PRX4 4 alelos; PRX5 3 alelos), Fosfoglucoisomerase (PGI2 4 alelos), Fosfoglucomutase (PGM1 5 alelos) e Glucose 6 fosfato Desidrogenase (G6P1 3 alelos).

Os resultados obtidos revelaram níveis elevados de heterozigosidade ($\hat{H}_e$ - esperada, H_o observada), tanto a partir das progênies ($\hat{H}_e = 0,436$ e $H_o = 0,403$ com 3,9 alelos por loco), quanto a partir de indivíduos adultos ($\hat{H}_e = 0,452$ e $H_o = 0,467$ com 3,4 alelos por loco). Esta alta diversidade obtida para a espécie apresenta especial relevância, pois as gerações posteriores poderão sempre apresentar novos recombinantes ou mais recombinantes, permitindo adaptação a microambientes e a manutenção da dinâmica populacional.

A estrutura genética foi caracterizada a partir das estimativas das estatísticas F de Wright, dos coeficientes de coancestralidade (θ) de Cockerham e da análise de populações subdivididas de Nei. Os resultados indicaram menor divergência entre populações contíguas. Estes resultados sugerem a existência de efeitos de deriva e/ou de seleção entre regiões e locais, sendo os mesmos de menor efeito ou contrapostos pelo fluxo gênico entre as populações contíguas. Assim, é razoável considerar o modelo de isolamento por distância, reforçado pelo gradiente altitudinal em escala ampla, que intensifica os efeitos de deriva em decorrência de variações fenológicas, como a forma básica de organização da variabilidade genética na espécie. Além disso, a sistemática de análise empregada para obtenção das estimativas dos coeficientes de coancestralidade, ainda que mais trabalhosa, apresenta a melhor correção dos vieses existentes e, portanto, é recomendável para qualquer tamanho de amostra; adicionalmente, é mais versátil, permitindo estimar a divergência em diferentes níveis de hierarquia sem os efeitos dos níveis superiores, sendo, portanto, especialmente adequada para amostragens hierarquizadas.

O sistema reprodutivo foi caracterizado a partir da avaliação da existência de equilíbrio de panmixia e endogamia, bem como a partir da estimativa da taxa de cruzamento. A média da taxa multilocos de cruzamento foi de 0,99

da taxa de cruzamento. A média da taxa multilocos de cruzamento foi de 0,99 (variando de 0,94 à 1,04, entre as populações estudadas). Contudo, a inexistência de equilíbrio de endogamia nas progênes indica a ocorrência de eventos adicionais envolvidos no sistema reprodutivo. Os resultados obtidos evidenciam a ocorrência de cruzamentos não aleatórios, associados à amplitude do período de florescimento e à protandria acentuada existente na espécie. Assim, é razoável considerar que a cada ciclo reprodutivo predominam cruzamentos não aleatórios entre os indivíduos, produzindo progênes que não apresentam equilíbrio de panmixia ou endogamia, mesmo quando os indivíduos adultos estão em equilíbrio de panmixia.

O fluxo gênico estimado foi elevado (10,7 indivíduos por geração) e coerente com os mecanismos de dispersão de sementes e polinização descritos para a espécie. A estimativa do tamanho de vizinhança, em termos médios, foi de 67 indivíduos. Adicionalmente, estimativas preliminares da área de vizinhança ficaram entre 18.199 e 8.090 m², levando à recomendação da manutenção de ao menos 60 indivíduos reprodutivos por hectare nas populações sob manejo.

A coerência dos resultados obtidos e a estratégia de amostragem empregada, com uma cobertura ampla da área e situações de ocorrência, possibilitou a formação de um referencial, em relação aos níveis e distribuição da variação genética, para a coleta de germoplasma, a produção de sementes e o melhoramento da espécie, bem como para o monitoramento das populações naturais sob manejo sustentado.

GENETIC VARIATION DISTRIBUTION AND DYNAMICS IN NATURAL POPULATIONS OF HEART-OF-PALM TREE (*Euterpe edulis* MARTIUS)

Author: Maurício Sedrez dos Reis

Adviser: Prof. Dr. Paulo Yoshio Kageyama

SUMMARY

The heart-of-palm tree (*Euterpe edulis* Martius) is an Atlantic Tropical Forest understory palm tree whose natural populations are degraded by exploitation. However, its features indicate it is a strategic species in the conservation of this ecosystem and suited for a sustainable management of its natural populations.

Thus, the aim of this work was to generate information regarding allele distribution and dynamics in natural populations of the species while characterizing the levels and distribution of the genetic variability, the genetic structure of its populations, the mating system, and its gene flow by means of allozyme markers. Furthermore, it attempted to appraise the adequacy of different analysis methods and mainly discuss the perspectives of use of the results achieved. For such, leaf samples and seeds (progenies) of individuals from distinct regions (Blumenau, Vale do Rio Itajaí Açu - Santa Catarina; Sete Barras, Vale do Rio Ribeira do Iguape - São Paulo) were collected. In São Paulo collecting was accomplished at Intervalles Farm at two sites; at the first - Saibadela - samples were obtained at three altitude levels (100, 250 and 350 m) constituting three neighboring populations; at the second - Limão - at two altitude levels (350 and 700 m) constituting two neighboring populations. Sampling in Santa Catarina was done at only one site, at three altitude levels (450, 550 and 650 m) constituting three neighboring populations.

The genetical characterization was performed through allozymic markers revealed from starch gel electrophoresis (Penetrose 30 at 13%) with Citrate/Morfoline buffer (electrode: Citric Acid 7.7 g/l - with Morfolina until pH 6.1; gel: 1:20 dilution). The Peroxidase (4 loci; PRX2 3 alleles; PRX3 5 alleles; PRX4 4 alleles; PRX5 3 alleles), Phosphoglucomutase (PGM1 5 alleles), Phosphoglucoisomerase (PGI2 4 alleles), and Glucose 6-Phosphate Dehydrogenase (G6P1 3 alleles) enzymatic systems were used.

The results revealed high levels of heterozygosity ($\hat{H}_e$ - expected, H_o - observed) both from progenies ($\hat{H}_e = 0.436$ and $H_o = 0.403$, with 3.9 alleles per locus) and from adult individuals ($\hat{H}_e = 0.452$ and $H_o = 0.467$, with 3.4 alleles per locus). This high diversity found for the species is specially relevant since succeeding generations will always be able to present new recombinants or more recombinants thus allowing the adaptation to microenvironments and maintenance of populations dynamics.

The genetical structure was characterized by Wright's F-statistics estimates, by Cockerham's coancestry coefficients (θ), and by Nei's subdivided population analysis. The results indicated lower divergence between neighboring populations. In addition, they indicate the existence of significant genetic drift and/or natural selection effects between regions and sites, with lesser effect or opposed gene flow between neighboring populations. Thus, it is reasonable to consider the isolation by distance model reinforced by the wide altitude gradient which intensifies the genetic drift effects as a result of phenological variations such as the basic form of genetic variability organization within the species. Furthermore, the analysis method employed to obtain coancestry coefficient estimates, although labor intensive, reveals the best bias correction and therefore is recommended for any sample size; moreover, it is more versatile and allows the estimate of divergence at different hierarchy levels without superior level effects, and it is therefore specially suitable for hierarchised samplings.

The mating system was characterized by the evaluation of the existence of panmixy and inbreeding equilibrium as well as from the estimate of outcrossing rate. The average multiloci outcrossing rate was 0.99 (varying from 0.94 to 1.04 between the studied populations). However, the absence of inbreeding equilibrium in progenies indicates the occurrence of additional events involved in the mating system. The results show evidence of non-random mating associated to

the scope of the blooming period and to the stressed protandry of the species. Thus, it is reasonable to consider that non-random mating between individuals prevail at each mating cycle thus producing progenies failing to present panmixy or inbreeding equilibrium, even when adult individuals are at panmixy equilibrium.

The estimated gene flow was high (10.7 individuals per generation) and coherent with the seed dispersion and pollination events described for the species. The neighborhood size estimate, in average terms, was of 67 individuals. Further, preliminary estimates of the neighborhood area ranged 18,199 to 8,090 m², pointing to the recommendation of maintenance of at least 60 reproductive individuals per hectare in the populations under management.

The coherence of the results obtained and the sampling strategy employed, with a wide range of the area and occurrence situations made possible the formation of a referential regarding the genetic variation levels and characteristics for germplasm collecting, seed production, and genetic improvement of the species as well as for the monitoring of natural populations under sustainable management.

1. INTRODUÇÃO

O palmitreiro (*Euterpe edulis* Martius), também conhecido por juçara ou içara, é uma palmeira nativa do domínio da Floresta Tropical Atlântica do Brasil; sua área de ocorrência se estende desde o Sul da Bahia (15° S) até o Norte do Rio Grande do Sul (30° S) no litoral, adentrando, no Sul, até o Leste do Paraguai e Norte da Argentina (57° W) .

A espécie apresenta um grande valor econômico por ser a principal produtora do palmito, iguaria consumida especialmente nas regiões Sul e Sudeste do país. Esse valor econômico fez com que a mesma fosse alvo de uma intensa exploração predatória desde o final da década de 60; o que deixou as suas populações naturais profundamente depauperadas.

Atualmente a exploração continua em áreas relictuais, de forma clandestina e ilegal na grande maioria das situações. No entanto, apesar de predatória, a exploração é a principal fonte de renda para várias comunidades, especialmente na região do Vale do Ribeira no Estado de São Paulo e litoral Norte do Estado de Santa Catarina, garantindo o sustento de várias famílias de baixa renda.

Nesse contexto, as possibilidades de utilização da espécie, como fonte adicional de renda, para proprietários rurais têm sido ressaltadas em vários trabalhos (PEDROSA MACEDO et al., s.d.; 1973; YAMAZOE, 1973; LEÃO e CARDOSO,

1974; CARDOSO e LEÃO, 1974; REITZ et al., 1978, 1983; KLEIN, 1968, 1979-1980; NEGREIROS, 1982; GUERRA et al., 1984; BOVI et al., 1987a; NODARI et al., 1987; FLORIANO et al., 1987; REIS,A. et al., 1988, 1991, 1992a, b; REIS et al., 1994a, 1996; RIBEIRO et al., 1994; PEREIRA, 1994); evidenciando, assim, a necessidade de aprofundamento no conhecimento da espécie, especialmente em relação ao comportamento de suas populações naturais, devido ao emprego do extrativismo como forma quase exclusiva de exploração da mesma.

O produto obtido, palmito, é facilmente comercializado, sendo integralmente absorvido pela grande demanda existente no mercado interno, mais exigente quanto à qualidade. O mercado externo também apresenta uma razoável demanda, contudo, o palmito destinado à exportação é procedente, na sua quase totalidade, da região Amazônica, obtido a partir de *Euterpe oleracea*.

Apesar do caráter predatório da exploração contribuir para a degradação da Floresta Tropical Atlântica, *E. edulis* apresenta um grande potencial para utilização como modelo para manejo de suas populações naturais de forma sustentável. Tal aspecto se deve à sua grande abundância no sub-bosque de toda área coberta pelo domínio da Floresta Tropical Atlântica, grande capacidade de regeneração natural em suas populações naturais, fácil comercialização e intensa interação com a fauna.

Além disso, a intensa interação com a fauna - funcionando como nutridora de grande quantidade de animais (REIS,A., 1995) -, indica ser esta uma espécie estratégica para a manutenção da dinâmica do ecossistema, bem como para a retomada da dinâmica em áreas de formação secundária, como discutem REIS,A. et al. (1992a).

O elevado valor comercial, o ciclo relativamente curto e a grande abundância de indivíduos dentro das florestas são fatores que favorecem a utilização de um sistema de manejo sustentável para as populações naturais desta espécie, como demonstram REIS et al. (1991, 1996), REIS,A. et al. (1991, 1992b) e RIBEIRO et al. (1994). Neste sentido, os resultados obtidos até o momento, especialmente em RIBEIRO et al. (1994) e REIS et al. (1994a, 1996), permitiram a reestruturação da legislação visando à exploração sustentada das populações naturais do palmitero no Estado de São Paulo (Resolução SMA de 16 de junho de 1994 /DPRN-SMA SP, normatizando o Decreto lei 750 de 10 de fevereiro de 1993).

A utilização sustentada das populações naturais da espécie, como proposto por FANTINI et al. (1992a) e discutida nos trabalhos mencionados nos dois parágrafos anteriores, implica numa perspectiva conservacionista, pois pressupõe a manutenção da dinâmica demográfica e estrutura genética das populações naturais, bem como suas interações com as demais espécies do ecossistema, como discutem REIS et al. (1994b).

A proposição de manejo de rendimento sustentado mencionada no parágrafo anterior prevê a retirada de um número de indivíduos, a cada ciclo de corte, que possa ser repostado pelo próprio dinamismo da espécie. Assim, implica no aproveitamento da regeneração natural da mesma, a partir do desenvolvimento dos indivíduos remanescentes e da contínua reposição de propágulos para manutenção do banco de plântulas. Logo, é dependente da permanência de indivíduos reprodutivos nas áreas sob manejo. Ou seja, há necessidade de que um certo número de indivíduos, já em fase reprodutiva, permaneçam para que ocorra a ressemeadura natural. Neste contexto, a manutenção da dinâmica demográfica da espécie é de extrema importância, para que as expectativas de rendimento, a cada ciclo, se

mantenham; assim, os níveis de variabilidade nas plantas reprodutivas remanescentes e, portanto, a garantia de continuidade do processo será dada pelas possibilidades de ocorrência de recombinantes nas gerações subseqüentes .

Dessa forma, a caracterização dos níveis de variabilidade e estruturação genética , bem como o entendimento da dinâmica de movimentação dos alelos nas populações naturais da espécie, trarão subsídios para a maximização de estratégias e monitoramento do processo de exploração em regime de rendimento sustentado para o palmitreiro.

Além disso, considera-se que a conservação dos ecossistemas tropicais, e portanto de sua diversidade, definida como a riqueza de espécies e a variabilidade genética dentro de cada espécie, está associada à existência de alternativas que coadunem este aspecto à obtenção de renda para os proprietários da terra.

O papel ecológico da espécie e sua grande abundância no estrato médio da Floresta Tropical Atlântica colocam a mesma numa posição estratégica para conservação deste ecossistema. Tal aspecto tem sido discutido em REIS, A. et al. (1992a) e, especialmente por REIS et al. (1994b). Também KAGEYAMA e GANDARA (1994), discutem a importância da utilização do palmitreiro como um possível referencial de espécie comum, para a definição de estratégias para conservação e manejo de ecossistemas tropicais.

Entretanto, seja para manejo de suas populações naturais em regime de rendimento sustentado, seja para subsidiar estratégias de conservação de ecossistemas naturais, estudos relativos à autoecologia da espécie se fazem necessários. Em especial os estudos relativos à dinâmica demográfica e à

movimentação dos alelos em populações naturais, como discutem OYAMA (1993) e REIS et al. (1994b).

Nesta perspectiva, e considerando a escassez de informações relativas à distribuição e dinâmica dos alelos em populações naturais de *Euterpe edulis*, este trabalho tem por objetivos :

1. Quantificar os níveis de variabilidade genética em populações naturais da espécie;
2. Avaliar a distribuição desta variabilidade em nível local e regional;
3. Caracterizar os níveis de estruturação associados à distribuição da variabilidade.

E, numa perspectiva mais dinâmica:

4. Determinar a taxa de cruzamento nas populações naturais;
5. Determinar os níveis de fluxo gênico entre as populações; bem como definir o tamanho de vizinhança nas populações naturais da espécie.

Além disso, a diversidade de abordagens de análises visando o alcance dos objetivos mencionados acima, especialmente no que se refere à caracterização da estrutura genética, sugere a necessidade de :

6. Discutir e avaliar a adequação de diferentes alternativas de análises relativas à caracterização dos níveis de estruturação genética de populações naturais.

2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1.O Palmitreiro

Como mencionado na Introdução, o palmitreiro (*Euterpe edulis* Martius) apresenta sua distribuição por toda a área de abrangência do domínio da Floresta Tropical Atlântica (Figura 1), assumindo sempre elevados índices de abundância e frequência no estrato médio das formações florestais deste ecossistema.

A grande abundância do palmitreiro na floresta foi inicialmente caracterizada nos trabalhos de VELOSO e KLEIN (1957, 1959), e decorre de ser esta a espécie de maior ocorrência no estrato médio da Floresta Ombrófila Densa. Em seus levantamentos, estes autores observaram até 1000 indivíduos por hectare com altura superior a 1,5 m., sendo sempre a espécie com maior frequência e abundância no estrato médio (sub-bosque). Tais dados têm sido confirmados em estudos mais recentes que apresentam dados relativos à demografia da espécie (NEGREIROS, 1982; NODARI et al., 1987; REIS et al., 1991, 1994a; FANTINI et al., 1993; REIS, A., 1995), mesmo em formações secundárias ou pequenos relictos (SILVA, 1991; ALVES, 1994; REIS et al., 1996).

Figura 1. Área de ocorrência natural do palmiteiro (*Euterpe edulis* Martius), abrangendo o domínio da Floresta Tropical Atlântica (adaptado de REIS et al., 1996), e indicação dos locais de coleta das amostras empregas neste trabalho (B- Blumenau / Santa Catarina; S- Sete Barras / São Paulo). Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996.

A espécie apresenta, conforme descrito por REITZ (1974), inflorescências em forma de panícula, com ráquulas que apresentam dezenas de tríades florais, compostas de duas flores masculinas e uma flor feminina. A abertura das flores se dá com uma forte dicogamia protândrica na inflorescência, conforme mencionam REIS et al. (1993). Somente após o encerramento da florada masculina é que se inicia a abertura das flores femininas, implicando em garantia de fecundação cruzada, exceto para os casos em que se desenvolvem duas ou mais inflorescências por planta, evento de frequência reduzida dentro da Floresta (6,4% das plantas, REIS et al., 1993), e há coincidência das floradas masculina e feminina entre as inflorescências, conforme discutem os autores.

Além disso, os resultados obtidos por REIS et al. (1988, 1994a, 1996) e REIS, A. (1995) indicam ser o palmitreiro uma espécie com estratégia de formação de banco de plântulas (Figura 2), apresentando em média 12.000 plântulas (altura da inserção inferior a 10 cm.) por hectare (REIS et al., 1996).

A abundante produção de frutos e o amplo período de fornecimento destes apresentam especial relevância na manutenção da fauna, pois grande diversidade de animais, como aves e mamíferos de médio e grande porte, utilizam estes frutos na sua dieta básica (REIS, A., 1995). Por sua vez, a fauna é responsável pela dispersão dos frutos, implicando numa contribuição imprescindível para a manutenção da dinâmica demográfica e do fluxo gênico da espécie (REIS, et al. 1994b). Tal aspecto apresenta especial relevância na retomada da dinâmica de formações secundárias, pois a atração de vetores de dispersão de sementes (fauna) implicará na vinda de novas sementes, aumentando a diversidade nestas áreas e dando continuidade ao processo de sucessão (REIS, A. et al., 1992a; REIS, A., 1993).

Figura 2. Aspectos da dinâmica demográfica do palmitheiro (*Euterpe edulis* Martius): a) frutos, despolidos pelos dispersores, no solo; b) banco de plântulas; c) plantas jovens em processo de recrutamento; d) planta reprodutiva (adulta) em floração (florada masculina); e) planta reprodutiva com frutos verdes; f) planta reprodutiva com frutos maduros. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996. (fotos: a,d - P.Y. Kageyama, 1992; b,c - A.F. Reis, 1993; e,f - M.S. Reis, 1994)

Além disso, o pólen produzido em abundância, os exsudados e as próprias partes da inflorescência (Figura 2) são recursos alimentares procurados por grande diversidade de insetos, que visitam intensamente as inflorescências de *Euterpe edulis* durante o seu amplo período de florescimento (REIS et al., 1993).

Desta forma a espécie apresenta, além de valor econômico e importância social, um grande valor ecológico, se aproximando do conceito de "keystone" de TERBORGH (1986).

A utilização do palmitero em regime de rendimento sustentado, como discutida na Introdução, traz efeitos ambientais benéficos, uma vez que a própria característica da espécie - desenvolver-se no estrato médio, à sombra das espécies que ocupam o dossel - implica na necessidade de manejá-la dentro da floresta original, ou em áreas já perturbadas, mas que ainda tenham uma cobertura arbórea. Isto significa que se deva conservar a floresta para que possa haver produção de palmito (FLORIANO et al., 1987; FANTINI et al., 1992a; REIS et al., 1994a, b, 1996; REIS, A. et al., 1994).

Aspectos genéticos de *E. edulis* têm sido estudados, principalmente, caracterizando a variabilidade em fases iniciais de desenvolvimento de plântulas em ensaios de procedência e progênie, como em NODARI et al. (1993) e REIS et al. (1992), ou estabelecendo bases para programas de seleção através da caracterização de correlações entre plantas jovens e adultas (BOVI e GODOY JR., 1991).

NODARI et al. (1993) avaliaram características de desenvolvimento de plantas em progênies de três procedências distintas do Estado de Santa Catarina, até os seis anos. Os resultados revelaram herdabilidades reduzidas em todas as situações analisadas; além disso, os autores (NODARI e REIS, 1995) sugerem modificações na sistemática de utilização destes testes para estudos com espécies formadoras de

banco de plântulas. Por sua vez, REIS et al. (1992) avaliaram as variações no período germinativo de propágulos de 25 matrizes, caracterizando comportamentos distintos entre matrizes, com um período de germinação superior a um ano, em alguns casos. Os resultados, apesar de envolverem efeitos maternos, revelaram uma estratégia adaptativa importante, pois indicam a possibilidade de formação de um banco efêmero de sementes, o que permite a entrada gradual dos indivíduos, a cada geração, no banco de plântulas.

O trabalho de BOVI e GODOY JR. (1991) avalia os ganhos esperados com seleção precoce, a partir do acompanhamento de 177 indivíduos por 10 anos. Os resultados indicaram que o número de folhas e o diâmetro do caule são as características de maior relação com a produção e apresentam estimativas expressivas de ganho por seleção a partir do terceiro ano.

Outros trabalhos, como REIS, A. et al. (1987), BOVI et al. (1991) e FANTINI et al. (1992b), procuram caracterizar as relações entre diversas características das plantas e o rendimento, visando seleção indireta e/ou manejo e comercialização da espécie. Tais trabalhos indicaram as maiores associações entre o diâmetro das plantas, o número de folhas e as variáveis relativas à cabeça do palmito, com o rendimento.

Alguns trabalhos têm sido realizados no sentido de adequar a espécie ou híbridos interespecíficos (*E. oleraceae* x *E. edulis*) a plantios comerciais em associação com outras espécies (BOVI et al., 1987a, b; CAMPOS et al., 1991), especialmente na sua fase inicial de desenvolvimento; pois a espécie, em condições naturais, se desenvolve no sub-bosque, portanto, à sombra das demais, sendo, assim, tipicamente esciófila, como caracterizam KLEIN (1974) e REITZ et al. (1978) . Contudo, os resultados indicam que o híbrido apresenta variações para algumas

características de interesse, como o afilhamento (BOVI et al., 1987b). Por sua vez, os plantios comerciais podem apresentar bons resultados, mas não prescindem de uma cultura para produzir um sombreamento inicial e necessitam de regeneração artificial a cada ciclo de corte.

2.2.Diversidade Genética

O conceito de diversidade tem sido empregado em dois sentidos distintos e complementares. O primeiro se refere a riqueza de espécies existente em um ecossistema, como discutido em WOLDA (1981) e LUDWIG e REYNOLDS (1988). O segundo, proposto por NEI (1973), se refere ao nível de heterozigosidade de uma população obtido a partir das frequências alélicas desta. Este valor é o complemento da identidade genética, ou a probabilidade de não identidade, e equivale à quantidade de heterozigotos esperada (heterozigosidade) em uma população de cruzamentos ao acaso (panmítica). Assim, independente de efeitos de migração, seleção, mutação ou sistema reprodutivo, este valor permite uma idéia do nível de variação genética em uma população de uma determinada espécie. O sentido genético, a nível populacional, conforme proposto por NEI (1973), será o significado dado à diversidade neste trabalho.

WEIR (1990a) considera a frequência de heterozigotos como um importante indicador da diversidade genética, uma vez que cada heterozigoto carrega alelos diferentes e, portanto, representa melhor a variação existente. Contudo, o autor considera que a heterozigosidade esperada, ou diversidade gênica, como

proposto por NEI (1973), uma medida mais apropriada por representar a variação tanto em populações de espécies autóгамas, como em alógamas.

Além da heterozigosidade, têm sido empregados também a percentagem de locos polimórficos e o número médio de alelos por loco como índices de diversidade em população naturais, no sentido de caracterizar e comparar os níveis de variação genética nestas populações.

A diversidade genética em populações naturais tem sido estimada a partir de levantamentos ou amostragens genéticos, empregando-se como marcadores locos alozímicos, pressupondo representatividade da amostra de locos utilizada (BROWN, 1978). Segundo o mesmo autor, as inferências com dados obtidos a partir de locos alozímicos se aplicam mais aos segmentos marcados por aquele loco do que aos marcadores em si.

Tais marcadores apresentam como características : neutralidade e codominância. Apesar destes pressupostos, algumas evidências no sentido do valor adaptativo dos alelos destes locos têm sido obtidas, como discutem HAMRICK (1982) e, em revisão recente, TORGLER (1994).

SIMON e ARCHIE (1985) discutem algumas restrições ao emprego das estimativas de diversidade a partir de locos alozímicos, especialmente no que se refere a comparação entre espécies diferentes. Segundo os autores, a escolha dos locos afeta as estimativas obtidas, pois o comportamento específico destes locos (distintas taxas de mutação e número de alelos) decorre do tamanho e da forma da enzima, portanto, as comparações entre taxa devem ser tomadas com cautela, especialmente se envolvem poucos e diferentes (diferentes enzimas) locos. Além disso, pequenas variações na interpretação e resolução das enzimas se refletem nas estimativas e podem comprometer a representatividade.

Outro aspecto importante é a inclusão ou não dos locos monomórficos nas estimativas de diversidade. Na medida em que um determinado número de locos, tomados ao acaso, revela uma certa quantidade de monomórficos há maior possibilidade de representatividade com a inclusão dos mesmos. Caso contrário (locos não tomados ao acaso), os mesmos (locos monomórficos) podem produzir um viés expressivo, pois a inclusão destes produz efeitos de grande magnitude nas estimativas. SIMON e ARCHIE (1985) sugerem que as comparações entre diferentes taxa sejam realizadas a partir de locos provenientes de um mesmo grupo de sistemas enzimáticos.

Por outro lado, a neutralidade dos locos alozímicos apresenta como vantagem a possibilidade do emprego de modelos que não envolvem a seleção, fator de difícil caracterização, especialmente em populações naturais. Contudo, o pressuposto de inexistência de valor adaptativo para tais locos implica na possibilidade de um comportamento diferenciado entre os locos cujos alelos estão sob o efeito da seleção natural e os locos neutros (MUONA, 1990). Esta possibilidade associa um viés no pressuposto de representatividade do genoma, pois implica em efeitos e comportamentos que podem ser distintos dos locos sujeitos à seleção .

A utilização de marcadores alozímicos, pela sua neutralidade, ou quase neutralidade, apresenta como principal vantagem a possibilidade de caracterização das forças evolutivas (eventos determinantes da organização da variabilidade genética), sem a influência da seleção, permitindo uma maior compreensão do comportamento das populações naturais.

Assim, apesar da existência de restrições à utilização destes marcadores como base para obtenção de estimativas de diversidade, os mesmos são

adequados para a caracterização de fenômenos como a deriva genética, o fluxo gênico e a endogamia, devido a suas características de neutralidade e codominância. Dessa forma, os marcadores alozimáticos mostram-se bastante eficientes para caracterização da dinâmica da movimentação de alelos em populações naturais.

HAMRICK e GODT (1990) analisam 653 estudos com alozimas, incluindo 449 espécies vegetais de 165 gêneros, visando associar os níveis de diversidade a aspectos da história de vida e ecologia de espécies vegetais. Os autores incluem nestes trabalhos apenas dados provenientes de levantamentos em que os locos monomórficos estavam presentes nas estimativas da diversidade genética, pressupondo amostragem ao acaso dos locos. Os autores concluem que, para espécies vegetais, em média, 50,5 % dos locos são polimórficos e a heterozigosidade média é de 0,149. Dentro de populações, em média, 34,2% dos locos são polimórficos e a heterozigosidade média é de 0,113. Nesta análise, os autores concluem que o sistema reprodutivo e a distribuição geográfica das espécies foram os fatores que mais contribuem para a variação dos dados. Os maiores índices de diversidade, tanto ao nível de espécie, quanto a nível de população foram registrados para *Alseis blackiana* (uma espécie arbórea tropical que ocupa o dossel nas florestas da América Central) e os menores para *Pinus resinosa* (ao nível de espécie) e *Pinus longaeva* (a nível de população). Em geral os maiores índices estão associados a espécies perenes, de final de sucessão e polinizadas pelo vento; sendo as gimnospermas o grupo com os maiores valores médios. Em relação às espécies tropicais, os valores médios obtidos não diferem das demais (temperadas e tropical/temperada), exceto em relação às espécies boreais (com valores significativamente superiores); contudo, este grupo (boreais) encontra-se inflacionado pela grande proporção de gimnospermas incluídas .

Em espécies tropicais, a variabilidade genética nas populações naturais também tem sido caracterizada a partir de levantamentos alozímicos (Tabela 1, Anexo I). Os resultados obtidos revelam variações expressivas nos níveis de diversidade genética, bem como no que se refere à percentagem de locos polimórficos e número de alelos por loco; contudo, as comparações entre espécies ficam comprometidas pois nem todos os trabalhos incluem os locos monomórficos ou são realizados com grande número de locos. Em termos médios (Tabela 1), os valores de diversidade para as 82 espécies tropicais mencionadas no Anexo I, ($H_T = 0,146$) se mostram similares aos obtidos para as espécies vegetais em geral, e confirmam os valores médios obtidos por HAMRICK e GODT (1990), mesmo quando se considera apenas as espécies tropicais arbóreas e arbustivas (76 espécies, $H_T = 0,150$).

Além disso, pode-se observar valores bastante variados para a diversidade em espécies arbóreas e arbustivas, desde 0,0 em *Piper jacmontianum* (arbusto de formações secundárias; HEYWOOD e FLEMING, 1986) e em *Faramea occidentalis* (arbórea de sub-bosque; HAMRICK e LOVELESS, 1986), até 0,375 para *Acrocomea aculeata* (LOPES et al., 1992) e 0,436 para *Phoenix dactylifera* (BENNACER et al., 1991) (considerando-se levantamentos com ao menos 10 locos).

A diversidade média obtida para as palmeiras (3 espécies, Tabela 1) foi de 0,321. Enquanto que para outros agrupamentos os valores ficaram sempre próximos da média geral: 0,174 (29 espécies arbóreas de dossel; não considerando as raras do trabalho de HAMRICK e MURAWSKI, 1991); 0,131 (16 espécies arbóreas de sub-bosque); 0,167 (8 espécies colonizadoras); 0,136 (38 espécies comuns, exceto colonizadoras); 0,157 (20 espécies raras).

Tabela 1. Valores médios de diversidade genética (H_T) para espécies tropicais agrupadas de acordo com diferentes aspectos ecofisiológicos. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

Grupo	H_T	H_D^*	Número de Espécies
Espécies Tropicais	0,146	0,413**	82
Arbóreas e arbustivas	0,150		76
Espécies de dossel (1)	0,174		24
Espécies de sub-bosque	0,131		16
Espécies colonizadoras	0,167		8
Espécies comuns	0,136		38
Espécies raras	0,157		20
Palmeiras		0,321	3

* Diversidade genética considerando apenas locos polimórficos

** 18 espécies

(1) exceto as espécies raras mencionadas em MURAWSKY e HAMRICK (1991)

A penúltima coluna da Tabela 1 (e do Anexo I) apresenta a diversidade genética apenas dos locos polimórficos (H_p), nos trabalhos onde tal valor é apresentado ou pode ser calculado. Este valor, ainda que apresente algumas das restrições mencionadas por SIMON e ARCHIE (1985), permite uma comparação em bases similares e expressa de forma mais adequada a variabilidade potencial nos diferentes taxa. A maior adequação desta estimativa em relação à variabilidade potencial se fundamenta no fato de que os locos alozímicos polimórficos, ainda que possam ser questionados em relação à sua representatividade, refletem, como já

mentionado, a maioria dos eventos associados à produção, manutenção, ampliação e organização da variabilidade; a saber : sistema reprodutivo, deriva genética, mutação e fluxo gênico. O valor médio obtido para as 18 espécies onde tal estimativa foi possível, alcançou 0,413; variando, para espécies arbóreas, de 0,288 em *Cedrela fissilis* (GANDARA, 1995), até 0,518 em *Joanesia princeps* (HERRIT, 1991).

2.3. Estrutura Genética em populações naturais

A distribuição da variabilidade genética entre e dentro de populações naturais tem sido referenciada como estrutura genética (BROWN, 1978). Contudo, a organização interna das populações também tem sido referenciada como tal, como pode ser observado em HAMRICK (1982); no entanto, tal aspecto não será alvo deste trabalho.

A formação de estrutura é decorrente de fatores como sistema reprodutivo, níveis de endogamia, seleção natural, fluxo gênico e deriva genética entre e dentro das populações.

Tomando-se como referência o teorema de Hardy e Weinberg, as principais forças microevolutivas podem ser tomadas como desvios deste equilíbrio.

Segundo WRIGHT (1931), uma alteração na frequência alélica entre gerações (Δq) pode ser dada por :

$$\Delta q = v(1-q) - uq - m(q-q_m) + s_q(1-q)$$

onde:

v e u = taxas de mutação (e reversão) para um mesmo alelo

m = taxa de migração do alelo 1

q_m = frequência do alelo 1 na população vizinha

s_q = vantagem seletiva do alelo 1

Além disso, a frequência na próxima geração será, também, influenciada pelo tamanho da população que efetivamente trocará alelos, especialmente em populações pequenas, devido a efeitos de amostragem, ou seja, a deriva genética.

Também o cruzamento entre aparentados e a autofecundação, ou a proximidade de genótipos similares decorrente de dispersão de pólen ou sementes a curta distância, tende a ampliar a quantidade de homozigotos, a partir da redução dos heterozigotos, em nível local.

Da mesma forma, a maior probabilidade de cruzamento entre indivíduos mais próximos tende a formar grupos ou subdivisões internas (demes panmíticas), reduzindo a proporção total de heterozigotos na população (efeito Wahlund), como descreve WRIGHT (1931).

A redução de heterozigose pode ser quantificada através de um índice de fixação ou coeficiente de endogamia (F de endogamia), a partir do teorema de Hardy-Weinberg (Tabela 2).

Nesse contexto, não apenas a quantificação da estrutura, mas também a caracterização dos eventos determinantes desta, apresentam relevância para o entendimento da dinâmica destas populações. Assim, a caracterização dos efeitos de deriva genética, sistema reprodutivo, fluxo gênico e dos níveis de endogamia, permitem o entendimento do comportamento dos alelos nas populações naturais, bem como subsidiam estratégias de manejo e conservação das mesmas.

Em populações naturais, o emprego de marcadores alozímicos tem permitido grandes avanços na quantificação dos eventos determinantes da estrutura genética, pois permitem a avaliação da movimentação dos alelos nas populações, sem efeitos de seleção. Assim, a quantificação do grau de estrutura permite estabelecer os níveis de endogamia produzidos pela deriva genética ou pelo sistema reprodutivo, bem como o fluxo gênico.

Tabela 2. Frequências genotípicas esperadas no equilíbrio de panmixia (Hardy-Weinberg) e equilíbrio de Endogamia (Wright), para o caso de locos com 3 ou mais alelos (adaptado de WRIGHT, 1951, p.324). Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

Genótipo	Frequência Esperada	Frequência Esperada
	Panmixia	Endogamia
A1A1	p_1^2	$p_1^2 + F p_1(1-p_1)$
A1A2	$2(p_1p_2)$	$2(p_1p_2)(1-F)$
A2A2	p_2^2	$p_2^2 + F p_2(1-p_2)$
A1A3	$2(p_1p_3)$	$2(p_1p_3)(1-F)$
A2A3	$2(p_2p_3)$	$2(p_2p_3)(1-F)$
A3A3	p_3^2	$p_3^2 + F p_3(1-p_3)$
A1An	$2(p_1p_n)$	$2(p_1p_n)(1-F)$
A2An	$2(p_2p_n)$	$2(p_2p_n)(1-F)$
A3An	$2(p_3p_n)$	$2(p_3p_n)(1-F)$
AnAn	p_n^2	$p_n^2 + F p_n(1-p_n)$

p_n = frequência do alelo n na população

WRIGHT (1951) considera o coeficiente F (tabela 2) como a medida do grau de desvio do equilíbrio de Hardy-Weinberg nas populações, no sentido da fixação. O autor considera a existência de diferentes situações, onde o valor de F pode significar aspectos distintos e, portanto, faz-se necessário mais que um valor de F para caracterizar a estrutura da população.

Segundo WRIGHT (1943), a frequência alélica (q) de um dado grupo ou deme tende a variar em torno de um certo ponto de equilíbrio (q'), com uma curva de distribuição, determinada pela taxa de alteração da frequência alélica entre gerações devido à mutação, migração e seleção (Δq), em conjunto com os efeitos cumulativos de amostragem : desvios casuais, δ_q ; com variância por geração $\sigma^2_{\delta q}$. Estes efeitos podem ser caracterizados, em uma população com cruzamentos aleatórios como sendo:

$$\sigma^2_{\delta q} = q(1-q) / 2N$$

onde:

N = tamanho da população ou grupo panmítico

Assim, considerando a distribuição em torno de q' , um valor mais acurado para a população pode ser obtido com σ^2_q , a partir dos desvios em torno de q' . Considerando que os efeitos de Δq^2 são de ordem desprezível (ou considerando ausência de seleção, como mencionado em WRIGHT, 1951):

$$\sigma^2_q = q'(1-q') / (4Nm + 1)$$

ou, no balanço entre os efeitos de migração e amostragem

$$\sigma^2_q = q' (1-q') / [2N - (2N-1) (1-m)^2]$$

Neste contexto, o coeficiente de endogamia pode ser decorrência de cruzamentos entre aparentados ou de subdivisões da população em grupos, cada qual com cruzamentos aleatórios internamente, ou de ambos (WRIGHT, 1943). Assim, considerando que a quantidade de heterozigotos (Y) na geração seguinte será:

$$Y = 2 q'(1-q') - 2 \sigma^2_q$$

de onde pode-se deduzir que

$$\sigma^2_q = q'(1-q') F$$

Esta relação conecta duas maneiras diferentes de abordar a estrutura de populações naturais, conforme WRIGHT (1951), e dá um significado adicional ao valor de F : uma medida da variância da frequência de alelos neutros entre grupos, relativa ao valor limite $q(1-q)$, quando da completa fixação do mesmo alelo.

