

GUILHERME FERREIRA SIMIQUELI

**DEPRESSÃO ENDOGÂMICA EM *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd.
ex Mart. SOB ESTRUTURAÇÃO DE POPULAÇÕES**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

VIÇOSA
MINAS GERAIS – BRASIL
2016

Ficha catalográfica preparada pela Biblioteca Central da Universidade
Federal de Viçosa - Câmpus Viçosa

T

S588d
2016 Simiqueli, Guilherme Ferreira, 1988-
Depressão endogâmica em *Acrocomia aculeata* (Jacq.)
Lodd. ex Mart. sob estruturação de populações / Guilherme
Ferreira Simiqueli. – Viçosa, MG, 2016.
ix, 30f. : il. ; 29 cm.

Orientador: Marcos Deon Vilela de Resende.
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa.
Referências bibliográficas: f.27-30.

1. Macaúba - depressão endogâmica. 2. Macaúba -
Estrutura de populações. 3. *Acrocomia aculeata*. I. Universidade
Federal de Viçosa. Departamento de Biologia Geral. Programa
de Pós-graduação em Genética e Melhoramento. II. Título.

CDD 22. ed. 633.851

GUILHERME FERREIRA SIMIQUELI

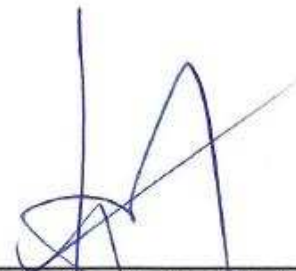
**DEPRESSÃO ENDOGÂMICA EM *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd.
ex Mart. SOB ESTRUTURAÇÃO DE POPULAÇÕES**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

APROVADA: 22 de julho de 2016



Thais Roseli Corrêa



Sérgio Yoshimitsu Motoike
(Coorientador)



Marcos Deon Vilela de Resende
(Orientador)

*Não importa a frase, o que importa
é amar.*

Dedico

*Aos meus pais José Henrique e Célia Regina
As minhas irmãs Ronara, Raquel e Priscila
A toda a minha família e amigos.*

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais, José Henrique e Célia Regina, pelo amor e sabedoria ensinados nos pequenos e singelos gestos do dia a dia. À eles meu eterno amor e gratidão por ser filho.

Às minhas irmãs, Ronara, Raquel e Priscila, pelo carinho, força, companheirismo, ensinamentos e alegrias compartilhadas.

À toda minha família, em especial Tia Maria e Tio Carlão, pelo convívio, atenção e carinho em Viçosa.

Ao meu orientador e amigo, Marcos Deon Vilela de Resende, pela oportunidade, calma, excelentes conselhos, humildade, competência e pela sutileza em ensinar.

Ao meu coorientador e amigo, Sérgio Yoshimitsu Motoike, pela confiança, conselhos, oportunidade e ensinamentos.

À Kacilda Naomi Kuki pela amizade, ensinamentos, incentivo e inspiração na ciência.

À Dr^a. Thais Roseli Corrêa pela amizade, sorriso cativante, visão crítica e aceitação na participação da banca de defesa.

Ao eterno amigo de graduação e de Pós-Graduação, Rafael Tassinari, pelos conselhos, conhecimento, amizade, dedicação e ajuda fundamental no desenvolvimento deste e de outros trabalhos.

Às minhas amigas de coração, Eliane C. Sampaio de Freitas e Lorena Castro Ribeiro, que muito me ajudaram no início do mestrado e pelo carinho, sorriso singelo, incentivo e por mostrarem que dias melhores sempre virão.

À Universidade Federal de Viçosa, em especial ao Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento, pela excelente administração, oportunidade de formação profissional e pelo conhecimento compartilhado.

Ao CNPq pelo apoio financeiro necessário para realização deste trabalho.

À Rede de Pesquisa de Macaúba (REMAPE) e a todos os seus integrantes pelo excelente trabalho e fornecimento dos dados, em especial ao Emiliano, Éder Lanes, Sara M. Coser e Annanda Mendes pelos esclarecimentos prestados e amizade.

À CAPES, FAPEMIG e PETROBRAS pelo apoio financeiro prestado aos pesquisadores do grupo REMAPE que direta e indiretamente contribuiu com este trabalho.

À todos professores e funcionários que participaram da minha formação.