Assumindo que uma população se apresente dividida em n demes com cruzamentos ao acaso e com frequências alélicas variáveis q_d , a heterozigosidade em cada deme será:

$$H_d = 2q_d (1 - q_d)$$

Sendo a variância das frequências alélicas entre as demes dada por:

$$\sigma_{q(DT)}^2 = (1/n) \sum (q_d - q)^2$$

assim,

$$H = 2 [q (1-q) - \sigma_{q(DT)}^2] \text{ (efeito Wahlund)}$$

nesse caso, quando não há endogamia dentro das demes,

$$\sigma_{q(DT)}^2 = q (1-q) F_{IT}$$

onde:

F_{IT} = coeficiente de endogamia em relação ao total (WRIGHT, 1943)

ou endogamia devida ao efeito de subdivisão

Considerando a ocorrência de endogamia dentro das divisões, então:

$$H_d = 2q_d (1 - q_d)(1-F_{IS})$$

onde

F_{IS} = coeficiente de endogamia a nível de grupo (WRIGHT, 1943),

equivalente à média dos índices de fixação entre os grupos

assim,

$$\sigma_{q(ST)}^2 = q (1-q) (F_{IT}-F_{IS})/(1-F_{IS}) \text{ (WRIGHT, 1943; p.126)}$$

ou

$$\sigma_{q(ST)}^2 = q(1-q) F_{ST}$$

ou

$$F_{ST} = (F_{IT} - F_{IS}) / (1 - F_{IS})$$

sendo, na definição de WRIGHT (1965),

F_{IT} = correlação entre gametas que se unem para produzir indivíduos em relação aos gametas de toda a população

F_{IS} = média das correlações entre gametas que se unem de cada subdivisão em relação ao total de cada subdivisão

F_{ST} = correlação entre gametas tomados ao acaso dentro das subdivisões em relação aos gametas de toda a população

sendo:

$$(1-F_{IT}) = (1-F_{IS})(1-F_{ST})$$

NEI (1977) demonstra que os valores das estatísticas F podem ser também definidos a partir das heterozigosidades observadas e esperadas; assim, os estimadores das estatísticas F podem ser dados por :

$$\hat{F}_{IT} = 1 - H_{or} / \hat{H}_{et}$$

$$\hat{F}_{IS} = 1 - H_{or} / \hat{H}_{ei}$$

$$\hat{F}_{ST} = 1 - \hat{H}_{ei} / \hat{H}_{et}$$

onde:

$$H_{or} = 1 - \sum \sum X_{li} / ls$$

$$\hat{H}_{ei} = 1 - (\sum_i \sum_l \sum_k x_{ilk}^2) / ls$$

$$\hat{H}_{et} = 1 - [(\sum_l \sum_k x_{lk}) / s]^2 / l$$

sendo:

$\hat{H}_{et}$ = heterozigosidade esperada total (todas as populações)

H_{ot} = heterozigosidade observada total

$\hat{H}_{ei}$ = heterozigosidade esperada média nas populações

X_{il} = frequência de heterozigotos do loco l na população i

x_{ilk} = frequência do alelo k do loco l na população i

s = número de populações

l = número de locos

As estatísticas F podem ainda ser interpretadas como probabilidade de identidade por origem, conforme WRIGHT (1965, p. 400); contudo, como os valores de F_{IS} e F_{IT} podem variar de -1,0 até +1,0, o autor considera a interpretação destes coeficientes como correlações de aplicação mais ampla.

Adicionalmente, além da interpretação como índices de fixação (desvios de heterozigosidade esperada), correlações e probabilidades, os valores de F podem ser interpretados como partições de variância das frequências alélicas. Desta forma, WRIGHT (1965, p.402), diz que :

" F_{IT} dá a quantidade de variância das frequências alélicas das subdivisões de cruzamento aleatório (se isto ocorre), com o máximo de q (1-q)...

... F_{IS} dá a média desta quantidade entre as subdivisões...

... F_{ST} é a quantidade de variância das frequências alélicas das subdivisões, em relação ao seu valor limite, sendo necessariamente positivo. F_{IS} é geralmente positivo, sendo negativo se ocorrer um escape sistemático dos cruzamentos consanguíneos dentro das subdivisões. F_{IT} é positivo se houver divisões sistemáticas em demes ($F_{IS} = 0$, $F_{IT} = F_{ST}$) ou em grupos endogâmicos, mas pode ser negativo se não houver divisões sistemáticas e uma predominância de escape aos cruzamentos consanguíneos."

A existência dessa redução dos heterozigotos e formação de grupos, ou estrutura, decorre principalmente das limitações físicas no sentido de todos os indivíduos se cruzarem entre si, ou da ocorrência em maior probabilidade de indivíduos próximos (FUTUYMA, 1992), formando demes panmíticas. Isso produz uma tendência localizada no sentido da fixação de certos alelos (aumento de frequência de alguns e diminuição de outros), pois apenas uma amostra da população estará trocando alelos ao acaso. Também a autofecundação ou o cruzamento entre aparentados tenderá a alterar a frequência de certos alelos em relação ao total da população.

Assim, por deriva genética ou endogamia haverá a formação de diferentes grupos, formando-se "populações divergentes". Essa tendência será contraposta pelo fluxo gênico, ou seja, pela quantidade de migrantes de populações vizinhas, que introduzirão alelos no sentido de manter as frequências alélicas próximas à média, como discutido por WRIGHT (1931).

Adicionalmente, os efeitos de seleção irão favorecer alelos com maior valor adaptativo local, ampliando ou reduzindo a divergência em função das variações ambientais existentes.

A estrutura genética tem sido caracterizada a partir dos níveis de endogamia (entre e dentro de populações), estimada diretamente a partir das estatísticas F de WRIGHT (1951), ou de seus estimadores, como descrito em NEI (1977, 1987), ou através dos coeficientes de coancestralidade (θ 's) de COCKERHAM (1969), ou através dos níveis de heterozigosidade nas subdivisões das populações, conforme NEI (1973).

COCKERHAM (1969) aborda a estruturação em populações através das covariâncias entre pares de alelos estimadas a partir de coeficientes de coancestralidade entre indivíduos e/ou grupos (θ 's, correlações intraclasse), sendo estes obtidos a partir da decomposição de variâncias da análise de variância das frequências alélicas. Assim, θ representa, conforme COCKERHAM (1969),

“...a correlação entre a frequência de uma alelo ao acaso de um indivíduo com aquela de um alelo ao acaso de outro .”

Segundo o autor a variância entre as frequências alélicas de grupos de indivíduos, para alelos neutros, depende da endogamia e do grau de parentesco entre os indivíduos no grupo, tanto quanto do número de indivíduos (deriva). Assim, em um grupo, a coancestralidade é determinada pelo parentesco entre os indivíduos, exceto quando o número de indivíduos é muito pequeno, de forma que num grupo de indivíduos sem endogamia:

$$\sigma_p^2 = p(1-p)/2N$$

onde:

p = frequência do alelo no grupo

se há efeitos de endogamia, então:

$$\sigma_p^2 = (1+F) p (1-p)/2N$$

Desta forma, considerando um modelo linear como:

$$x_{kij} = p + a_k + b_{ki} + w_{kij}$$

onde a , b e w são os efeitos para grupos (k), indivíduos (i) e alelos (j) dentro de indivíduos, respectivamente, com variâncias σ_a^2 , σ_b^2 e σ_w^2 , respectivamente, então, as esperanças dos quadrados médios em relação a diferentes classes de pares de alelos são dadas, conforme COCKERHAM (1969), por:

$$E [x_{kij} x_{k'i'j'}] =$$

$p^2 + \sigma^2$	se $k = k'$, $i = i'$, $j = j'$
$p^2 + \text{cov}_{ab}$	se $k = k'$, $i = i'$, $j \neq j'$
$p^2 + \text{cov}_a$	se $k = k'$, $i \neq i'$
$p^2 + \text{cov}_g$	se $k \neq k'$

para grupos não correlacionados $\text{cov}_g = 0$, e, parametricamente,

$$\sigma^2 = p (1-p)$$

$$\text{cov}_{ab} = \rho_{ab} p (1-p)$$

$$\text{cov}_a = \rho_a p (1-p)$$

Assim, as correlações ρ_{ab} e ρ_a se relacionam com os componentes de variância da seguinte forma :

$$(1 - \rho_{ab}) p (1-p) = \sigma_w^2$$

$$(\rho_{ab} - \rho_a) p (1-p) = \sigma_b^2$$

$$\rho_a p (1-p) = \sigma_a^2$$

e

$$\sigma^2 = \sigma_w^2 + \sigma_b^2 + \sigma_a^2$$

"Dessa forma, as correlações intraclasse, as covariâncias e os componentes de variância são formas diferentes da mesma parametrização, e são medidas que acomodam os fatores que causam diferenças entre as frequências alélicas. Considerando que as variações são inteiramente devidas a efeitos de deriva e decorrentes do sistema de cruzamento, então estas medidas podem ser sumarizadas em termos de F e θ ." (COCKERHAM, 1969, p.74)

Assim,

$$\rho_a = \sigma_a^2 / (\sigma_w^2 + \sigma_b^2 + \sigma_a^2) = \theta$$

representa a correlação entre frequências de alelos de diferentes indivíduos do mesmo grupo;

$$\rho_{ab} = (\sigma_b^2 + \sigma_a^2) / (\sigma_w^2 + \sigma_b^2 + \sigma_a^2) = F$$

representa a correlação de alelos dentro de indivíduos de diferentes grupos;

$$\rho_a = \sigma_b^2 / (\sigma_w^2 + \sigma_b^2) = (F - \theta) / (1 - \theta) = f$$

representa a correlação dos alelos dentro de indivíduos dentro de grupos.

Desta forma, o autor demonstra, por identificação, que:

$$F = F_{IT}$$

$$\theta = F_{ST}$$

$$f = F_{IS}$$

Sendo que os dois conjuntos de parâmetros podem ser tomados como o mesmo, sempre que “ $\theta = F_{ST}$ ” (COCKERHAM, 1969; WEIR e COCKERHAM, 1984).

WEIR e COCKERHAM (1984) e WEIR (1990a) discutem a utilização de estimativas para este conjunto de parâmetros, incluindo ponderações relativas à amostragem (número de alelos por loco, número de indivíduos por população e número de populações), e apresentam estimativas para os parâmetros mencionados. Os autores consideram que estimativas adequadas da estrutura das populações necessitam levar em conta aspectos relativos ao tamanho finito das amostras e ressaltam que vários trabalhos têm desconsiderado este aspecto na caracterização da estrutura genética de populações. Em trabalho posterior os mesmos autores discutem os vieses e discrepâncias da utilização inadequada de estimativas de F_{ST} (COCKERHAM e WEIR, 1993).

VENCOVSKY (1992) apresenta a sistemática de obtenção das estimativas para os coeficientes de coancestralidade a partir de progênies de meios-irmãos e agrega um estimador para o nível de parentesco entre indivíduos dentro de famílias, θ_1 , equivalente ao nível de variação aditiva para famílias de meios-irmãos.

Nesse contexto, qualquer combinação hierárquica entre grupos pode ser estabelecida, como indicado em WEIR (1990a) e VENCOVSKY (1992), sendo esta uma das vantagens desta sistemática. Os diferentes níveis hierárquicos que

podem ser estabelecidos, como indivíduos dentro de grupos, dentro de populações, dentro de vales, dentro de regiões, dentro de ecossistemas, e assim por diante, conforme a estratégia de amostragem empregada, possibilitam a decomposição de variâncias específicas (covariâncias) para cada situação. Isto implica na possibilidade de interpretações específicas em cada nível hierárquico e, portanto, em um entendimento mais completo em relação à distribuição da variabilidade genética e dinâmica da movimentação de alelos em populações naturais. Apesar da abordagem de WRIGHT (1951, 1965) também permitir a acomodação de diferentes níveis hierárquicos, a decomposição das variâncias prevista na metodologia proposta por WEIR e COCKERHAM (1984), WEIR (1990a) e VENCOSKY (1992), permite uma exploração mais completa dos dados, pois permite a obtenção de estimativas livres dos efeitos dos níveis hierárquicos superiores.

Por outro lado, NEI (1973) propõe um método baseado na identidade de alelos tomados ao acaso entre indivíduos de uma população, que pode ser estendido a uma estrutura hierárquica de subdivisões desta população, independentemente do número de alelos por loco, do número de demes existentes, ou das forças evolutivas envolvidas (incluindo seleção).

Assim, dado que a identidade genética de uma população é dada por:

$$J = \sum_k x_k^2$$

onde:

x = frequência do alelo k na população

e a probabilidade de não identidade, usualmente heterozigosidade, ou diversidade genética é dada por:

$$H = 1 - J$$

ao nível de subpopulação, a identidade é dada por:

$$J_i = \sum_k x_{ik}^2$$

e ao nível populacional:

$$J_T = \sum_k x_{.k}^2$$

onde:

$x_{.k}$ = média ponderada da frequência do alelo k entre as subpopulações

Desta forma, considerando s subpopulações, J_T pode ser escrito como:

$$J_T = (\sum J_i + \sum_{i \neq j} J_{ij}) / s^2$$

onde:

$$J_{ij} = \sum_k x_{ik} x_{jk}$$

sendo:

$x_{ik} x_{jk}$ = frequência do alelo k nas populações I e j, respectivamente

Assim, a diversidade mínima entre populações (equivalente à denominada distância genética mínima, conforme NEI, 1987) pode ser dada por:

$$D_{ij} = H_{ij} - (H_i + H_j)/2$$

onde :

$$H_{ij} = 1 - J_{ij}$$

Desta forma J_T pode ser escrito como:

$$J_T = (\sum J_i)/s - (\sum_i \sum_j D_{ij}) / s^2$$

ou

$$J_T = J_S - D_{ST}$$

e, considerando

$$H_T = 1 - J_T \quad \text{e} \quad H_S = 1 - J_S$$

então,

$$H_T = H_S + D_{ST}$$

sendo a relação entre a heterozigosidade total e a heterozigosidade entre populações definida como G_{ST} :

$$G_{ST} = D_{ST} / H_T$$

Para locos com dois alelos, pode ser demonstrado, segundo NEI (1973, p. 3322), que:

$$H_T = 2x(1-x)$$

e

$$D_{ST} = 2 \sigma_x^2$$

assim,

$$G_{ST} = \sigma_x^2 / [x (1-x)]$$

portanto, por definição, G_{ST} equivale a F_{ST} . Mesmo para alelos múltiplos, conforme S. Wright (citado em NEI, 1973), G_{ST} equivale a F_{ST} ponderado para todos os alelos. Essa equivalência foi demonstrada posteriormente em NEI (1977).

Os estimadores para H_T , H_S e D_{ST} são descritos em NEI (1987), como:

$$\hat{H}_S = 2n (1 - \sum_i x_i^2) / (2n-1)$$

$$\hat{H}_T = 1 - \sum_i x_i^2 + \hat{H}_S / (2ns)$$

onde

n = número de indivíduos amostrados

s = número de subpopulações

x_i = média ponderada da frequência do alelo k entre as subpopulações

$\sum_i x_i^2$ = média do somatório da frequência alélica quadrada entre as subpopulações

Contudo, COCKERHAM e WEIR (1993, p. 863) não consideram G_{ST} como estimador de F_{ST} . Os autores mencionados (1984 e 1993), discutem a

utilização de diferentes modalidades de obtenção do F_{ST} , chamando a atenção para as diferenças no uso de F_{ST} , G_{ST} e θ como parâmetros ou estatísticas. Segundo os mesmos, grande parte dos trabalhos desconsidera o processo amostral associado à obtenção das informações, implicando na introdução de vieses desnecessários às estimativas. WEIR e COCKERHAM (1984, p. 1362) mencionam que vários autores se preocupam com a remoção dos vieses em suas estimativas, contudo, empregam apenas correções envolvendo termos que subtraem o recíproco do tamanho amostral, como o proposto em WORKMAN e NISWANDER (1970); essa abordagem, segundo os autores, é insuficiente para reduzir os vieses do processo amostral em amostras pequenas. Assim, os mesmos recomendam o emprego das estimativas propostas para os coeficientes de coancestralidade, pois estas consideram de forma mais adequada o processo amostral, gerando valores com menor viés, como indicam as simulações realizadas em WEIR e COCKERHAM (1984) e COCKERHAM e WEIR (1993).

Nos casos em que a amostragem é grande, ou seja, quando $1/n$ (com n igual ao número de indivíduos amostrados) pode ser ignorado, as estimativas de θ , F e f , não diferem daquelas discutidas em NEI (1977) para F_{ST} , F_{IT} e F_{IS} , conforme WEIR e COCKERHAM (1984), e, por extensão, de G_{ST} a partir das estimativas não viesadas das identidades genéticas de NEI (1978, 1987).

Assim, parece razoável a utilização da abordagem proposta por WEIR e COCKERHAM (1984), WEIR (1990a) e VENCovsky (1992) em qualquer situação, ficando o emprego das estimativas de G_{ST} restrito às situações com amostras grandes.

Apesar da controvérsia, estimativas de divergência via G_{ST} têm sido largamente empregadas, bem como a equivalência entre G_{ST} e F_{ST} ou θ e F_{ST} , especialmente em populações naturais.

HAMRICK e GODT (1990) analisam vários estudos com plantas, utilizando a abordagem de NEI (1973), uma vez que esta tem sido a mais empregada; os resultados mostraram como valores médios: $H_T = 0,31$; $H_S = 0,23$ e $G_{ST} = 0,224$. Em média, por espécie, foram analisadas 12,7 populações com 16,5 locos. As análises indicam, como em estudos anteriores (HAMRICK et al., 1979; LEVELESS e HAMRICK, 1984), que espécies perenes de vida longa, com fecundação cruzada e de fase final de sucessão polinizadas pelo vento, apresentam maior variação dentro e menor entre populações, do que espécies com outras combinações de categorias. Neste estudo, as 41 espécies tropicais analisadas apresentaram valores médios de H_T e H_S (0,28 e 0,23; respectivamente) similares às demais (temperadas, boreais e temperada/tropicais); entretanto, apresentam G_{ST} (0,17) superior às boreais, não diferindo das demais categorias.

Uma análise mais detalhada pode ser feita, para 32 espécies tropicais já estudadas, separando as abordagens G_{ST} , F_{ST} e θ , como nas Tabelas 3 e 4.

Os estudos realizados empregando a abordagem de NEI (1973, 1987) (Tabela 3) revelam um valor médio para G_{ST} de 0,187 (20 espécies), ou 0,124 (17 espécies arbóreas ou arbustivas). Uma tendência de reduzida divergência entre populações fica ressaltada, quando se retira *Lisianthus skineri* ($G_{ST} = 0,903$; SYSTMA e SCHAAL, 1985) da estimativa da média entre espécies arbóreas e arbustivas, ficando G_{ST} em 0,075.

Tabela 3 Estrutura genética, abordagem pela análise de populações subdivididas de NEI (1973), em populações naturais de espécies tropicais. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

Espécie	N.p*.	H _T	H _S	G _{ST}	Nm	Referência
<i>Aghatis borneensis</i>	5	0,122	0,106	0,140	1,26	Bornéo / KITAMURA e RAHMAN (1992)
<i>Bertholletia excelsa</i>	2	0,190	0,183	0,037	3,35	Amazônia / BUCKLEY et al. (1988)
<i>Stemonoporus obtusifolius</i>	4	0,342	0,298	0,163	1,96	Sri Lanka / MURAWSKI e BAWA (1994)
<i>Carapa guianensis</i>	9	0,328	0,313	0,046	4,1	Costa Rica / HALL et al. (1994)
<i>Phoenix dactylifera</i>	4	0,436	0,393	0,067		Argélia / BENNACER et al. (1991)
<i>Hemionitis palmata</i>	9	0,049	-	0,698	0,102	Amér. Central / RANKER (1992)
<i>Lisianthus skinneri</i>	7	0,526	0,052	0,903	0,01	Panamá / SYSTMA e SCHAAL (1985)
<i>Aechmea magdalenae</i>	9	0,363	0,258	0,356	0,43	Panamá / MURAWSKY e HAMRICK (1990)
<i>Acacia mangium.</i>	11	0,025	-	0,311		Austrália / MORAN et al (1989)

Tabela 3 (continuação)

Espécie	N.p.	H _T	H _S	G _{ST}	Nm	Referência
<i>Myracrodruom urundeuva</i>	2	0,452	0,436	0,036	3,351	Brasil / MORAES (1992)
<i>Hevea brasiliensis</i>	2	0,336	0,335	,0003	416,1	Brasil / PAIVA et al. (1994a)
<i>Eichornia paniculata</i>	10	0,15	0,09	0,57		Brasil / GLOVER e BARRET (1987)
<i>Quaribea asterolepis</i>	3	0,374	0,365	0,021	5,18	Panamá (BCI) /
<i>Alseis blackiana</i>	3	0,423	0,412	0,043	2,47	LOVELESS e HAMRICK
<i>Acalypha diversifolia</i>	3	0,378	0,344	0,094	1,07	(1987)
<i>Sorocea afinis</i>	3	0,323	0,307	0,047	2,25	
<i>Swartzia simplex</i>	3	0,358	0,337	0,035	3,02	
<i>Psychotria horizontalis</i>	3	0,290	0,277	0,039	2,74	
<i>Hybanthus prunifolius</i>	3	0,351	0,335	0,041	2,30	
<i>Rinorea sylvatica</i>	3	0,318	0,236	0,083	1,22	

*Np = número de populações estudadas

Tabela 4 Estrutura genética, abordagem pelas estatísticas F de WRIGHT (1951), em populações naturais de espécies tropicais. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

Espécie	Np**	F _{IS}	F _{IT}	F _{ST}	Nm	Referência
<i>Astrocarium mexicanum</i>						México / EGUIARTE et
Adultos	4	-0,42	-0,036	0,039	3,41	al. (1992)
Progênes	4	-0,19	-0,12	0,009		
<i>Piper amalago</i> *	5	0,242	0,319	0,103		Costa Rica / HEYWOOD e FLEMING (1986)
<i>Psychotria faxlucens</i>						México / PÉREZ-
Adultos	2	0,133	0,160	0,031		NASSER et al. (1993)
Progênes	2	0,115	0,138	0,026		
<i>Tillandsia recurvata</i>	7	1,00	1,00	0,907		México / SOLTIS et al.
<i>T. ionantha</i>	3	0,056	0,097	0,043		(1987)
<i>Cariniana legalis</i> *	2	-0,11	-0,05	0,053	1,13	Brasil / HERRIT (1991)
<i>Cordia trichotoma</i> *	2	0,006	0,007	,0004	312,4	
<i>Joanesia princeps</i> *	2	-0,02	0,058	0,069	1,68	
<i>Cecropia obtusifolia</i>	8	0,034	0,061	0,029	24,9	Méx./ALVAREZ-
						BUYLLA e GARAY (1994)
<i>Echornia paniculata</i> *	10	0,088	0,384	0,324		Brasil / GLOVER e BARRET (1987)
<i>Hevea brasiliensis</i> *	2	0,336	0,335	0,03		Brasil / PAIVA et al. (1994b)
<i>Myracrodruom urundeuva</i> *	2	0,495	0,520	0,049		Brasil / MORAES (1992)

* empregando os estimadores de WEIR e COCKERHAM (1984)

**Np = número de populações estudadas

Para as espécies tropicais onde os estudos empregaram estimativas de F_{ST} , conforme WRIGHT (1951), usando os estimadores propostos por NEI (1987), ou com base em WEIR e COCKERHAM (1984), mencionadas na Tabela 4, os valores médios foram de 0,137 (considerando as 12 espécies), ou 0,042 (9 espécies arbóreas ou arbustivas). Novamente fica ressaltada a reduzida divergência entre populações para a maioria das situações.

2.4. Taxa de Cruzamento

O sistema reprodutivo afeta diretamente a estrutura e dinâmica das populações naturais (BROWN, 1978; RITLAND e JAIN, 1981) e mostra-se entre os fatores mais importantes na determinação da variação existente entre espécies em relação à estrutura genética, como demonstraram as análises realizadas por HAMRICK et al, 1979 e HAMRICK e GODT (1990). Assim, sua caracterização e, especialmente, a da taxa de cruzamento (t), faz-se necessária para o estudo da dinâmica dos alelos em populações naturais ou artificiais, tanto em programas de melhoramento, quanto para definição de estratégias de manejo e conservação.

A taxa de cruzamento, bem como o fluxo gênico, trazem uma perspectiva dinâmica aos estudos de estrutura genética em populações naturais.

As estimativas da taxa de cruzamento têm sido obtidas a partir da relação

$$t = (1-f) / (1+f)$$

dada por WRIGHT (1921), sendo "f" a estimativa da endogamia existente ao nível de indivíduo. Esta estimativa pode ser obtida a partir do índice de fixação, estimado loco a loco, obtendo-se uma média da taxa de cruzamento aparente (VENCOVSKY, 1992), como em MARCON (1988), MORAES (1992) e PAIVA et al. (1994b).

Contudo, o emprego de modelos multilocos permitem a obtenção de estimativas mais adequadas da taxa de cruzamento, pois levam em consideração as combinações genótípicas envolvendo todos os locos. Assim, BROWN e ALLARD (1970) apresentam um modelo multilocos para obtenção da taxa de cruzamento; bem como, posteriormente, outros autores, como CLEG et al (1978), SHAW et al. (1980) e RITLAND e JAIN (1981). Destes, o modelo proposto por RITLAND e JAIN (1981) vem sendo o mais empregado pelos trabalhos recentes. O modelo está disponível no programa MLT (RITLAND, 1990), o qual agrega a estimativa de genótipos maternos, quando estes não são fornecidos, empregando o método proposto em BROWN e ALLARD (1970).

O modelo multilocos de RITLAND e JAIN (1981) se fundamenta em que as progênes de um genótipo materno representam um conjunto de genótipos derivados de óvulos, que se cruzam numa probabilidade t , com um conjunto de pólenes com frequências alélicas p e, se autofecundam, numa probabilidade $(1-t)$. Pressupondo, conforme RITLAND e JAIN (1981, p. 38), a inexistência de: mutação, seleção após fertilização, ligação entre os locos analisados, cruzamentos preferenciais e variação nas frequências alélicas do conjunto de pólenes. Assim, implica na necessidade do fornecimento dos genótipos maternos, além das progênes. Quando os genótipos maternos não são fornecidos diretamente, os mesmos são estimados conforme mencionado anteriormente.

O processo de obtenção das estimativas tem implícito um equilíbrio de endogamia (RITLAND e JAIN, 1981; RITLAND e EL-KASSABY, 1985), equivalente ao equilíbrio de Wright, com f dependente de t , envolvendo um processo matricial:

$$P = (1-t) S + t T$$

onde:

P = matriz de probabilidades de genótipos multilocos nas progênes

S = matriz de probabilidades nas progênes, por autofecundação

T = matriz de probabilidades nas progênes, por cruzamento

Conforme RITLAND e JAIN (1981), a matriz de genótipos multilocos nas progênes (observada) é estabelecida inicialmente (P) e, posteriormente, esta matriz de genótipos multilocos é maximizada através de uma função log de máxima verossimilhança, onde P é função de t e p . O processo permite a obtenção da frequência de alelos em óvulos e pólenes, pela maximização da matriz T . Em geral várias interações são necessárias para convergência, na medida do número de locos empregados. Ocasionalmente não há convergência, especialmente quando há quebra nos pressupostos (principalmente por seleção ou cruzamentos preferenciais).

As simulações realizadas pelos autores mostram que o viés, com seleção ou cruzamentos preferências, é reduzido quando são empregados 4 ou mais locos. Também a variância da estimativa de " t " fica reduzida com o aumento no número de indivíduos por progênes (mais que 10 indivíduos, segundo RITLAND e EL-KASSABY, 1985) e emprego de 4 a 5 locos, para situações em que a taxa de

indivíduos (em termos totais) e o fornecimento dos genótipos maternos, para obtenção de estimativas mais consistentes.

Além disso, a comparação entre a média das estimativas de locos simples ($\hat{t}_s$) e a estimativa multilocos ($\hat{t}_m$) permite avaliar a ocorrência de cruzamentos entre aparentados, possibilitando a caracterização de ocorrência de endogamia através dessa via, conforme discutem RITLAND e JAIN (1981) e RITLAND e EL KASSABY (1985).

Para espécies tropicais, vários trabalhos recentes têm apresentado estimativas da taxa de cruzamento (Tabela 5). Os valores, em geral, se mostram elevados (não diferentes de 1,0), como em *Astrocarium mexicanum* (EGUIARTE et al., 1992) e *Psychotria faxlucens* (PEREZ-NASSER et al., 1993), entre outras.

Valores intermediários têm sido obtidos em poucas espécies, como *Cavanillesia platanifolia*, uma espécie que ocorre em baixa densidade, (MURAWSKY et al., 1990) e *Ceiba pentandra* (MURAWSKY e HAMRICK, 1992a). Também para *Hevea brasiliensis* (PAIVA et al., 1994b), *Myracrodruon urundeuva* (MORAES, 1992) e *Stylosantes humilis* (herbácea, colonizadora; MARCON, 1988), foram obtidos valores intermediários; contudo, estes autores não empregaram estimativas multilocos, o que em geral produz valores subestimados, pois as estimativas da taxa de cruzamento aparente não consideram as combinações genotípicas.

Tabela 5. Taxa de Cruzamento em populações naturais de espécies tropicais.
Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

<i>Espécie</i>	local	ano	ts*	tm	St	n	Referência
<i>Bertholletia excelsa</i>			0,799	0,849	0,03	2	O'MALLEY et al. (1988)
<i>Astrocarium</i>	LT-B	1985	0,956	0,933	0,174	2	EGUIARTE et al.
<i>mexicanum</i>	LT-A	1987	1,077	1,050	0,066	5	(1992)
	LT-B	1987	1,078	0,992	0,039	5	
	LT-C	1987	1,070	1,018	0,063	5	
	LTC'	1987	1,068	0,985	0,065	5	
	LT-B	1988	1,045	1,007	0,053	5	
<i>Psychotria faxlucens</i>	LT1	1987	0,996	1,008	0,122	6	PEREZ-NASSER et
	LT2	1987	0,959	1,025	0,106	6	al. (1993)
<i>Piper amalago (a)</i>		1983	0,578			1	HEYWOOD e FLEMING (1986)
<i>Stemonoperus</i>		1991	0,889	0,844	0,021	6	MURAWSKY e
<i>oblongifolius</i>							BAWA (1994)
<i>Carapa guianensis</i>	LS	1992	0,932	0,967	0,022	5	HALL et al. (1994)
	GF	1991	1,000	0,986	0,028	5	
<i>Pithecellobium</i>	LS		0,937	0,951	0,021	4	O'MALLEY e
<i>pedicelare</i>							BAWA (1987)

Tabela 5 (continuação)

<i>Espécie</i>	local	ano	ts*	tm	St	n	Referência
<i>Cavanillesia</i>	BCI	1987	0,524	0,569	0,024	4	MURAWSKY et al.,
<i>platanifolia</i>	BCI	1988	0,440	0,347	0,025	5	1990
	BCI	1989	0,195	0,213	0,052	5	
	Daric	1990	0,608	0,661	0,074		
<i>Quaribea astrelopsis</i>	BCI	1987	0,97	1,008	0,01	5	MURAWSKY et al.,
							1990
<i>Ceiba pentandra</i>	BCI	1989	0,659	0,689	0,03	6	MURAWSKY e
							HAMRICK, 1992a
<i>Platypodium elegans</i>	BCI L	1988		0,924	0,043	10	MURAWSKI e
	BCIH	1989		0,898	0,043	10	HAMRICK (1991)
<i>Tachigali versicolor</i>	BCI			0,937	0,044	2	
<i>Beilschmedia</i>							
<i>pendula</i>	BCI			0,918	0,058	3	
<i>Trichilia tuberculata</i>	BCI			1,077	0,028	3	
<i>Brosimum alicastrum</i>	BCI			0,875	0,035	7	
<i>Sorocea affinis</i>	BCI L			1,089	0,045	5	
	BCIH			0,969	0,020	5	
<i>Dipteryx oleifera</i>	BCI			0,074	0,07		

Tabela 5 (continuação)

<i>Espécie</i>	local	ano	ts*	tm	St	n	Referência
<i>Hevea brasiliensis</i>			0,64			4	PAIVA et al. (1994b)
(a)							
<i>Myracrodruom</i>			0,34			3	MORAES (1992)
<i>urundeuva</i> (a)							
<i>Stylosanthis humilis</i>	mata		0,25			5	MARCON (1988)
(a)	agrest		0,31			5	
	sertão		0,38			5	
<i>Bauhinia forficata</i>		1993	0,916	0,982	0,034	4	SANTOS (1994)
<i>Cedrella fissilis</i>		1993	0,75	0,92	0,05	10	GANDARA (1995)
<i>Cecropia obtusifolia</i>	LTF1	1989	0,98	0,974	0,02	8	México/ALVAREZ- BUYLLA e GARAY (1994)

(a) taxa de cruzamento aparente

*ts = média dos locos individuais, empregando estimador de RITLAD e JAIN (1981)

tm = taxa de cruzamento multilocos, empregando estimador de RITLAD e JAIN (1981)

St = desvio padrão da estimativa multilocos

nl = número de locos empregados

Especial ênfase tem sido dada à caracterização das variações existentes, associadas com variações de ambiente (anos, locais) e com a densidade de floração. Assim, em *Astrocarium mexicanum*, EGUIARTE et al. (1992) caracterizaram pequenas diferenças entre os locais (parcelas) e anos de amostragem. Resultado similar foi obtido por PEREZ-NASSER et al. (1993) para *Psychotria faxlucens*, e por HALL et al. (1994) para *Carapa guianensis*. Para *Cavanillesia plantanifolia*, contudo, as variações foram mais expressivas (Tabela 5), e mostraram-se associadas às densidades de floração, revelando uma relação direta (MURAWSKY et al., 1990).

A associação entre densidade de floração e taxa de cruzamento também foi discutida, considerando diferentes espécies, por MURAWSKY e HAMRICK (1991). Os resultados indicaram contribuições heterogêneas de frequências alélicas em grãos de pólen, sugerindo a ocorrência de cruzamentos não aleatórios como principal consequência desta associação.

Além disso, diversos trabalhos (MURAWSKI et al., 1990; MURAWSKI e HAMRICK, 1991, 1992a,b; GANDARA, 1995) têm revelado heterogeneidade de frequências alélicas entre pólen e óvulo, indicando que a ocorrência de cruzamentos não aleatórios é um evento relativamente comum em espécies tropicais.

2.5. Fluxo Gênico e Tamanho de Vizinhança

"Fluxo gênico é um termo coletivo que inclui todos os mecanismos que resultam no movimento de alelos de uma população para outra..." (SLATKIN, 1985).

Neste sentido, o fluxo gênico está entre os eventos que melhor caracterizam a dinâmica da movimentação de alelos em populações naturais, pois implica na quantificação deste movimento entre populações, bem como na caracterização dos mecanismos envolvidos.

FUTUYMA (1992) descreve quatro modelos básicos de fluxo gênico: a) continente-ilha, onde o movimento é unidirecional de uma população grande para outra menor e/ou isolada ou para colonização; b) ilhas, onde a migração ocorre ao acaso entre um grupo de pequenas populações bem definidas; c) alpondras (ou "stepping-stone") onde as populações trocam migrantes entre populações vizinhas; d) isolamento por distância, onde o fluxo ocorre entre grupos vizinhos, (eventualmente sobrepostos), em uma população contínua.

As implicações e efeitos do fluxo gênico têm sido discutida no âmbito das suas consequências evolutivas por EHLICH e RAVEN (1969) e GRANT (1980). Os autores discutem a importância relativa da migração e seleção como forças de coesão e/ou disrupção entre as populações, ficando ressaltada a importância dos eventos casuais no processo.

LEVIN e KESTER (1974) e SLATKIN (1985) apresentam resultados de vários trabalhos com diferentes espécies e discutem metodologias que vêm sendo empregadas para obtenção de estimativas do fluxo gênico. As metodologias empregadas envolvem medidas diretas e indiretas da movimentação dos alelos.

Medidas diretas da distância de transporte dos grãos de pólen e das sementes, empregando a relação proposta por LEVIN e KESTER (1969, 1971):

$$N_e = 12,6 (t \sigma_p^2/2 + \sigma_s^2/2) d$$

onde:

N_e = tamanho de vizinhança

t = taxa de cruzamento

σ_p^2 = variância das distâncias de dispersão do pólen

σ_s^2 = variância das distâncias de dispersão de sementes

d = densidade demográfica (número de indivíduos por unidade de área)

com eventuais adaptações, como discutido em RICHARDS (1986).

A relação mencionada se fundamenta na discussão de WRIGHT (1943, 1946), onde o autor propõe que o tamanho de vizinhança (N) é o número de indivíduos num círculo cujo raio é igual a duas vezes o desvio padrão da dispersão de alelos (σ_a) por geração por população. Assim,

$$N = \pi 4 \sigma_a^2 = 12,6 \sigma_a^2$$

As medidas indiretas se fundamentam na relação entre a taxa de migração (m) e a divergência entre populações, indicando uma relação inversa entre a divergência e a migração, considerando um modelo de ilhas:

$$\sigma_q^2 / q (1-q) = 1 / (4Nm + 1) \text{ WRIGHT (1931)}$$

A disponibilidade de marcadores genéticos, como as alozimas, permitiu a aplicação do proposto por WRIGHT (1951); assim, como:

$$F_{ST} = \sigma_q^2 / q (1-q)$$

então,

$$F_{ST} = 1 / (4Nm + 1)$$

CROW e AOKI (1984), empregando G_{ST} e pressupondo uma taxa de mutação desprezível em relação a taxa de migrantes, agregam o número de populações envolvidas na estimativa de divergência para obtenção de uma estimativa mais adequada do fluxo gênico:

$$G_{ST} = 1 / (4Nm \alpha + 1)$$

onde :

$$\alpha = [n / (n-1)]^2$$

sendo n o número de populações amostradas.

Desta forma, é possível empregar G_{ST} , em lugar de F_{ST} , conforme CROW e AOKI (1984) e SLATKIN e BURTON (1989).

A relação mencionada tem sido intensamente utilizada para obtenção de estimativas dos níveis de fluxo gênico entre populações naturais de várias espécies vegetais (GOVINDARAJU, 1988), ou exclusivamente em arbóreas (GOVINDARAJU, 1989).

SLATKIN e BARTON (1989) discutem a utilização de três métodos distintos para obtenção de estimativas de fluxo gênico. O primeiro, a) a partir de estimativas da divergência genética entre populações; o segundo, b) com base na frequência de alelos raros (BARTON e SLATKIN, 1986); e o terceiro, c)

empregando estimadores de máxima verossimilhança. Os autores concluem que a utilização de estimativas da divergência genética para caracterização dos níveis de fluxo gênico é um método tão eficiente quanto os demais; sendo robusto suficiente para obtenção de estimativas razoáveis mesmo quando em situações onde o modelo de fluxo gênico é contínuo, como o isolamento por distância, ou quando existem efeitos de seleção. SLATKIN e BARTON (1989) discutem ainda a utilização de diferentes medidas de divergência, como o G_{ST} (NEI, 1973) e os coeficientes de coancestralidade (WEIR e COCKERHAM, 1984), concluindo, a partir de simulações, que ambos apresentam resultados similares. Entretanto, COCKERHAM e WEIR (1993) apontam equívocos nas simulações realizadas por SLATKIN e BARTON (1989) e demonstram a maior adequação dos coeficientes de coancestralidade para obtenção destas estimativas, pois estes estimadores ponderam aspectos do processo amostral, como número de populações e número de indivíduos por população, reduzindo eventuais vieses decorrentes deste processo.

SLATKIN e BARTON (1989) e EGUIARTE et al. (1993) chamam atenção para a maior adequação, no sentido biológico, da utilização do conceito de tamanho de vizinhança na discussão relativa ao fluxo gênico em espécies onde as populações se organizam em modelos contínuos (isolamento por distância). Segundo SLATKIN e BARTON (1989)

"Uma das maneiras de quantificar o fluxo gênico é com parâmetros que descrevem o movimento de gametas ou indivíduos, independentemente do tamanho da população. Nos modelos de ilha e alpondras, este parâmetro é m , a probabilidade de cada gameta ser um migrante. Em modelos como látice ou contínuos (isolamento por distância), este parâmetro é σ , o desvio padrão da distância de movimento de cada gameta em qualquer direção. ...