Aos meus orientadores de graduação Geraldo Gonçalves dos Reis, Maria das Graças Ferreira Reis, Nairam Félix de Barros e coorientadores de graduação Delmar Santin e Eliziane L. Benedetti que participaram da minha formação científica e muito contribuíram.

À todos os amigos do Laboratório de Biometria pelo convívio e momentos de distração, em especial ao Andrei Caíque Pires Nunes pelos conselhos fundamentais para este trabalho, amizade e conhecimentos em genética compartilhados e ao Rodrigo Silva Alves pela amizade e ajuda em genética no dia a dia.

Aos eternos amigos da floresta de graduação e aos de Pós-Graduação, em especial, Luciana, Brígida, Kellen, Marcone, Natane, Rodrigo, Ricardo, Heloisa, Adriana, Nathália Granato, Gustavão, Nero, Getúlio, Caio, Álvaro, Reginaldo e todos do laboratório da Pós-Graduação em Ciência Florestal.

À Neuza Martins pela amizade, conversas e esclarecimentos sobre problemas de informática.

Aos funcionários e amigos Marco Túlio e Odilon pelos esclarecimentos burocráticos, atenção e dedicação.

Ao Chiquinho da floresta pela amizade, frases, poemas e apoio a todos os estudantes de Pós-Graduação e graduação.

Aos meus eternos amigos de Juiz de Fora, em especial Mariana, Estela, Lucas, Renata, Thales, Ricardo, Cristina e Herondina.

À todos meus amigos da Secretaria de Meio Ambiente (SEMAD), em especial Cleiton, Glauber, Josiane e Alessandro.

Aos meus amigos de Viçosa, em especial Douglas, Cláudio, Wellington Clarindo, Wellington, Sérgio, Lila, Giorgio, Rafael, Vanderson, Jomar, Lucas, Rejane, Antônio, Josefina, Renata, Cassia Carneiro e Leila.

Ao meu filho adotivo de estimação, Kynynyn, pelo carinho e excesso de miados.

Ao amigo Thiago por ter feito parte da minha vida e incentivado meus estudos no ramo da genética e melhoramento.

BIOGRAFIA

Guilherme Ferreira Simiqueli, filho de José Henrique Simiqueli e Célia Regina Ferreira Simiqueli, nasceu em Juiz de Fora, Minas Gerais, no dia 2 de agosto de 1988.

Em 2006, concluiu o ensino médio no Colégio Meta, em Juiz de Fora, Minas Gerais.

Em 2007 ingressou no curso de Engenharia Florestal da Universidade Federal de Viçosa (UFV), em Viçosa, Minas Gerais.

Durante a graduação participou da empresa júnior, UFV – Jr. Florestal, desenvolvendo atividades ligadas à recursos humanos e foi bolsista de iniciação científica uma vez pela FAPEMIG e duas pelo programa PIBIC/CNPq do departamento de Engenharia Florestal, onde desenvolveu atividades de pesquisa ligadas às práticas silviculturais de desrama e desbaste, análise de nodosidade da madeira e participação no desenvolvimento prático de pesquisas ligadas à ecologia florestal. No final da graduação fez estágio no laboratório de Solos Florestais, onde desenvolveu pesquisa sobre adubação nitrogenada em erva-mate.

Em 2012, iniciou trabalho na Secretaria de Meio Ambiente e Desenvolvimento Sustentável do estado de Minas Gerais como assistente ambiental, desenvolvendo atividades ligadas a perícia e fiscalização ambiental.

Em março de 2015, ingressou no Programa de Pós-Graduação, em nível de Mestrado, em Genética e Melhoramento da Universidade Federal de Viçosa.

SUMÁRIO

RESUMO	VIII
ABSTRACT	IX
1. INTRODUÇÃO	1
2. MATERIAL E MÉTODOS	3
2.1 BANCO DE GERMOPLASMA E COLETA DE DADOS	3
2.2 DEPRESSÃO ENDOGÂMICA	4
2.3 PARÂMETROS GENÉTICOS, POPULACIONAIS E CORRELAÇÕES GENÉTICAS	5
3. RESULTADOS	8
3.1 DEPRESSÃO ENDOGÂMICA E NÚMERO DE POPULAÇÕES	8
3.2 PARÂMETROS GENÉTICOS, POPULACIONAIS E CORRELAÇÕES GENÉTICAS	11
3.3 VALORES GENÉTICOS	13
3.4 VALORES DE ACURÁCIA	16
4. DISCUSSÃO	18
4.1 CARACTERES VEGETATIVOS	18
4.2 CARACTERES PRODUTIVOS	21
4.3 CORRELAÇÕES GENÉTICAS	23
4.4 ASPECTOS DE MELHORAMENTO	24
5. CONCLUSÕES	26
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	27

RESUMO

SIMIQUELI, Guilherme Ferreira, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, Julho de 2016. **Depressão endogâmica em *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart. sob estruturação de populações.** Orientador: Marcos Deon Vilela de Resende. Coorientador: Sérgio Yoshimitsu Motoike.

A macaúba é uma espécie promissora na obtenção de óleo para biodiesel. Entretanto, ocorre em pequenas populações acarretando em depressão endogâmica, que limita seu desenvolvimento, reduz o número de frutos e causa efeitos negativos nos demais caracteres. Portanto, o objetivo deste trabalho foi estimar a depressão endogâmica em caracteres vegetativos e produtivos, correlações, valores e parâmetros genéticos e populacionais (índice de fixação e N_{em}), bem como o efeito da estruturação em populações na acurácia da avaliação genética. Os dados foram coletados nos anos de 2013 a 2015 no Banco Ativo de Germoplasma de Macaúba (Araponga-MG) e são referentes à 293 indivíduos pertencentes à 44 famílias de meios irmãos, sendo que oito destas possuem pelo menos um indivíduo autofecundado. As famílias foram agrupadas em sete populações conforme a localização geográfica. A depressão foi evidente em caracteres produtivos e vegetativos, sendo maior nos primeiros e, principalmente, no número de frutos para algumas famílias. Para caracteres produtivos, poucas famílias apresentaram depressão exogâmica em relação aos vegetativos. O índice de fixação (F_{ST}) foi elevado para caracteres vegetativos e reduzido para os produtivos. O N_{em} foi inferior a um (<1) para os caracteres vegetativos, o que indica diferenciação por deriva. O modelo com os efeitos de população e genético mostrou-se adequado, obtendo altos valores de acurácia para caracteres com alto F_{ST} . As herdabilidades foram relativamente altas para alguns caracteres. A correlação genética foi alta entre os caracteres produtivos e com relação a um vegetativo (número de inflorescências). A depressão endogâmica pode ser considerada como uma das causas da redução do número de frutos, sendo menos acentuada em caracteres com alto F_{ST} e baixo N_{em} . A seleção de 52 indivíduos com um tamanho efetivo populacional acima de 30 é adequada para formação de um pomar de sementes, pois diminui deriva e possibilita um alto ganho genético para produção de óleo (180%), o qual é elevado devido à variância existente no Banco de Germoplasma de Macaúba.

ABSTRACT

SIMIQUÉLI, Guilherme Ferreira, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, July, 2016. **Inbreeding depression in *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart. in structured populations.** Advisor: Marcos Deon Vilela de Resende. Co-advisor: Sérgio Yoshimitsu Motoike.

The Macaw palm is an outstanding specie to produce biofuels from its oil. Although, it occurs in small populations, leading to inbreeding depression which limits its development, reduces the number of fruits and others traits. Hence, the aim at this work was to estimate inbreeding depression in vegetative and productive traits, mainly the number of fruits that is related to fruit abortion, correlations, genetic breeding values and population parameters (fixation index and N_{em}), as well as estimating the effect of structured populations in the accuracy of genetic evaluations. The data were collected from 2013 up to 2015 in Macaw palm Germoplasm Bank (Araponga-MG) and they refer to 293 individuals from 44 half-sib families. Eight out of these families have at least one inbred individual. All families were clustered in seven populations according to its geographic coordinates. The inbreeding depression was evident in productive and vegetative traits, the former were higher than the later. The reduction of number of fruits due to inbreeding was extremely higher in some families. For productive traits, few families showed outbreeding depression in relation to vegetative traits. The fixation index (F_{ST}) was higher for vegetative traits and lower for productive traits. N_{em} was lower than one (<1) for vegetative traits which indicates genetic drift for them. The model used for estimating the genetic and population effects was suitable and obtained high values of accuracy for the traits with high values of F_{ST} . The heritability were slightly higher for some traits. The genetic correlation was higher among productive traits and with relation to one vegetative trait (number of inflorescences). The inbreeding depression can be considered as one of the causes of the reduction of number of fruits and it is lower in traits that have high F_{ST} values and low N_{em} values. The selection of 52 individuals has the effective population size upper 30 that is suitable for establishing seed-orchards, because reduces genetic drift and can obtain high genetic gain for oil production (180%), which is high due to the variability in the Macaw palm Germoplasm Bank.