...Outra maneira de quantificar o fluxo gênico é através da do número de gametas ou indivíduos que se movem. No modelo de ilhas, este número é dado por N_m , enquanto que em modelos contínuos, este número é o tamanho de vizinhança N_b . "

Os autores demonstram que a relação entre N_b e N_m pode ser dada por:

$$N_b = 2\pi N_m$$

Em espécies tropicais, os valores obtidos para N_m (Tabelas 3 e 4) têm se mostrado, em geral, superiores a 1,0. Segundo WRIGHT (1951), quando $N_m \geq 1,0$; ou seja, quando um ou mais indivíduos migram por geração, os efeitos da migração são suficientes para contrapor os efeitos da deriva, e, portanto, impedem a divergência entre populações por essa via.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Características das áreas de coleta de amostras foliares e sementes

O presente trabalho foi conduzido a partir da amostragem de plantas localizadas em duas regiões geográficas distintas. A primeira localizada no Médio Vale do Rio Itajaí-Açu (Município de Blumenau, Estado de Santa Catarina) e a segunda no Vale do Rio Ribeira do Iguape (Município de Sete Barras, Estado de São Paulo). Em ambas as regiões foram estabelecidas áreas de coleta de amostras foliares e de sementes, em gradientes altitudinais, visando detectar a existência de variações associadas a este fator. Assim, cada área amostrada ficou definida como uma população de trabalho, de forma que o termo população será empregado para definir o grupo de plantas, representado pelas amostras foliares ou de sementes, de uma determinada altitude em cada um dos locais de coleta.

3.1.1. Região do Médio Vale do Itajaí-Açu

Na região do Médio Vale do Itajaí-Açu as amostras foliares e sementes foram obtidas na Fazenda Faxinal, localizada no Município de Blumenau - Santa Catarina, junto às nascentes do Rio Garcia (afluente do Rio Itajaí-Açu), situada entre

os paralelos 27° 04', e 27° 05', Sul e os meridianos 49° 05', e 49° 10', a Oeste de Greenwich (Figura 1 - B).

O clima da região é do tipo Cfa - mesotérmico úmido com verão quente (IDE et al. 1980), com precipitação anual entre 1600 e 1800 mm, bem distribuídos, apresentando entre 120 e 140 dias de chuva durante o ano e umidade relativa entre 75 e 80 %, segundo ORSELLI (1986). De acordo com o mesmo autor, a região do Vale do Itajaí apresenta uma temperatura média anual entre 16 e 18°C, tendo a temperatura média do mês de janeiro (mês mais quente) uma variação entre 20 e 22°C e a média do mês de julho (mês mais frio) entre 12 e 14°C.

O solo da região é um Cambissolo Álico (MOSER et al., 1986). A topografia local pode ser classificada como ondulada a fortemente ondulada, com as altitudes dentro da Fazenda Faxinal variando entre 400 e 900 metros. A área específica de amostragem apresenta uma variação entre 450 e 690 metros acima do nível do mar.

A vegetação local, segundo KLEIN et al. (1986) e VELOSO et al. (1991), se caracteriza como sendo de Floresta Ômbrófila Densa Montana.

Dentro da Fazenda Faxinal foi escolhido um local com cobertura florestal natural (original), não submetida a exploração de madeira e de palmito. Neste local foram estabelecidas três áreas de coleta contíguas, num mesmo vale (Ribeirão Jacutinga, afluente do Rio Garcia), com altitudes médias de 450, 550 e 650 m, denominados de SC450 (Santa Catarina 450), SC550 e SC650, respectivamente.

Na área localizada a 650 metros de altitude, a amostragem ficou circunscrita aos 5,44 hectares (160 x 340 m) demarcados por REIS, A. (1995).

Nas três áreas estabelecidas (três populações) foram coletadas amostras foliares e sementes (progênies) de indivíduos adultos tomados aleatoriamente, conforme Tabela 6. A aleatoriedade foi estabelecida sem critérios de distância mínima, assim, podiam compor a amostra indivíduos próximos (vizinhos) ou não, desde que fossem reprodutivos.

Tabela 6. Características das populações de *Euterpe edulis* amostradas. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

População	Área da *	Densidade	Número	Número	Amostra	Amostra
	amostra	reprod. **	Fem.***	Masc.***	Adultos	Progênies
SC650	6	54	324	443	23	17
SC550	8	54	432	680	27	11
SC450	10	54	540	745	23	12
SPS250	2	262	524	996	26	16
SPS100	5	113	565	791	26	11
SPS350	5	113	565	791	26	18
SPL650	4	200	800	1200	22	22
SPL350	5	113	565	791	25	-

*área aproximada de abrangência da amostra (ha)

**número de indivíduos reprodutivos por hectare. a partir de REIS, A. (1995), para Blumenau, e de FANTINI et al (1993) e RIBEIRO et al (1994) para Saibadela e Limão

***Total de indivíduos reprodutivos estimados para a área de coleta (receptores de pólen - Fem) e total de indivíduos reprodutivos que poderiam contribuir com gametas masculinos (Masc - doadores de pólen) (área de abrangência Masc = aproximadamente uma faixa de 50 m em torno da área da coleta)

3.1.2.Região do Vale do Rio Ribeira do Iguape

Na Região do Vale do Rio Ribeira do Iguape as coletas foram realizadas na Fazenda Intervalles da Fundação para a Conservação e Produção Florestal do Estado de São Paulo da Secretaria de Meio Ambiente do Estado de São Paulo, localizada no Município de Sete Barras (SP). O local de coleta fica situado entre os paralelos 24 13' e 24 14' Sul, e entre 48 04' e 48 06' a Oeste de Greenwich (Figura 1 - S). A Fazenda Intervalles possui 38.354 ha e está interligada a outras três unidades de conservação (Parque Estadual de Carlos Botelho, Estação Ecológica do Xitué e Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira).

O clima da região é do tipo Cfa - mesotérmico úmido de verão quente, com temperatura média do mês mais quente superior a 22°C e do mês mais frio entre 3 e 18°C; apresentando mais de 30 mm de chuvas no mês mais seco e uma precipitação média em torno de 2000 mm, sem estiagem (BRASIL, 1979).

O solo na região é classificado como Podzólico Vermelho Amarelo (BRASIL, 1979), com relevo ondulado e forte ondulado; e as altitudes dentro da Fazenda Intervalles variando entre 100 e 900 m (GUIX et al. ,1992).

A cobertura vegetal é característica da Floresta Ombrófila Densa (Floresta Tropical Atlântica), sob condições primárias, com histórico de pouca ou nenhuma perturbação antrópica.

Dentro da Fazenda Intervalles foram estabelecidos dois locais de estudo. O primeiro, denominado Saibadela, localizado na Bacia do Rio Saibadela (afluente do Rio Ribeira do Iguape), onde foram estabelecidas três áreas de coleta contíguas, em altitudes médias de 100, 250 e 350 m, denominadas SPS100 (São Paulo/Saibadela 100), SPS250 e SPS350, respectivamente. O segundo local,

denominado Limão, foi estabelecido no Vale do Rio São Pedro, distando aproximadamente 9 km do primeiro local, onde foram definidas duas áreas de coleta, a 350 e 700 m de altitude média, denominadas SPL350 (São Paulo/Limão 350) e SPL700 respectivamente. Entre os locais havia cobertura florestal contínua.

Na área localizada a 250 m na Bacia do Rio Saibadela, a amostragem ficou restrita à área de produção de sementes (1,8 ha) da Fazenda Intervales, descrita em FANTINI et al. (1993)

Nas cinco áreas (cinco populações) estabelecidas foram coletadas amostras foliares e sementes (progênes) de indivíduos adultos tomados aleatoriamente, conforme Tabela 6.

O estabelecimento da estratégia de amostragem nas duas regiões, com locais distintos, em uma delas, e com populações contíguas em cada local, permite caracterizar a estrutura e avaliar os níveis de fluxo gênico em diferentes situações. Assim, as populações contíguas (três em Blumenau e três em Saibadela) permitem avaliar divergências relativas a pequenas distâncias; os dois locais (Limão e Saibadela) amostrados na Fazenda Intervales, sob cobertura florestal contínua, permitem avaliar divergências e fluxo a maiores distâncias, sem isolamento geográfico; enquanto que a comparação entre as duas regiões, permite caracterizar a divergência em populações isoladas geograficamente ou por distâncias muito grandes (mais de 500 km). Em todas as situações o modelo básico pressuposto é o de isolamento por distância, pois, originalmente o palmitreiro aparecia no sub-bosque de quase toda a área coberta pela Floresta Tropical Atlântica em grande abundância (VELOSO e KLEIN, 1957, 1959; PEDROSA MACEDO et al., s.d.), e o tempo ocorrido desde o início da devastação da Floresta Tropical Atlântica, com conseqüente fragmentação das populações (últimos 50 anos), não deve ter permitido

a passagem de mais do que uma geração, especialmente nas áreas em que foram realizadas as coletas.

3.2.Caracterização Genética das Populações em Estudo

A caracterização genética foi realizada empregando-se marcadores alozímicos, revelados a partir de eletroforese em gel de amido, seguindo as recomendações de KEPHART (1990), ALFENAS et al. (1991) e FERRAZ et al. (1994).

3.2.1.Tecidos para Eletroforese de Alozimas

As análises de eletroforese de alozimas foram realizadas utilizando-se tecidos foliares de plântulas e de indivíduos adultos. A sistemática de coleta, transporte e armazenagem dos folíolos foi determinada a partir de avaliações preliminares, procurando-se estabelecer uma metodologia que não alterasse os padrões de atividade enzimática dos tecidos empregados.

Para as análises das progênes foram coletados folíolos de plantas com aproximadamente 12 meses após a semeadura em areia, cultivadas sob telado, com cobertura de sombrite (50%). Os folíolos coletados eram imediatamente submetidos a extração, ou armazenados em geladeira (5 a 10° C) por até 3 semanas.

Nas plantas adultas, amostradas nas áreas de coleta, foram obtidos folíolos, os quais eram acondicionados em sacos plásticos e estes em recipientes

com gelo para transporte até o laboratório. Uma vez no laboratório eram mantidos em geladeira (5 a 10° C) até sua utilização (até aproximadamente 4 semanas).

3.2.2.Procedimentos de Extração de Enzimas e Carregamento do Gel

Para extração das enzimas foram empregadas amostras de aproximadamente 20 mg de tecido do limbo foliar, maceradas com aproximadamente 7 mg de Polivinil Polipirrolidona, 10 mg de areia lavada (48 horas em água corrente, 24 horas em ácido nítrico concentrado, seguido de 48 horas em água corrente) e 100 microlitros da solução de extração número 1 de ALFENAS et al. (1991, p 41), modificada pela ausência de 2-Mercaptoetanol (Anexo II).

Os tecidos foram macerados com auxílio de um bastão de vidro, sobre placas de porcelana resfriadas, mantidas sobre barras de gelo durante o processo de extração.

Os extratos de cada amostra eram absorvidos em pedaços de papel filtro (Whatman nº 3), com dimensões de 6 x 10 mm. Após absorção dos extratos, os pedaços de papel eram inseridos no gel lado a lado (até 20 amostras). Nas duas extremidades do gel, eram ainda adicionados pedaços de papel filtro embebidos em solução de azul de bromofenol à 0,1%, para marcação da linha de frente durante a migração.

3.2.3. Tampões de Eletrodo e Gel

O meio suporte utilizado para a eletroforese foi o gel de amido de milho (penetrose 30), à 13%, sendo testados os quatro sistemas de tampão eletrodo/gel, discriminados na Tabela 7.

Durante a migração os géis eram mantidos à temperatura de aproximadamente 5°C (sob condições de geladeira, adicionando-se uma placa de gelo sobre o gel), com corrente constante (20 mA durante os primeiros 20 a 30 minutos e 40 mA após), com voltagem inicialmente de 100 a 150 volts e 300 a 350 volts após passagem da corrente para 40 mA. Os papéis filtro com as amostras eram retirados 20 a 30 minutos após o início da migração. O tempo de corrida era de aproximadamente 7 horas, quando o marcador de bromofenol atingia de 8 a 9 cm de migração.

Após o término da migração, os géis eram cortados em 6 fatias de aproximadamente 1,5 mm de espessura, sendo empregadas as quatro fatias intermediárias para coloração.

3.2.4. Sistemas Enzimáticos Testados e Procedimentos para Coloração

Foram testados 18 sistemas enzimáticos (Tabela 8) nas diferentes camadas do gel, empregando-se as receitas descritas em ALFENAS et al. (1991, p. 133 a 160).

Tabela 7. Sistemas de Tampão eletrodo/gel para eletroforese de enzimas, testados em *Euterpe edulis*. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

Denominação	Tampão eletrodo	Tampão Gel	Referência
Tris-Citrato (TC)	Tris 27g/l Ácido Cítrico 16,52g/l (pH 7,5)	diluição a 3,5 % do Tampão eletrodo	ALFENAS et al. (1991)
Borato (B)	Bórax 0,3 M	Tris 0,012 M Ácido Cítrico 0,036M (2,5%)	BALVEÉ (1988)
Citrato Morfolina (CM)	Ácido Cítrico 7,68 g/l Morfolina (titular até pH 6.1)	diluição 1:20 do Tampão eletrodo	CHELIACK e PITTEL (1984)
Histidina (H)	Histidina 0.05 M pH 6.0	Tris / Ácido Cítrico (pH 6.6)	PAIVA (1992)

O resultado das combinações entre tampões de eletrodo/gel, sistemas enzimáticos e camadas do gel, em termos de resolução, número de locos aparentes e presença de polimorfismos foram os critérios empregados na definição do protocolo para a espécie. Procurou-se a maior nitidez na definição das bandas, considerando-se as quatro camadas disponíveis, de modo a se obter o maior número de locos aparentes numa corrida.

Tabela 8. Sistemas enzimáticos testados em *Euterpe edulis*. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

Enzima	Código	Sigla
Alfa-Esterase	Alfa-EST- E.C.3.1.1.1	α -EST
Beta-Esterase	Beta-EST- E.C.3.1.1.1	β -EST
Glutamato Desidrogenase	GDH - E.C.1.4.1.3	GDH
Leucina Aminopeptidase	LAP - E.C.3.4.11.1	LAP
Shiquimato Desidrogenase	SKDH - E.C.1.1.1.25	SK
Malato Desidrogenase	MDH - E.C.1.1.1.37	MDH
Isocitrato Desidrogenase	IDH - E.C.1.1.1.42	IDH
Fosfatase Ácida	ACP - 3.1.3.2	ACP
Fosfatase Alcalina	ALP - E.C.3.1.3.1	APS
Álcool Desidrogenase	ADH - E.C.1.1.1.1	ADH
Peroxidase	PO - E.C.1.11.1.7	PRX
Fosfoglucomutase	PGM - E.C.2.7.5.1	PGM
Fosfogluose Isomerase	PGI- E.C.5.3.1.9	PGI
6-Fosfogliconato Desidrogenase	6PGD - E.C.1.1.1.44	6PG
Glucose-6-Fosfato Desidrogenase	G6PDH E.C.1.1.1.49	G6P
Glutamato-Oxalacetato Transaminase	GOT - E.C.2.6.1.1	GOT
Glicerato-2 Desidrogenase	G2DH - E.C.1.1.1.29	G2D
Catalase	CAT - E.C.1.11.1.6	CAT

Por loco aparente entende-se cada região do zimograma que apresenta um comportamento aparentemente independente das demais e pode ser interpretada geneticamente ou, que apresenta uma segregação mendeliana aparente, tomando-se em conta a possível estrutura quaternária de cada enzima em questão. A coerência entre genitor feminino (receptor de pólen) e progênie proporciona consistência a essa interpretação.

3.2.5. Interpretação dos Zimogramas

A leitura dos zimogramas era realizada logo após a revelação das isoenzimas, quando as bandas eram desenhadas em filme plástico, mantendo-se as dimensões originais, para mensuração das distâncias de migração. Eram também desenhadas as posições do marcador de bromofenol, para comparações entre géis e obtenção dos valores de R_f , conforme citado por ALFENAS et al. (1991), onde :

$$R_f = d_i/d_b$$

sendo

d_i = distância da origem à banda em questão

d_b = distância da origem até a posição média do marcador de bromofenol

Foi também estimado o RM (migração relativa), conforme CHELIAK e PITTEL (1984), onde :

$$RM = d_i/d_f$$

sendo:

df = distância da origem até a posição da banda mais freqüente.

Logo após desenhados os géis eram fotografados, permitindo assim a disponibilidade de reproduções fiéis dos zimogramas, para eventuais releituras.

3.3. Análise dos Dados

3.3.1. Caracterização da Variação Genética

A variação genética foi caracterizada a partir das estimativas das freqüências alélicas e dos índices de diversidade (heterozigosidade, percentagem de locos polimórficos e número médio de alelos por loco), para cada população individualmente. Além disso, foram comparadas as freqüências alélicas entre populações e gerações.

3.3.1.1. Estimativas das Freqüências Alélicas

A partir da interpretação dos zimogramas e conseqüente definição dos genótipos de cada indivíduo estudado, para os marcadores empregados, foram estabelecidas as freqüências alélicas para cada população pré-definida, tanto para os indivíduos adultos quanto para as progênes, onde:

$$\hat{p}_{ij} = n_{ij}/n_j$$

sendo :

$\hat{p}_{ij}$ = frequência do alelo i na população j

n_{ij} = número de ocorrências do alelo i na população j

n_j = número total de alelos amostrados na população j

Para a obtenção destas estimativas empregou-se o programa BIOSYS-1 (SWOFFORD e SELANDER, 1989).

As frequências alélicas foram comparadas entre populações, tanto para adultos quanto para progênies, e entre gerações, através de testes de contingência, conforme proposto por WORKMAN e NISWANDER (1970), empregando-se também o programa BIOSYS-1. Tais comparações visaram caracterizar eventuais divergências entre as populações e/ou entre gerações, as quais possibilitaram testar a hipótese de existência ou não de divergência entre as populações ($H_0 : F_{ST} = 0$), conforme discutem LI e HORWITZ (1953) e WORKMAN e NISWANDER (1970). Nas situações em que uma classe de frequência esperada apresentou valor inferior a um (1) esta era somada a classe de menor frequência entre as demais, para obtenção do valor de χ^2 , conforme recomendações de GOMES (1990).

3.3.1.2. Estimativas dos Índices de Diversidade

Foram feitas estimativas da porcentagem de locos polimórficos (P), do número médio de alelos por loco (A), das heterozigosidades médias observada (H_o) e esperada (H_e) e dos índices de fixação (F) para as oito populações estudadas, tanto para indivíduos adultos quanto para progênies. Tais índices foram também estimados

agrupando-se as populações por local e os locais por região. As estimativas P, A, Ho e He foram obtidas empregando-se o programa BIOSYS-1 (SWOFFORD e SELANDER, 1989).

A porcentagem de locos polimórficos foi estimada considerando o número de locos que apresentavam o alelo mais freqüente com ocorrência inferior a 95 %, em relação ao número total de locos.

O número médio de alelos por loco foi estimado a partir da média aritmética do número de alelos de cada loco, em cada população, para cada loco, fazendo-se a média aritmética entre locos.

A heterozigosidade média observada (Ho) foi obtida pela média aritmética das proporções do número total de heterozigotos em relação ao número total de indivíduos entre os locos analisados. Enquanto que a heterozigosidade esperada (He) foi obtida por :

$$\hat{H}_e = 2n(1 - \sum \hat{p}_i^2) / (2n - 1) \text{ (NEI, 1978)}$$

onde :

n = número de indivíduos amostrados

fazendo-se a média aritmética entre os locos estudados.

Os índices de fixação foram estimados como desvios da heterozigosidade esperada, assim :

$$\hat{F} = (H_o - \hat{H}_e) / \hat{H}_e$$

3.3.2. Caracterização da Estrutura Genética das Populações

A caracterização da estrutura genética entre populações foi realizada a partir de três abordagens: estatísticas F de Wright (WRIGHT, 1951, 1965), coeficientes de coancestralidade de Cockerham (COCKERHAM, 1969; WEIR, 1990a; VENCovsky, 1992) e análise da diversidade genética em populações subdivididas de Nei (NEI, 1973, 1977, 1987).

Ainda que com bases genéticas similares, as três abordagens são complementares no sentido do significado biológico das estimativas obtidas. Assim, as estatísticas F permitem não apenas caracterizar como está distribuída a variabilidade genética entre as populações (F_{ST}), mas também produz informações sobre os níveis médios de endogamia a nível de população (F_{IS}) e a nível de espécie (F_{IT}). Os coeficientes de coancestralidade (θ) possibilitam a avaliação da divergência em diferentes níveis de hierarquia, além de possibilitar a obtenção de estimativas dos níveis de endogamia a partir de uma base não viesada. A análise da diversidade genética em populações subdivididas permite a comparação dos níveis de heterozigosidade entre e dentro das populações e a obtenção de uma estimativa de divergência a partir de uma base diferente daquela que fundamentam as estimativas de F_{ST} e θ .

Adicionalmente, a comparação dos valores obtidos para as estimativas de G_{ST} , F_{ST} e θ , permitirá uma discussão sobre a adequação das três abordagens em relação a caracterização da estrutura genética em populações naturais, bem como à obtenção de estimativas do fluxo gênico.

3.3.2.1. Estatísticas F

A estatísticas F (F_{IT} , F_{IS} e F_{ST}) foram estimadas a partir do proposto por WRIGHT (1951, 1965), empregando-se o programa BIOSYS-1 (SWOFFORD e SELANDER, 1989). Assim, conforme NEI (1977):

$$\hat{F}_{IT} = 1 - H_{or} / \hat{H}_{et}$$

$$\hat{F}_{IS} = 1 - H_{or} / \hat{H}_{ei}$$

$$\hat{F}_{ST} = 1 - \hat{H}_{ei} / \hat{H}_{et}$$

onde:

$$H_{or} = 1 - \sum \sum X_{li} / ls$$

$$\hat{H}_{ei} = 1 - (\sum_i \sum_l \sum_k x_{ilk}^2) / ls$$

$$\hat{H}_{et} = 1 - [(\sum_l \sum_k x_{lk}) / s]^2 / l$$

sendo:

$\hat{H}_{et}$ = heterozigosidade esperada total (todas as populações)

H_{or} = heterozigosidade observada total

$\hat{H}_{ei}$ = heterozigosidade esperada média entre as populações

X_{il} = freqüência de heterozigotos do locos l na população i

x_{ilk} = freqüência do alelo k do locos l na população i

s = número de populações

l = número de locos

3.3.2.2. Coeficientes de Coancestralidade

Os coeficientes de coancestralidade foram obtidos a partir da decomposição dos componentes de variação da análise da variância das frequências alélicas individuais, conforme COCKERHAM (1969). Assim, empregou-se um modelo hierárquico, desbalanceado, a partir do descrito por WEIR (1990a) e VENCovsky (1992), para adultos e progênies.

Para adultos foi estruturado um modelo com quatro níveis de hierarquia, a saber:

$$Y_{hijkl} = \mu + r_h + l_{i(h)} + p_{j(hi)} + a_{k(hij)} + g_{l(hijk)}$$

onde:

Y_{hijkl} = frequência do alelo l , dentro do indivíduo k , da população j , do local i , da região h ;

μ = média geral;

r_h = efeito da região h , com $h = 1, n_1$;

$l_{i(h)}$ = efeito do local i , dentro da região h , com $i = 1, \dots, n_{2h}$;

$p_{j(hi)}$ = efeito da população j , dentro do local i , dentro da região h , com $j = 1, \dots, n_{3hi}$;

$a_{k(hij)}$ = efeito do indivíduo k, dentro da população j, dentro do local i, dentro da região h, com $k = 1, \dots, n_{4hij}$;

$g_{l(hijk)}$ = efeito do gene l, dentro do indivíduo k, dentro da população j, dentro do local i, dentro da região h, com $l = 1, \dots, n_{6hijk}$;

sendo:

n_1 = número de regiões

n_{2h} = número de locais em cada região

n_{3hi} = número de populações em cada local de cada região

n_{4hij} = número de indivíduos em cada população de cada local de cada

região

n_{6hijk} = número de alelos em cada indivíduo dentro de cada população

de cada local de cada região (1 ou 2)

Para progênies foi estruturado um modelo com cinco níveis de hierarquia, a saber:

$$Y_{hijklm} = \mu + r_h + l_{i(h)} + p_{j(hi)} + f_{k(hij)} + a_{l(hijk)} + g_{m(hijkl)}$$

onde:

Y_{hijklm} = frequência do alelo m, dentro do indivíduo l, da família k, da população j, do local i, da região h;

μ = média geral;

r_h = efeito da região h , com $h = 1, n_1$;

$l_{i(h)}$ = efeito do local i , dentro da região h , com $i = 1, \dots, n_{2h}$;

$p_{j(hi)}$ = efeito da população j , dentro do local i , dentro da região h , com $j = 1, \dots, n_{3hi}$;

$f_{k(hij)}$ = efeito da família k , dentro da população j , dentro do local i , dentro da região h , com $k = 1, \dots, n_{4hij}$;

$a_{l(hijk)}$ = efeito do indivíduo l , dentro da família k , dentro da população j , dentro do local i , dentro da região h , com $l = 1, \dots, n_{5hijk}$;

$g_{m(hijkl)}$ = efeito do gene m , dentro do indivíduo l , dentro da família k , dentro da população j , dentro do local i , dentro da região h , com $m = 1, \dots, n_{6hijkl}$;

sendo:

n_1 = número de regiões

n_{2h} = número de locais em cada região

n_{3hi} = número de populações em cada local de cada região

n_{4hij} = número de famílias em cada população de cada local de cada

região

n_{5hijk} = número de indivíduos dentro de cada família em cada

população de cada local de cada região

n_{6hijk} = número de alelos em cada indivíduo de cada família dentro de cada população de cada local de cada região (1 ou 2)

A estrutura de análise de variância para indivíduos adultos é apresentada na Tabela 9 e para progênies na Tabela 10.

As estimativas dos componentes de variância para indivíduos adultos, podem ser obtidas a partir das esperanças dos quadrados médios demonstradas na Tabela 9, assim:

$$\hat{\sigma}_G^2 = QMG$$

$$\hat{\sigma}_I^2 = (QMI - QMG)/2$$

$$\hat{\sigma}_P^2 = [(QMP - QMI)] / k_1$$

$$\hat{\sigma}_L^2 = [(QML - QMI) - k_2 \hat{\sigma}_P^2] / k_3$$

$$\hat{\sigma}_R^2 = [(QMR - QMI) - k_4 \hat{\sigma}_P^2 - k_5 \hat{\sigma}_L^2] / k_6$$

$$\hat{\sigma}_T^2 = \hat{\sigma}_G^2 + \hat{\sigma}_I^2 + \hat{\sigma}_P^2 + \hat{\sigma}_L^2 + \hat{\sigma}_R^2$$

sendo os valores de k obtidos conforme ANDERSON e BANCROFT (1952).

Tabela 9 .Análise da variância de frequências alélicas com modelo hierárquico desbalanceado para indivíduos adultos de *Euterpe edulis*. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

Fontes de variação	Graus de liberdade	Quadrados médios (QM)	Esperanças (QM)
Regiões	n_1-1	QMR	$\sigma_G^2 + 2\sigma_I^2 + k_4\sigma_P^2 + k_5\sigma_L^2 + k_6\sigma_R^2$
Locais/regiões	$\sum_{h=1}^{n_1} n_{2h} - n_1$	QML	$\sigma_G^2 + 2\sigma_I^2 + k_2\sigma_P^2 + k_3\sigma_L^2$
Populações/locais/ regiões	$\sum_{h=1}^{n_1} \sum_{i=1}^{n_2} n_{3hi} - \sum_{h=1}^{n_1} n_{2h}$	QMP	$\sigma_G^2 + 2\sigma_I^2 + k_1\sigma_P^2$
Indivíduos/ populações/locais/ regiões	$\sum_{h=1}^n \sum_{i=1}^{n_2} \sum_{j=1}^{n_3} n_{5hij} - \sum_{h=1}^n \sum_{i=1}^{n_2} n_{3hi}$	QMI	$\sigma_G^2 + 2\sigma_I^2$
Genes/Indivíduos/ populações/locais/ regiões	$\sum_{h=1}^{n_1} \sum_{i=1}^{n_2} \sum_{j=1}^{n_3} \sum_{k=1}^{n_4} n_{6hijk} - \sum_{h=1}^{n_1} \sum_{i=1}^{n_2} \sum_{j=1}^{n_3} n_{5hij}$	QMG	σ_G^2

Tabela 10. Análise da variância para alelos com modelo hierárquico desbalanceado para progênes de *Eutерpe edulis*.
Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

Fontes de variação	Graus de liberdade	Quadrados	Esperanças (QM)
médios (QM)			
Regiões	n_1-1	QMR	$\sigma_G^2 + 2\sigma_I^2 + k_7\sigma_F^2 + k_8\sigma_P^2 + k_9\sigma_L^2 + k_{10}\sigma_R^2$
Locais/regiões	$\sum_{h=1}^{n_1} n_{2h} - n_1$	QML	$\sigma_G^2 + 2\sigma_I^2 + k_4\sigma_F^2 + k_5\sigma_P^2 + k_6\sigma_L^2$
Populações/locais/	$\sum_{h=1}^{n_1} \sum_{i=1}^{n_2} n_{3hi} - \sum_{h=1}^{n_1} n_{2h}$	QMP	$\sigma_G^2 + 2\sigma_I^2 + k_2\sigma_F^2 + k_3\sigma_P^2$
regiões			
Famílias/populações	$\sum_{h=1}^{n_1} \sum_{j=1}^{n_2} \sum_{i=1}^{n_3} n_{4hij} - \sum_{h=1}^{n_1} \sum_{i=1}^{n_2} n_{3hi}$	QMF	$\sigma_G^2 + 2\sigma_I^2 + k_1\sigma_F^2$
/locais/regiões			
Indivíduos/famílias/	$\sum_{h=1}^{n_1} \sum_{i=1}^{n_2} \sum_{j=1}^{n_3} \sum_{k=1}^{n_4} n_{5hijk} -$	QMI	$\sigma_G^2 + 2\sigma_I^2$
populações/locais/			
regiões	$\sum_{h=1}^{n_1} \sum_{i=1}^{n_2} \sum_{j=1}^{n_3} n_{4hij}$		
Genes/Indivíduos/	$\sum_{h=1}^{n_1} \sum_{i=1}^{n_2} \sum_{j=1}^{n_3} \sum_{k=1}^{n_4} n_{6hijkl} -$	QMG	σ_G^2
famílias/populações/			
locais/regiões	$\sum_{h=1}^{n_1} \sum_{i=1}^{n_2} \sum_{j=1}^{n_3} \sum_{k=1}^{n_4} n_{5hijk}$		

O significado genético destes componentes, estimados a partir de cada alelo pode ser definido em termos das correlações intraclasse, ou coeficientes de coancestralidade, nos diferentes níveis de hierarquia. Assim, baseado em COCKERHAM (1969) e WEIR (1990a), tem-se que :

$$\sigma^2_T = p(1-p)$$

$$\sigma^2_R = p(1-p) \theta_R$$

$$\sigma^2_L = p(1-p) (\theta_L - \theta_R)$$

$$\sigma^2_P = p(1-p) (\theta_P - \theta_L)$$

$$\sigma^2_I = p(1-p) (F - \theta_P)$$

$$\sigma^2_G = p(1-p) (1 - F)$$

onde :

θ_R = correlação entre frequências alélicas de diferentes locais dentro de regiões

θ_L = correlação entre frequências alélicas de diferentes populações do mesmo local de diferentes regiões

θ_P = correlações entre frequências alélicas de diferentes indivíduos da mesma população de diferentes locais de diferentes regiões

F = correlação entre alelos dentro de indivíduos de diferentes populações de diferentes locais de diferentes regiões

f = correlação entre alelos dentro de indivíduos dentro de populações

Desta forma, estimativas dos coeficientes de coancestralidade podem ser obtidas a partir dos componentes de variância :

$$\hat{\theta}_R = \hat{\sigma}_R^2 / \hat{\sigma}_T^2$$

$$\hat{\theta}_L = \hat{\sigma}_L^2 / \hat{\sigma}_T^2 + \hat{\theta}_R = (\hat{\sigma}_L^2 + \hat{\sigma}_R^2) / \hat{\sigma}_T^2$$

$$\hat{\theta}_P = \hat{\sigma}_P^2 / \hat{\sigma}_T^2 + \hat{\theta}_L = (\hat{\sigma}_P^2 + \hat{\sigma}_L^2 + \hat{\sigma}_R^2) / \hat{\sigma}_T^2$$

$$\hat{F} = \hat{\sigma}_I^2 / \hat{\sigma}_T^2 + \hat{\theta}_P = (\hat{\sigma}_I^2 + \hat{\sigma}_P^2 + \hat{\sigma}_L^2 + \hat{\sigma}_R^2) / \hat{\sigma}_T^2$$

$\hat{f} = \hat{\sigma}_I^2 / (\hat{\sigma}_G^2 + \hat{\sigma}_I^2)$ (por definição, como $[\sigma_b^2 / (\sigma_w^2 + \sigma_b^2)]$ em COCKERHAM, 1969, p.74)

assim,

$$\hat{f} = (\hat{F} - \hat{\theta}_P) / (1 - \hat{\theta}_P)$$

As estimativas dos componentes de variância para progênies foram obtidas a partir das esperanças dos quadrados médios da Tabela 10, assim:

$$\hat{\sigma}_G^2 = \text{QMG}$$

$$\hat{\sigma}_I^2 = (\text{QMI} - \text{QMG})/2$$

$$\hat{\sigma}_F^2 = (\text{QMF} - \text{QMI})/k_1$$

$$\hat{\sigma}_P^2 = [(\text{QMP} - \text{QMI}) - k_2 \hat{\sigma}_F^2]/k_3$$

$$\hat{\sigma}_L^2 = [(\text{QML} - \text{QMI}) - k_4 \hat{\sigma}_F^2 - k_5 \hat{\sigma}_P^2]/k_6$$

$$\hat{\sigma}_R^2 = [(\text{QMR} - \text{QMI}) - k_7 \hat{\sigma}_F^2 - k_8 \hat{\sigma}_P^2 - k_9 \hat{\sigma}_L^2]/k_{10}$$

$$\hat{\sigma}_T^2 = \hat{\sigma}_G^2 + \hat{\sigma}_I^2 + \hat{\sigma}_F^2 + \hat{\sigma}_P^2 + \hat{\sigma}_L^2 + \hat{\sigma}_R^2$$

sendo os valores de k obtidos conforme ANDERSON e BANCROFT (1952).

O significado genético destes componentes, estimados a partir de cada alelo pode ser definido em termos das correlações intraclasse, ou coeficientes de coancestralidade, nos diferentes níveis de hierarquia. Assim, baseado em COCKERHAM (1969), WEIR (1990a) e VENCOSKY (1992), tem-se que :

$$\sigma_T^2 = p(1-p)$$

$$\sigma_R^2 = p(1-p) \theta_R$$

$$\sigma_L^2 = p(1-p) (\theta_L - \theta_R)$$

$$\sigma_p^2 = p(1-p) (\theta_p - \theta_L)$$

$$\sigma_F^2 = p(1-p) (\theta_F - \theta_p)$$

$$\sigma_l^2 = p(1-p) (F - \theta_F)$$

$$\sigma_G^2 = p(1-p) (1 - F)$$

onde :

θ_R = correlação entre frequências alélicas de diferentes locais dentro de regiões

θ_L = correlação entre frequências alélicas de diferentes populações do mesmo local de diferentes regiões

θ_p = correlações entre frequências alélicas de diferentes famílias da mesma população de diferentes locais de diferentes regiões

θ_F = correlação entre frequências alélicas entre indivíduos dentro de famílias de diferentes populações de diferentes locais de diferentes regiões

F = correlação entre alelos dentro de indivíduos de diferentes famílias de diferentes populações de diferentes locais de diferentes regiões

f = correlação entre alelos dentro de indivíduos dentro de populações

Desta forma, estimativas dos coeficientes de coancestralidade podem ser obtidas a partir dos componentes de variância :

$$\hat{\theta}_R = \hat{\sigma}_R^2 / \hat{\sigma}_T^2$$

$$\hat{\theta}_L = \hat{\sigma}_L^2 / \hat{\sigma}_T^2 + \hat{\theta}_R = (\hat{\sigma}_L^2 + \hat{\sigma}_R^2) / \hat{\sigma}_T^2$$

$$\hat{\theta}_p = \hat{\sigma}_p^2 / \hat{\sigma}_T^2 + \hat{\theta}_L = (\hat{\sigma}_p^2 + \hat{\sigma}_L^2 + \hat{\sigma}_R^2) / \hat{\sigma}_T^2$$

$$\hat{\theta}_f = \hat{\sigma}_f^2 / \sigma_T^2 + \hat{\theta}_p = (\hat{\sigma}_I^2 + \hat{\sigma}_f^2 + \hat{\sigma}_p^2 + \hat{\sigma}_L^2 + \hat{\sigma}_R^2) / \hat{\sigma}_T^2$$

$$\hat{F} = \hat{\sigma}_I^2 / \hat{\sigma}_T^2 + \hat{\theta}_p = (\hat{\sigma}_I^2 + \hat{\sigma}_f^2 + \hat{\sigma}_p^2 + \hat{\sigma}_L^2 + \hat{\sigma}_R^2) / \hat{\sigma}_T^2$$

$$\hat{f} = (\hat{\sigma}_I^2 + \hat{\sigma}_f^2) / (\hat{\sigma}_G^2 + \hat{\sigma}_I^2 + \hat{\sigma}_f^2) \text{ (por definição, como } [\sigma_b^2 / (\sigma_w^2 + \sigma_b^2)]$$

em COCKERHAM, 1969, p.74)

assim,

$$\hat{f} = (\hat{F} - \hat{\theta}_p) / (1 - \hat{\theta}_p)$$

Da mesma forma, θ_f pode ser definido a nível populacional (VENCOVSKY, comunicação pessoal), ou seja, desconsiderando-se os efeitos das diferenças entre populações, locais e/ou regiões como :

$$\hat{\theta}_f = (\hat{\theta}_f - \hat{\theta}_p) / (1 - \hat{\theta}_p)$$

sendo 0,125 para progênes de meios-irmãos, em populações panmíticas.

A análise conjunta para todos os alelos em todos os locos foi realizada somando-se as somas de quadrados e graus de liberdade, obtendo-se daí um quadrado médio único para todos os alelos ou um quadrado médio para cada loco.

Este último permite a obtenção das médias aritméticas entre os locos. Os quadrados médios obtidos foram decompostos nos componentes de variância correspondentes, e estes processados para obtenção das estimativas dos coeficientes de coancestralidade.

WEIR (1990a) recomenda a realização da análise conjunta a partir do quadrado médio obtido com o somatório das somas de quadrado e graus de liberdade de todos os alelos, contudo, foi também realizada a análise a partir da média entre locos, uma vez que os alelos não são independentes dentro de cada loco.

As análises da variância, com modelos hierarquizados e desbalanceados foram realizadas empregando-se o procedimento NESTED do programa estatístico SAS (SAS Institute, 1985), conforme recomenda WEIR (1990b).

3.3.2.3. Análise da Diversidade em Populações Subdivididas

A análise da diversidade em populações subdivididas, conforme NEI (1973), se fundamenta na distribuição da heterozigosidade ou diversidade genética total (H_T) entre (D_{ST}) e dentro (H_S) das subpopulações.