1. INTRODUÇÃO

Pertencente à família Arecaceae, a espécie *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart. (macaúba) é perene com altura de 15 a 20 metros, com 20 a 30 centímetros de diâmetro a altura do peito, frutos com 2.5 a 5 cm de diâmetro, crescimento monopodial, inflorescências andróginas com protoginia, sendo polinizadas pelo vento e por insetos (Scariot et al. 1991; Da Silva César et al. 2015). Esta espécie ocorre na América Latina (Crocomo e Melo 1996), sendo o sudeste do Brasil um dos possíveis centros de diversidade pela teoria de Vavilov (Lanes et al. 2014) e onde se encontra um dos maiores Bancos Ativos de Germoplasma de Macaúba (BAG – Macaúba).

Há grande potencial no fruto desta espécie para obtenção de diversos produtos como cosméticos, fármacos e principalmente biodiesel obtido do seu óleo (Da Silva César et al. 2015). A produção de óleo da macaúba é de 5 à 6.2 toneladas por hectare (Motoike e Kuki 2009; Pires et al. 2013) e equipara-se com a do óleo de palma, considerada a cultura com maior produtividade no mundo, variando de 2 à 8 toneladas de óleo por hectare (FAO 2013; MAPA 2011). Portanto, é uma espécie promissora para produção de biodiesel, utilizado como fonte de energia renovável, e para redução das emissões de gases do efeito estufa (Dincer 2000).

Entretanto, a macaúba possui baixo grau de domesticação e o investimento em um programa de melhoramento com base na produtividade de óleo e demais aspectos agrícolas seria crucial para produção em larga escala (Crocomo e Melo 1996; Cetec 1983). Porém, estudos de pré-melhoramento da cultura são necessários como repetibilidade dos caracteres, diversidade genética, sistema reprodutivo, caracterização morfológica e fisiológica (Manfio et al. 2012; Pires et al. 2013; Lanes et al. 2014; Lanes et al. 2016).

A depressão endogâmica é gerada a partir de acasalamentos entre aparentados e autofecundações em que caracteres são afetados pelo aumento de genes mutantes em homozigose recessiva e aumento da homozigose em alelos nos *loci* com melhor desempenho em heterozigose, causando redução de seu valor adaptativo (Charlesworth e Willis 2009). Assim, um dos trabalhos cruciais para entendimento do sistema reprodutivo e das consequências da depressão endogâmica para o crescimento e desenvolvimento da espécie foi

feito por Lanes (2014) em caracteres juvenis, em que foram identificados indivíduos autofecundados e estimada a depressão.

Neste contexto, a observação em campo da alta taxa de aborto de frutos, desde a floração até o período de colheita, pode estar vinculada a deficiência de polinizadores (observações de campo com relação a polinizações artificiais) (Brito 2013), ao ataque de insetos (Montoya et al. 2015; De Oliveira e Ávila 2011) ou a depressão endogâmica, a qual permanece desconhecida, principalmente, sobre os caracteres produtivos da macaúba. Portanto, há fortes indícios da influência da depressão endogâmica na redução do número de frutos (aborto de frutos) e nos demais caracteres.

O tamanho efetivo é o número de indivíduos não aparentados ou não endogâmicos em uma população panmítica ideal e está diretamente relacionado com a diversidade (Resende 2002; Resende et al. 1997). De modo que esta espécie possui tamanho efetivo reduzido ao longo das gerações devido a endogamia em pequenas populações, autofecundações e cruzamento entre aparentados estabelecidos nas proximidades (endogamia de vizinhança) (Resende et al. 1997; Lanes et al. 2016).

Então conhecer a estrutura de populações naturais é fundamental para elucidar como se procede a manutenção e geração da diversidade genética construída ao longo do histórico evolutivo da espécie, contribuindo para o melhoramento genético efetivo e um melhor entendimento da diversidade para o manejo do Banco Ativo de Germoplasma de Macaúba (Manfio et al. 2011).