Os estimadores para H_T , H_S e D_{ST} são descritos em NEI (1987), como:

$$\hat{H}_s = 2n (1 - \sum_k x_k^2) / (2n-1)$$

$$\hat{H}_T = 1 - \sum_i x_i^2 + \hat{H}_s / (2ns)$$

onde :

n = número de indivíduos amostrados

s = número de subpopulações

x_i = média ponderada da frequência do alelo k nas subpopulações

$\sum_i x_i^2$ = média do somatório da frequência alélica quadrada entre as subpopulações

sendo:

$$\hat{H}_T = \hat{H}_S - \hat{D}_{ST}$$

e

$$\hat{G}_{ST} = \hat{D}_{ST} / \hat{H}_T$$

3.3.3. Caracterização do Sistema Reprodutivo

A endogamia existente em uma espécie apresenta-se estreitamente relacionada ao sistema reprodutivo desta . Dessa forma, a taxa de cruzamento ou percentual da alogamia, pode ser estimada a partir dos níveis de endogamia existentes. Portanto, o primeiro aspecto a ser observado é a existência de desvios do equilíbrio de panmixia. Assim, inicialmente foi testada a aderência das frequências genotípicas aos equilíbrios de panmixia e endogamia e posteriormente estimada a taxa de cruzamento.

3.3.3.1. Teste de Aderência ao Equilíbrio de Panmixia e Equilíbrio de Endogamia

A aderência ao equilíbrio de panmixia foi testada comparando-se as frequências genóticas observadas e esperadas, conforme a extensão do teorema de Hardy-Weinberg para o número correspondente de alelos para cada loco (Tabela 2), e agrupando-se os genótipos em três classes: homozigotos para o alelo mais freqüente; heterozigotos entre o alelo mais freqüente e os demais; e todos os demais genótipos. Neste último caso o χ^2 é testado com um grau de liberdade. Nas situações em que uma classe de frequência esperada apresentou valor inferior a um (1) esta era somada a classe de menor frequência entre as demais, para obtenção do valor de χ^2 , conforme recomendações de GOMES (1990).

O teste de aderência ao equilíbrio de endogamia ou equilíbrio de Wright foi realizado também comparando-se as frequências genóticas observadas e esperadas, estabelecendo-se, contudo, os valores esperados a partir de uma extensão do teorema de Hardy-Weinberg que agrega o índice de fixação (F) (WRIGHT, 1951), conforme explicitado na Tabela 2. Neste caso o χ^2 é testado com um grau de liberdade a menos e, portanto, só pode ser empregado quando há três ou mais alelos por loco.

3.3.3.2. Estimativas da Taxa de Cruzamento

Neste trabalho empregaram-se duas estratégias distintas para avaliação da taxa de cruzamento. Inicialmente foram estimadas as taxas aparentes de cruzamento, a partir das estimativas de endogamia obtidas. Adicionalmente

caracterizou-se a taxa de cruzamento empregando estimadores de máxima verossimilhança multilocos.

3.3.3.2.1. Taxa de Cruzamento Aparente

A taxa de cruzamento aparente foi obtida a partir das estimativas do coeficiente de endogamia (índice de fixação) estimado diretamente para cada população, como descrito no item 3.3.1.2. ($\hat{t}_{a1}$), a partir da estimativa de F_{IS} (como descrito no item 3.3.2.1.) ($\hat{t}_{a2}$) e a partir do valor $\hat{f}$ na abordagem da análise de variância (como descrito no item 3.3.2.2.) ($\hat{t}_{a3}$).

Nas três situações empregou-se a relação proposta por WRIGHT (1921) entre a taxa de cruzamento e a endogamia, sendo pressuposta a existência de equilíbrio de endogamia:

$$f = (1 - t)/(1 + t)$$

ou

$$t = (1 - f)/(1 + f)$$

3.3.3.2.2. Taxa de Cruzamento Multilocos

A estimativa multilocos da taxa de cruzamento ($\hat{t}_m$) foi obtida a partir do modelo proposto por RITLAND e JAIN (1981), empregando-se o programa MLT (RITLAND, 1990), para cada população pré-estabelecida individualmente,

eliminando-se as famílias que produziam estimativas $\hat{t}_m = 2,0$, como sugerem RITLAND e EL KASSABY (1986). Adicionalmente, foram obtidas as estimativas para cada loco individual ($\hat{t}_s$), empregando-se o mesmo estimador, bem como testada a adequação das estimativas ao modelo multilocos, através de um χ^2 de contingência.

Em todas as análises realizadas o erro padrão das estimativas de t foi obtido empregando-se 100 "bootstraps", conforme sugerem RITLAND e EL KASSABY (1985).

Além disso, o modelo em questão possibilita a obtenção das estimativas separadas das frequências alélicas de pólen e de óvulo, permitindo uma avaliação da heterogeneidade destas frequências através de um teste χ^2 , conforme propõem WORKMAN e NISWANDER (1970) :

$$\chi^2 = N F_{ST} (a-1)$$

onde:

N = número total de gametas

F_{ST} = divergência genética entre população de gametas masculinos e população de gametas femininos, calculada com base em:

$$F_{ST} = \sigma_p^2 / [p (1-p)]$$

sendo:

p = frequência de um determinado alelo

a = número de alelos por loco

3.3.4. Estimativas do Fluxo Gênico

As estimativas de fluxo gênico foram realizadas a partir da relação proposta por WRIGHT (1951, p. 331), entre a quantidade de migrantes ($\hat{Nm}$) e a divergência entre populações ($\hat{F}_{ST}$):

$$\hat{F}_{ST} = 1 / (1 + 4\hat{Nm})$$

ou

$$\hat{Nm} = (1/4) (1/\hat{F}_{ST} - 1)$$

onde:

N = número de indivíduos da população

m = taxa de migração ou percentual de migrantes

Ou, mais adequadamente, conforme WEIR e COCKERHAM (1984) e COCKERHAM e WEIR (1993), empregando θ em lugar de F_{ST} .

Adicionalmente, foi feita a estimativa do tamanho de vizinhança (N_b - número de indivíduos numa área de vizinhança ou área onde ocorre panmixia,

conforme WRIGHT, 1931), como sugerem SLATKIN e BARTON (1989) para modelos contínuos, como o isolamento por distância.

Assim,

$$Nb = 2 \pi Nm$$

Desta forma, considerando-se a densidade de indivíduos reprodutivos por área (D), pode-se definir a área de vizinhança (A) como :

$$A = D Nb$$

3.3.5.Caracterização da Variação Geográfica

A variação geográfica foi analisada comparando-se a variabilidade genética entre regiões (variação em latitude) e locais, bem como considerando os gradientes altitudinais existentes. Assim, foram empregadas duas abordagens, a análise gráfica das variações nas frequências alélicas e os agrupamentos formados a partir das estimativas das distâncias genéticas não viesadas de Nei.

A análise gráfica foi realizada a partir da plotagem das frequências alélicas, para cada alelo, em relação aos gradientes altitudinais em cada uma das regiões. Além disso, foram também plotadas as diferenças acumuladas das frequências alélicas (considerando que os efeitos da deriva podem ser tomados sempre a partir da situação imediatamente anterior) em relação ao gradiente

altitudinal. A comparação entre as duas situações pode revelar tendências adaptativas ou apenas efeitos de deriva.

Tais análise foram realizadas apenas para as frequências alélicas dos indivíduos adultos, uma vez que, caso existisse a tendência de formação de uma clina, esta ficaria mais evidenciada nos adultos; os quais são produtos dos efeitos adaptativos, ou seja, já passaram por pressões seletivas no seu desenvolvimento.

As distâncias genéticas, conforme proposto por NEI (1972, 1973, 1978), foram estimadas entre as populações estudadas, tanto para adultos como para progênies. Empregou-se o programa BIOSYS-1 (SWOFFORD e SELANDER, 1989) para o cálculo, estimando-se a Distância Genética não viesada (NEI, 1978) como:

$$\hat{D} = -\ln \hat{I}$$

$$\hat{I} = \hat{J}_{xv} / \sqrt{\hat{J}_x \hat{J}_v}$$

onde :

$$\hat{J}_{xv} = (\sum_i^r \sum x_i y_i) / r$$

$$\hat{J}_x = \left[\sum_i^r (2n_x \sum x_i - 1) / (2n_x - 1) \right] / r$$

$$\hat{J}_v = \left[\sum_i^r (2n_v \sum y_i - 1) / (2n_v - 1) \right] / r$$

sendo :

$\hat{I}$ = identidade genética não viesada

x_i = frequência do alelo i na população x

y_i = frequência do alelo i na população y

r = número de locos

Os valores obtidos foram utilizados para a construção dos dendrogramas, empregando-se o método UPGMA de agrupamento, conforme descrito em SNEATH e SOKAL (1973).

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. Sistemas Utilizados

Os resultados obtidos com os 18 sistemas testados nos quatro diferentes tampões de eletrodo e gel encontram-se inseridos na Tabela 11. Pode-se observar, na referida Tabela, que o maior número de sistemas com boa resolução foi obtido com a utilização do tampão CM. Dos sistemas testados, PRX, G6P, PGI, PGM, MDH, IDH, G2D, 6PG e LAP apresentaram melhor resolução e possibilidade de interpretação genética.

O emprego de amostras constituídas de progênes maternas e grupos de indivíduos adultos possibilitou a seleção de sistemas que apresentaram polimorfismos em ao menos uma região (loco aparente), devido à segregação nas progênes. Além disso, a avaliação da resolução diferencial nas distintas fatias do el permitiu compor um grupo de sistemas que maximizassem o emprego das amostras por gel ou corrida.

Tabela 11. Resultados obtidos com os sistemas (tampões e enzimas) testados para eletroforese de isoenzimas em populações naturais de *Euterpe edulis*. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

Enzima	B (1)	H (2)	TC(3)	CM(4)
α -EST	I	F D	B	I*
β -EST	I	F D	B	I
GDH	nt	I	I	F
LAP	nt	nt	F	F
SK	nt	I	I	nt
MDH	nt	nt	nt	B
IDH	nt	nt	F	B
ACP	nt	nt	nt	F D
APS	I	F	B	nt
ADH	F D	F	F D	I
PRX	nt	D	B	B
PGM	nt	nt	D	B
PGI	F	I	F	B
6PG	nt	nt	B	nt
G6P	nt	D	B	B
GOT	I	nt	F D	nt
G2D	nt	nt	nt	B
CAT	nt	nt	I	nt
ME	I	nt	nt	nt
SDH	nt	F	nt	I

(1) Tampão eletrodo = bórax 0.3 M

Tampão gel = Tris 0.012M + Ác. Cít. 0.036M (2,5%) (BALVEÉ, 1988)

(2) Tampão eletrodo = Tris + Ác. Cít. (pH 6.6)

Tampão gel = Histidina 0.05 M, pH 6.0 (PAIVA, 1992)

(3) Tampão eletrodo = Tris 27g/l + Ác. Cít. 16.52g/l (pH 7.5)

Tampão gel = diluição a 3.5 % T. eletrodo (ALFENAS et al., 1991)

(4) Tampão eletrodo = Ác. Cít. 7.68 g/l + Morfolina (titular até pH 6.1)

Tampão gel = diluição 1:20 T. eletrodo (ALFENAS et al., 1991)

*B, F, D, I e nt = resolução das bandas Boa, Fraca, Difusa, Inexistente e não testado, respectivamente

Assim, considerando-se os sistemas de melhor resolução em uma composição única de tampão de eletrodo e gel, a existência de polimorfismos e a possibilidade de maximizar o esforço laboratorial, com a realização de apenas uma corrida por progênie e com o aproveitamento de quatro fatias por gel; foi escolhido o tampão CM para eletrodo e gel, bem como os seguintes sistemas : PGI (2ª fatia), PRX (3ª fatia), PGM (4ª fatia) e G6P (5ª fatia).

Os zimogramas obtidos com os 4 sistemas sugerem a existência de 9 locos aparentes: PGI - 2 locos, PRX - 5 locos, PGM - 1 loco e G6P - 1 loco (Figura 3). Contudo, o loco mais anódico de PGI e o loco mais anódico de PRX não apresentaram resolução que permitisse uma interpretação clara. Assim, 7 locos foram interpretados e empregados nas análises (Figura 4): PRX2 (monomérica, com 3 alelos), PRX3 (monomérica, com 5 alelos - um dos quais nulo), PRX4 (monomérica, com 4 alelos - um dos quais nulo), PRX5 (monomérica, com 3 alelos), PGI2 (dimérica, com 4 alelos - um dos quais nulo), PGM1 (monomérica, com 5 alelos) e G6P1 (dimérica com 3 alelos).

4.2. Variação Genética

As frequências alélicas obtidas para os sete locos analisados nas progênies e nos indivíduos adultos das populações estudadas encontram-se expostas nas Tabelas 12 e 13.

Os valores obtidos variaram desde a completa fixação, no caso do alelo 1 da PRX5 na população SC550 nos indivíduos adultos, até frequências muito reduzidas, como no alelo 5 da PRX3 em algumas populações, nas progênies.

Figura 3. Zimogramas, ainda em gel, para os quatro sistemas enzimáticos (Peroxidase - PRX; Fosfoglucomutase - PGM; Fosfoglucoose Isomerase - PGI; Glucose 6 Fosfato Desidrogenase - G6P) empregados em *Euterpe edulis*. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996 (Fotos: M.S. Reis, 1994)

Figura 4. Esquema dos Zimogramas apresentando fenótipos dos locos PRX2, PRX3, PRX4, PRX5, PGI2, PGM1 e G6P1 obtidos para *Euterpe edulis*, com seus respectivos genótipos e valores de RM e Rf. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

Tabela 12. Frequências alélicas para sete locos alozímicos em progênes de sete populações naturais de Palmitero (*Euterpe edulis*), procedentes de Santa Catarina (SC) e de São Paulo (SPS e SPL). Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

Loco / alelo	SC450	SC550	SC650	SPS100	SPS250	SPS350	SPL700
PRX2 / N*	164	160	246	216	312	353	429
1	,780	,678	,730	,787	,827	,763	,719
2	,107	,206	,232	,093	,131	,169	,254
3	,113	,116	,039	,120	,042	,068	,027
PRX3 / N	163	159	246	216	309	350	429
1	,644	,613	,610	,556	,604	,464	,603
2	,153	,230	,161	,174	,160	,249	,090
3	,101	,069	,124	,069	,087	,071	,143
4	,101	,088	,106	,201	,147	,214	,164
5	,000	,000	,000	,000	,002	,001	,000
PRX4 / N	160	155	243	216	312	352	429
1	,169	,071	,130	,171	,189	,114	,293
2	,366	,229	,364	,178	,107	,126	,159
3	,050	,132	,111	,025	,038	,075	,041
4	,416	,568	,395	,625	,665	,685	,508
PRX5 / N	164	161	248	218	312	354	430
1	,936	,876	,956	,975	,910	,938	,953
2	,055	,124	,030	,025	,090	,059	,044
3	,009	,000	,014	,000	,000	,003	,002
PGI2 / N	163	161	249	218	307	352	436
1	,629	,609	,598	,573	,453	,460	,630
2	,362	,391	,396	,401	,493	,491	,338
3	,009	,000	,006	,005	,020	,011	,009
4	,000	,000	,000	,021	,034	,037	,023
PGM1 / N	158	159	248	213	295	344	408
1	,089	,182	,171	,124	,334	,365	,411
2	,320	,289	,202	,279	,251	,273	,219
3	,566	,487	,512	,566	,398	,326	,314
4	,000	,022	,085	,026	,014	,029	,048
5	,025	,019	,030	,005	,003	,007	,009
G6P1 / N	162	158	248	213	306	339	429
1	,926	,930	,863	,923	,938	,951	,953
2	,074	,070	,129	,073	,056	,037	,044
3	,000	,000	,008	,005	,007	,012	,002

* N = número de indivíduos analisados

Tabela 13. Frequências alélicas para sete locos alozímicos em indivíduos adultos de oito populações naturais de Palmitério (*Euterpe edulis*), procedentes de Santa Catarina (SC) e São Paulo (SPS e SPL). Piracicaba-SP, ESQ/USP, 1996

Loco / alelo	SC450	SC550	SC650	SPS100	SPS250	SPS350	SPL350	SPL700
PRX 2 / N	23	27	23	26	26	25	25	22
1	,739	,833	,783	,769	,712	,660	,840	,659
2	,152	,111	,217	,154	,192	,260	,100	,295
3	,109	,056	,000	,077	,096	,080	,060	,045
PRX 3 / N	23	27	23	26	26	25	25	22
1	,565	,593	,565	,558	,596	,520	,580	,636
2	,217	,222	,196	,327	,192	,240	,140	,023
3	,065	,037	,065	,058	,058	,020	,080	,114
4	,152	,148	,174	,058	,154	,220	,200	,227
PRX 4 / N	23	27	23	26	26	26	24	22
1	,174	,185	,130	,288	,231	,192	,396	,409
2	,239	,241	,348	,154	,135	,173	,167	,091
3	,000	,074	,065	,077	,019	,096	,104	,023
4	,587	,500	,457	,481	,615	,538	,333	,477
PRX 5 / N	23	27	22	26	26	25	25	22
1	,978	1,000	,977	1,000	,885	,940	,880	,977
2	,022	,000	,000	,000	,115	,040	,120	,023
3	,000	,000	,023	,000	,000	,020	,000	,000
PGI 2 / N	23	27	23	24	26	26	25	22
1	,522	,556	,587	,583	,519	,423	,640	,614
2	,478	,444	,413	,417	,462	,500	,340	,364
3	,000	,000	,000	,000	,019	,058	,000	,000
4	,000	,000	,000	,000	,000	,019	,020	,023
PGM 1 / N	23	27	23	25	24	26	25	22
1	,174	,204	,239	,360	,375	,423	,400	,386
2	,457	,259	,217	,260	,250	,308	,380	,250
3	,370	,537	,522	,320	,354	,231	,080	,273
4	,000	,000	,022	,060	,021	,038	,140	,091
G6P 1 / N	23	27	23	22	23	26	25	22
1	,913	,907	,804	,795	,804	,827	,960	,955
2	,087	,093	,196	,205	,196	,173	,040	,045

* N = número de indivíduos analisados

A existência de alelos exclusivos foi detectada em algumas populações. Nas progênes, os alelos 3 da PRX5 e G6P1 e o alelo 5 da PRX3 não estão presentes em todas as populações. Em especial o alelo 4 de PGI2, que ocorre nas populações de São Paulo (frequência entre 2,1 e 3,7 %) e não foi detectado nos indivíduos procedentes de Santa Catarina, e o alelo 5 da PRX3 que ocorre apenas em duas populações de São Paulo.

Nos indivíduos adultos os alelos 3 e 4 da PGI2 só aparecem nas populações de São Paulo, e os alelos 4 da PGM1 e 3 da PRX5 não aparecem em todas as populações. Adicionalmente, os alelos 5 da PRX3 e PGM1 e 3 da G6P1, detectados nas progênes, não aparecem nos indivíduos adultos.

Além disso, os alelos 1,2,3 e 4 da PRX3 e PGM1 para progênes e 2,3 e 4 da PRX2 e 1,2,3 e 4 da PRX3 e PGM1 para adultos, apresentam frequências bastante distintas entre as populações (Tabelas 12 e 13).

Tais resultados sugerem a existência de diferenças entre as populações em relação às frequências alélicas e níveis de diversidade, indicando uma divergência incipiente entre as mesmas, especialmente entre as duas regiões estudadas. Além disso, a ocorrência de alelos nas progênes que não foram detectados nos adultos sugere uma amostragem insuficiente nestes, ou a ocorrência de fluxo gênico a partir de populações não amostradas.

A amostragem genética foi avaliada a partir da caracterização do tamanho efetivo da amostra (N_e) nas progênes, considerando-se que as populações amostradas não apresentam desvios do equilíbrio de panmixia ($\alpha = f = 0$). Assim, conforme VENCOSKY (comunicação pessoal), baseado em KIMURA e CROW (1963):

$$N_e = \Sigma k / [(s_k^2 / k_{mr}) + 1]$$

onde :

k = número total de gametas na amostra

$$s^2_k = V_{k_m} + V_{k_f}$$

V_{k_m} = variância no número de alelos entre genitores masculinos (considerada aproximadamente número médio de gametas masculinos na amostra em relação ao total de genitores masculinos possíveis, numa aproximação pela distribuição de Poisson)

V_{k_f} = variância no número de alelos entre genitores femininos

k_{mf} = número médio de gametas (masculinos e femininos) em relação ao total de genitores possíveis na população

Os resultados obtidos (Tabela 14) indicam que a representatividade genética nas progênes foi sempre superior a dos adultos, variando entre 35 e 77 indivíduos. Tal resultado pode explicar, parcialmente, as diferenças nas frequências alélicas entre progênes e adultos (Tabelas 12 e 13), especialmente no que se refere aos alelos presentes nas progênes e ausentes entre os adultos.

Em relação aos índices de diversidade, os resultados obtidos estão expostos nas Tabelas 15 e 16. O número médio de alelos por loco ficou entre 3,4 e 4,0 nas progênes (Tabela 15), não diferindo entre as populações. Vale ressaltar que estes valores se encontram entre os mais elevados quando comparados a outras espécies arbóreas tropicais (Tabela 1, Anexo I). Nos indivíduos adultos, este índice variou de 2,7 a 3,1 (Tabela 16), também não diferindo entre as populações. Os valores inferiores encontrados nos indivíduos adultos refletem, possivelmente, a menor intensidade amostral neste grupo (Tabela 14), como já mencionado anteriormente.

Tabela 14. Representatividade genética da amostragem realizada nas populações naturais de palmitreiro (*Euterpe edulis* Martius) coletadas em Santa Catarina e São Paulo, sob condições de Floresta Ombrófila Densa. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

População	Adultos *	Progênes *	genitores possíveis**	média de gametas femininos	Ne ¹	Ne por progênie
	amostrados	amostradas				
SC650	23	17	443	14,7	54,6	3,2
SC550	27	11	610	14,7	35,2	3,2
SC450	23	12	745	13,7	35,2	2,9
SPS250	26	16	996	19,8	56,3	3,5
SPS100	26	11	791	19,8	42,4	3,8
SPS350	26	18	791	19,7	63,6	3,5
SPL700	22	22	1200	19,8	77,6	3,5

¹ Ne = tamanho efetivo da população amostrada

* número de indivíduos

** ver Tabela 2 (material e métodos)

Tabela 15 . Índices de diversidade para sete populações naturais de *Euterpe edulis* procedentes de Santa Catarina (3) e São Paulo (4), obtidos a partir da análise de sete locos alozímicos em 107 progênes. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

População	tamanho médio da mostra por locos	número. médio de alelos/loco	Percentagem locos polimórficos	Heterozigosidade média		Índice de fixação (F)
				contagem direta	- Esperado (HW)*	
SC450	162,0 (0,8)	3,3 (0,3)	100,0	0,409 (0,075)	0,411 (0,080)	0,005
SC550	159,0 (0,8)	3,1 (0,5)	100,0	0,437 (0,072)	0,446 (0,074)	0,020
SC650	246,9 (0,8)	3,6 (0,3)	85,7	0,421 (0,072)	0,449 (0,084)	0,062
SPS100	215,7 (0,8)	3,6 (0,4)	85,7	0,395 (0,085)	0,402 (0,085)	0,017
SPS250	307,6 (2,3)	3,7 (0,4)	100,0	0,397 (0,072)	0,413 (0,082)	0,039
SPS350	349,1 (2,1)	3,9 (0,3)	85,7	0,378 (0,079)	0,428 (0,092)	0,117
SPL700	427,1 (3,3)	3,7 (0,3)	71,4	0,406 (0,089)	0,426 (0,093)	0,047
Santa Catarina (1, 2 e 3)	567,9 (2,0)	3,6 (0,3)	100,0	0,422 (0,072)	0,441 (0,080)	0,043
São Paulo (4, 5, 6 e 7)	1299,6 (7,4)	3,9 (0,3)	100,0	0,395 (0,080)	0,427 (0,090)	0,075
SP-Saibadela (4, 5 e 6)	863,4 (4,7)	3,9 (0,3)	100,0	0,390 (0,077)	0,421 (0,088)	0,074
Total	1867,4 (8,3)	3,9 (0,3)	100,0	0,403 (0,077)	0,436 (0,088)	0,076

* estimativa não viesada de NEI (1978)

Tabela 16. Índices de diversidade para oito populações naturais de *Euterpe edulis* procedentes de Santa Catarina (3) e São Paulo (5), obtidos a partir da análise de sete locos alozímicos em 198 indivíduos adultos. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

População	tamanho média da amostra/locos	número médio de alelos/loco	Percentagem de locos polimórficos	Heterozigosidade média		Índice de fixação (F)
				contagem- direta	esperado (H W)*	
SC450	23,0 (0,0)	2,7 (0,3)	85,7	0,391 (0,083)	0,426 (0,089)	0,082
SC550	27,0 (0,0)	2,7 (0,4)	85,7	0,407 (0,105)	0,405 (0,096)	-0,005
SC650	22,9 (0,1)	2,9 (0,4)	85,7	0,454 (0,080)	0,447 (0,085)	-0,016
SPS100	25,0 (0,6)	2,9 (0,5)	85,7	0,507 (0,107)	0,455 (0,092)	-0,114
SPS250	25,3 (0,5)	3,1 (0,3)	100,0	0,570 (0,074)	0,479 (0,062)	-0,190
SPS350	25,6 (0,2)	3,4 (0,3)	100,0	0,524 (0,098)	0,493 (0,080)	-0,063
SPL350	24,9 (0,1)	3,1 (0,3)	85,7	0,385 (0,072)	0,438 (0,093)	-0,121
SPL700	22,0 (0,0)	3,1 (0,3)	71,4	0,494 (0,112)	0,428 (0,098)	-0,154
- Santa Catarina (1, 2 e 3)	72,9 (0,1)	3,1 (0,3)	87,7	0,417 (0,088)	0,424 (0,089)	0,017
São Paulo (4, 5, 6 , 7 e 8)	122,7 (0,8)	3,4 (0,3)	100,0	0,496 (0,085)	0,463 (0,082)	-0,071
SP-Saibadela (4,5 e 6)	74,9 (0,9)	3,4 (0,3)	100,0	0,537 (0,088)	0,474 (0,076)	-0,133
SP-Limão (7 e 8)	46,9 (0,1)	3,1 (0,3)	85,7	0,436 (0,086)	0,436 (0,093)	0,000
Total	195,6 (0,8)	3,4 (0,3)	85,7	0,476 (0,084)	0,452 (0,086)	-0,033

* estimativa não viesada de NEI (1978)

A percentagem de locos polimórficos variou entre 66,7 a 100,0 % (alelo mais freqüente com freqüência igual ou inferior a 95 %) entre as populações, na avaliação das progênies (Tabela 15). Os valores elevados obtidos eram esperados uma vez que procurou-se trabalhar exclusivamente com locos polimórficos. Cabe ressaltar, contudo, que os índices inferiores a 100,0 % estavam sempre associados aos locos PRX5 e G6P1, que apresentaram, em geral, menor grau de polimorfismo. Entretanto, utilizando-se como critério uma freqüência de até 99% para o alelo mais comum, como sugere NEI (1987) para amostras superiores a 50 indivíduos, todos os locos mostram-se polimórficos em todas as populações (Tabela 12). Nos indivíduos adultos, os valores ficaram entre 71,4 e 100,0% (Tabela 16), estando os valores menores que 100,0% igualmente associados aos locos PRX5 e G6P1.

Os valores de heterozigosidade observada (H_o) e esperada ($\hat{H}_e$) (Tabela 15) nas progênies das 7 populações estudadas indicaram um alto grau de diversidade para a espécie, considerando os marcadores empregados. A heterozigosidade observada variou de 0,378 a 0,437 e a esperada variou de 0,402 a 0,449 sendo, esta última, sempre numericamente superior à primeira. Os valores obtidos, contudo, não diferem entre si na comparação entre populações, nem na comparação entre esperado e observado.

Em relação aos indivíduos adultos, a heterozigosidade observada variou de 0,385 a 0,570 e a esperada ficou entre 0,405 e 0,493 (Tabela 16), sendo a observada superior a esperada para a maior parte das populações (exceto em SPL350 e SC450).

Este excesso de heterozigotos observado na maioria das populações para os adultos decorre, possivelmente, de efeitos de seleção em favor dos mesmos existentes na espécie. Tal afirmação se fundamenta também no diferencial existente

entre progênies e adultos em relação à quantidade de heterozigotos, refletindo em índices de fixação/endogamia relativamente reduzidos, mas consistentes, nas progênies e índices de fixação negativos, em sua maioria, para os indivíduos adultos.

O excesso de heterozigotos tem sido descrito também para outras espécies tropicais como *Pithecellobium pedicelare* (O'MALEY et al., 1987), *Bertholetia excelsa* (O'MALEY et al., 1988), *Ceiba pentandra* (MURAWSKY e HAMRICK, 1992a), *Psychotria faxlucens* (PEREZ-NASSER et al, 1993), *Astrocarium mexicanum* (EGUIARTE et al., 1993) e *Cecropia obtusifolia* (ALVAREZ-BUYLLA e GARAY, 1994). Entretanto, a maioria delas não apresenta um padrão definido de aumento de heterozigotos nos adultos em relação às progênies; como *P. faxlucens*, que não mostra uma tendência clara, e *P. pedicelare*, onde tanto adultos quanto progênies apresentam um excesso de heterozigotos, mas não diferem entre si. Por sua vez, *A. mexicanum*, uma palmeira do sub-bosque das florestas tropicais da América Central, mostra excesso de heterozigotos nas progênies ($F = -0,186$) e nos adultos ($F = -0,411$), contudo, o expressivo aumento de heterozigosidade nos adultos sugere uma sobrevivência ou recrutamento preferencial dos heterozigotos, segundo os autores.

Fenômeno similar pode estar ocorrendo em *E. edulis*, especialmente se considerarmos a redução que ocorre entre o número de propágulos produzidos, estimado em 377.101 por hectare, por ano (REIS, A.,1995), na área da população SC650 e o número de indivíduos que chegam a fase reprodutiva (61, Figura 5).

Figura 5 - Pirâmide demográfica da população SC650, representando as proporções entre os propágulos e os distintos estádios de tamanho de plantas de *Euterpe edulis*, conforme REIS, A. et al. (1995). Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

É razoável considerar que grande parte dos propágulos são predados ou sofrem ação de microorganismos e não conseguem produzir uma plântula (80,1 %, segundo REIS, A., 1995); além disso, grande parte das plântulas produzidas (12.565/ ha, Figura 5) são predadas. Nestes fenômenos, o valor adaptativo dos indivíduos deve ter influência reduzida, apresentando maior importância na distribuição espacial dos indivíduos das coortes subseqüentes, juntamente com os dispersores (ação, presença ou ausência destes), como discutido em OYAMA (1993) e demonstrado por REIS, A. (1995) para *E. edulis*. Ou seja, a redução da população de propágulos deve ter um efeito aleatório predominante na variabilidade genética, até este ponto. Contudo, o desenvolvimento diferencial e recrutamento destas plântulas, redução de 12.565 plântulas por hectare à 560 palmeiras (3,3 %) com mais de 1,3 m de estipe, bem como a passagem para a fase reprodutiva (0,3 %; Figura 5), devem apresentar um forte componente seletivo, aparentemente favorecendo heterozigotos.

Comparando-se com os dados existentes para outras espécies arbóreas tropicais (Tabela 1, Anexo I), a heterozigosidade esperada para a espécie se encontra entre os valores mais elevados, ressaltando a alta diversidade genética para a mesma. Contudo, considerando-se que foram empregados somente locos polimórficos para este estudo, a comparação com outras espécies deve ser realizada tomando em conta somente os locos polimórficos. Tal comparação coloca o palmitero, ainda, entre as espécies tropicais estudadas de maior diversidade.

De uma maneira geral, os índices de diversidade obtidos, heterozigosidade, número de alelos por loco e percentagem de locos polimórficos, foram todos elevados, sempre similares ou superiores à maioria dos valores obtidos para outras espécies tropicais. Especialmente a comparação com outras espécies tropicais comuns do sub-bosque reflete esta superioridade (Tabela 1, Anexo I). A

comparação com outras palmeiras indica valores similares, principalmente a comparação específica com *Astrocarium mexicanum* (EGUIARTE et al., 1992), outra palmeira de sub-bosque.

A alta diversidade obtida para a espécie apresenta especial relevância, pois a geração posterior poderá sempre apresentar novos recombinantes ou mais recombinantes, permitindo adaptação a microambientes e a manutenção da dinâmica populacional, como demonstrado por MARTINS e JAIN (1977) e JAIN e MARTINS (1979) para *Trifolium hirtum* (leguminosa colonizadora), e discutido em BARRETT e KOHN (1991). Conforme OYAMA (1993), a variação genética dentro de indivíduos é tão importante quanto a variação entre; e, se o tamanho das populações naturais em espécies tropicais, onde os níveis de diversidade elevados são comuns, se reduz, também ficará reduzido o potencial de ocupação de novos microambientes ou alterações naturais destes. Assim, considerando que características associadas ao vigor das sementes e/ou desenvolvimento inicial das plantas apresentam variação genética, como evidenciado por REIS et al. (1992) e NODARI et al. (1993) para *E. edulis*, a alteração dos níveis de recombinação e heterozigosidade com o avançar das gerações comprometerá o estabelecimento, desenvolvimento e recrutamento de novos indivíduos. Tal aspecto tem implicações diretas no dinamismo demográfico e no manejo de populações naturais com fins comerciais.

Os índices de fixação (endogamia) variaram de 0,005 a 0,117 nas progênes (Tabela 15), indicando a existência de endogamia em níveis relativamente reduzidos para a maior parte das populações. Em relação aos indivíduos adultos, os índices de fixação foram, em sua maioria, negativos (Tabela 16), refletindo o excesso de heterozigotos existente, como já mencionado anteriormente.

O agrupamento das populações, por regiões ou locais, produz índices similares de diversidade, tanto nas progênies quanto nos indivíduos adultos (Tabelas 15 e 16). As variâncias obtidas para estes índices demonstram que os mesmos não diferem entre si e tampouco diferem daqueles obtidos para as população individualmente. Este aspecto indica que, apesar da aparente divergência entre as populações, discutida a partir das diferenças entre as frequências alélicas, as populações apresentam um padrão de diversidade similar.

4.3 Organização da Variação Genética Entre e Dentro de Populações

A caracterização da distribuição da variabilidade genética entre e dentro de populações foi realizada considerando três abordagens. Inicialmente foram estimados os valores de F_{IS} , F_{IT} e F_{ST} , conforme WRIGHT (1951) e NEI (1977), considerando as populações individualmente ou agrupando por locais e regiões, tanto para progênies quanto para indivíduos adultos. Adicionalmente, foi analisada a diversidade considerando a subdivisão das populações, conforme propõe NEI (1973, 1978), obtendo-se as estimativas das heterozigosidades totais e por subdivisão, bem como a diferenciação relativa entre as subpopulações (G_{ST}). Finalmente, foram estimados os coeficientes de coancestralidade entre regiões, locais, populações e famílias, bem como o valor de F , conforme COCHERAN (1969), empregando-se a metodologia proposta por WEIR (1990a) e VENCOSKY (1992); hierarquizando indivíduos dentro de progênies dentro de populações dentro de locais dentro de regiões, na análise das progênies, ou indivíduos dentro de populações dentro de locais dentro de regiões, para os indivíduos adultos.

Este conjunto de análises visa não somente a caracterização da estruturação das populações naturais da espécie, mas também avaliar a adequação das diferentes abordagens ao tipo de estudo em questão.

4.3.1. Estatísticas F

Os valores médios obtidos (Tabela 17 e 18) mostram uma endogamia total reduzida para progênies e negativa para indivíduos adultos, conforme já indicado pelos índices de fixação (Tabelas 15 e 16).

Os valores de $\hat{F}_{IT}$ foram negativos nos adultos, refletindo o excesso de heterozigotos já mencionado. Além disso, os valores de $\hat{F}_{IS}$ foram também negativos, indicando um comportamento similar nas populações individualmente.

Os valores de $\hat{F}_{ST}$ obtidos indicaram uma reduzida divergência entre as populações estudadas, tanto para progênies quanto para indivíduos adultos. O agrupamento por locais e regiões mostrou um comportamento similar.

A magnitude dos valores obtidos é similar àquela obtida para a maioria das espécies tropicais já estudadas (Tabela 4).

Apesar de reduzidos, os valores obtidos são significativamente diferentes de zero, como indicam os testes de heterogeneidade realizados a partir da comparação das frequências alélicas entre as populações, através de testes de contingência, conforme WORKMAN e NISWANDER (1970). Inicialmente as comparações foram feitas entre todas as populações, posteriormente entre locais e entre populações dentro de locais, para progênies e adultos, conforme Tabelas 17 e 18 (Anexos III e IV).

Tabela 17. Estimativas de F_{IS} F_{IT} e F_{ST} para sete populações naturais de *Euterpe edulis*, avaliação a partir de progênies, baseadas em sete locos alozímicos, agrupadas de diferentes modos. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

Populações	$\hat{F}_{IS}$	$\hat{F}_{IT}$	$\hat{F}_{ST}$
7 populações	0,042	0,068	0,026**
SC¹xSxL (3)²	0,053	0,072	0,019**
SCxSP (2)	0,058	0,070	0,012**
SCxS (2)	0,059	0,072	0,014**
SCxS (6)	0,042	0,065	0,024**
SCxL (2)	0,044	0,060	0,017**
SCxL (4)	0,032	0,052	0,021**
SxL (2)	0,060	0,072	0,013**
SxL (4)	0,054	0,073	0,020**
SC (3)	0,028	0,038	0,011**
S (3)	0,057	0,070	0,014**

¹SC, S e L correspondem a Santa Catarina, SP-Saibadela e SP-Limão, respectivamente

²() número de "grupos" na comparação

** significativo à 1 % pelo teste de contingência - χ^2

Tabela 18. Estimativas de F_{IS} F_{IT} e F_{ST} para oito populações naturais de *Euterpe edulis*, avaliação a partir de indivíduos adultos, baseadas em sete locos alozímicos, agrupadas de diferentes modos. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

Populações	$\hat{F}_{IS}$	$\hat{F}_{IT}$	$\hat{F}_{ST}$
8 populações	-0,067	-0,033	0,031**
SC ¹ xSxL (3) ²	-0,051	-0,029	0,021**
SCxSP (2)	-0,036	-0,025	0,011**
SCxS (2)	-0,065	-0,056	0,009**
SCxS (6)	-0,076	-0,055	0,020**
SCxL (2)	-0,001	-0,023	0,024**
SCxL (5)	-0,015	-0,022	0,037**
SxL (2)	-0,076	-0,060	0,014**
SxL (5)	-0,104	-0,075	0,026**
SC (3)	-0,000	-0,012	0,013
S (3)	-0,145	-0,133	0,010
L (2)	-0,037	-0,020	0,017

¹SC, S e L correspondem a Santa Catarina, SP-Saibadela e SP-Limão, respectivamente

²() número de "grupos" na comparação

** significativo à 1 % pelo teste de contingência - χ^2

Os resultados indicaram a existência de heterogeneidade entre as populações em todas as comparações realizadas, exceto para os indivíduos adultos nas populações contíguas (Tabela 18). As maiores contribuições para o valor calculado de χ^2 foram associadas às populações SPL350 e SPL700 e SC650 para adultos, e SPL700, SC450, SC550, SC650 e SPS100 para progênes. Entre os locos,

PRX2 e PGM1 apresentaram maior heterogeneidade entre as populações (Anexo III).

Estes resultados reforçam a idéia discutida no item anterior, em relação aos alelos exclusivos, pois evidenciam uma tendência de divergência entre as populações amostradas.