Portanto, este trabalho objetivou estimar o efeito da depressão endogâmica, principalmente, com relação ao número de frutos produzidos, sendo o primeiro trabalho a relacionar aborto de frutos com depressão endogâmica em macaúba, estimar os componentes de média, variância e parâmetros populacionais como o índice de fixação. Visou também modelar o efeito da estruturação em populações na acurácia da avaliação genética e eficiência do melhoramento da macaúba.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Banco de germoplasma e coleta de dados

Os dados são provenientes da Fazenda Experimental de Araponga, no município de Araponga, Minas Gerais - Brasil, onde se localiza o Banco Ativo de Germoplasma de Macaúba (BAG - Macaúba), sendo considerado o primeiro repositório oficial registrado pelo Conselho de Gestão do Patrimônio Genético Brasileiro (#084/2013-SECEX/CGEN) e um dos maiores bancos de germoplasma de *A. aculeata* da América.

O BAG encontra-se a 1000 metros de altitude e o clima da região é Cwb de acordo com a classificação de Köppen, possuindo verão chuvoso e inverno seco. Há, atualmente, 300 famílias maternas (1500 acessos aproximadamente), a qual é constituída de frutos coletados de matrizes de diferentes locais do sudeste do Brasil em seu habitat natural e que foram cultivadas no BAG até a idade produtiva. As práticas agrícolas empregas no BAG podem ser encontradas em Pires et al. (2013).

Os dados foram coletados pelo grupo da Rede Macaúba de Pesquisa (REMAPE) vinculada à Universidade Federal de Viçosa (UFV) nos anos de 2013 a 2015 e são referentes a 293 indivíduos provindos de 44 famílias maternas. Parte dessas foram avaliadas em fase juvenil por Lanes (2014) com o uso de marcadores moleculares (microssatélites do tipo SSR-*Simple Sequence Repeats*), o qual constatou que a macaúba é alógama (98.6%) com baixa taxa de autofecundação (1.4%) e alta taxa de cruzamento entre indivíduos aparentados (38.3%), identificando plantas provindas de autofecundação pelo *software* Cervus 3.0.3 (Kalinowski et al. 2007).

As famílias foram implantadas em fevereiro de 2009, sendo que oito famílias possuem pelo menos um indivíduo endogâmico e são identificadas pelos números 11, 29, 31, 36, 37, 40, 47, 50. Vale ressaltar que o único indivíduo endogâmico da família 27 morreu, o que evidencia os efeitos da depressão endogâmica.

As características analisadas foram número de inflorescências (T1), diâmetro a altura do peito em centímetros (T2), altura de emissão da primeira espata em metros (T3), número de frutos (T4), teor de óleo da polpa (T5), massa

seca em gramas da casca (T6), polpa (T7), endocarpo (T8) e amêndoa (T9), massa úmida dos frutos (T10) e produção total de óleo da polpa em quilos (T11).

As características T1 à T3 foram consideradas vegetativas e as características T4 à T11 produtivas.

Para obtenção da produção de óleo da polpa para cada planta foram multiplicadas as variáveis número de frutos, massa seca e teor de óleo da polpa. Após a colheita, os frutos foram armazenados por 30 dias. O teor de óleo foi estimado com espectrofotômetro Varian® FT-IR 660 (espectrometria de infravermelho próximo – NIR) em três frutos por planta e a massa seca da polpa, casca, endocarpo e amêndoa foi estimada com a média de cinco frutos por planta. Essas partes do fruto foram separadas e secas em estufa a 105°C durante 24 horas e depois pesadas em balança de precisão.

2.2 Depressão endogâmica

A depressão endogâmica sobre os caracteres foi obtida a nível de família nas progênes em que alguns indivíduos são provenientes de autofecundação, de acordo com as análises feitas por Lanes (2014).

A depressão endogâmica (D) foi calculada pela expressão derivada por Resende (2002):

$$D = \frac{M - S^*}{\frac{1}{2 - S} - \frac{S}{2 - S}}$$

Em que S é o coeficiente de autofecundação da população, M é a média fenotípica de progênes maternas ($F = S/(2 - S)$) e S* é a média fenotípica de indivíduos autofecundados ($F = 1/(2 - S)$) em populações com sistema misto de reprodução, sendo F o coeficiente de endogamia. Para a estimação da depressão endogâmica foi utilizado um S de 0.22, 0.13, 0.44, 0.3, 0.10, 0.11, 0.5 e 0.3, para as famílias 11, 29, 31, 36, 37, 40, 47, 50, respectivamente, conforme relatado por Lanes (2014).