As estimativas obtidas para os grupos de populações contínuas (Santa Catarina: SC450, SC550 e SC650; São Paulo-Saibadela: SPS100, SPS250 e SPS350; São Paulo-Limão: SPL700 e SPL350), indicaram divergências reduzidas para progênies (0,11 e 0,14) e praticamente nulas ($\hat{F}_{ST}$ não significativo) para adultos (Tabelas 17 e 18). Por sua vez, as comparações envolvendo populações de diferentes locais e/ou regiões (Santa Catarina x São Paulo-Saibadela e SP-Saibadela x SP-Limão) revelaram divergências de magnitudes similares (Tabela 17 e 18) e superiores às populações contínuas .

As divergências caracterizadas (Tabelas 17 e 18) sugerem a existência de efeitos de deriva e/ou de seleção entre regiões e locais. Contudo a inexistência de divergências entre as populações contíguas, para adultos, indicam que os efeitos de deriva e/ou seleção são de menor expressão nestas situação, quanto comparados à variação geográfica de maior amplitude; ou que os efeitos de seleção são expressivos, mas similares nas populações contínuas. A seleção em favor dos heterozigotos corrobora com esta última hipótese.

Estes resultados sugerem o modelo de isolamento por distância para a espécie, pois indicam uma tendência de maior diferenciação com distâncias maiores. Além disso, a distribuição contínua e abundante da espécie, originalmente, em toda a área do domínio da Floresta Tropical Atlântica produz uma expectativa que dá suporte a este modelo.

O agrupamento de populações por local e/ou região produziu tendências similares às mencionadas anteriormente. Contudo, os valores de $\hat{F}_{ST}$ estimados apresentaram magnitudes sempre inferiores, proporcionalmente à redução no número de grupos (populações, locais ou regiões) comparados. Tal resultado é coerente com que discutem WEIR e COCKERHAM (1984, p.1359) sobre as estimativas para F_{ST} como estatística e não como parâmetro, as quais variam conforme o número de populações envolvidas.

Além disso, o agrupamento de populações elimina eventuais divergências associadas à níveis de estrutura de escala geográfica inferior, reduzindo a magnitude da divergência estimada. Assim, quando comparados SC com SP-Saibadela considerando-se como dois locais ou como seis populações os resultados são 0,009 e 0,020 para adultos e 0,014 e 0,024 para progênies.

A utilização dessa sistemática para diferentes níveis hierárquicos não permite uma quantificação individualizada da divergência nos diferentes níveis; logo, não permite uma avaliação específica dos fenômenos envolvidos (deriva, fluxo gênico, p.ex.) em cada nível.

4.3.2. Análise da Diversidade em Populações Subdivididas

A análise da diversidade considerando a subdivisão nas populações revelou resultados, relativos à divergência ($\hat{G}_{ST}$), similares aos obtidos com as estimativas das estatísticas F para progênies (Tabela 19). Em termos médios os resultados mostram valores inferiores aos obtidos para as espécies tropicais em geral (Tabela 3).

Tabela 19. Estimativas de H_T , H_S e G_{ST} para sete populações naturais de *Euterpe edulis*, avaliação a partir de progênies, baseada em sete locos alozímicos, agrupadas de diferentes modos. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

Populações	$\hat{H}_T$	$\hat{H}_S$	$\hat{G}_{ST}$
8 populações	0,436	0,425	0,025
SC¹xSxL (3)²	0,436	0,429	0,016
SCxSP (2)	0,436	0,434	0,005
SCxS (2)	0,435	0,431	0,009
SCxS (6)	0,435	0,425	0,023
SCxL (2)	0,442	0,434	0,018
SCxL (5)	0,442	0,433	0,020
SxL (2)	0,427	0,424	0,007
SxL (5)	0,427	0,417	0,023
SC (3)	0,441	0,435	0,014
S (3)	0,421	0,414	0,017

¹SC, S e L correspondem a Santa Catarina, SP-Saibadela e SP-Limão, respectivamente

²() número de "grupos" na comparação

Para adultos os resultados mostraram-se em geral inferiores e, em algumas situações, discrepantes, em relação aos valores obtidos para $\hat{F}_{ST}$ (Tabela 20). Sendo inclusive negativos (teoricamente impossível: em termos práticos, não diferentes de zero) para as populações contíguas.

Tais resultados estão possivelmente associadas ao viés existente nas estimativas de G_{ST} , especialmente para amostras pequenas, como discutem WEIR e COCKERHAM (1984), COCKERHAM e WEIR (1987, 1993).

Tabela 20. Estimativas de H_T , H_S e G_{ST} para oito populações naturais de *Euterpe edulis*, avaliação a partir de indivíduos adultos, baseada em sete locos alozímicos, agrupadas de diferentes modos. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

Populações	$\hat{H}_T$	$\hat{H}_S$	$\hat{G}_{ST}$
8 populações	0,452	0,446	0,013
SC ¹ xSxL (3) ²	0,452	0,445	0,013
SCxSP (2)	0,452	0,444	0,018
SCxS (2)	0,452	0,449	0,007
SCxS (6)	0,452	0,451	0,002
SCxL (2)	0,437	0,430	0,016
SCxL (5)	0,437	0,429	0,018
SxL (2)	0,463	0,455	0,017
SxL (5)	0,463	0,459	0,009
SC (3)	0,424	0,426	-0,005
S (3)	0,474	0,476	-0,004
L (2)	0,436	0,433	-0,007

¹SC, S e L correspondem a Santa Catarina, SP-Saibadela e SP-Limão, respectivamente

²() número de "grupos" na comparação

Além disso, os valores foram expressivamente inferiores quando o número de populações comparadas foi reduzido (p. ex. de 6 para 2), possivelmente por eliminar efeitos de variação em menor escala, como já mencionado anteriormente.

Conforme COCKERHAM e WEIR (1993), $\hat{G}_{ST}$ não pode ser considerado como estimador de F_{ST} , especialmente quando o número de populações

analisadas e/ou o número de indivíduos amostrados é reduzido, como no caso das avaliações entre populações contíguas de indivíduos adultos.

Assim, a utilização dessa sistemática mostra-se inadequada quando a amostragem é reduzida, além do que não permite individualizar os efeitos das divergências nos diferentes níveis hierárquicos, como mencionado para o $\hat{F}_{ST}$.

4.3.3. Estimativas dos coeficientes de Coancestralidade

Os valores dos coeficientes de coancestralidade (θ 's) estimados (Tabelas 21 e 22, Anexo V) indicaram uma reduzida divergência entre as populações nos diferentes níveis de hierarquia analisados, tanto para adultos como para progênies.

As estimativas para os coeficientes nos diferentes níveis de hierarquia (regiões $\hat{\theta}_R$, locais $\hat{\theta}_L$ e populações $\hat{\theta}_P$) foram similares nas progênies e nos adultos, mostrando um mesmo padrão no sentido de uma reduzida divergência (Tabelas 21 e 22). Além disso, os valores obtidos foram coerentes, inclusive em magnitude, com aqueles obtidos para as estimativas de F_{ST} (Tabela 17 e 18).

O valor de $\hat{\theta}_F$ médio foi de 0,14, aproximando-se do valor esperado para progênies maternas perfeitas, o que sugere a existência de um nível reduzido de endogamia para as populações. Este resultado é coerente com os coeficientes de endogamia obtidos através de diferentes abordagens: F (índices de fixação - Tabelas 15 e 16), F_{IT} (Tabelas 17 e 18) e f (Tabelas 21 e 22).

Tabela 21. Estimativas dos coeficientes de coancestralidade para sete populações naturais de *Euterpe edulis*, com dados obtidos a partir de progênies de meio-irmãos, empregando-se sete locos alozímicos. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

loco	$\hat{\theta}_R$	$\hat{\theta}_L$	$\hat{\theta}_P$	$\hat{\theta}_F$	$\hat{\theta}_{FF}$	$\hat{F}$	$\hat{f}$	$\hat{t}_{a3}$
PRX2	-0,0162	0,0028	0,0077	0,1211	0,1143	0,0743	0,0672	0,8741
PRX3	-0,0051	0,0071	0,0081	0,1292	0,1222	-0,0400	-0,0485	1,1019
PRX4	0,0289	0,0559	0,0600	0,1912	0,1395	0,1810	0,1287	0,7719
PRX5	0,0036	-0,0082	0,0086	0,0745	0,0664	-0,0324	-0,0414	1,0864
PGI2	-0,0204	0,0134	0,0105	0,1336	0,1244	0,0184	0,0080	0,9841
PGM1	0,0277	0,0308	0,0403	0,2596	0,2285	0,2173	0,1845	0,6885
G6P1	0,0293	0,0091	0,0349	0,1426	0,1116	0,0099	-0,0259	1,0532
Média								
locos	,00531	0,0213	0,0264	0,1631	0,1404	0,0863	0,0615	0,8841
alelos	,00659	0,0225	0,0273	0,1692	0,1459	0,0899	0,0644	0,8789

Nas comparações entre populações contínuas ($\hat{\theta}_P$) e locais ($\hat{\theta}_L$) os valores ficaram em torno de 2,3 %. Contudo, nas comparações entre regiões, os valores foram extremamente reduzidos (0,5% para progênies e 0,2% para adultos), sugerindo um fluxo gênico superior ao existente nas populações contínuas ou locais. Tais valores, entretanto, devem ser tomados com cautela, pois foram obtidos a partir de variâncias com reduzido número de graus de liberdade e nas situações onde o desbalanceamento entre os níveis (locais) do fator envolvido (regiões) era o mais expressivo (Anexo V).

Tabela 22. Estimativas dos coeficientes de coancestralidade para oito populações naturais de *Eutерpe edulis*, com dados obtidos a partir de indivíduos adultos, empregando-se sete locos alozímicos. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

loco	$\hat{\theta}_R$	$\hat{\theta}_L$	$\hat{\theta}_P$	$\hat{F}$	$\hat{f}$
PRX2	0,0056	-0,0040	0,0101	-0,1543	-0,1661
PRX3	-0,0230	0,0034	-0,0034	-0,0338	-0,0303
PRX4	0,0001	0,0302	0,0247	0,0970	0,0741
PRX5	0,0298	0,0112	0,0484	-0,0744	-0,1290
PGI2	-0,0190	0,0041	-0,0041	-0,1481	-0,1433
PGM1	0,0574	0,0641	0,0711	-0,0442	-0,1242
G6P1	-0,0733	0,0186	0,0137	-0,0727	-0,0876
Média					
locos	-,0021	0,0216	0,0224	-0,0520	-0,0761
alelos	,0022	0,0230	0,0233	-0,0461	-0,0711

De qualquer forma são indicadores de divergência reduzida entre as regiões, o que pode ser considerado razoável, ou mesmo esperado, para uma espécie de distribuição geográfica ampla e com distribuição originalmente contínua em toda área de ocorrência (Figura 1).

A fragmentação das populações naturais da espécie ocorreu apenas nos últimos 50 anos, tempo insuficiente para que se fixassem eventuais divergências, seja por seleção, seja por deriva, visto ser esta uma espécie perene (ou de ciclo longo), com sobreposição de gerações ocorrendo em suas populações naturais. Além disso, procurou-se estabelecer a amostragem em áreas com reduzida (Fazenda Intervalles) ou nenhuma ação antrópica (Blumenau), ou seja, procurou-se trabalhar

com amostras representativas da situação de ocorrência original da espécie na Floresta Tropical Atlântica.

A sistemática empregada para a obtenção das estimativas dos coeficientes de coancestralidade possibilita outras estimativas, pois implica na decomposição de todos os componentes de variância envolvidas na estrutura hierárquica estabelecida. Assim, como os componentes de variância podem ser interpretados como covariâncias (COCKERHAM, 1969) e, portanto, os coeficientes de coancestralidade são correlações intraclasses, outras correlações intraclasses podem ser estabelecidas.

Desta forma, como o grau de parentesco entre as famílias maternas podem ser melhor estimado por $\hat{\theta}_F$ do que por $\hat{\theta}_f$ (item 3.3.2.2.), por retirar os efeitos de divergência dos níveis hierárquicos superiores, outros coeficientes também podem ser estimados da mesma forma. Assim,

$$\hat{\theta}_L = \hat{\sigma}_L^2 / (\hat{\sigma}_G^2 + \hat{\sigma}_I^2 + \hat{\sigma}_F^2 + \hat{\sigma}_p^2 + \hat{\sigma}_L^2)$$

e

$$\hat{\theta}_p = \hat{\sigma}_p^2 / (\hat{\sigma}_G^2 + \hat{\sigma}_I^2 + \hat{\sigma}_F^2 + \hat{\sigma}_p^2)$$

Estas estimativas apresentam como vantagem a possibilidade de caracterizar, especificamente em cada nível hierárquico, os efeitos decorrentes da movimentação dos alelos.

Para o palmitreiro os valores estimados foram 0,016 e 0,005 para $\hat{\theta}_L$ e $\hat{\theta}_p$, a nível de progênies e 0,021 e 0,0003 para $\hat{\theta}_L$ e $\hat{\theta}_p$, a nível de indivíduos adultos. Estes resultados indicam que as maiores divergências estão associadas aos diferentes locais, independente das regiões; ou que as populações contínuas apresentam

divergências reduzidas, independente de locais e/ou regiões. Portanto as eventuais limitações de movimentação dos alelos, as quais produzem as subdivisões nas populações estão relacionadas a uma escala maior do que aquela das populações contínuas.

Por outro lado, é razoável considerar que a metodologia proposta para estimativa dos coeficientes de coancestralidade, além de apresentar menores vieses, por considerar o processo amostral, se mostra mais versátil e eficiente na caracterização da estrutura em populações naturais.

4.4. Sistema Reprodutivo

4.4.1. Equilíbrio de Endogamia

A avaliação da existência de equilíbrio de panmixia nas populações estudadas pode ser considerada como uma caracterização inicial do sistema reprodutivo, uma vez que tal equilíbrio implica em cruzamentos ao acaso, ou seja, implica numa taxa de cruzamento de 100 %. Assim, foram realizados os testes de aderência ao equilíbrio de panmixia para as populações estudadas, com base na distribuição χ^2 .

Os testes de aderência ao equilíbrio de panmixia (equilíbrio de Hardy-Weinberg) realizados para as progênies indicaram desvios expressivos (Tabela 23, Anexo VI) na maioria dos locos em todas as populações. O agrupamento de classes para os alelos menos frequentes (Tabela 23, Anexo VI) produz frequências genotípicas que também se desviam do equilíbrio de panmixia para boa parte dos

locos analisados. A análise conjunta de todos os locos em cada população reforça a caracterização dos desvios existentes.

Nos locos com classes genotípicas suficientes, foi testada a aderência ao equilíbrio de endogamia (equilíbrio de Wright) (Tabela 24, Anexo VI). Os resultados indicaram também desvios significativos para este modelo nas progênies.

Assim, as frequências genotípicas (Anexo VII) nas progênies indicam a ocorrência de endogamia proveniente de fatores não devidos apenas ao sistema reprodutivo, pois a inexistência de equilíbrio de endogamia sugere a ocorrência de outros fatores envolvidos, como cruzamentos não aleatórios.

A fenologia da espécie é caracterizada por um período bastante amplo de floração: 5 meses em uma população de *Euterpe edulis* em Floresta Semidecídua, estudada por REIS et al. (1993) e 5 meses na população SC650 (REIS, A., comunicação pessoal). Entretanto, a floração não é sincronizada entre todos os indivíduos, ocorrendo uma tendência a um período inicial com poucas plantas floridas, um aumento gradativo até um máximo e, finalmente, uma redução, como descrito por REIS et al. (1993) e confirmado por REIS, A. (comunicação pessoal) para a população SC650. Além disso, os resultados obtidos por REIS, A. (1995) indicam variação entre anos em relação à quantidade de indivíduos que se reproduzem anualmente (Tabela 25).

Tabela 23. Aderência aos equilíbrio de panmixia para progênies de sete populações naturais de *Euterpe edulis*. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

Populações	GLhw	χ^2_{hw}	Phw	GLp*	χ^2_{p*}	Pp*
SC450	18	33,96	<5	6	22,89	<1
SC550	24	132,97	<1	4	19,48	<1
SC650	19	97,66	<1	7	30,98	<1
Santa Catarina (Blu.-3 alt.)	25	253,07	<1	7	64,31	<1
SPS100	18	56,12	<1	6	16,91	<1
SPS250	18	82,72	<1	6	32,45	<1
SPS350	23	170,20	<1	7	78,38	<1
Saibadela (3 altitudes)	24	289,72	<1	7	89,31	<1
SPL700	19	134,23	<1	7	91,59	<1
São Paulo	29	440,49	<1	7	134,44	<1
(Saibadela e Limão)						

*agrupando todos os alelos exceto o mais freqüente

Tabela 24. Aderência ao equilíbrio de endogamia para progênies de sete populações naturais de *Euterpe edulis*. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

População	GL	χ^2	P
SC450	11	31,434	<1
SC550	17	123,957	<1
SC650	12	69,063	<1
Santa Catarina (Blu. 3 alt.)	18	203,757	<1
SPS100	11	54,320	<1
SPS250	11	67,671	<1
SPS350	16	102,459	<1
Saibadela (3 altitudes)	19	220,468	<1
SPL700	12	120,080	<1
São Paulo	22	341,553	<1
(Saibadela e Limão)			

Tomando por referência o número de indivíduos que produziram inflorescência (113), a tendência a uma distribuição normal na população para o período de florescimento como um todo, distribuído em 5 meses, e considerando a acentuada protandria da espécie (Figura 6), com tempo de antese e receptividade das flores femininas em uma inflorescência entre 12 e 15 dias não coincidentes (REIS et al, 1993), o número máximo de indivíduos coincidentemente floridos seria de aproximadamente 26 por hectare; ficando entre 10 e 15 indivíduos por hectare na maior parte do tempo; e chegando a 4 indivíduos por hectare na primeira e última quinzenas.

Tabela 25. Características reprodutivas da população SC650 de *Euterpe edulis*, em dois anos de acompanhamento, conforme REIS, A. (1995). Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

Indivíduos / órgãos por hectare	1992	1993	média
Plantas Adultas	117	136	127
Plantas com Inflorescências	115	111	113
Número de Inflorescências	189	211	200
Plantas com Infrutescências	56	96	76
Número de Infrutescências	69	160	115
Número de Frutos	228.594	531.235	379.914

Estes aspectos, aliados às características de microambiente (relevo, vegetação, etc), favorecem a possibilidade de ocorrência de cruzamentos não aleatórios entre os indivíduos, pois nem todos estarão na mesma fase fenológica ou terão possibilidade de serem visitados pelos polinizadores ao mesmo tempo.

Adicionalmente, a existência de estruturação espacial interna nas populações poderia provocar efeitos similares. Contudo, a existência deste tipo de estruturação não pode ser provada neste trabalho, pois não foi realizado um censo nas populações amostradas. Além disso, a dispersão de sementes a longa distância, como caracterizada por REIS, A. (1995) para a espécie, sugere a inexistência deste tipo de estruturação.

Por outro lado, para indivíduos adultos, os resultados indicaram uma aderência da maioria dos locos ao equilíbrio de panmixia (Tabela 26, Anexo VI), exceto na população SPS350. Tal resultado sugere diferenças entre indivíduos adultos e progênies.

Figura 6. Aspectos da floração em *Euterpe edulis*: a) florada masculina (antese); b) abertura das flores femininas após queda completa das flores masculinas; c) detalhe da antese e flores femininas ainda em fase inicial de desenvolvimento. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996 (Fotos: a - M.S. Reis, 1993; b - E. Guimarães, 1993; c - R.O. Nodari, 1994)

Tabela 26. Aderência aos equilíbrio de panmixia em sete locos alozímicos para indivíduos adultos de oito populações naturais de *Euterpe edulis*. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

População	GL	χ^2	P	GLp*	χ^2p^*	Pp*
SC450	7	1,428	>95	4	1,210	90-75
SC550	11	13,303	50-25	4	0,948	90-95
SC650	10	3,585	>95	3	0,794	90-75
Santa Catarina (Blu. 3 alt.)	12	9,049	75-50	5	1,365	95-90
SPS100	11	16,462	25-10	4	10,128	<5
SPS250	11	17,989	10-5	5	12,643	<5
SPS350	12	23,031	<5	6	15,922	<5
Saibadela (3 altitudes)	15	36,320	<1	5	1,589	95-90
SPL350	11	9,313	75-50	5	7,815	25-10
SPL700	11	7,906	75-50	5	6,465	50-25
Limão (2 altitudes)	11	12,103	50-25	6	31,042	<1
São Paulo	15	35,745	<1	6	30,597	<1
(Saibadela e Limão)						

*agrupando alelos exceto o mais freqüente

Assim, parece razoável considerar que a cada ciclo reprodutivo predominam cruzamentos não aleatórios entre os indivíduos, produzindo progênes que não apresentam equilíbrio de panmixia ou endogamia, mesmo quando os indivíduos adultos estão em equilíbrio de panmixia. Ou seja, os efeitos de deriva genética decorrente de uma estruturação fenológica das populações produzem progênes em desequilíbrio. Possivelmente uma amostragem sistemática, cobrindo todo o período de florescimento/frutificação, traria informações mais completas

sobre esta estruturação. Além disso, a amostragem de um maior número de progênies poderia diluir estes efeitos.

As frequências alélicas foram também comparadas entre adultos e progênies, em cada uma das sete populações, empregando a análise de contingência, conforme WORKMAN e NISWANDER (1970). Os resultados (Tabela 27) indicaram a existência de heterogeneidade entre adultos e progênies nas populações SC550, SPS100 e SPS350. Entretanto, a análise conjunta considerando as 7 populações sugeriu a existência de diferenças nas frequências alélicas entre adultos e progênies. Tal resultado pode estar associado à amostragem com diferentes densidades entre as populações de adultos e de progênies, ou decorre de efeitos relativos à biologia reprodutiva da espécie, como cruzamentos não aleatórios ou a existência de estruturação interna nas populações, como já mencionado

Além disso, a sobreposição de gerações existente na população de indivíduos adultos, bem como a sobrevivência e/ou recrutamento (com efeitos de seleção e/ou deriva), pode ser responsável por grande parte das diferenças existentes, especialmente no que se refere as frequências alélicas.

Apesar dos indivíduos adultos apresentarem equilíbrio de panmixia, há que se ressaltar a existência de um excesso de heterozigotos, explicitada pelos índices de fixação negativos (Tabela 16). Este contexto sugere a ocorrência de seleção em favor de heterozigotos, como já mencionado. Contudo estudos adicionais devem ser realizados, pois o excesso de heterozigotos não mostrou desvios significativos do equilíbrio de panmixia. Além disso, por definição, os efeitos seletivos só poderiam ficar explícitos em locos alozímicos, se estes últimos estivessem ligados a locos seletivamente ativos, o que não pode ser provado neste estudo.

Tabela 27. Análise de contingência para frequências alélicas em sete locos alozímicos entre progênies e adultos em sete populações naturais de *Euterpe edulis*. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

População	graus de liberdade	χ^2	P (%)
SC450	13	22,661	< 5
SC550	12	14,809	25-10
SC650	13	11,526	76-50
SPS100	14	53,495	< 1
SPS250	15	21,472	25-10
SPS350	15	27,754	< 5
SPL700	15	10,340	90-75
Total	97	162,057	< 1

O conjunto de resultados sugere um comportamento de alogamia para a espécie. Contudo, a indefinição de um modelo de equilíbrio para as progênies indica a necessidade de análises adicionais visando a obtenção de uma quantificação da taxa de cruzamento.

4.4.2 Taxa de Cruzamento

A taxa de cruzamento foi estimada a partir de duas abordagens : a) taxa de cruzamento aparente, a partir dos coeficientes de endogamia obtidos; b) taxa de

cruzamento multilocos, a partir de um estimador de máxima verossimilhança (RITLAND e JAIN, 1981).

Os valores obtidos para taxa de cruzamento aparente (Tabela 28) são coerentes entre si (em torno de 0,92) e sugerindo a existência de endogamia, por autofecundação ou por cruzamento entre aparentados. Por sua vez, as estimativas multilocos (Tabela 29) mostram valores que se aproximam de 1,00 diferindo apenas nas populações SPL700 e SPS350, nestes casos os valores estimados foram de 0,94. Tais resultados demonstram ser *Euterpe edulis* uma espécie preferencialmente de fecundação cruzada, como já haviam sugerido REIS et al. (1993) a partir do estudo da biologia floral e ecologia da polinização da espécie.

A comparação entre a taxa de cruzamento multilocos e unilocos média, possibilita a caracterização de cruzamento entre aparentados e ou autofecundação, conforme discutem RITLAND e EL-KASSABY (1985), SANTOS (1994) e GANDARA (1995). No caso do palmitreiro essa comparação fica prejudicada pelo erro elevado associado às estimativas unilocos, contudo a diferença entre as duas estimativas aparece na população SPS350. Além disso, a comparação com as estimativas de taxa de cruzamento aparente evidencia a existência de diferenças nas populações SC650, SPS250, SPS350 e SPL700. Tais resultados sugerem a ocorrência de cruzamentos entre aparentados nas populações mencionadas, reforçando a idéia de ocorrência de cruzamentos não aleatórios mencionada anteriormente.

Tabela 28. Estimativas da taxa de cruzamento aparente para sete populações naturais de *Euterpe edulis*, obtidas a partir de diferentes coeficientes de endogamia. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

População	$\hat{t}_{a1}$ (F*)	$\hat{t}_{a2}$ (F _{IS} *)	$\hat{t}_{a3}$ (f*)
SC450	0,99		
SC550	0,96		
SC650	0,88		
SPS100	0,97		
SPS250	0,92		
SPS350	0,79		
SPL700	0,91		
Média (7 pop)	0,92	0,92	0,88
SP-Saibadela	0,86		
São Paulo	0,86		
Santa Catarina	0,92		
Locais (3)		0,90	
Regiões (2)		0,89	

* estimativas obtidas a partir dos índices de fixação (F), do índice médio de endogamia entre populações (F_{IS}) e da endogamia a nível de indivíduo (f)

Tabela 29. Taxas de cruzamento para locos individuais e multilocos estimadas para sete populações naturais de palmitreiro. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

	SC			SPS		SPL	
	450	550	650	100	250	350	700
Locos	Número			Famílias			
	09	04	10	07	07	14	16
PRX2	1,99	0,92	0,83	1,23	1,23	1,00	0,48
PRX3	1,02	**	0,96	1,23	1,28	0,81	1,21
PRX4	1,08	0,72	0,93	1,30	0,86	0,89	0,98
PRX5	1,99	0,77	0,50	0,43	0,75	1,99	1,99
PGI2	1,20	1,43	1,26	0,93	1,50	0,77	0,96
PGM1	1,10	0,40	0,74	1,13	0,44	0,70	0,73
G6P1	1,04	1,99	1,22	1,99	1,99	1,99	1,99
$\hat{t}_s$ *	1,09	0,85	0,92	1,04	1,01	0,84	0,87
$S(\hat{t}_s)$	0,02	0,37	0,26	0,33	0,33	0,03	0,29
$\hat{t}_m$	1,04	1,02	0,95	1,04	1,00	0,94	0,94
$S(\hat{t}_m)$	0,05	0,02	0,03	0,05	0,02	0,02	0,02
$(\hat{t}_m - \hat{t}_s)$	-0,05	0,17	0,03	0,04	-0,01	0,10	0,07

* $\hat{t}_s$, média, exceto valores 1,999

** não convergente

O teste de aderência ao modelo multilocos (Tabela 30, Anexo VIII) mostra valores significativos para todas as populações estudadas, indicando inadequação do mesmo. RITLAND e EL KASSABY (1985) mencionam que os desvios deste equilíbrio não prejudicam a obtenção das estimativas, mas indicam a ocorrência de fatores adicionais ao processo, como cruzamentos preferenciais,

cruzamentos não aleatórios e/ou cruzamentos biparentais (cruzamentos envolvendo apenas dois genitores).

Um dos fatores mais comuns que leva a ocorrência de desvios significativos do equilíbrio multilocos tem sido a heterogeneidade nas frequências alélicas entre pólen e óvulos, decorrente da ocorrência de cruzamentos não aleatórios ou biparentais. Tal aspecto tem sido registrado para várias espécies tropicais, como: *Canavalesia platanifolia*, *Quararibea asterolepis* (MURAWSKI et al., 1990a), *Ceiba pentandra* (MURAWSKI e HAMRICK, 1992) e *Cedrela fissilis* (GANDARA, 1995).

Tabela 30. Aderência ao modelo multilocos para progênes de sete populações naturais de *Euterpe edulis*. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

População	GL	χ^2	P
SC450	55	61,847	<1
SC550	30	105,614	<1
SC650	63	128,217	<1
SPS100	55	89,332	<1
SPS250	42	150,205	<1
SPS350	63	253,187	<1
SPL700	63	256,281	<1

Na Tabela 31 são apresentados os resultados da avaliação de heterogeneidade nas frequências alélicas entre pólen e óvulos. Tais resultados demonstram a existência de heterogeneidade nas frequências alélicas entre os gametas femininos e masculinos, indicando uma contribuição não panmítica do

conjunto de pólen nas populações em estudo. Estes resultados reforçam as evidências de ocorrência de cruzamentos não aleatórios nas populações naturais de *Euterpe edulis* mencionados anteriormente.

Tabela 31. Comparação entre as frequências alélicas em óvulos e pólen, obtidas através do programa MLT (RITLAND, 1990), em sete populações naturais de *Euterpe edulis*. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

População	Graus de Liberdade	χ^2
SC450	13	694,8**
SC550	14	437,9**
SC650	11	889,4**
SPS100	13	520,7**
SPS250	12	322,9**
SPS350	14	552,1**
SPL700	14	551,9**

A caracterização da taxa de cruzamento para o palmitreiro confirma as evidências mencionadas no item anterior, indicando a alogamia como mecanismo básico de reprodução da espécie. Entretanto, os resultados também confirmaram a existências de cruzamentos não aleatórios, como mencionado anteriormente, evidenciando peculiaridades no processo reprodutivo da espécie associadas, possivelmente, à amplitude do período de florescimento.

4.5. Fluxo Gênico

As estimativas de fluxo gênico foram realizadas conforme a relação entre a divergência genética e a quantidade de migrantes N_m .

Os resultados (Tabela 32) apresentaram-se extremamente convergentes, entre as diferentes estimativas de θ e, especialmente, entre as estimativas obtidas nas diferentes gerações : adultos e progênies.

A abordagem proposta por BURTON e SLATKIN (1989), e empregada por WOLF e SOLTIS (1992) e EGUIARTE et al. (1993), permite uma adaptação da estimativa de N_m proposta por WRIGHT (1931) para o modelo de ilhas, para um modelo que se aproxima do contínuo, como o de isolamento por distância ou o "stepping stone". Assim, foi possível estabelecer o tamanho de vizinhança para *Euterpe edulis*; este valor ficou em 67 indivíduos, em termos médios (variando entre 57 e 72), tanto para as estimativas através de progênies, quanto para estimativas através dos indivíduos adultos.

O resultado obtido indica que as "unidades panmíticas", ou vizinhanças, como sugere WRIGHT (1946), são de 67 indivíduos. Ou seja, os grupos parentais que trocam genes ao acaso estão em torno de 67 indivíduos; assim, numa mesma unidade de área um número menor de indivíduos implicaria em um aumento da divergência entre as vizinhanças em decorrência do aumento interno dos níveis de endogamia. Em outras palavras, a redução nesse número implicaria numa alteração da estrutura genética das populações naturais a médio prazo. Além disso, os efeitos da deriva genética se acentuariam, levando, possivelmente, a perda dos alelos de menor frequência. Adicionalmente, os níveis de heterozigosidade iriam diminuir, reduzindo a diversidade genética da população. Essa redução na

diversidade teria consequências diretas na dinâmica populacional, como discutido anteriormente, implicando na redução do dinamismo das populações naturais da espécie.

Tabela 32. Estimativas de fluxo gênico (Nm) tamanho de vizinhança (Nb) e área de vizinhança* para populações naturais de palmitreiro, a partir de estimadores de divergência genética obtidos de indivíduos adultos e de progênies. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

Estimador	Divergência	$\hat{Nm}$	$\hat{Nb}$	Área SC.	Área SP.	Área Média
Progênies						
$\hat{\theta}_L$	0,022	11,3	71,2	11.672	4.450	
$\hat{\theta}_p$	0,022	10,9	68,6	11.246	4.288	
Média		111	69,4	11.377	4.338	7.858
Adultos						
$\hat{\theta}_L$	0,021	11,5	72,2	11.836	4.513	
$\hat{\theta}_p$	0,026	9,2	57,9	9.492	3.619	
Média		10,4	64,6	10.590	4.038	7.314
Média						
Geral		10,7	67,0	10.948	4.188	7.586

* em m², considerando 54 e 160 como densidade média (número de reprodutivos por hectare) para Santa Catarina (SC) e São Paulo (SP), respectivamente

A existência de cruzamentos não aleatórios detectada nas análises anteriores, não invalida a utilização do conceito de demes panmíticas de Wright, pois pode-se considerar que o conjunto de progênies produzidas irá diluir o efeito

dos desequilíbrios individuais ou de grupos de progênes, implicando em que sejam necessários, a cada ciclo, conjuntos de propágulos representativos, ou em equilíbrio em cada deme, para manutenção da estrutura existente.

Nesse contexto, passa a ser importante para as perspectivas de manejo das populações naturais da espécie a caracterização da área de vizinhança, ou área ocupada pela vizinhança. Uma estratégia possível é estabelecer a relação direta com os dados da demografia existentes, ou seja, relacionar a área ocupada pelos indivíduos reprodutivos existentes (densidade de reprodutivos por área) com o tamanho de vizinhança. Tais estimativas aparecem na Tabela 32, indicando uma área média de 7.586 m². Isso significa que seriam necessários 88 indivíduos reprodutivos por hectare para manter a estrutura genética atual nas populações naturais do palmitreiro, em termos médios. Obviamente essa abordagem implica em resultados variáveis em relação à demografia local, para cada situação (Tabela 32).

Contudo, essa abordagem mostra-se frágil em termos de utilização prática, pois sempre indicará que todos os indivíduos reprodutivos existentes sejam necessários para a manutenção da estrutura genética atual. Para obter-se uma estimativa de área de vizinhança que se aproxime do mínimo para a manutenção da estrutura genética existente, valor desejável em termos de utilização para o manejo de populações naturais, torna-se necessário uma estimativa independente e direta da área de vizinhança. Assim, estimativas que envolvem o fluxo de pólen e a dispersão de sementes, como propostas em LEVIN e KESTER (1969) e discutidas em SLATKIN (1985) e RICHARDS (1989) seriam desejáveis nesse contexto.

REIS, A. (1995) estimou em 65 m a distância de dispersão primária dos propágulos de *Euterpe edulis*, apresentando uma tendência a dispersão

leptocúrtica, com variações na forma da distribuição em função do ambiente, mas com tendências similares em termos de distâncias totais.

Em relação ao fluxo de pólen para o palmitreiro não existem informações. Contudo, o principal provável polinizador foi caracterizado em REIS et al. (1993) como *Trigona* sp, identificado posteriormente como *Trigona spinipes*; não sendo, entretanto, obtida a informação relativa à distância de vôo para a espécie.

Além disso, considerando-se a amplitude do período de floração e uma tendência à normal para o fenômeno, conforme discutido no item 4.4., nos limites do período de floração haveria sucesso reprodutivo com até 4 indivíduos por hectare. Nesta situação a distância média entre plantas reprodutivas, e portanto distância de transporte do pólen, seria de 56 metros.

Desta forma, fazendo uma aproximação do proposto por WRIGHT (1943), onde a área de vizinhança corresponde a $4\pi\sigma^2$, sendo σ o desvio padrão da dispersão de alelos, e complementado por LEVIN e KESTER (1969), como:

$$A_v = 4\pi (V_p/2 + V_s)$$

onde:

V_p = variância da distância de dispersão de pólen

V_s = variância da distância de dispersão de sementes

A_v = área de vizinhança (área ocupada por aproximadamente 95 % dos indivíduos de uma deme panmítica)

Assim, considerando-se a distância de dispersão obtida por REIS, A. (1995) e a distância provável de dispersão de pólen mencionada (56 m) como

representando dois desvios padrão em relação ao máximo potencial, a área de vizinhança seria de 18.199 m². Considerando as distâncias mencionadas como três desvios padrão do máximo potencial, a área de vizinhança seria de 8.090 m². Estes dois resultados, agregados ao tamanho de vizinhança médio obtido (67 indivíduos) levariam à 37 e 83 indivíduos por hectare, respectivamente, como números mínimos para manutenção da estrutura populacional existente; em termos médios 60 indivíduos por hectare. Contudo, são necessários estudos adicionais para uma melhor caracterização do potencial de distância de fluxo de pólen, bem como as variações existentes entre locais e/ou anos para a distância de dispersão de sementes e a distância de fluxo de pólen.

4.6. Associação da Variação Genética com a Distribuição Geográfica

A avaliação da associação da variação genética com a distribuição geográfica e o gradiente altitudinal foi realizada a partir da análise gráfica das frequências alélicas, nos indivíduos adultos, relativas ao gradiente altitudinal em dois locais de coleta, Santa Catarina-Blumenau e São Paulo-Saibadela (Figuras 7 a 10). Em ambos os locais os três níveis de altitude permitiram uma avaliação do comportamento das frequências alélicas considerando-se a possibilidade de associação dos marcadores com caracteres adaptativos (plotagem direta das frequências alélicas, Figuras 7 e 8) ou a existência exclusiva de deriva genética (plotagem das alterações das frequências acumuladas, Figuras 9 e 10).

Figura 7. Frequências alélicas em populações naturais de *Euterpe edulis*, considerando um gradiente altitudinal em Blumenau - Santa Catarina, a partir de 7 locos alozímicos. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996.

Figura 8. Frequências alélicas em populações naturais de *Euterpe edulis*, considerando um gradiente altitudinal em Saibadela - São Paulo, a partir de 7 locos alozímicos. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996.

Figura 9. Alterações nas frequências alélicas acumuladas em populações naturais de *Euterpe edulis*, considerando um gradiente altitudinal em Blumenau - Santa Catarina, a partir de 7 locos alozímicos (A-PRX2; B-PRX3; C-PRX4; D-PRX5; E-PGI2; F-PGM1; G-G6P1). Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996.

Figura 10 Alterações nas frequências alélicas acumuladas em populações naturais de *Euterpe edulis*, considerando um gradiente altitudinal em Saibadela - São Paulo, a partir de 7 locos alozimicos (A-PRX2; B-PRX3; C-PRX4; D-PRX5; E-PGI2; F-PGM1; G-G6P1). Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996.

Em relação ao locus PRX2, pode-se observar um comportamento de redução nas frequências alélicas dos alelos 1 e 3 em ambos os locais, bem como uma tendência de aumento nas frequências do alelo 2. Em relação às diferenças acumuladas, houve um comportamento similar entre os alelos entre todas as alterações de altitude, sugerindo efeitos de deriva de magnitude similar.

Nos alelos dos locos PRX3, PRX4 e PRX5 não houve um comportamento que permitisse uma associação clara entre as variações nas frequências alélicas e os gradientes altitudinais, em nenhum dos dois locais. Entretanto, foi possível observar uma menor diferença acumulada nas variações alélicas relacionada ao gradiente altitudinal em Blumenau. Tais resultados sugerem efeitos de deriva menos acentuados em Blumenau, especialmente entre as populações SC550 e SC650.

Em relação ao loco PGI2, houve um comportamento de variação das frequências alélicas diretamente relacionado aos gradientes altitudinais. No caso de Blumenau houve uma redução expressiva na frequência do alelo 2, com conseqüente aumento da frequência do alelo 1, na medida do aumento do nível altitudinal. Nas populações de Saibadela, as alterações foram no sentido oposto, entre os alelos 1 e 2, havendo, adicionalmente, um incremento das frequências dos alelos raros (3 e 4), associada com o aumento da altitude. Essa associação fica ressaltada na análise das diferenças acumuladas, especialmente no alelo 1 em Saibadela, que apresentou um comportamento de diferença mais acentuada entre 250 e 350 metros.

Para o locus PGM1, houve um comportamento de redução de frequência alélica para o alelo 1 e incremento para o alelo 3 em ambos os locais. Esse comportamento mostrou-se mais acentuado entre as altitudes de 450 e 550 m

em Blumenau e entre 250 e 350 m em Saibadela, como ressaltam os gráficos relativos às diferenças acumuladas.

O locus G6P1 apresenta apenas dois alelos nos indivíduos adultos, de forma que os comportamentos entre os alelos são complementares e sugerem redução na frequência do alelo 1 e incremento do alelo 2, em ambas os locais.

A análise geral indica que, apesar da existência de algumas associações entre as frequências alélicas e os gradientes altitudinais, o que sugere a existência de forças adaptativas em relação aos gradientes analisados, a maioria dos marcadores não permite a caracterização de um comportamento consistente neste sentido. Assim, aparentemente, as variações existentes são principalmente decorrentes de efeitos de deriva, possivelmente associadas aos processos de polinização e dispersão da espécie, limitando a movimentação dos alelos, bem como devido ao sistema reprodutivo da mesma. Trabalhos clássicos (HAMRICK e ALLARD, 1972; CLEG e ALLARD, 1972) têm mostrado a existência de associações entre fatores de ambiente e as frequências alélicas de marcadores alozímicos. Em espécies arbóreas *Fagus sylvatica* (COMPS et al., 1991) também apresenta este tipo de associação; contudo, entre espécies arbóreas tropicais nenhum trabalho similar foi realizado.

A maioria dos trabalhos nesta linha têm mostrado a existência de associações apenas com características quantitativas, como GURIES e LEDIG (1982) e LEGERCRANTZ e RYMAN (1990), não sendo encontradas associações consistentes com marcadores alozímicos .

O comportamento das diferenças acumuladas em relação aos gradientes altitudinais sugere, intuitivamente, uma adequação ao modelo de isolamento por distância, como já sugerido anteriormente, pois demonstra alterações

de magnitude similar para a maioria dos alelos, em cada um dos locos, entre os níveis altitudinais.

A magnitude das diferenças existente foi estimada a partir da identidade e distância genética não viesada de NEI (1972, 1973, 1978). Os valores obtidos (Tabelas 33 e 34) refletem uma reduzida divergência entre as populações estudadas, tanto em progênies quanto em adultos .

Os agrupamentos obtidos através da técnica UPGMA, para a distância não viesada de Nei, apresentam uma perfeita coerência com a distribuição geográfica para os indivíduos adultos, mas apenas parcial nas progênies (Figuras 11 e 12), misturando a população SPS100 com as populações de Blumenau. Este resultado reforça a predominância de efeitos de deriva nas progênies, pois não reflete uma tendência adaptativa das populações aos locais de coleta. Por outro lado indica uma tendência oposta em relação aos adultos.

Em ambas as situações as populações do Limão foram as mais divergentes. Cabe ressaltar que as populações do Limão apresentam uma divergência, em relação a Saibadela, de magnitude similar àquela obtida entre Santa Catarina e Saibadela, sendo esperadas diferenças de magnitude intermediária para essa situação. Contudo, a existência de um gradiente fenológico em *Euterpe edulis*, relacionado ao gradiente altitudinal, foi caracterizada por FANTINI et al. (1992c) para a região em questão. Os autores encontraram uma diferenciação fenológica maior nas populações acima de 600 m, sugerindo o isolamento, em termos de fluxo gênico via pólen para estas populações. Assim, entre as populações do Limão e as de Saibadela o isolamento fenológico deve acentuar os efeitos de deriva entre as populações .

Tabela 33. Identidades (diagonal superior) e Distâncias Genéticas (diagonal inferior) não viesadas de NEI para progênies de sete populações naturais de Palmitreiro (*Euterpe edulis*). Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

Populações	SC450	SC550	SC650	SPS100	SPS250	SPS350	SPL700
SC450	***	0,989	0,993	0,989	0,967	0,955	0,965
SC550	0,011	***	0,988	0,990	0,982	0,979	0,975
SC650	0,007	0,012	***	0,982	0,968	0,961	0,974
SPS100	0,012	0,010	0,018	***	0,986	0,980	0,972
SPS250	0,034	0,018	0,032	0,014	***	0,994	0,983
SPS350	0,046	0,021	0,040	0,020	0,006	***	0,978
SPL700	0,035	0,026	0,026	0,029	0,017	0,023	***

Tabela 34. Identidades (diagonal superior) e Distâncias Genéticas (diagonal inferior) não viesadas de NEI para indivíduos adultos de populações naturais de Palmitreiro (*Euterpe edulis*). Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996.

Populações	SC450	SC550	SC650	SPS100	SPS250	SPS350	SPL350	SPL700
SC450	***	1,000	0,995	0,994	0,999	0,996	0,969	0,979
SC550	0,000	***	1,000	0,997	0,996	0,985	0,962	0,976
SC650	0,005	0,000	***	0,996	0,995	0,986	0,954	0,973
SPS100	0,006	0,003	0,004	***	1,000	1,000	0,981	0,986
SPS250	0,001	0,004	0,005	0,000	***	1,000	0,974	0,992
SPS350	0,004	0,015	0,014	0,000	0,000	***	0,976	0,988
SPL350	0,031	0,039	0,047	0,019	0,027	0,025	***	0,991
SPL700	0,021	0,025	0,027	0,014	0,008	0,012	0,009	***

Figura 12 - Dendrograma das Distâncias Genéticas não Viesadas de NEI para oito populações naturais de *Eutерpe edulis*, dados obtidos a partir de indivíduos adultos, empregando-se sete locos alozímicos

Portanto, parece razoável, considerar o modelo de isolamento por distância, reforçado (intensificando os efeitos de deriva) pelo gradiente altitudinal, em escala ampla, como a forma básica de organização da variabilidade genética na espécie. Cabe ressaltar que, a intensificação dos efeitos de deriva relacionados aos gradientes altitudinais, deve apresentar grande relevância no processo

coberta por este ecossistema é predominantemente montanhoso, com formação de gradientes altitudinais contínuos em toda a sua extensão. Entretanto, estudos adicionais devem ser realizados nesta linha, com outras espécies, para conclusões mais consistentes.

4.7. Implicações para o Manejo e Conservação de Populações Naturais

Os resultados obtidos demonstraram a existência de uma grande diversidade na espécie, ressaltada pelo elevado número de alelos por loco e pelo alto nível de heterozigosidade; bem como heterogeneidade nas frequências alélicas entre as populações, com a presença de alelos raros e/ou exclusivos. Contudo, as populações apresentaram uma divergência de magnitude reduzida entre si, seja naquelas tomada de forma contígua, seja quando se considera as duas regiões amostradas; os valores obtidos sugerem uma adequação ao modelo de isolamento por distância. O elevado fluxo gênico e a alta taxa de cruzamento justificam a reduzida divergência.

A inexistência de equilíbrio de endogamia nas progênes e as diferenças existentes entre as frequências alélicas de adultos e progênes, aliada à informações relativas à fenologia indicam a ocorrência de cruzamentos não aleatórios. Este aspecto fica reforçado pela heterogeneidade entre as frequências alélicas de pólen e óvulo.

Além disso, estudos da biologia reprodutiva da espécie demonstraram a ocorrência de fecundação cruzada, pela forte dicogamia existente na inflorescência e polinização entomófila (REIS et al.,1993), e dispersão de sementes a longa

e polinização entomófila (REIS et al.,1993), e dispersão de sementes a longa distância por animais (REIS,A. 1995). Os resultados obtidos são coerentes com estes eventos, pois as estimativas de fluxo gênico indicaram valores elevados.

Estes resultados trazem implicações importantes para o manejo e conservação das populações naturais da espécie.

No que se refere ao manejo, considera-se aqui a possibilidade de manejo sustentável de acordo com as características demográficas e genéticas das populações naturais da espécie, como proposto para *Euterpe edulis* em RIBEIRO et al. (1994) e REIS et al. (1994b,1996) e discutido na Introdução. Assim, além de tomar-se em conta a exploração em níveis que possam ser repostos pelo próprio comportamento demográfico da espécie, há que se manter indivíduos reprodutivos que possam repor os estoques (regeneração natural) não só quantitativamente (número de propágulos), mas também qualitativamente (características genéticas das sementes). Desta forma, para que se mantenham os níveis elevados de heterozigosidade e o grande número de alelos por loco, de modo a possibilitar a perpetuação do processo exploratório (premissa básica do manejo sustentável), torna-se necessária a manutenção de um grande número de indivíduos reprodutivos por área.

A necessidade de um número elevado de indivíduos reprodutivos por área também decorre das evidências de existência de cruzamentos não aleatórios predominando a cada ciclo, pois este evento tende a reduzir o número de indivíduos que se cruzam a cada ciclo em cada população e implica na ocorrência de efeitos de endogamia. Assim, um número de indivíduos reprodutivos maior tende a reduzir estes efeitos produzidos por cruzamentos restritos e manter elevados os níveis de heterozigosidade.

A estimativa obtida de 67 indivíduos formando cada deme panmítica entre 18.199 e 8.090 m², ou entre 37 e 83 indivíduos/ha, sugere a necessidade de manutenção de ao menos 60 indivíduos reprodutivos/ha, em termos médios, nas populações sob manejo.

Além disso, a manutenção dos níveis elevados de heterozigosidade também favorece a manutenção da dinâmica populacional e a possibilidade de seleção nas coortes (maior heterozigosidade implicando em maiores níveis de recombinação), levando à uma população de adultos com maior diversidade, a qual poderá gerar novamente progênes com características desejáveis de variabilidade, mantendo, portanto, a dinâmica e estrutura populacional da espécie.

Nesse contexto, a garantia de manutenção destes processos depende da manutenção da fauna como elemento imprescindível na movimentação dos alelos (realização dos cruzamentos, fluxo de pólen, e dispersão dos propágulos) .

Por outro lado, a manutenção da fauna, no processo de conservação e manejo, necessita de espécies vegetais estratégicas para alimentação e atração dos animais, onde o palmitreiro apresenta também grande importância, tanto pela qualidade quanto pela quantidade de frutos produzidos, bem como pelo amplo período de oferta, conforme menciona REIS, A.(1995). Desta forma, no que se refere à conservação, o palmitreiro e a sua fauna associada, de um modo geral, apresentam uma relação de mútua dependência.

A reduzida divergência entre as populações, o grande número de alelos e a elevada heterozigosidade sugerem, como estratégia de conservação *in situ*, a estruturação de poucas reservas, mas relativamente grandes. A sugestão de reservas grandes está especialmente relacionada à possibilidade de manutenção da fauna associada em decorrência dos aspectos mencionados no parágrafo anterior; uma vez

que a alta densidade da espécie implica numa disponibilidade de grande número de indivíduos em áreas relativamente pequenas. Por exemplo, a captura de alelos que ocorrem em frequências de até 0,1%, como o alelo 5 do loco PRX3 na população SPS350, pode necessitar de 500 indivíduos reprodutivos, o que pode ser obtido numa área de apenas 10 hectares.

Em reação à conservação *ex situ*, as coletas podem ser realizadas em poucos locais, em decorrência da reduzida divergência observada; com maior intensidade em cada local, devido a alta diversidade existente na espécie. Entretanto, o número de indivíduos necessário pode ser obtido em áreas relativamente pequenas, como discutido no parágrafo anterior. A captura de alelos mais raros (frequência em torno de 0,1%) pode ser feita com coletas de sementes (progênes) em cerca de 160 indivíduos ($N_e \cong 500$, tomando por base a amostragem realizada neste trabalho), o que pode ser obtido numa área de até três hectares.

Neste contexto, a região amostrada em São Paulo (fazenda Intervalles) pode ser considerada como prioritária, pois apresenta um maior número de alelos e níveis de heterozigosidade similares aos de Santa Catarina.

Outro aspecto relevante é a possibilidade de melhoramento e/ou produção de sementes visando o enriquecimento de formações secundárias, especialmente pela possibilidade de retomada da dinâmica sucessional nestas formações, em decorrência da associação do palmitreiro com a fauna, como discutido em REIS, A. (1993, 1995) e REIS et al. (1994b).

A realidade da Floresta Tropical Atlântica, atualmente, é a formação de fragmentos de diferentes tamanhos, em sua grande maioria cobertos com formações secundárias em fase inicial ou intermediária de sucessão. Tal situação implica num valor de uso extremamente reduzido para a maior parte das áreas

originalmente cobertas por essa formação florestal, principalmente nas situações de maior declividade, onde a vocação de uso é a cobertura permanente. Assim, a reintrodução do palmitero nestas áreas implica numa perspectiva de valor econômico, a médio prazo, e retomada ou aceleração da dinâmica sucessional, pela atração da fauna decorrente da produção de frutos do palmitero. Assim, a produção de sementes, e estruturação de programas de melhoramento, para enriquecimento possui perspectivas econômicas e conservacionistas expressivas.

Entretanto, a qualidade genética das sementes é um fator definitivo no processo, pois, conforme discutido anteriormente, o dinamismo populacional e a capacidade de adaptação aos microambientes da floresta estão relacionados à manutenção dos níveis elevados de heterozigosidade da espécie. Dessa forma, a estruturação de uma área de coleta de sementes ou de programas de melhoramento devem contemplar, prioritariamente, este aspecto, como discutem REIS et al. (1994b). Iniciativas como a da Fundação Florestal (SMA-SP), contemplando estes aspectos na estruturação de uma área de coleta de sementes na Fazenda Intervalles (na área da população SPS250), descrita em FANTINI et al. (1993), apresenta grande relevância e podem ser reeditadas nas reservas ou nas áreas de entorno da maior parte das reservas existentes na Floresta Tropical Atlântica.

5.CONCLUSÕES

A estratégia de coleta/amostragem empregada, abrangendo diferentes regiões, áreas contíguas e separadas, e utilizando indivíduos adultos e progênies, mostrou-se eficiente para a caracterização da distribuição da variação genética, bem como permitiu inferências sobre a dinâmica da movimentação dos alelos em populações naturais do palmitreiro.

Os resultados revelaram um alto nível de diversidade para a espécie, evidenciando uma maior quantidade de heterozigotos nos indivíduos adultos, em relação às progênies. Esta alta diversidade obtida para a espécie apresenta especial relevância, pois as gerações posteriores poderão sempre apresentar novos recombinantes ou mais recombinantes, permitindo adaptação a microambientes e manutenção da dinâmica populacional.

As divergências caracterizadas entre as populações estudadas mostraram-se de maior magnitude entre regiões e locais, sendo de menor expressão entre as populações contínuas. Estes resultados indicam a existência de efeitos de deriva e/ou de seleção entre regiões e locais, sendo estes de menor efeito ou contrapostos pelo fluxo gênico entre as populações contíguas. Assim, é razoável considerar o modelo de isolamento por distância, reforçado pelo gradiente altitudinal em escala ampla, que intensifica os efeitos de deriva em decorrência de variações

fenológicas, como a forma básica de organização da variabilidade genética na espécie.

A espécie é preferencialmente alógama, com uma taxa de cruzamento média de 0,99 (variando entre 0,94 e 1,04 nas populações estudadas). A inexistência de equilíbrio de endogamia nas progênes indica a ocorrência de eventos adicionais envolvidos no sistema reprodutivo. Os resultados obtidos evidenciam a ocorrência de cruzamentos não aleatórios, associados à amplitude do período de florescimento e à protandria acentuada existente na espécie. Assim, é razoável considerar que, a cada ciclo reprodutivo, predominam cruzamentos não aleatórios entre os indivíduos, produzindo progênes que não apresentam equilíbrio de panmixia ou endogamia, mesmo quando os indivíduos adultos estão em equilíbrio de panmixia.

O fluxo gênico obtido foi coerente com a estrutura genética e os mecanismos de dispersão de sementes e polinização descritos para o palmitreiro. Os valores caracterizados (10,7 indivíduos por geração, em média) permitiram a obtenção de estimativas do tamanho de vizinhança para a espécie, em torno de 67 indivíduos. Abordagens preliminares indicam uma área de vizinhança entre 18.199 e 8.090 m². Tais resultados permitem recomendar a manutenção de em média 60 indivíduos reprodutivos por hectare para populações naturais sob manejo, visando a manutenção da estrutura genética e dinamismo demográfico.

A sistemática de análise empregada neste trabalho mostrou-se redundante em relação às estimativas da taxa de cruzamento e da estrutura genética. Contudo, os resultados obtidos e a análise comparativa da fundamentação teórica dos parâmetros e das estimativas propostos indicam que:

- a) as estimativas multilocos da taxa de cruzamento produzem resultados que se aproximam mais do evento biológico, em relação às estimativas da taxa de cruzamento aparente;
- b) parametricamente, G_{ST} e θ não são diferentes de F_{ST} , contudo os estimadores propostos para os três parâmetros produzem resultados distintos, exceto com amostras grandes;
- c) as estimativas de divergência a partir de G_{ST} apresentam o maior viés, implicando que sua utilização fique restrita a amostras grandes;
- d) a sistemática de análise empregada para obtenção das estimativas dos coeficientes de coancestralidade, ainda que mais trabalhosa, apresenta a melhor correção dos vieses existentes e, portanto, recomendável para qualquer tamanho de amostra; além disso, é mais versátil, permitindo estimar a divergência em diferentes níveis de hierarquia e sem os efeitos dos níveis superiores, sendo, portanto, especialmente adequada para amostragens hierarquizadas .

A coerência dos resultados obtidos e a estratégia de amostragem empregada, com uma cobertura ampla da área e situações de ocorrência, possibilitou a formação de um referencial, em relação aos níveis e distribuição da variação genética, para a coleta de germoplasma, a produção de sementes e o melhoramento da espécie, bem como para o monitoramento das populações naturais sob manejo sustentado.

BIBLIOGRAFIA CITADA

- ALVAREZ-BUYLLA, E.R. e GARAY, A. Population genetic structure of *Cecropia obtusifolia*, a tropical pioneer species. *Evolution*, 48(2): 437-53. 1994.
- ALFENAS, A.C. ; PETERS, I. ; BRUNE, W.; PASSADOR, G.C. *Eletroforese de proteínas e isoenzimas de fungos e essências florestais*. UFV, Viçosa - MG. 1991. 242 p.
- ALVES, L.F. Competição intraespecífica de padrão espacial em uma população de *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae). Campinas, SP. 1994. 67 p. (Dissertação de Mestrado, UNICAMP).
- ANDERSON, R.L. e BANCROFT, T.A. *Statistical theory in research*. McGraw-Hill Book Company, Inc., New York. 1952. 399 p.
- BALVEÉ, R.M.L. Isoenzimas como marcadores genéticos em palmitero (*Euterpe* spp). Campinas, SP. 1988. 112 p. (Dissertação de Mestrado, UNICAMP).
- BARRET, S.C.H. e KOHN, J.R. Genetic and evolutionary consequences of small populations size in plants: implications for conservation. In : FALK, D.A. e HOLSINGER, K.E. (eds.). *Genetic and conservation of rare plants*. Oxford University Press, N.Y. 1991. p. 3-30.

- BARTON, N.H. e SLATKIN, M. A quasi-equilibrium theory of the distribution of rare alleles in a subdivided population. *Heredity*, 56: 409-15. 1986.
- BENNACER, M.; LANAUD, C.; CHEVALLIER, M.H.; BOUNAGA, N. Genetic diversity of the date palm (*Phoenix dactylifera* L.) from Algeria revealed by enzyme markers. *Plant Breeding*, 107: 56-69. 1991.
- BOVI, M. L. A.; GODOY JR., G.; SÁES, L.A. Pesquisas com os gêneros *Euterpe* e *Bactris* no Instituto Agronômico de Campinas. In : 1º Encontro Nacional de Pesquisadores em Palmito, Curitiba - PR. *Anais*, 1987a. p. 1-43.
- BOVI, M. L. A.; GODOY JR., G.; SÁES, L.A. Híbridos interespecíficos de palmitreiro (*Euterpe oleracea* x *Euterpe edulis*). *Bragantia*, 46(2): 343-63, 1987b.
- BOVI, M. L. A.; GODOY JR., G.; SÁES, L.A. Correlações fenotípicas entre caracteres da palmeira *Euterpe edulis* Mart. e produção de palmito. *Rev. Bras. Genet.*, 14(3): 739-51. 1991.
- BOVI, M.L.A. e GODOY JR., G. Juvenile-mature correlations in heart of palm plants. *Rev. Bras. Genet.*, 14(3): 739-51, 1991.
- BRASIL. Ministério da Agricultura / SUPLAN. Aptidão agrícola das terras de São Paulo. *Estudos Básicos para o Planejamento Agrícola*, 20. 1979. 114 p.
- BROWN, A.D.H. Isozymes, plant population genetic structure and genetic conservation. *Theor. Appl. Genet.*, 52:145-57. 1978.
- BROWN, A.D.H. e ALLARD, R.W. Estimation of the mating system in open-pollinated maize population using isozyme polymorphisms. *Genetics*, 66: 133-45. 1970.
- BUCKLEY, D.P.; O'MALLEY, D.M.; APSIT, U.; PRANCE, G.T.; BAWA, K.S. Genetics of Brazil nut (*Bertholletia excelsa* Hump. e Bonpl. : Lecythidaceae) 1. Genetic variation in natural populations. *Theor. Appl. Genet.*, 76: 923-8. 1988.

- CAMPOS,S.D.; BOVI, M.L.A.; IADEROZA,M. Caracterização do palmito obtido em algumas combinações híbridas entre açaí e juçara cultivadas sob diferentes condições. I. matéria prima. *Pesq. Agropec. Bras.*, 26(5): 637-46. 1991.
- CARDOSO,M. e LEÃO, M. Estudos sobre o cultivo do palmitreiro. *O Agrônomo*, 26: 1-18. 1974.
- CHELIAK, W.N. e PITTEL, J.A. *Techniques for starch gel electrophoresis of enzymes from forest tree species*. Pataya National Forestry Institute, Canadian Forestry Service Information Report PI-X-42, 1984. 49 p.
- CLEG,M.T. e ALLARD, R.W. Patterns of genetic differentiation in the slender wild oat species *Avena barbata*. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 69(7): 1820-4. 1972.
- CLEG,M.T.; KAHLER, A.L.; ALLARD,R.W. Estimation of life cycle components of selection in a experimental plant population. *Genetics*, 89: 765-92. 1978.
- COCKERHAM,C.C. Variance of gene frequencies. *Evolution*, 23: 72-84. 1969.
- COCKERHAM, C.C. e WEIR,B.S. Correlations and descendent measures: drift with migration and mutation. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 84: 8512-4. 1987.
- COCKERHAM, C.C. e WEIR,B.S. Estimation of gene flow from F-Statistics. *Evolution*, 47(3): 855-63. 1993.
- COMPS,B.; THIEBANT,B.; SUGAR,I.; TRINAJSTIC,I.; PLAZIBAT, M. Genetic variation of croatian beech stands (*Fagus sylvatica* L.): spatial differentiation in connection with the enviroment. *Ann. Sci. For.*, 48: 15-28. 1991.
- CROW,J.F. e AOKI, K. Group selection for a polygenic behavioral trait: estimating the degree of population subdivision. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 81: 6073-7. 1984.
- EGUIARTE, L.E.; BÚRQUEZ,A.; RODRIGUEZ, J.; MARTINEZ-RAMOS,M.; SARUKHÁN, J.; PIÑERO,D. Direct and indirect estimates of neighborhood and

effective population size in a tropical palm, *Astrocarium mexicanum*. *Evolution*, 47(1): 75-87. 1993.

EGUIARTE, L.E.; PEREZ-NASSER, N.; PIÑERO, D. Genetic structure, outcrossing rate and heterosis in *Astrocarium mexicanum* (tropical palm): implications for evolution and conservation. *Heredity*, 69: 217-28. 1992.

EHRLICH, P.R. e RAVEN, P.H. Differentiation of populations. Gene flow seems to be less important in speciation than the neo-Darwinians thought. *Science*, 165: 1228-32. 1969.

FANTINI, A.C.; REIS, A.; REIS, M.S.; GUERRA, M.P. Sustained yield management in Tropical Forest: a proposal based on the autoecology of the species. *Sellowia*, 42/44: 25-33. 1992a.

FANTINI, A.C.; REIS, A.; REIS, M.S.; GUERRA, M.P.; NODARI, R.O. Correlações entre parâmetros fenotípicos e a produtividade de palmito em *Euterpe edulis* Martius. In: 2º Congresso Nacional sobre Essências Nativas, São Paulo - SP. *Anais*, 1992b. p.534-6.

FANTINI, A.C.; REIS, A.; REIS, M.S.; GUERRA, M.P. *Relatório de atividades do contrato entre a Fundação para a Conservação e a Produção Florestal do Estado de São Paulo e a Fundação de Amparo à Pesquisa e Extensão Universitária/UFSC* (referente abril/maio de 1992). 1992c. 17p.

FANTINI, A.C.; REIS, M.S.; SGROTT, E.Z.; REIS, A.; PORTILHO, W.G.; RIBEIRO, R.J. Demografia de *Euterpe edulis* no Vale do Rio Ribeira do Iguape - SP. In: 7º Congresso Florestal Brasileiro, Curitiba - PR. *Anais*, 1993. p.757.

FLORIANO, E.P.; NODARI, R.O.; REIS, A.; REIS, M.S.; GUERRA, M.P. Manejo do palmito: uma proposta. In: I Encontro Nacional de Pesquisadores em Palmito, Curitiba - PR. *Anais*, 1987. p.189-92.

- FERRAZ, E.M.; GANDARA, F.B.; CUNHA, N.L.; REIS, M.S.; KAGEYAMA, P.Y. *Eletroforese de isoenzimas para espécies arbóreas - Manual de Laboratório (versão 1994)*. Piracicaba, ESALQ / Departamento de Ciências Florestais / Laboratório de Biologia Reprodutiva e Genética de Espécies Arbóreas. 1994. 23p.
- FUTUYMA, D.J. *Biologia Evolutiva* (2 ed). Ribeirão Preto, SBG / CNPq. 1992. 646 p.
- GANDARA, F.B. Diversidade genética, taxa de cruzamento e estrutura espacial dos genótipos em uma população natural de *Cedrela fissilis* Vell. (Meliaceae). Campinas - SP, 1996. 69 p. (Dissertação de Mestrado, UNICAMP)
- GLOVER, D.E. e BARRET, S.C.H. Genetic variation in continental and island populations of *Eichornia paniculata* (Ponteriaceae). *Heredity*, 59: 7-17. 1987.
- GOVINDARAJU, D.R. Relationship between dispersability and levels of gene flow in plants. *Oikos*, 52(1): 31-5. 1988.
- GOVINDARAJU, D.R. Estimates of gene flow in forest trees. *Biological Journal of Linnean Society*, 37: 345-57. 1989.
- GOMES, F.P. *Curso de estatística experimental* (13 ed.). Nobel, São Paulo-SP. 1990. 468p.
- GRANT, V. Gene flow and the homogeneity of species populations. *Biologisches Zentralblatt*, 99: 157-69. 1980.
- GUIX, J.C.; TABANEZ, A.A.J.; SILVA, A.N.; LOPEZ, C.; MARTINEZ, C.; MATHEU, E.; PISCIOTTA, K.R.; BRADBURY, N.; PORTILHO, W.G. Viagem de reconhecimento científico a algumas áreas desconhecidas da Fazenda intervalos, Estado de São Paulo, durante o período de 04 a 16 de outubro de 1991. *Grupo de Estudos Ecológicos - Série Documentos*, 4: 38-94. 1992.

- GUERRA, M.P.; NODARI, R.O.; REIS, A. Considerações sobre o palmitero no Sul do Brasil. *Ínsula*, 14: 171-80. 1984.
- GURIES, R.P. e LEDIG, F.T. Genetic diversity and population structure in pitch pine (*Pinus rigida* Mill.) *Evolution*, 36(2): 387-42. 1982.
- HALL, P.; ORREL, L.C.; BAWA, K. Genetic diversity and mating system in a tropical tree, *Carapa guianensis* (Meliaceae). *Amer. J. Bot.*, 81(9): 1104-11. 1994.
- HAMRICK, J.L. Plant population genetics and evolution. *Amer. J. Bot.*, 69(10): 1685-93. 1982.
- HAMRICK, J.L. e ALLARD, R. W. Microgeographical variation in allozyme frequencies in *Avena barbata*. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 69(8): 2100-4. 1972.
- HAMRICK, J.L. e GODT, M.J.W. Allozyme diversity in plant species. In: BROWN, A.D.H.; CLEG, M.T.; KAHLER, A.L.; WEIR, B.S. (eds.) *Plant population genetics, breeding and genetic resources*. Sinauer, Sunderland - Massachusetts. 1990. p.43-63.
- HAMRICK, K.L.; LINHART, Y.B.; MITTON, J.B. Relationships between life history characteristics and electrophoretically detectable genetic variation in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 10: 173-200. 1979.
- HAMRICK, J.L. e LOVELESS, M.D. Isozyme variation in tropical trees: procedures and preliminary results. *Biotropica*, 18: 201-7. 1986.
- HAMRICK, J.L. e MURAWSKI, D.A. Levels of allozyme diversity in populations of uncommon Neotropical tree species. *Journal of Tropical Ecology*, 7: 395-9. 1991.
- HERRITT, M.M. Ecology and genetic variation of four hardwoods of Brazil's Atlantic Forest region. Raleigh (NC/USA), 1991. 204 p. (Tese de Doutorado, Department of Forestry / North Carolina State University)

- HEYWOOD, J.S. e FLEMING, T.H. Patterns of allozyme variation in three Costa Rican species of *Piper*. *Biotropica*, 18: 208-13. 1986.
- HILL, R.J.; PRANCE, G.T.; MORI, S.A.; STEWARD, W.C.; SHIMANAKURU, D.; BERNARDI, J. Estudo eletroforético da dinâmica da variação genética de três taxa ribeirinhos ao longo do rio Solimões, América do Sul. *Acta Amazônica*, 8(2): 183-99. 1978.
- HUZINKER, J.H. e SCHAAL, B.A. Isozyme variation in diploid tropical and octaploid subtropical-temperate species of *Bulnesia*. *The Journal of Heredity*, 74: 358-60. 1983.
- IDE, B.Y.; ALTHOFF, D.A.; THOMÉ, V.M.R.; VIFOTTO, V.J. *Zoneamento agroclimático do Estado de Santa Catarina, 2ª etapa*. Florianópolis, EMPASC. 1980. 106 p.
- JAIN, S.K. e MARTINS, P.S. Ecological genetics of the colonizing ability of rose clover (*Trifolium hirtum* All.). *Amer. J. Bot.*, 66(4): 361-6. 1979.
- KAGEYAMA, P.Y. e GANDARA, F.B. Dinâmica de populações de espécies arbóreas: implicações para o manejo e a conservação. In: III Simpósio de Ecossistemas da Costa Brasileira, Serra Negra-SP. *Anais*, 1993. p 115-25.
- KEPHART, S.R. Starch gel electrophoresis of plant isozymes: a comparative analyses of techniques. *Amer. J. Bot.*, 77(5): 693-712. 1990.
- KIMURA, M. e CROW, J.F. The measurement of the effective population number. *Evolution*, 17: 279-88. 1963.
- KITAMURA, K. e RAHMAN, M.Y.B.A. Genetic diversity among natural populations of *Agathis borneensis* (Araucariaceae), a tropical rain forest conifer from Brunei Darassalam, Borneo, Southeast Asia. *Can. J. Bot.*, 70: 1945-9. 1992.

- KLEIN, R.M. Necessidade da pesquisa das florestas nativas para a exploração racional e manejo eficiente das mesmas. In: I Congresso Florestal Brasileiro. *Anais*, 1968. p. 125-8.
- KLEIN, R.M. *Euterpe edulis* Martius - Observações ecológicas. In: REITZ, R. Palmeiras. *Flora Ilustrada Catarinense*, PALM : 102-5. 1974.
- KLEIN, R.M. Ecologia da flora e vegetação do Vale do Itajaí. *Sellowia*, 31-32: 9-389. 1979-1980.
- KLEIN, R.M.; PASTORE, U.; COURA NETO, A.B. Vegetação. In : *Atlas de Santa Catarina*. Santa Catarina, Gabinete do Planejamento e Coordenação Geral. 1986. p. 35-6.
- LEÃO, M. e CARDOSO, M. Instruções para a cultura do palmitreiro (*Euterpe edulis* Mart.). *Boletim Técnico do IAC*. 1974. 18 p.
- LEGERCRANTZ, U e RYMAN, N. Genetic structure of Norway spruce (*Picea abies*): concordance of morphological and allozymic variation. *Evolution*, 44(1): 38-53. 1990.
- LEVIN, D.A. e KESTER, H.W. The dependence of bee-mediated pollen and gene dispersal upon plant density. *Evolution*, 23: 560-71. 1969.
- LEVIN, D.A. e KESTER, H.W. Neighbourhood structure in plants under diverse reproductive methods. *The American Naturalist*, 105: 345-54. 1971.
- LEVIN, D.A. e KESTER, H.W. Gene flow in seed plants. *Evolutionary Biology*, 7: 139-220. 1974.
- LI, C.C. e HORWITZ, D.G. Some methods of estimating the inbreeding coefficient. *The American Journal of Human Genetics*, 5(2): 107-17. 1953.

- LOPES, C.R.; REIS, S.F.; FERREIRA, M.A.; MORETZSOHN, M.C. Genetics of the genus *Acrocomia* (Palmae) III. Microgeographical genetic variability in isozyme frequencies. *J. Genet & Breed.*, 46: 9-14. 1992.
- LOVELESS, M.D. e HAMRICK, J.L. Ecological determinants of genetic structure in plant populations. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 15: 65-95. 1984.
- LOVELESS, M.D. e HAMRICK, J.L. Distribución de la variación en especies de árboles tropicales. *Rev. Biol. Trop.*, 35(supl.1): 165-75. 1987.
- LUDWIG, J.A. e REYNOLDS, J.F. *Statistical ecology*. John Wiley & Sons, N.Y. 1988. 337 p.
- MARCON, G. Estrutura genética de populações de *Stylosantes humilis* H.B.K. (Leguminosae) de três regiões ecogeográficas do Estado de Pernambuco. Piracicaba-SP, 1988. 178 p. (Tese de Doutorado, ESALQ/USP)
- MARTINS, P.S. e JAIN, S.K. Role of genetic variation in colonizing ability of rose clover (*Trifolium hirtum* All.). *The American Naturalist*, 111: 591-5. 1977.
- MORAES, M.L.T. Variabilidade genética por isoenzimas e caracteres quantitativos em duas populações naturais de aroeira *Myracrodruon urundeuva* F.F. & M.F. Allemão Anacardiaceae (Syn: *Astronium urundeuva* (Fr. Allemão) Engler. Piracicaba-SP, 1992. 139 p. (Tese de Doutorado, ESALQ/USP)
- MORAN, G.F.; MUONA, O.; BELL, C.J. *Acacia mangium*: a tropical forest tree of the coastal lowlands with low genetic diversity. *Evolution*, 43: 231-5. 1989.
- MOSER, J.M.; SHIMIZU, S.H.; SOMER, S.; VIEIRA, P.S. Pedologia. In : *Atlas de Santa Catarina*. Santa Catarina, Gabinete do Planejamento e Coordenação Geral. 1986. p. 33-5.
- MUONA, O. Population genetics in forest tree improvement. In: BROWN, A.D.H.; CLEG, M.T.; KAHLER, A.L.; WEIR, B.S. (eds.) *Plant population genetics*,

- breeding and genetic resources*. Sinauer, Sunderland - Massachusetts. 1990. p.282-98.
- MURAWSKI, D.A. e BAWA, K.S. Genetic structure and mating system of *Stemonoporus oblongifolius* (Dipterocarpaceae) in Sri Lanka. *Amer. J. Bot.*, 81(2):155-60. 1994.
- MURAWSKI, D. A. e HAMRICK, J. L. Local genetic and clonal structure in the tropical terrestrial bromeliad, *Aechmea magdalenae* . *Amer. J. Bot.*, 77(9): 1201-8. 1990.
- MURAWSKI, D. A. e HAMRICK, J. L. The effect of the density of flowering individuals on the mating systems of nine tropical tree species. *Heredity*, 67: 167-74. 1991.
- MURAWSKI, D. A. e HAMRICK, J. L. Mating system and phenology of *Ceiba pentandra* (Bonbacaceae) in Central Panamá. *Journal of Heredity*, 83: 401-4. 1992a.
- MURAWSKI, D. A. e HAMRICK, J. L. The mating system of *Cavanillesia platanifolia* under extremes of flowering tree density: a test of predictions. *Biotropica*, 24(1): 99-101. 1992b.
- MURAWSKI, D. A.; HAMRICK, J. L.; HUBBELL, S.P.; FOSTER, R.B. Mating systems of two Bonbacaceous trees of a neotropical moist forest. *Oecologia*, 82: 501-6. 1990.
- NEGREIROS, O.C. Características fitossociológicas de uma comunidade de Floresta Latifoliada Tropical visando ao manejo do palmito, *Euterpe edulis* Martius. Piracicaba-SP, 1982. 110p. (Dissertação de Mestrado, ESALQ/USP).
- NODARI, R.O.; REIS, A.; GUERRA, M.P.; REIS, M.S.; FLORIANO, E. P. Análise preliminar do inventário do palmito em Floresta Ombrófila Densa Montana. In: I Encontro Nacional de Pesquisadores em Palmito, Curitiba. *Anais*, 1987. p. 159-65.

- NODARI, R.O.; REIS, M.S.; FANTINI, A.C.; REIS, A.; GUERRA, M.P.; MANTOVANI, A.; DIAS, M.P. Testes de procedência e progênie de *Euterpe edulis*. I. Procedências Saí-Guaçu e Itapocu, Vales do Mampituba e Araranguá e Médio Vale do Itajaí-Açu. In: 7º Congresso Florestal Brasileiro, Curitiba, 1993. *Anais*. 1993. p. 470-2.
- NODARI, R.O. e REIS, M.S. Novas estratégias para coleta e implantação de testes de procedência e progênie para espécies arbóreas tropicais. *Rev. Bras. de Genética*, 18(3-suplemento): 262. 1995.
- NEI, M. Genetic distance between populations. *The American Naturalist*, 106(949): 283-92. 1972.
- NEI, M. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 70(12): 3321-3. 1973.
- NEI, M. F-statistics and analysis of gene diversity in subdivided populations. *Ann. Human. Genet.*, 41: 225-33. 1977.
- NEI, M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics*, 89: 583-90. 1978.
- NEI, M. *Molecular evolutionary genetics*. Columbia University Press, N.Y., USA. 1987.
- O'MALLEY, D.M. e BAWA, K.S. Mating system of a tropical rain forest tree species. *Amer. J. Bot.*, 74(8): 1143-9. 1987.
- O'MALLEY, D.M.; BUCKLEY, D.P.; PRANCE, G.T.; BAWA, K.S. Genetics of Brazil nut (*Bertholletia excelsa* Humb.& Bonpl.: Lecythidaceae). 2. Mating system. *Theor. Appl. Genet.*, 76: 9292-32. 1988.
- ORSELI, L. Climatologia. In: *Atlas de Santa Catarina*. Santa Catarina, Gabinete do Planejamento e Coordenação Geral. 1986. p. 38-9.

- OYAMA, K. Conservation Biology of Tropical Trees: Demographic and Genetic Considerations. *Environment Update*, 1: 17-32. 1993.
- PAIVA, J.R. Variabilidade enzimática em populações naturais de seringueira (*Hevea brasiliensis* (Willd. ex ADR. de Juss.) Muell. Arg.). Piracicaba, 1992. 144p. (Tese de doutorado, ESALQ/USP).
- PAIVA, J.R.; KAGEYAMA, P.Y.; VENCOSKY, R.; CONTEL, P.B. Genetics of rubber tree (*Hevea brasiliensis* (Willd. ex ADR. de Juss.) Müll. Arg.) 1. Genetic variation in natural populations. *Silvae Genetica*, 43(5/6): 307-12. 1994a.
- PAIVA, J.R.; KAGEYAMA, P.Y.; VENCOSKY, R. Genetic of rubber tree (*Hevea brasiliensis* (Willd. ex ADR. de Juss.) Müll. Arg.) 2. Mating system. *Silvae Genetica*, 43(5/6): 373-6. 1994b.
- PEDROSA MACEDO, J.H.; RITTERSHOFER, F.O.; DESSENFY, A. *Silvicultura e indústria do palmito*. IPRNR/SECRET, Porto Alegre-RS. (s.d.)
- PEDROSA MACEDO, J.H. Palmito - uma grande fonte de divisas III. *Floresta*, 4(3): 57-9. 1973.
- PEREIRA, L.B. Palmito: manejo sustentado e viabilidade econômica. *Floresta Estatística*, 2(4): 13-15. 1994.
- PÉREZ-NASSER, N.; EGUIARTE, L.E.; PIÑERO, D.; Mating system and genetic structure of the distylous tropical tree *Psychotria fax lucens* (Rubiaceae). *Amer. J. Bot.*, 80: 45-52. 1993.
- RAUKER, T.A. Genetic diversity, mating system, and interpopulation gene flow in neotropical *Hemionitis palmata* L. (Adiantaceae). *Heredity*, 69: 192-201. 1992.
- REIS, A. Manejo e conservação das florestas catarinenses. Florianópolis, 1993. 137 p. 9tese Professor Titular, UFSC).

- REIS, A. Dispersão de sementes de *Euterpe edulis Martius* (Palmae) em uma Floresta Ombrófila Densa Montana da encosta Atlântica em Blumenau - SC. Campinas, 1995. 154p. (tese de Doutorado, UNICAMP)
- REIS,A.; NODARI, R.O.; REIS,M.S.; GUERRA,M.P. Rendimento comercial e relações entre características associadas ao volume de palmito em *Euterpe edulis*. In: I Encontro Nacional de Pesquisadores em Palmito, Curitiba. *Anais*, 1987. p.149-58.
- REIS, A.; REIS, A.S.; NODARI,R.O.; GUERRA, M.P.; QUEIROZ, M.H. O cultivo do palmito (*Euterpe edulis Martius*) no Sul do Brasil. In: 6º Congresso Florestal Estadual, Nova Prata. *Anais*, 1988. p. 633-42.
- REIS,A.;; REIS,M.S.; FANTINI,A.C. O palmito como um modelo de manejo de rendimento sustentado. *Higiene Alimentar*, 5(17): 27-31. 1991.
- REIS, A.; FANTINI, A.C.; REIS,M.S.; GUERRA, M.P.; DOEBELI, G. Aspectos da biodiversidade e o manejo da Floresta Tropical Atlântica. In: 2º Congresso Nacional de Essências Nativas, São Paulo. *Anais*, 1992a. p.169-73.
- REIS,A.; REIS,M.S.; FANTINI,A.C. Manejo de rendimento sustentado de *Euterpe edulis Martius*. In: 7º Congresso Florestal Estadual, Nova Prata. *Anais*, 1992b. p.1226-41.
- REIS,A.; REIS,M.S.; FANTINI, A.C. Sustentabilidade das florestas tropicais: uma utopia? *Ciência & Ambiente*, 9: 29-38. 1994.
- REIS,M.S.; FANTINI,A.C; REIS,A.; NODARI,R.O.; GUERRA, M.P. Sustainable yield management of *Euterpe edulis Martius* (Palmae), a tropical palm from the Atlantic Tropical Forest (Brazil). 1996. (submetido ao Journal of Ecology Management)

- REIS, M.S.; FANTINI, A.C.; REIS, A.; RIBEIRO, R.J.; PORTILHO, W.G. O desenvolvimento sustentável e o palmito. In: LEONEL, C. (ed.) Intervalos. Fundação Florestal, São Paulo. 1994 a (no prelo)
- REIS, M.S.; FRANCHINI, R.G.; REIS, A.; FANTINI, A.C. Variação no período germinativo em sementes de *Euterpe edulis* Martius procedentes da região de Morretes-PR. In : 2º Congresso Nacional de Essências Nativas, São Paulo, 1992. *Anais*. São Paulo, 1992. p. 1252-5.
- REIS, M.S.; GUIMARÃES, E.; OLIVEIRA, G. P. Estudos preliminares da biologia reprodutiva do palmito (*Euterpe edulis*) em mata residual do Estado de São Paulo. In : 7º Congresso Florestal Brasileiro, Curitiba, 1993. *Anais*. Curitiba, 1993. p. 358-60.
- REIS, M.S.; NODARI, R.O.; GUERRA, M. P.; FANTINI, A.C.; REIS, A. An alternative *in situ* conservation of the Tropical Atlantic Forest. In: FOREST 94 - 3º Simpósio Internacional de Estudos ambientais sobre Ecossistemas Florestais, Posto Alegre. *Anais*, 1994b. p. 4-5.
- REIS, M.S.; REIS, A.; NODARI, R.O.; GUERRA, M.P.; ENDER, M. Caracterização preliminar da regeneração natural de *Euterpe edulis* em Floresta Ombrófila Densa Montana. In: 6º Congresso Florestal Estadual, Nova Prata. *Anais*, 1988. p. 735-45.
- REIS, M.S.; REIS, A.; NODARI, R.O.; GUERRA, M.P.; FANTINI, A.C.; ENDER, M.; BASSANI, A. Incremento corrente anual do palmito (*Euterpe edulis*) na Floresta Ombrófila Densa. *Ínsula*, 19: 51-6. 1991.
- REITZ, R. Palmeiras. *Flora Ilustrada Catarinense*, PALM : 102-5. 1974.
- REITZ, R.; KLEIN, R.M.; REIS, A. *Projeto madeira de Santa Catarina*. SUDESUL-Governo do Estado de Santa Catarina - IBDF, Itajaí. 1978. 320 p.

- RIBEIRO, R.J.; PORTILHO, W.G.; REIS, A.; FANTINI, A.C.; REIS, M.S. O manejo sustentado do palmitreiro no Vale do Ribeira. *Florestar Estatístico*, 1(3): 15-6. 1994.
- RICHARDS, A.J. *Plant breeding systems*. George Allen and Unwin Pub. Ltd., London. 1986. 529 p.
- RITLAND, K. A series of FORTRAN computer programs for estimating plant mating systems. *The Journal of Heredity*, 81(3): 235-7. 1990.
- RITLAND, K. e EL-KASSABAY, Y.A. The nature of inbreeding in a seed orchard of Douglas-fir as show by an efficient multilocus model. *Theor. Appl. Genet.*, 71: 374-84. 1985.
- RITLAND, K. e JAIN, S. A model for estimation of outcrossing rate and gene frequencies using n independent loci. *Heredity*, 47(1): 35-52, 1981
- SANTOS, E. G. Ecologia da polinização, fluxo de pólen e taxa de cruzamento em *Bauhinia forficata* Link. (Caesalpinaceae). Piracicaba, 1994. 114 p. (Dissertação de Mestrado, ESALQ/USP)
- S.A.S. Institute. *SAS STAT Guide for personal computers*, Version 6.03. SAS Intitute Inc., Cary, NC. 1985.
- SILVA, D. Estrutura de tamanho e padrão espacial de uma população de *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae) em Mata Mesófila smidecídua no Município de Campinas, SP. Campinas, 1991. 60 p. (Dissertação de Mestrado, UNICAMP)
- SIMON, C. e ARCHIE, J. An empirical demonstration of the lability of heterozygosity estimates. *Evolution*, 39(2): 463-7. 1985.
- SHAW, D.V.; KAHLER, A.L.; ALLARD, R.W. A multilocus estimator of mating system parameters in plants population. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 78: 1298-302. 1980.

- SLATKIN, M. Gene flow in natural populations. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 16: 393-430. 1985.
- SLATKIN, M. e BARTON, N.H. A comparison of three indirect methods for estimating average levels of gene flow. *Evolution*, 43(7): 1349-68. 1989.
- SNEATH, P.H.A. e SOKAL, R.R. *Numerical taxonomy*. W.H. Freeman, São Francisco. 1973.
- SOLTIS, D.E.; GILMARTIN, A.J.; RIESEBERG, L.; GARDNER, S. Genetic variation in the epiphytes *Tillandsia ionantha* and *T. recurvata* (Bromeliaceae). *Amer. J. Bot.*, 74(4): 531-7. 1987.
- SWOFFORD, D.L. e SELANDER, R.B. *A computer program for the analysis of allelic variation in population genetics and biochemical systematics*. Release 1.7. Natural History Survey, Illinois. 1989. 43 p.
- SYSTMA, K.J. e SCHAAL, B.A. Genetic variation, differentiation, and evolution in a species complex of tropical shrubs based on isozyme data. *Evolution*, 39: 582-93. 1985.
- TERBORGH, J. Keystone plant in a tropical forest. In: SOULÉ, M.E. (ed.) *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts. 1986.
- TORGLER, M.G.F. Caracterização de variabilidade genética em plantas através da técnica de eletroforese de isoenzimas. Ribeirão Preto, 1994. 193 p. (Monografia para exame de Qualificação, Fac. Medicina Ribeirão Preto / USP)
- VELOSO, H.P. e KLEIN, R.M. As comunidades e associações vegetais da mata pluvial atlântica do sul do Brasil. I. As associações do Município de Brusque, Estado de Santa Catarina. *Sellowia*, 8: 81-235. 1957.
- VELOSO, H.P. e KLEIN, R.M. As comunidades e associações vegetais da mata pluvial atlântica do sul do Brasil. II. Dinamismo e fidelidade das espécies em

- associações do Município de Brusque, Estado de Santa Catarina. *Sellowia*, 10: 9-124. 1959.
- VELOSO, H.P.; RANGEL FILHO, A.L.R.R.; LIMA, J. C. A. *Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal*. IBGE, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais, Rio de Janeiro. 1991. 124 p.
- VENCOVSKY, R. Análise de variância de frequências alélicas. In : Congresso Latino Americano de Genética, 10º, Rio de Janeiro, 1992. *Proceedings*. Rio de Janeiro, 1992. p. 53-60.
- WEIR, B.S. *Genetic data analyses. Methods for discrete population genetic data*. Sinauer Associates Inc. Publishers, Sunderland Massachusetts. 1990a. 377p.
- WEIR, B.S. Intraspecific differentiation. In: HILLIS, D.M. e MORITZ, C. *Molecular systematics*. Sinauer Associates Inc. Publishers, Sunderland Massachusetts. 1990b. cap. 10. p.373-405.
- WEIR, B.S. e COCKERHAM, C. C. Estimating F-statistics for the analyses of population structure. *Evolution*, 38: 1358-70. 1984.
- WOLF, P.G. e SOLTIS, P.S. Estimates of gene flow among populations, geographic races, and species in *Ipomopsis aggregata* complex. *Genetics*, 130: 639-47. 1992.
- WOLDA, H. Similarity indices, sample size and diversity. *Oecologia*, 50: 296-302. 1981.
- WORKMAN, P.L. e NISWANDER, J.D. Population studies on Southwestern Indian tribes II. Local genetic differentiation in the Papago. *Am. J. Human Genet.*, 22: 24-49. 1970.
- WRIGHT, S. Systems of mating. *Genetics*, 6 : 111-78. 1921.
- WRIGHT, S. Evolution in Mendelian populations. *Genetics*, 16 : 97-159. 1931.
- WRIGHT, S. Isolation by distance. *Genetics*, 28 : 114-138. 1943.

- WRIGHT, S. Isolation by distance under diverse systems of mating. *Genetics*, 31 : 39-59. 1946.
- WRIGHT, S. The genetical structure of populations. *Ann. Eugenics*, 15: 395-420. 1951.
- WRIGHT, S. The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating. *Evolution*, 19: 395-420. 1965.
- YAMAZOE, G. Observações preliminares sobre a cultura de *Euterpe edulis* Mart. *Boletim Técnico do Instituto Florestal*, 6: 17-22. 1973.

ANEXOS

Anexo I. Índices de diversidade para espécies tropicais. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

Espécie	NI	Np.	P	A	Ht	Hp	Local / autor
<i>Bulnesia arborea</i>	21	1	28,6	-	-	-	Colômbia / HUZINKER e
<i>B. carrapo</i>	22	1	22,7	-	-	-	SCHAAL (1983)
<i>Aghatis borneensis</i>	17	6	27,8	1,41	0,122	-	Bornéo/ KITAMURA e
							RAHMAN (1992) (dossel, comum, conífera)
<i>Aescynomene sensitiva</i> var.							Amazônia / HILL et al. (1978)
<i>sensitiva</i>	5	10	80,0	-			
<i>A. sensitiva</i> var. <i>amazonica</i>	5	9	80,0	-			
<i>Mimosa nigra</i>	2	5	100,0	2,5	0,431	0,431	
<i>Bertholletia excelsa</i>	35	2	54,3	-	0,190	-	Amazônia / BUCKLEY et al. (1988) (dossel)

Tabela 1 (continuação)

Espécie	NI	Np.	P	A	Ht	Hp	Local / autor
<i>Stemonoporus obtusifolius</i>	9	4	100,0	3,11	0,342	0,342	Sri Lanka / MURAWSKI e BAWA (1994) (endêmica, dossel, dipterocarpacea)
<i>Acrocomea aculeata</i>	12	10	100,0	2,0	0,375	0,375	Cerrado / LOPES et al. (1992) (dossel, palmeira)
<i>Astrocarium mexicanum</i>	22	4	31,8	2,14*	0,153	0,490	México / EGUIARTE et al. (1992) (subosque, palmeira)
<i>Carapa guianensis</i>	16	9	35,0	1,18	0,120	0,310	Costa Rica / HALL et al. (1994) (comum, dossel)
<i>Phoenix dactylifera</i>	16	4	100,0	2,28	0,436	0,436	Argélia / BENNACER et al. (1991) (palmeira, dioica)
<i>Hemionitis palmata</i>	10	9	19,0	1,19	0,049	-	Amér. Central / RANKER (1992) (pteridófito)

Tabela 1 (continuação)

Espécie	Nl	Np.	P	A	Ht	Hp	Local / autor
<i>Piper amalago</i>	21	5	9,5	-	0,033	-	Costa Rica / HEYWOOD e
<i>P. pseudofuliginem</i>	24	1	4,2	-	0,021	-	FLEMING (1986) (arbusto,
<i>P. jacmontianum</i>	20	1	0,0	1,0	0,00	-	formações secundárias)
<i>Lisianthus skinneri</i>	12	7	13,1	2,0	0,035	-	Panamá / SYSTMA e
							SCHAAL (1985) (subosque, arbusto)
<i>Acchomea magdalenae</i>	48	9	24,1	1,16	0,084	0,363	Panamá / MURAWSKY e
							HAMRICK (1990) (bromélia terrestre)
<i>Tillandsia recurvata</i>	19	7	3,8	1,06	0,00	-	México / SOLTIS et al.
<i>T. ionantha</i>	16	3	16,7	1,37	0,065		(1987) (bromélias epífitas)
<i>Acacia mangium</i>	30	11	12,7	1,37	0,017	-	Australia / MORAN et al (1989) (colonizadora)

Tabela 1 (continuação)

Espécie	NI	Np.	P	A	Ht	Hp	Local / autor
<i>Acacia auriculiformis</i>	27	1	-	-	0,084	-	Australia / MORAN et al
<i>A. crassicarpa</i>	26	1	-	-	0,081	-	(1989)
<i>A. dealbata</i>	16	1	-	-	0,085	-	
<i>A. decurrens</i>	26	1	-	-	0,156	-	
<i>A. meanrsii</i>	20	1	-	-	0,206	-	
<i>A. melanoxylon</i>	19	1	-	-	0,300	-	
<i>A. parramattensis</i>	21	1	-	-	0,179	-	
<i>A. trachyphloia</i>	11	1	-	-	0,083	-	
<i>Psychotria faxlucens</i>	20	2	40,0	2,5	0,198	0,495	México / PÉREZ-NASSER et al. (1993) (subbosque, comum)
<i>Pithecellobium pedicellare</i>	4	1	100,0	2,25	0,367	0,367	Costa Rica / O'MALLEY e BAWA (1987) (dossel, especialista em clareira)

Tabela 1 (continuação)

Espécie	NI	Np.	P	A	Ht	Hp	Local / autor
<i>Acalypha diversifolia</i>	26	1	42,3	1,89	0,194		Panamá (BCI) / HAMRICK e
<i>Erythrina costaricensis</i>	41	1	41,5	1,70	0,152		LOVELESS (1986)
<i>Faramea occidentalis</i>	14	1	0,00	1,00	0,00		(Sub-bosque)
<i>Gustavea superba</i>	29	1	34,5	1,73	0,134		
<i>Histella triandra</i>	30	1	36,7	1,57	0,142		
<i>Hybanthus prunifolius</i>	26	1	30,8	1,31	0,116		
<i>Mabea occidentalis</i>	20	1	25,0	1,33	0,054		
<i>Psychotria horizontalis</i>	15	1	40,0	1,50	0,202		
<i>Quassia amara</i>	27	1	11,1	1,11	0,040		
<i>Rinorea sylvatica</i>	20	1	15,0	1,15	0,046		
<i>Sorocea affinis</i>	34	1	52,9	1,86	0,216		
<i>Swarizia simplex grandifolia</i>	30	1	40,0	1,98	0,203		
<i>S. simplex ochnece</i>	31	1	48,4	1,94	0,209		

Tabela 1 (continuação)

Espécie	NI	Np.	P	A	Ht	Hp	Local / autor
<i>Alseis blackiana</i>	24	1	54,2	1,92	0,205		Panamá (BCI) / HAMRICK e
<i>Brossimum alicastrum</i>	21	1	28,6	1,48	0,125		LOVELESS (1986)
<i>Cecropia insigninis</i>	31	1	32,3	1,52	0,103		(Dossel)
<i>Ceciba pentandra</i>	26	1	30,8	1,43	0,106		
<i>Dipterix panamensis</i>	31	1	22,6	1,34	0,074		
<i>Hura crepitans</i>	34	1		1,35	0,081		
<i>Jacaranda copaea</i>	21	1		1,36	0,090		
<i>Ocotea skutchii</i>	18	1		1,11	0,039		
<i>Platypodium elegans</i>	28	1		1,57	0,183		
<i>Poulsenia armata</i>	25	1		1,12	0,039		
<i>Quaribea astrelopsis</i>	26	1		1,31	0,100		
<i>Tabernaemontana arborea</i>	25	1		1,16	0,052		
<i>Tetragastris panamensis</i>	24	1		1,26	0,060		
<i>Trichillia tuberculata</i>	27	1		1,35	0,089		
<i>Virola surinamensis</i>	17	1		1,71	0,128		

Tabela 1 (continuação)

Espécie	NI	N p.	P	A	Ht	Hp	Local / autor
<i>Acacia melanoceros</i>	33	1			0,107		Panamá (BCI) / HAMRICK e
<i>Cavanillesia platanifolia</i>	42	1			0,123		MURAWSKI (1991)
<i>Enterolobium schonburgkii</i>	29	1			0,122		(raras)
<i>Ficus costaricana</i>	19	1			0,248		
<i>Ficus maxima</i>	20	1			0,136		
<i>Ficus obtusifolia</i>	19	1	84,2		0,254		
<i>Ficus popenoei</i>	21	1	66,7		0,158		
<i>Inga minutula</i>	25	1	68,0		0,240		
<i>Koanophyllon wetmorei</i>	24	1	25,0		0,095		
<i>Lozania pittieri</i>	14	1	14,3		0,062		
<i>Myrospermum frutescens</i>	37	1	76,0		0,257		
<i>Pseudobombax seplanatum</i>	24	1	27,6		0,121		
<i>Schizolobium parahybum</i>	32	1	34,4		0,091		

Tabela 1 (continuação)

Espécie	NI	Np.	P	A	Ht	Hp	Local / autor
<i>Tetrathylacium johansenii</i>	20	1	15,0		0,050		
<i>Tecoyena pittieri</i>	26	1	38,5		0,186		
<i>Tricanthera gigantea</i>	28	1	14,3		0,026		
<i>Cariniana legalis</i>		3			0,140	0,468	Brasil / HERRIT (1991)
<i>Bowdichia virgiliodes</i>		1			0,126	0,456	
<i>Cordia trichotoma</i>		3			0,184	0,459	
<i>Joanesia princeps</i>		3			0,141	0,518	
<i>Myracrodruon urundeuva</i>	3	2	100,0	2,9	0,452	0,452	Brasil / MORAES (1992) (dossel)
<i>Hevea brasiliensis</i>	4	2	100,0	4,2	0,336	0,336	Brasil / PAIVA (1992) (dossel)
<i>Stylosanthis humilis</i>	20	25	62,3	1,66	0,19		Brasil / MARCON (1988) (herbácea, colonizadora)

Tabela 1 (continuação)

Espécie	NI	Np.	P	A	Ht	Hp	Local / autor
<i>Lichhornia paniculata</i>	21	6	23,8	1,27	0,15		Brasil / GLOVER e BARRET (1987)
							(aquática)
<i>Cecropia obtusifolia</i>	48	8	27,0			0,40	México / ALVAREZ-BUYLLA e GARAY (1994)
							(pioneira)
<i>Bauhinia forficata</i>	4	1	100,0	3,75	0,451	0,451	Brasil / SANTOS (1994)
							(pioneira)
<i>Cedrela fissilis</i>	13	1	76,9	2,31	0,243	0,288	Brasil / GANDARA (1994)
							(rara, dossel)

*média dos locos polimórficos

NI = número de locos analisados

Np = número de populações estudadas

P = percentagem de locos polimórficos

A = número médio de alelos por loco

Ht = diversidade genética (heterozigosidade) total

Hp = diversidade genética dos locos polimórficos

Anexo II. Solução extratora número 1 de ALFENAS et al. (1990, p. 41), modificada pela ausência do 2-Mercaptoetanol. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

Produto	quantidade em 100 ml
Fosfato de sódio bibásico (0,034 M)	0,6 g
Sacarose (0,2 M)	7,0 g
PVP - 40 (2,56 %)	2,56 g
DTT (3 mM)	50 mg
L- Ácido ascórbico (5,7 mM)	100 mg
DIECA (5,8 mM)	100 mg
Bissulfito de Sódio (2,6 mM)	50 mg
Borato de Sódio (Bórax) (2,5 mM)	50 mg
Polietilenoglicol - 6000 (1%)	1,0 g
Água deionizada (ou destilada) (q.s.p.)	100 ml

Anexo III.1. Análise de contingência para frequências alélicas em sete locos alozímicos para progênies entre sete populações naturais de *Euterpe edulis*. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

loco	número de alelos	número de indivíduos	χ^2	graus de liberdade	P (%)
PRX1	3	1898	156,46	12	< 1
PRX2	4	1872	165,58	18	< 1
PRX3	4	1867	415,59	18	< 1
PRX4	3	1887	078,15	12	< 1
PGI1	4	1886	124,00	18	< 1
PGM1	5	1825	379,48	24	< 1
G6P1	3	1855	061,79	12	< 1
Total	26	-	1381,04	114	< 1

Anexo III.2. Análise de contingência para frequências alélicas em sete locos alozímicos para indivíduos adultos entre oito populações naturais de *Euterpe edulis*. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

loco	número de alelos	número de indivíduos	χ^2	graus de liberdade	P (%)
PRX1	3	197	16,81	14	50-25
PRX2	4	196	23,79	21	50-25
PRX3	4	196	38,87	21	< 5
PRX4	2	195	19,02	07	< 1
PGI1	2	195	6,02	07	25-10
PGM1	4	194	58,63	21	< 1
G6P1	2	190	14,46	07	< 5
Total	21	-	177,60	98	< 1

Anexo III.3. Análise de contingência para frequências alélicas em sete locos alozímicos para progênies e adultos de populações naturais de *Euterpe edulis*, procedentes de duas regiões. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

Locos	χ^2	Graus Liberdade	P (%)
Progênies			
PRX1	9,813	2	< 1
PRX2	40,449	3	< 1
PRX3	239,940	3	< 1
PRX4	11,976	2	< 1
PGI1	49,209	3	< 1
PGM1	156,214	4	< 1
G6P1	28,980	2	< 1
Total	536,581	19	< 1
Adultos			
PRX1	1,562	2	50-25
PRX2	0,365	3	95-90
PRX3	14,370	3	< 1
PRX4	5,398	1	< 5
PGI1	0,003	1	25-10
PGM1	31,087	3	< 1
G6P1	0,068	1	90-75
Total	52,854	14	< 1

Anexo III.4. Análise de contingência para frequências alélicas em sete locos alozímicos para progênies e adultos de populações naturais de *Euterpe edulis*, procedentes de três locais de coleta. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

loco	χ^2	Graus Liberdade	P (%)
Progênies			
PRX1	76,174	4	< 1
PRX2	111,605	6	< 1
PRX3	330,301	6	< 1
PRX4	15,593	4	< 1
PGI1	100,914	6	< 1
PGM1	210,644	8	< 1
G6P1	32,385	4	< 1
Total	877,617	38	< 1
Adultos			
PRX1	2,602	4	75-50
PRX2	13,927	6	< 5
PRX3	24,327	6	< 1
PRX4	5,706	2	10-5
PGI1	3,064	4	< 5
PGM1	41,769	6	< 1
G6P1	11,379	2	< 1
Total	102,774	30	< 1

Anexo IV. Estatísticas F para 7 locos alozimicos analisados em progênies e indivíduos adultos de 8 populações naturais de palmitero (*Euterpe edulis*). Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

locos /		Adultos			Progênie	
popul.	$\hat{F}_{IS}$	$\hat{F}_{IT}$	$\hat{F}_{ST}$	$\hat{F}_{IS}$	$\hat{F}_{IT}$	$\hat{F}_{ST}$
PRX2	0,041	0,058	0,017	-0,177	-0,149	0,024
PRX3	-0,071	-0,056	0,014	-0,055	-0,036	0,018
PRX4	0,132	0,170	0,044	0,082	0,114	0,036
PRX5	-0,054	-0,036	0,016	-0,097	-0,042	0,050
PGI2	-0,015	0,001	0,016	-0,161	-0,145	0,014
PGM1	0,146	0,179	0,039	-0,064	-0,009	0,052
G6P1	-0,040	-0,028	0,012	-0,107	-0,065	0,038
MÉDIA	0,042	0,068	0,026	-0,067	-0,033	0,031
locos /						
locais	(3)					
PRX2	0,076	0,085	0,010	-0,160	-0,156	0,003
PRX3	-0,071	-0,061	0,010	-0,026	-0,014	0,012
PRX4	0,109	0,140	0,035	0,089	0,115	0,028
PRX5	-0,042	-0,040	0,002	-0,064	-0,047	0,016
PGI2	-0,009	0,006	0,015	-0,165	-0,155	0,009
PGM1	0,181	0,204	0,028	-0,044	-0,005	0,037
G6P1	-0,032	-0,024	0,008	-0,086	-0,047	0,036
MÉDIA	0,053	0,072	0,019	-0,051	-0,029	0,021

Anexo IV (continuação)

locos /						
regiões		(2)				
PRX2	0,061	0,062	0,001	-0,102	-0,098	0,003
PRX3	-0,062	-0,057	0,005	-0,034	-0,034	0,000
PRX4	0,151	0,175	0,028	0,104	0,116	0,013
PRX5	-0,036	-0,036	0,001	-0,055	-0,036	0,018
PGI2	-0,017	-0,013	0,004	-0,166	-0,165	0,001
PGM1	0,173	0,190	0,020	-0,031	0,002	0,032
G6P1	-0,026	-0,019	0,007	-0,047	-0,047	0,000
MÉDIA	0,058	0,070	0,012	-0,036	-0,025	-0,011

Anexo V.1. Somas de quadrados e graus de liberdade da análise de variância das frequências alélicas para progênie de *Euterpe edulis*, valores tomados para cada alelo. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

GLR* GLL GLP GLF GLI GLG SQR SQL SQP SQF SQI SQG

PRX2

1	1	4	100	1781	1874	1.2342	3.0413	3.1934	86.6710	261.351	338.5
1	1	4	100	1781	1874	0.1748	7.9398	4.8501	70.4196	221.144	250.0
1	1	4	100	1781	1874	0.4800	1.1531	3.1814	31.6495	98.469	91.5

PRX3

1	1	4	100	1776	1869	2.7083	2.5509	6.8511	124.326	274.900	505.167
1	1	4	100	1776	1869	0.1876	6.8545	3.9788	53.241	166.290	293.000
1	1	4	100	1776	1869	0.0065	2.5679	0.7060	40.621	125.517	166.500
1	1	4	100	1776	1869	4.5700	0.3070	1.6114	82.536	190.159	216.667
1	1	4	100	1776	1869	0.0005	0.0008	0.0008	0.047	0.950	1.000

PRX4

1	1	4	100	1778	1871	4.1526	10.9840	3.7502	85.165	210.142	235.000
1	1	4	100	1778	1871	26.3976	0.3936	5.3700	76.855	224.702	258.670
1	1	4	100	1778	1871	2.3192	0.0489	1.8457	24.045	86.660	108.000
1	1	4	100	1778	1871	21.3720	13.8420	7.5330	152.487	369.397	359.667

PRX5

1	1	4	100	1787	1880	0.1788	0.1532	2.3467	17.8846	85.4281	113.5
1	1	4	100	1787	1880	0.0481	0.1765	2.8350	18.2860	79.3299	106.5
1	1	4	100	1787	1880	0.0414	0.0008	0.0424	0.5291	6.3343	7.0

PGI2

1	1	4	100	1785	1880	4.6613	12.0510	4.6589	127.145	328.093	454.25
1	1	4	100	1785	1880	1.3613	10.0690	2.9581	124.067	327.620	448.75
1	1	4	100	1785	1880	0.0306	0.0066	0.0729	2.724	15.323	17.50
1	1	4	100	1785	1880	0.6683	0.0471	0.0763	10.158	25.519	38.00

PGM1

1	1	4	99	1744	1836	25.6140	6.9740	16.0980	204.157	248.558	235.0
1	1	4	99	1744	1836	0.0480	1.1309	3.4610	110.029	247.092	339.5
1	1	4	99	1744	1836	15.6770	5.2780	14.4270	229.657	288.488	345.0
1	1	4	99	1744	1836	0.1182	0.3421	1.6868	21.128	42.849	56.5
1	1	4	99	1744	1836	0.2904	0.0182	0.0306	6.325	18.711	22.0

G6P

1	1	4	100	1754	1849	1.5543	0.1119	1.4108	28.6003	84.8808	123.5
1	1	4	100	1754	1849	1.9800	0.0194	4.6681	10.3318	25.2755	36.0
1	1	4	100	1754	1849	0.0057	0.0194	0.0339	2.3106	7.5225	10.0

* GLR= graus de liberdade para regiões; GLL = graus de liberdade para locais; GLP= graus de liberdade para populações; GLF= graus de liberdade para famílias; GLI= graus de liberdade para indivíduos; GLG = graus de liberdade para alelos; SQR = soma de quadrados para regiões; SQL= soma de quadrados para locais; SQP= soma de quadrados para populações; SQF = soma de quadrados para famílias; SQI = soma de quadrados para indivíduos; SQG = soma de quadrados para alelos

Anexo V.2. Quadrados médios para regiões (QMR), locais (QML), populações (QMP), famílias (QMF), indivíduos (QMI) e alelos (QMG), obtidos a partir da análise de variância das frequências alélicas para progênies de sete populações naturais de *Euterpe edulis*. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

	QMR	QML	QMP	QMF	QMI	QMG
PRX2						
	1.2342	3.0413	0.79835	0.86671	0.14674	0.18063
	0.1748	7.9398	1.21253	0.70420	0.12417	0.13340
	0.4800	1.1531	0.79535	0.31649	0.05529	0.04883
média	0.6297	4.04473	0.93541	0.62913	0.10873	0.12095
PRX3						
	2.7083	2.5509	1.71277	1.24326	0.15479	0.27029
	0.1876	6.8545	0.99470	0.53241	0.09363	0.15677
	0.0065	2.5679	0.17650	0.40621	0.07067	0.08909
	4.5700	0.3070	0.40285	0.82536	0.10707	0.11593
	0.0005	0.0008	0.00020	0.00047	0.00053	0.00054
média	1.4946	2.45622	0.65741	0.60154	0.08534	0.12652
PRX4						
	4.1526	10.9840	0.93755	0.85165	0.11819	0.12560
	26.3976	0.3936	1.34250	0.76855	0.12638	0.13825
	2.3192	0.0489	0.46142	0.24045	0.04874	0.05772
	21.3720	13.8420	1.88325	1.52487	0.20776	0.19223
média	13.5603	6.31712	1.15618	0.84638	0.12527	0.12845
PRX5						
	0.1788	0.1532	0.58667	0.17885	0.047805	0.060372
	0.0481	0.1765	0.70875	0.18286	0.044393	0.056649
	0.0414	0.0008	0.01060	0.00529	0.003545	0.003723
média	0.0894	0.11017	0.43534	0.12233	0.03191	0.04025
PGI2						
	4.6613	12.0510	1.16473	1.27145	0.18381	0.24162
	1.3613	10.0690	0.73953	1.24067	0.18354	0.23870
	0.0306	0.0066	0.01823	0.02724	0.00858	0.00931
	0.6683	0.0471	0.01908	0.10158	0.01430	0.02021
média	1.6804	5.54342	0.48539	0.66024	0.09756	0.12746
PGM1						
	25.6140	6.9740	4.02450	2.06219	0.14252	0.12800
	0.0480	1.1309	0.86525	1.11141	0.14168	0.18491
	15.6770	5.2780	3.60675	2.31977	0.16542	0.18791
	0.1182	0.3421	0.42170	0.21341	0.02457	0.03077
	0.2904	0.0182	0.00765	0.06389	0.01073	0.01198
média	8.3495	2.74864	1.78517	1.15413	0.09698	0.10871
G6P						
	1.5543	0.1119	0.35270	0.28600	0.048393	0.066793
	1.9800	0.0194	1.16703	0.10332	0.014410	0.019470
	0.0057	0.0194	0.00847	0.02311	0.004289	0.005408
média	1.1800	0.05023	0.50940	0.13748	0.02236	0.03056
média geral	3.85484	3.03864	0.85204	0.59223	0.081216	0.097623

Anexo V.3. Variâncias total (VT), para regiões (VR), locais (VL), populações (VP), famílias (VF), indivíduos (VI) e alelos (VG), obtidos a partir da decomposição dos quadrados médios da análise de variância das frequências alélicas para progênies de sete populações naturais de *Euterpe edulis*. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

	VG	VI	VF	VP	VL	VR	VT
PRX2							
	0.18063	-0.016943	0.020506	-0.0001519	.0019153	-.0011979	0.18476
	0.13340	-0.004618	0.016520	0.0010655	.0054953	-.0049289	0.14694
	0.04883	0.003231	0.007440	0.0010068	.0000215	-.0002151	0.06031
média	0.12095	-0.006110	0.014822	0.0006401	0.0024774	-.0021140	0.13067
PRX3							
	0.27029	-0.057751	0.031082	0.00098125	.0003669	0.0003609	0.24533
	0.15677	-0.031568	0.012529	0.00097304	.0047921	-.0042383	0.13926
	0.08909	-0.009206	0.009581	-.00048953	.0021733	-.0017871	0.08936
	0.11593	-0.004427	0.020511	-.00090149	.0000848	0.0025813	0.13377
	0.00054	-0.000000	-0.000002	-.00000057	.0000007	-.0000003	0.00053
média	0.12652	-0.020590	0.014740	0.0001125	0.0014835	-.0006167	0.12165
PRX4							
	0.12560	-.0037047	0.020920	.0001739	0.008593	-0.004653	0.14693
	0.13825	-.0059367	0.018316	.0012058	-0.001201	0.016740	0.16738
	0.05772	-.0044915	0.005468	.0004648	-0.000498	0.001562	0.06023
	0.19223	0.0077637	0.037567	.0007435	0.010045	0.004486	0.25284
média	0.12845	-0.001592	0.020568	0.0006470	0.0042346	0.0045334	0.15684
PRX5							
	0.060372	-.0062835	.0037196	.0008557	-.00061075	.00021789	0.058271
	0.056649	-.0061281	.0039304	.0011037	-.00076168	.00017552	0.054969
	0.003723	-.0000894	.0000496	.0000111	-.00001155	.00002827	0.003711
média	0.04025	-0.004167	0.002567	0.0006568	-.0004613	0.0001406	0.03898
PGI2							
	0.24162	-0.028908	0.030890	-.0002319	0.0092963	-.0050124	0.24766
	0.23870	-0.027578	0.030024	-.0010644	0.0081845	-.0059415	0.24232
	0.00931	-0.000362	0.000530	-.0000191	-.0000068	0.0000137	0.00946
	0.02021	-0.002958	0.002479	-.0001747	0.0000617	0.0003629	0.01998
média	0.12746	-0.014952	0.015981	-.0003725	0.0043839	-.0026443	0.12986
PGM1							
	0.12800	0.007263	0.055306	0.0041535	0.0014061	0.012610	0.20873
	0.18491	-0.021616	0.027938	-.0005456	0.0002757	-0.000704	0.19026
	0.18791	-0.011246	0.062067	0.0027059	0.0005975	0.007222	0.24926
	0.03077	-0.003102	0.005441	0.0004412	-.0002022	-0.000034	0.03332
	0.01198	-0.000627	0.001531	-.0001212	0.0000345	0.000155	0.01296
média	0.10871	-0.005865	0.030457	0.0013268	0.0004223	0.0038497	0.13890
G6P1							
	0.066793	-.0092001	.0068634	0.0001396	-.0002723	0.0009787	0.065302
	0.019470	-.0025299	.0025681	0.0022822	-.0016179	0.0017504	0.021923
	0.005408	-.0005598	.0005435	-.0000317	0.0000160	-.0000134	0.005363
média	0.03056	-0.004097	0.003325	0.0007967	-.0006247	0.0009053	0.03086
Média/loco	0.097623	-.0082037	0.014603	.00054445	.0017115	.00056691	0.10684
Média/alelo	0.10284	-.0089590	0.016042	0.00054057	0.0017951	0.00074568	0.1130

Anexo V.4. Valores de K empregados na decomposição das variâncias na análise variância das frequências alélicas de progênies em sete populações naturais de *Euterpe edulis*. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

K1	K2	K3	K4	K5	K6	K7	K8	K9	K10
PRX2									
35.11	35.29	474.31	39.12	776.71	1154.04	33.7	486.24	1240.34	1590.66
35.11	35.29	474.31	39.12	776.71	1154.04	33.7	486.24	1240.34	1590.66
35.11	35.29	474.31	39.12	776.71	1154.04	33.7	486.24	1240.34	1590.66
PRX3									
35.02	35.2	472.78	39.04	774.73	1151.46	33.7	486.47	1239.3	1590.38
35.02	35.2	472.78	39.04	774.73	1151.46	33.7	486.47	1239.3	1590.38
35.02	35.2	472.78	39.04	774.73	1151.46	33.7	486.47	1239.3	1590.38
35.02	35.2	472.78	39.04	774.73	1151.46	33.7	486.47	1239.3	1590.38
35.02	35.2	472.78	39.04	774.73	1151.46	33.7	486.47	1239.3	1590.38
PRX4									
35.06	35.23	473.41	39.11	776.35	1153.61	33.63	484.89	1236.89	1586.41
35.06	35.23	473.41	39.11	776.35	1153.61	33.63	484.89	1236.89	1586.41
35.06	35.23	473.41	39.11	776.35	1153.61	33.63	484.89	1236.89	1586.41
35.06	35.23	473.41	39.11	776.35	1153.61	33.63	484.89	1236.89	1586.41
PRX5									
35.23	35.39	475.92	39.22	778.61	1157.14	33.79	488.19	1244.65	1596.02
35.23	35.39	475.92	39.22	778.61	1157.14	33.79	488.19	1244.65	1596.02
35.23	35.39	475.92	39.22	778.61	1157.14	33.79	488.19	1244.65	1596.02
PGI2									
35.21	35.31	473.63	39.49	783.63	1164.88	33.84	489.13	1241.74	1595.65
35.21	35.31	473.63	39.49	783.63	1164.88	33.84	489.13	1241.74	1595.65
35.21	35.31	473.63	39.49	783.63	1164.88	33.84	489.13	1241.74	1595.65
35.21	35.31	473.63	39.49	783.63	1164.88	33.84	489.13	1241.74	1595.65
PGM1									
34.71	35.04	468.05	39.04	748.2	1112.8	33.65	481.59	1231.6	1576.37
34.71	35.04	468.05	39.04	748.2	1112.8	33.65	481.59	1231.6	1576.37
34.71	35.04	468.05	39.04	748.2	1112.8	33.65	481.59	1231.6	1576.37
34.71	35.04	468.05	39.04	748.2	1112.8	33.65	481.59	1231.6	1576.37
34.71	35.04	468.05	39.04	748.2	1112.8	33.65	481.59	1231.6	1576.37
G6P1									
34.62	34.86	465.81	38.99	769.3	1144	33.44	483.75	1226.02	1576.31
34.62	34.86	465.81	38.99	769.3	1144	33.44	483.75	1226.02	1576.31
34.62	34.86	465.81	38.99	769.3	1144	33.44	483.75	1226.02	1576.31

Anexo V.5. Somas de quadrado e quadrados médios da análise de variância das frequências alélicas para indivíduos adultos de *Eutерpe edulis*, valores tomados para cada alelo. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

SQR	SQL	SQP	SQI	SQG	QMR	QML	QMP	QMI	QMG
PRX2									
0.3074	0.09830	1.2929	26.9259	45.0	0.3074	0.09830	0.25858	0.14247	0.22843
0.1474	0.00560	1.4702	23.2195	34.0	0.1474	0.00560	0.29404	0.12285	0.17259
0.0291	0.05690	0.2878	12.9105	11.0	0.0291	0.05690	0.05756	0.06831	0.05584
média	0.4839	0.1608	3.0509	63.056	90	0.16130	0.05360	0.20339	0.11121
PRX3									
0.0001	0.13420	0.2477	42.3337	53.5	0.0001	0.13420	0.04954	0.22399	0.27157
0.0478	1.65020	0.8253	26.0351	34.0	0.0478	1.65020	0.16506	0.13775	0.17259
0.0087	0.14760	0.1015	11.2803	11.0	0.0087	0.14760	0.02030	0.05968	0.05584
0.0128	0.28530	0.7168	29.7617	23.5	0.0128	0.28530	0.14336	0.15747	0.11929
média	0.0694	2.2173	1.8913	109.411	122	0.01735	0.55432	0.09457	0.14472
PRX4									
1.6952	1.63730	0.3261	38.0914	32.5	1.6952	1.63730	0.06522	0.20048	0.16414
1.5571	0.04020	0.5166	32.3003	27.0	1.5571	0.04020	0.10332	0.17000	0.13636
0.0238	0.00000	0.4627	10.6776	10.5	0.0238	0.00000	0.09254	0.05620	0.05303
0.0434	1.15980	1.3228	52.4740	44.0	0.0434	1.15980	0.26456	0.27618	0.22222
média	3.3195	2.8373	2.6282	133.543	114	0.82988	0.70933	0.13141	0.17571
PRX5									
0.2335	0.01500	0.5845	7.3405	9.0	0.2335	0.01500	0.11690	0.03905	0.04592
0.2611	0.02960	0.5930	6.4632	8.0	0.2611	0.02960	0.11860	0.03438	0.04082
0.0008	0.00250	0.0293	0.9573	1.0	0.0008	0.00250	0.00586	0.00509	0.00510
média	0.4954	0.0471	1.2068	14.761	18	0.16513	0.01570	0.08045	0.02617
PGI2									
0.0003	0.85150	0.7678	38.7553	56.5	0.0003	0.85150	0.15356	0.20615	0.28827
0.0644	0.69590	0.2844	38.9553	56.0	0.0644	0.69590	0.05688	0.20721	0.28571
0.0242	0.04020	0.0870	2.8077	1.0	0.0242	0.04020	0.01740	0.01493	0.00510
0.0136	0.0125	0.0128	1.4380	1.5	0.0136	0.0125	0.00256	0.00765	0.00765
média	0.1025	1.6001	1.1520	81.956	115	0.02563	0.40002	0.05760	0.10898
PGM1									
3.9359	0.0028	0.2135	37.1316	44.5	3.9359	0.0028	0.04270	0.19856	0.22821
0.0271	0.1213	2.0126	36.3364	43.0	0.0271	0.1213	0.40252	0.19431	0.22051
4.8091	0.9734	2.0962	36.6188	42.5	4.8091	0.9734	0.41924	0.19582	0.21795
0.3605	0.3428	0.1091	9.3569	7.0	0.3605	0.3428	0.02182	0.05004	0.03590
média	9.1326	1.4403	4.4314	119.444	137	2.28315	0.36007	0.22157	0.15968
G6P1									
0.0059	1.2320	0.3788	18.5980	22.5	0.0059	1.2320	0.07576	0.10163	0.11780
0.0059	1.2320	0.3788	18.5980	22.5	0.0059	1.2320	0.07576	0.10163	0.11780
média	0.0118	2.4640	0.7576	37.196	45	0.00590	1.23200	0.07576	0.10163
média									
geral	13.6151	10.7669	15.1182	559.367	641	0.56730	0.44862	0.12598	0.12395

*SQR = soma de quadrados para regiões; SQL = soma de quadrados para locais; SQP = soma de quadrados para populações; SQI = soma de quadrados para indivíduos; SQG = soma de quadrados para alelos; QMR = quadrado médio para região; QML = quadrado médio para locais; QMP = quadrado médio para populações; QMI = quadrado médio para indivíduos; QMG = quadrado médio para alelos.

Anexo V.6. Graus de liberdade e valores de K empregados na decomposição das variâncias da análise de variância das frequências alélicas de indivíduos adultos de oito populações naturais de *Eutерpe edulis*. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

K1	K2	K3	K4	K5	K6	GLL*	GLS	GLP	GLI	GLG
PRX2										
49.39	48.77	116.74	49.26	140.54	183.80	1	1	5	189	197
49.39	48.77	116.74	49.26	140.54	183.80	1	1	5	189	197
49.39	48.77	116.74	49.26	140.54	183.80	1	1	5	189	197
média	49.39	48.77	116.74	49.26	140.54	183.80	3	3	15	567 591
PRX3										
49.30	48.77	116.74	49.26	140.54	183.80	1	1	5	189	197
49.30	48.77	116.74	49.26	140.54	183.80	1	1	5	189	197
49.30	48.77	116.74	49.26	140.54	183.80	1	1	5	189	197
49.30	48.77	116.74	49.26	140.54	183.80	1	1	5	189	197
média	49.30	48.77	116.74	49.26	140.54	183.80	4	4	20	756 788
PRX4										
49.57	49.00	117.31	49.41	141.09	184.34	1	1	5	190	198
49.57	49.00	117.31	49.41	141.09	184.34	1	1	5	190	198
49.57	49.00	117.31	49.41	141.09	184.34	1	1	5	190	198
49.57	49.00	117.31	49.41	141.09	184.34	1	1	5	190	198
média	49.57	49.00	117.31	49.41	141.09	184.34	4	4	20	760 792
PRX5										
49.01	48.77	116.74	48.90	139.32	182.20	1	1	5	188	196
49.01	48.77	116.74	48.90	139.32	182.20	1	1	5	188	196
49.01	48.77	116.74	48.90	139.32	182.20	1	1	5	188	196
média	49.01	48.77	116.74	48.90	139.32	182.20	3	3	15	564 588
PGI2										
49.02	48.55	116.16	49.12	139.98	183.24	1	1	5	188	196
49.02	48.55	116.16	49.12	139.98	183.24	1	1	5	188	196
49.02	48.55	116.16	49.12	139.98	183.24	1	1	5	188	196
49.02	48.55	116.16	49.12	139.98	183.24	1	1	5	188	196
média	49.02	48.55	116.16	49.12	139.98	183.24	4	4	20	752 784
PGM1										
48.76	48.29	115.57	48.96	139.42	182.69	1	1	5	187	195
48.76	48.29	115.57	48.96	139.42	182.69	1	1	5	187	195
48.76	48.29	115.57	48.96	139.42	182.69	1	1	5	187	195
48.76	48.29	115.57	48.96	139.42	182.69	1	1	5	187	195
média	48.76	48.29	115.57	48.96	139.42	182.69	4	4	20	748 780
G6P1										
47.65	47.35	113.12	48.37	137.16	180.40	1	1	5	183	191
47.65	47.35	113.12	48.37	137.16	180.40	1	1	5	183	191
média	47.65	47.35	113.12	48.37	137.16	180.40	2	2	10	366 382
média										
geral	49.0458	48.5733	116.242	49.0925	139.917	183.128	24	24	120	4513 4705

* GLR= graus de liberdade para regiões; GLL = graus de liberdade para locais; GLP= graus de liberdade para populações; GLI= graus de liberdade para indivíduos; GLG = graus de liberdade para alelos

Anexo V.7. Variâncias total (VT), para regiões (VR), locais (VL), populações (VP), indivíduos (VI) e alelos (VG), obtidos a partir da decomposição dos quadrados médios da análise de variância das frequências alélicas para indivíduos adultos de oito populações naturais de *Euterpe edulis*. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

	VG	VI	VP	VS	VL	VT
PRX2						
	0.22843	-0.042981	0.0023510	-0.001360	0.001308	0.18774
	0.17259	-0.024867	0.0034660	-0.002452	0.001080	0.14982
	0.05584	0.006236	-0.002176	-0.000007	-0.000150	0.06170
média	0.15228	-0.020537	0.0018664	-0.001273	0.000746	0.13309
PRX3						
	0.27157	-0.023793	-0.0035385	0.000709	-0.000812	0.24414
	0.17259	-0.017418	0.0005539	0.012724	-0.010367	0.15808
	0.05584	0.001923	-0.0007989	0.001087	-0.000894	0.05715
	0.11929	0.019090	-0.002862	0.001215	-0.001639	0.13767
média	0.15482	-0.005049	-0.0010174	0.003934	-0.003428	0.14926
PRX4						
	0.16414	0.018170	-0.0027287	0.013388	-0.001407	0.19156
	0.13636	0.016819	-0.0013452	-0.000545	0.008302	0.15959
	0.05303	0.001584	0.0007331	-0.000785	0.000229	0.05479
	0.22222	0.026978	-0.0002344	0.007630	-0.007040	0.24956
média	0.14394	0.015888	-0.0008938	0.004922	0.000021	0.16388
PRX5						
	0.04592	-0.003437	0.0015885	-0.000870	0.001306	0.04451
	0.04082	-0.003219	0.0017185	-0.000759	0.001363	0.03992
	0.00510	-0.000005	0.0000157	-0.000029	-0.000006	0.00508
média	0.03061	-0.002220	0.0011076	-0.000552	0.000888	0.02984
PGI2						
	0.28827	-0.041060	-0.0010727	0.006004	-0.005422	0.24671
	0.28571	-0.039253	-0.0030667	0.005489	-0.004150	0.24473
	0.00510	0.004916	0.0000503	0.000196	-0.000113	0.01015
	0.00765	-0.000002	-0.001038	0.000085	-0.000005	0.00763
média	0.14668	-0.018850	-0.0010482	0.002944	-0.002423	0.12731
PGM1						
	0.22821	-0.014820	-0.0031966	-0.000358	0.021587	0.23142
	0.22051	-0.013100	0.0042701	-0.002416	-0.000216	0.20905
	0.21795	-0.011063	0.0045820	0.004814	0.020350	0.23663
	0.03590	0.007070	-0.0005787	0.002775	-0.000263	0.04490
média	0.17564	-0.007978	0.0012692	0.001204	0.010365	0.18050
G6P1						
	0.11780	-0.008086	-0.0005429	0.010220	-0.008155	0.11124
	0.11780	-0.008086	-0.0005429	0.010220	-0.008155	0.11124
média	0.11780	-0.008086	-0.0005429	0.010220	-0.008155	0.11124
<hr/>						
média/loco	0.13175	-0.0066575	0.00010416	0.030289	-0.00026468	0.12796
média/alelo	0.13624	-0.0061462	0.000041579	0.027757	0.00028906	0.13320

Anexo V.8. Estimativas dos coeficientes de coancestralidade para sete populações naturais de *Eutерpe edulis*, com dados obtidos a partir de progênes maternas, empregando-se sete locos alozímicos. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

$\hat{\theta}_R$	$\hat{\theta}_L$	$\hat{\theta}_p$	$\hat{\theta}_F$	$\hat{F}$	$\hat{f}$	$\hat{t}_{a3}$	$\hat{\theta}_F$
-0.006483	0.0038833	0.003061	0.11405	0.02235	0.01934	0.96205	0.11133
-0.033544	0.0038547	0.011106	0.12354	0.09211	0.08191	0.84858	0.11369
-0.003567	-0.0032106	0.013482	0.13684	0.19042	0.17935	0.69585	0.12504
-0.016178	0.002781	0.007680	0.12111	0.07435	0.06719	0.87408	0.11431
0.001471	0.002967	0.006967	0.13366	-0.10174	-0.10947	1.2458	0.12758
-0.030435	0.003977	0.010964	0.10094	-0.12575	-0.13823	1.32082	0.09097
-0.020000	0.004321	-0.001157	0.10607	0.00305	0.00420	0.99163	0.10710
0.019296	0.019929	0.013190	0.16651	0.13342	0.12183	0.78279	0.15537
-0.000630	0.000640	-0.000430	-0.00391	-0.00404	-0.00360	1.00723	-0.00348
-0.005070	0.007126	0.008051	0.12922	-0.04004	-0.04848	1.10190	0.12215
-0.03167	0.026813	0.02800	0.17038	0.14516	0.12054	0.78485	0.14648
0.10001	0.092837	0.10004	0.20947	0.17400	0.08219	0.84811	0.12160
0.02593	0.017658	0.02537	0.11616	0.04159	0.01664	0.96727	0.09315
0.01774	0.057469	0.06041	0.20899	0.23970	0.19082	0.67952	0.15814
0.028904	0.055903	0.060029	0.19117	0.18101	0.12871	0.77193	0.13951
0.0037392	-0.006742	0.0079424	0.071774	-0.036058	-0.044352	1.09282	0.064343
0.0031930	-0.010664	0.0094146	0.080917	-0.030566	-0.040361	1.08412	0.072182
0.0076161	0.004505	0.0075061	0.020862	-0.003219	-0.010806	1.02185	0.013457
0.003606	-0.008228	0.008620	0.07446	-0.03244	-0.04141	1.08640	0.06641
-0.020239	0.017298	0.016362	0.14109	0.024364	0.008136	0.98386	0.12680
-0.024519	0.009256	0.004864	0.12876	0.014955	0.010141	0.97992	0.12451
0.001449	0.000732	-0.001291	0.05469	0.016414	0.017682	0.96525	0.05591
0.018159	0.021244	0.012501	0.13655	-0.011482	-0.024287	1.04978	0.12562
-0.020364	0.013396	0.010527	0.13359	0.01845	0.00801	0.98411	0.12437
0.060413	0.067149	0.087048	0.35201	0.38680	0.32833	0.50564	0.29022
-0.003703	-0.002254	-0.005122	0.14172	0.02811	0.03306	0.97600	0.14609
0.028973	0.031370	0.042226	0.29124	0.24612	0.21288	0.64896	0.25999
-0.001008	-0.007075	0.006166	0.16946	0.07636	0.07062	0.86806	0.16431
0.011950	0.014612	0.005255	0.12347	0.07508	0.07019	0.86882	0.11884
0.027715	0.030755	0.040307	0.25957	0.21734	0.18447	0.68852	0.22847
0.014987	0.010817	0.01296	0.11806	-0.02283	-0.036252	1.07523	0.10648
0.079845	0.006046	0.11015	0.22729	0.11189	0.001959	0.99609	0.13164
-0.002489	0.000493	-0.00542	0.09593	-0.00844	-0.003013	1.00604	0.10080
0.029332	0.009089	0.034905	0.14264	0.00991	-0.02590	1.05319	0.11163
(Média por loco)							
.0053059	0.021324	0.026420	0.16309	0.086311	0.061516	0.88410	0.14038
(Média por alelo)							
.0065987	0.022484	0.027268	0.16923	0.089948	0.064437	0.87893	0.14594

Anexo V.9. Estimativas dos coeficientes de coancestralidade para oito populações naturais de *Eutерpe edulis*, com dados obtidos a partir de indivíduos adultos, empregando-se sete locos alozímicos. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

	$\hat{\theta}_R$	$\hat{\theta}_L$	$\hat{\theta}_p$	$\hat{F}$	$\hat{f}$	$\hat{t}_a$
	0.006965	-0.000282	0.012240	-0.22893	-0.24416	1.64607
	0.007208	-0.009162	0.013973	-0.16599	-0.18251	1.44651
	-0.002428	-0.002538	-0.006066	0.10107	0.10649	0.80752
	0.005604	-0.003963	0.010062	-0.15432	-0.16605	1.39822
	-0.003326	-0.000421	-0.014915	-0.09746	-0.08133	1.17706
	-0.065582	0.014910	0.018414	-0.11019	-0.13101	1.30153
	-0.015647	0.003368	-0.010609	0.03365	0.04379	0.91609
	-0.011906	-0.003084	-0.005163	0.13867	0.14309	0.74964
	-0.022968	0.003387	-0.003429	-0.03383	-0.03030	1.06248
	-0.007344	0.062543	0.048299	0.09485	0.04891	0.90673
	0.052020	0.048607	0.040178	0.10539	0.06794	0.87277
	0.004175	-0.010157	0.003224	0.02891	0.02577	0.94976
	-0.028210	0.002365	0.001426	0.10811	0.10683	0.80696
	0.000128	0.030163	0.024709	0.09695	0.07407	0.86208
	0.029341	0.009802	0.045494	-0.07722	-0.12856	1.29505
	0.034153	0.015144	0.058191	-0.08063	-0.14740	1.34576
	-0.001138	-0.006799	-0.003714	-0.00099	0.00272	0.99458
	0.029758	0.011243	0.048365	-0.07441	-0.12902	1.29626
	-0.021979	0.002358	-0.001990	-0.16643	-0.16411	1.39266
	-0.016958	0.005469	-0.007061	-0.16039	-0.15225	1.35919
	-0.011132	0.008222	0.013176	0.48426	0.47738	0.35375
	-0.000622	0.01054	-0.00307	-0.00027	0.00279	0.99444
	-0.019030	0.004093	-0.004141	-0.14806	-0.14333	1.33462
	0.093283	0.09173	0.07792	-0.06404	-0.15396	1.36395
	-0.001033	-0.01259	0.00784	-0.06267	-0.07106	1.15299
	0.086001	0.10634	0.12571	-0.04675	-0.19726	1.49145
	-0.005863	0.05594	0.04305	0.15745	0.11955	0.78643
	0.057422	0.064090	0.071122	-0.04420	-0.12415	1.28350
	-0.073316	0.01856	0.01368	-0.07269	-0.08757	1.19195
	-0.073316	0.01856	0.01368	-0.07269	-0.08757	1.19195
	-0.073316	0.018560	0.013679	-0.07269	-0.08757	1.19195
media loco	-0.0020684	0.021602	0.022416	-0.052027	-0.076150	1.16485
media alelo	0.0021702	0.023009	0.023321	-0.046143	-0.071123	1.15314

Anexo VI.1. Aderência aos equilíbrio de panmixia em sete locos alozímicos para progênies de sete populações naturais de *Euterpe edulis*. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

Populações	locos	GLhw	χ^2_{hw}	Phw	GLp*	χ^2_p *	Pp*
SC450	PRX2	3	6,698	10-5	1	6,260	<5
	PRX3	6	6,392	50-25	1	3,224	10-5
	PRX4	3	17,413	<1	1	10,559	<1
	PRX5	1	0,081	>95	1	0,081	90-75
	PGI2	1	1,870	25-10	1	1,869	25-10
	PGM1	3	1,334	50-25	1	0,899	50-25
	G6P1	1	0,174	75-50			
		18	33,96	<5	6	22,89	<1
SC550	PRX2	3	35,395	<1	1	0,007	95-90
	PRX3	6	16,951	<1	1	14,547	<1
	PRX4	6	19,256	<1	1	3,435	10-5
	PRX5	1	0,008	>95			
	PGI2	1	0,002	>95			
	PGM1	6	61,219	<1	1	1,495	25-10
	G6P1	1	0,139	75-50			
		24	132,97	<1	4	19,48	<1
SC650	PRX2	1	0,022	>95	1	0,042	90-75
	PRX3	3	18,824	<1	1	0,085	90-75
	PRX4	6	27,633	<1	1	9,853	<1
	PRX5	1	0,020	>95	1	0,011	95-90
	PGI2	1	3,196	10-5	1	3,198	10-5
	PGM1	6	47,945	<1	1	17,776	<1
	G6P1	1	0,018	>95	1	0,017	90-75
		19	97,66	<1	7	30,98	<1
Santa Catarina (Blumenau - 3 altitudes)	PRX2	3	29,192	<1	1	0,918	50-25
	PRX3	6	34,269	<1	1	11,040	<1
	PRX4	3	69,047	<1	1	29,367	<1
	PRX5	1	0,125	75-50	1	0,369	75-50
	PGI2	1	3,594	10-5	1	3,771	10-5
	PGM1	10	116,82	<1	1	17,959	<1
	G6P1	1	0,022	>95	1	0,990	50-25
		25	253,07	<1	6	64,305	<1
SPS100	PRX2	3	6,037	10-5	1	0,026	90-75
	PRX3	6	15,031	<5	1	1,399	25-10
	PRX4	3	28,358	<1	1	14,780	<1
	PRX5	1	0,973	50-25			
	PGI2	1	0,069	90-75	1	0,070	90-75
	PGM1	3	5,045	25-10	1	0,017	90-75
	G6P1	1	0,603	75-50	1	0,616	50-25
		18	56,12	<1	6	16,91	<1

Anexo VI.1. (continuação)

SPS250	PRX2	1	3,789	10-5	1	3,786	10-5
	PRX3	6	26,078	<1	1	2,162	25-10
	PRX4	3	7,580	<5	1	2,824	10-5
	PRX5	1	2,018	25-10			
	PGI2	3	3,177	50-25	1	0,000	>99
	PGM1	3	39,583	0<1	1	23,183	<1
	G6P1	1	0,493	50-25	1	0,490	50-25
		18	82,72	<1	6	32,45	<1
SPS350	PRX2	3	24,851	<1	1	2,482	25-10
	PRX3	6	39,073	<1	1	2,508	25-10
	PRX4	6	62,191	<1	1	35,575	<1
	PRX5	1	0,679	50-25	1	0,713	50-25
	PGI2	3	0,437	95-90	1	0,007	95-90
	PGM1	3	42,822	<1	1	36,992	<1
	G6P1	1	0,147	75-50	1	0,103	75-50
		23	170,20	<1	7	78,38	<1
Saibadela (3 altitudes)	PRX2	3	34,689	<1	1	0,004	>95
	PRX3	6	63,110	<1	1	0,000	>99
	PRX4	6	71,554	<1	1	47,532	<1
	PRX5	1	3,064	10-5	1	3,975	<5
	PGI2	2	2,343	50-25	1	1,133	50-25
	PGM1	5	112,47	<1	1	33,055	<1
	G6P1	1	2,491	25-10	1	3,432	10-5
		24	289,72	<1	7	89,131	<1
SPL700	PRX2	1	5,435	<5	1	5,437	<5
	PRX3	6	50,472	<1	1	40,030	<1
	PRX4	3	3,091	50-25	1	0,303	75-50
	PRX5	1	0,270	75-50	1	0,248	75-50
	PGI2	1	0,137	75-50	1	0,137	75-50
	PGM1	6	74,552	<1	1	45,180	<1
	G6P1	1	0,278	74-50	1	0,250	75-50
		19	134,23	<1	7	91,59	<1
São Paulo (Saibadela e Limão)	PRX2	3	74,297	<1	1	3,478	<5
	PRX3	6	72,576	<1	1	11,640	<1
	PRX4	6	71,592	<1	1	42,441	<1
	PRX5	1	3,895	<5	1	4,887	<5
	PGI2	6	2,343	25-10	1	3,312	10-5
	PGM1	6	212,41	<1	1	64,293	<1
	G6P1	1	3,376	10-5	1	4,389	<5
		29	440,49	<1	7	134,440	<1

*agrupando todos os alelos exceto o mais freqüente

Anexo VI.2. Aderência aos equilíbrio de endogamia em sete locos alozímicos para progênes de sete populações naturais de *Euterpe edulis*. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

População	loco	GL	χ^2	P
SC450	PRX2	2	6,856	<5
	PRX3	5	6,673	25-10
	PRX4	2	16,612	<1
	PRX5			
	PGI2			
	PGM1	2	1,294	75-50
	G6P1			
		11	31,434	<1
SC550	PRX2	2	30,424	<1
	PRX3	5	18,839	<1
	PRX4	5	18,346	<1
	PRX5			
	PGI2			
	PGM1	5	56,348	<1
	G6P1			
		17	123,957	<1
SC650	PRX2			
	PRX3	2	22,059	<1
	PRX4	5	15,367	<1
	PRX5			
	PGI2			
	PGM1	5	31,637	<1
	G6P1			
		12	69,063	<1
Santa Catarina (Blumenau altitudes)	PRX2	2	20,249	<1
	PRX3	5	43,909	<1
	PRX4	2	45,765	<1
	PRX5			
	PGI2			
	PGM1	9	93,834	<1
	G6P1			
		18	203,757	<1
SPS100	PRX2	2	5,183	10-5
	PRX3	5	15,955	<1
	PRX4	2	28,575	<1
	PRX5			
	PGI2			
	PGM1	2	4,609	10
	G6P1			
		11	54,32	<1

Anexo VI.2. (continuação)

SPS250	PRX2			
	PRX3	5	26,740	<1
	PRX4	2	3,837	10-5
	PRX5			
	PGI2	2	3,498	10-5
	PGM1	2	33,596	<1
	G6P1			
		11	67,671	<1
SPS350	PRX2	2	5,825	10-5
	PRX3	5	31,964	<1
	PRX4	5	33,375	<1
	PRX5			
	PGI2	2	6,114	<5
	PGM1	2	25,181	<1
	G6P1			
		16	102,459	<1
Saibadela (todas as altitudes)	PRX2	2	17,309	<1
	PRX3	5	64,631	<1
	PRX4	5	52,811	<1
	PRX5			
	PGI2	2	5,352	<5
	PGM1	5	80,365	<1
	G6P1			
		19	220,468	<1
SPL700	PRX2			
	PRX3	5	59,752	<1
	PRX4	2	6,145	<5
	PRX5			
	PGI2			
	PGM1	5	60,184	<1
	G6P1			
		12	126,08	<1
São Paulo (Saibadela e Limão)	PRX2	2	28,562	<1
	PRX3	5	87,613	<1
	PRX4	5	59,894	<1
	PRX5			
	PGI2	5	9,042	25-10
	PGM1	5	156,442	<1
	G6P1			
		22	341,553	<1

Anexo VI.3. Aderência aos equilíbrio de panmixia em sete locos alozímicos para indivíduos adultos de oito populações naturais de *Euterpe edulis*. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

População	loco	GL	χ^2	P	GLp*	χ^2p^*	Pp*
SC450	PRX2	1	0.019	90-75	1	0.015	95-90
	PRX3	3	0.885	90-75	1	0.690	50-25
	PRX4	1	0.371	75-50	1	0.371	75-50
	PRX5						
	PGI2	1	0.020	>95			
	PGM1	1	0.132	75-50	1	0,134	75-50
	G6P1						
		7	1.428	>95	4	1.210	90-75
SC550	PRX2	1	0,071	>95	1	0,001	>99
	PRX3	3	7.315	10-5	1	0.835	50-25
	PRX4	3	2.702	50-25	1	0.001	>99
	PRX5						
	PGI2	1	2.337	25-10			
	PGM1	3	0.878	90-75	1	0.111	75-50
	G6P1						
		11	13.303	50-25	4	0.948	90-95
SC650	PRX2						
	PRX3	3	0,788	90-75	1	0,690	50-25
	PRX4	3	0,299	>95	1	0,001	>99
	PRX5						
	PGI2	1	0,231	75-50			
	PGM1	3	2,087	75-50	1	0,103	75-50
	G6P1						
		10	3,585	>95	3	0,794	90-75
Santa Catarina (Blumenau todas as altitudes)	PRX2	1	0,053	90-75	1	0,312	75-50
	PRX3	3	1,687	75-50	1	0,249	75-50
	PRX4	3	2,213	75-50	1	0,761	50-25
	PRX5				1	0,007	>95
	PGI2	1	2,152	25-10			
	PGM1	3	2,796	50-25	1	0,026	95-90
	G6P1	1	0,148	75-50			
		12	9,049	75-50	5	1,365	95-90
SPS100	PRX2	1	1,172	50-25	1	1,174	50-25
	PRX3	3	7,836	<5	1	8,710	<1
	PRX4	3	0,498	95-90	1	0,243	75-50
	PRX5						
	PGI2	1	0,157	90-75			
	PGM1	3	6,325	10-5	1	0,001	>99
	G6P1	1	0,453	75-50			
		11	16,462	25-10	4	10,128	<5

Anexo VI.3. (continuação)

SPS250	PRX2	1	2,868	10-5	1	2,861	10-5
	PRX3	3	2,845	25-10	1	2,308	25-10
	PRX4	3	1,308	75-50	1	0,159	75-50
	PRX5						
	PGI2	1	4,293	<5	1	4,293	<5
	PGM1	3	6,674	10-5	1	3,022	10-5
	G6P1						
		11	17,989	10-5	5	12,643	<5
SPS350	PRX2	1	4,986	<5	1	4,986	<5
	PRX3	3	4,104	25-10	1	0,490	50-25
	PRX4	3	2,873	25-10	1	2,719	10-5
	PRX5	1	1,912	25-10	1	0,001	>99
	PGI2	1	1,865	25-10	1	0,788	50-25
	PGM1	3	7,291	10-5	1	6,938	<1
	G6P1						
		12	23,031	<5	6	15,922	<5
Saibadela (todas altitudes)	PRX2	1	10,328	<1	1	0,312	75-50
	PRX3	3	8,236	<5	1	0,249	75-50
	PRX4	3	1,854	75-50	1	0,761	50-25
	PRX5	1	0,211	75-50	1	0,007	>95
	PGI2	3	5,009	25-10			
	PGM1	3	9,854	<5	1	0,260	95-90
	G6P1	1	0,829	50-25			
		15	36,320	<1	5	1,589	95-90
SPL350	PRX2	1	0,122	75-50	1	0,780	50-25
	PRX3	3	2,559	50-25	1	1,986	25-10
	PRX4	3	5,617	25-10	1	4,082	<5
	PRX5						
	PGI2	1	0,563	50-25	1	0,957	50-25
	PGM1	3	0,451	95-90	1	0,010	95-90
	G6P1						
		11	9,313	75-50	5	7,815	25-10
SPL700	PRX2	1	4,268	<5	1	4,250	<5
	PRX3	3	0,640	90-75	1	0,247	75-50
	PRX4	3	2,791	50-25	1	1,966	25-10
	PRX5						
	PGI2	1	0,018	>95	1	0,001	>96
	PGM1	3	0,244	>95	1	0,001	>95
	G6P1						
		11	7,960	75-50	5	6,465	50-25

Anexo VI.3. (continuação)

Limão (todas altitudes)	PRX2	1	3,635	10-5	1	11,506	<1
	PRX3	3	0,999	90-75	1	4,669	<5
	PRX4	3	6,823	10-5	1	1,511	25-10
	PRX5				1	0,266	90-75
	PGI2	1	0,507	50-25	1	2,827	10-5
	PGM1	3	0,139	>95	1	10,263	<1
	G6P1						
		11	12,103	50-25	6	31,042	<1
São Paulo (Saibadela e Limão)	PRX2	1	15,254	<1	1	16,244	<1
	PRX3	3	4,838	25-10	1	2,036	25-10
	PRX4	3	3,246	50-25	1	1,952	25-10
	PRX5	1	0,021	>95	1	0,556	50-25
	PGI2	3	5,064	25-10	1	3,075	10-5
	PGM1	3	7,098	10-5	1	6,734	<1
	G6P1	1	0,254	75-50			
		15	35,745	<1	6	30,597	<1

*agrupando alclos exceto o mais freqüente

Anexo VII. 1. Frequências genotípicas para sete locos alozímicos em oito populações naturais de indivíduos adultos de *Euterpe edulis*. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

[illegible]

Anexo VII.2. Frequências genotípicas para sete locos alozímicos em oito populações naturais de indivíduos adultos de *Euterpe edulis*. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

LOCOS	GENÓTIPOS									
	G11	G12	G13	G14	G22	G23	G24	G33	G34	G44
População SC450										
PRX2	13	7	1	0	0	0	0	2	0	0
PRX3	6	7	3	4	1	0	1	0	0	1
PRX4	2	1	0	3	2	0	6	0	0	9
PRX5	22	1	0	0	0	0	0	0	0	0
PGI2	6	12	0	0	5	0	0	0	0	0
PGM1	3	2	0	0	4	11	0	3	0	0
G6P1	19	4	0	0	0	0	0	0	0	0
População SC550										
PRX2	19	4	3	0	1	0	0	0	0	0
PRX3	11	9	0	1	0	0	3	0	2	1
PRX4	1	2	0	6	3	1	4	0	3	7
PRX5	27	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PGI2	6	18	0	0	3	0	0	0	0	0
PGM1	0	3	8	0	2	7	0	7	0	0
G6P1	23	3	0	0	1	0	0	0	0	0
População SC650										
PRX2	14	8	0	0	1	0	0	0	0	0
PRX3	6	6	2	6	1	1	0	0	0	1
PRX4	1	2	0	2	3	1	7	0	2	5
PRX5	21	0	1	0	0	0	0	0	0	0
PGI2	7	13	0	0	3	0	0	0	0	0
PGM1	3	2	3	0	0	7	1	7	0	0
G6P1	14	9	0	0	0	0	0	0	0	0
População SPS100										
PRX2	14	8	4	0	0	0	0	0	0	0
PRX3	4	16	3	2	0	0	1	0	0	0
PRX4	2	3	2	6	0	1	4	0	1	7
PRX5	26	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PGI2	9	10	0	0	5	0	0	0	0	0
PGM1	3	2	10	0	2	6	1	0	0	1
G6P1	13	9	0	0	0	0	0	0	0	0

Anexo VII.2.(continuação)

População SPS250										
PRX2	11	10	5	0	0	0	0	0	0	0
PRX3	7	8	3	6	1	0	0	0	0	1
PRX4	0	2	0	10	1	0	3	0	1	9
PRX5	20	6	0	0	0	0	0	0	0	0
PGI2	4	18	1	0	3	0	0	0	0	0
PGM1	1	9	6	1	0	3	0	4	0	0
G6P1	14	9	0	0	0	0	0	0	0	0
População SPS350										
PRX2	8	13	4	0	0	0	0	0	0	0
PRX3	8	8	1	1	0	0	4	0	0	3
PRX4	2	3	1	2	1	1	3	0	3	10
PRX5	22	2	1	0	0	0	0	0	0	0
PGI2	3	15	0	1	5	1	0	1	0	0
PGM1	1	9	10	1	2	2	1	0	0	0
G6P1	18	7	0	0	1	0	0	0	0	0
População SPL350										
PRX2	7	13	2	0	0	0	0	0	0	0
PRX3	8	1	3	8	0	0	0	0	2	0
PRX4	3	0	0	12	0	1	3	0	0	3
PRX5	21	1	0	0	1	0	0	0	0	0
PGI2	8	11	0	0	2	0	1	0	0	0
PGM1	3	2	6	3	2	4	1	1	0	0
G6P1	20	2	0	0	0	0	0	0	0	0
População SPL700										
PRX2	17	5	3	0	0	0	0	0	0	0
PRX3	10	2	2	5	2	0	1	1	0	2
PRX4	6	3	0	4	1	2	1	1	1	5
PRX5	19	6	0	0	0	0	0	0	0	0
PGI2	9	13	0	1	2	0	0	0	0	0
PGM1	4	9	0	3	3	2	2	1	0	1
G6P1	23	2	0	0	0	0	0	0	0	0

Anexo VIII. Aderência ao modelo multilocos em sete locos alozímicos para progênies de sete populações naturais de *Euterpe edulis*. Piracicaba-SP, ESALQ/USP, 1996

População	loco	GL	χ^2	P
SC450	PRX2	9	6,850	75-50
	PRX3	9	14,617	25-10
	PRX4	9	22,270	<1
	PRX5	9	1,985	>99
	PGI2	9	1,713	>99
	PGM1	9	11,379	50-25
	G6P1	1	3,033	10-5
		55	61,847	<5
SC550	PRX2	9	12,526	25-10
	PRX3	9	15,852	25-10
	PRX4	9	8,943	50-25
	PRX5	1	0,027	95-90
	PGI2	1	2,904	10-5
	PGM1	9	9,014	50-25
	G6P1	1	56,348	<1
		30	105,614	<1
SC650	PRX2	9	11,976	50-25
	PRX3	9	20,592	<5
	PRX4	9	29,310	<1
	PRX5	9	0,038	>99
	PGI2	9	4,551	90-75
	PGM1	9	59,691	<1
	G6P1	9	2,059	>95
		63	128,217	<1
SPS100	PRX2	9	10,230	50-25
	PRX3	9	11,288	50-25
	PRX4	9	16,001	10-5
	PRX5	1	0,027	95-90
	PGI2	9	2,387	>95
	PGM1	9	20,591	<5
	G6P1	9	38,808	<1
		55	89,332	<1
SPS250	PRX2	9	9,575	50-25
	PRX3	9	23,718	<1
	PRX4	9	25,765	<1
	PRX5	1	0,027	95-90
	PGI2	9	23,333	<1
	PGM1	9	33,382	<1
	G6P1	1	34,405	<1
		42	150,205	<1

Anexo VIII. (continuação)

SPS350	PRX2	9	55,600	<1
	PRX3	9	46,803	<1
	PRX4	9	60,810	<1
	PRX5	9	7,989	75-50
	PGI2	9	4,187	90-75
	PGM1	9	55,232	<1
	G6P1	9	22,566	<1
		63	253,187	<1
SPL700	PRX2	9	35,827	<1
	PRX3	9	105,583	<1
	PRX4	9	15,069	10-5
	PRX5	9	2,838	>95
	PGI2	9	2,208	>95
	PGM1	9	89,795	<1
	G6P1	9	4,961	90-75
		63	256,281	<1