A relação linear existente entre presença e ausência de indivíduos endogâmicos e os caracteres foi feita pela Análise de covariância (ANCOVA) pelo método REML/BLUP utilizando o modelo estatístico dado por (Resende, 2007):

$$y = Xu + \beta Cov + Za + e$$

Em que y é o vetor de dados, u é o escalar referente à média geral (fixa), a é o vetor dos efeitos genéticos aditivos (aleatórios), e é o vetor de resíduos (aleatórios), X e Z representam as matrizes de incidência dos referidos efeitos. O coeficiente β refere-se à regressão associada à covariável Cov, a qual foi representada pela presença/ausência de indivíduos endogâmicos. O ajuste do modelo foi feito no *software* SELEGEN – REML/BLUP (Resende 2002).

2.3 Parâmetros genéticos, populacionais e correlações genéticas

As progênes de meios irmãos foram subdivididas em populações como forma de captar a variação existente entre populações, devido as famílias serem provindas de matrizes de diferentes regiões. Esta divisão foi feita com base nas coordenadas geográficas (latitude e longitude) de suas matrizes com a utilização do algoritmo Hartigan e Wong (1979) multivariado e escolha de sete centros de agrupamento. Foi utilizado o pacote *kmeans.ddR* (Gupta e Fard 2015) do *software* R (R Core Team 2015).

Após a subdivisão em populações, a estimação dos componentes de variância e dos valores genéticos foi feita pelo método REML/BLUP com modelo estatístico dado por:

$$y = Xu + Za + Ts + e$$

Em que y é o vetor de dados, u é o escalar referente à média geral (fixa), a é o vetor dos efeitos genéticos aditivos individuais (aleatórios), s é vetor dos efeitos de população (aleatórios) e e é o vetor de resíduos (aleatórios), X , Z e T representam as matrizes de incidência dos referidos efeitos. O ajuste do modelo foi feito no *software* SELEGEN – REML/BLUP (Resende 2002).

Distribuição das estruturas de média e variância:

$$E \begin{bmatrix} y \\ a \\ s \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} Xu \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix} \quad Var \begin{bmatrix} a \\ s \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} I\sigma_a^2 & 0 & 0 \\ 0 & I\sigma_s^2 & 0 \\ 0 & 0 & I\sigma_e^2 \end{bmatrix}$$

Equações de modelo misto:

$$\begin{bmatrix} X'X & X'Z & X'T \\ Z'X & Z'Z + A^{-1}\lambda_1 & Z'T \\ T'X & T'Z & T'T + I\lambda_2 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{r} \\ \hat{a} \\ \hat{s} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'y \\ Z'y \\ T'y \end{bmatrix}$$

$$\lambda_1 = \frac{\sigma_e^2}{\sigma_a^2} = \frac{1 - h_a^2 - c_s^2}{h_a^2}; \quad \lambda_2 = \frac{\sigma_e^2}{\sigma_s^2} = \frac{1 - c_s^2 - h_a^2}{c_s^2}$$

$$h_a^2 = \frac{\sigma_a^2}{\sigma_a^2 + \sigma_s^2 + \sigma_e^2}; c_s^2 = \frac{\sigma_s^2}{\sigma_a^2 + \sigma_s^2 + \sigma_e^2}$$

Em que:

A = matriz de parentesco;

I = matriz identidade;

σ_a^2 = variância genética aditiva;

σ_s^2 = variância genética entre populações;

σ_e^2 = variância residual;

h_a^2 = herdabilidade individual no sentido restrito;

c_s^2 = coeficiente de determinação dos efeitos de população

Estimadores dos componentes de variância por REML via algoritmo EM:

$$\sigma_e^2 = [y'y - u X'y - \hat{a}' Z'y - \hat{s}' T'y] / [N - r(x)]$$

$$\sigma_a^2 = [\hat{a}'\hat{a} + \sigma_e^2 \text{tr}(C^{22})] / q$$

$$\sigma_s^2 = [\hat{s}'\hat{s} + \sigma_e^2 \text{tr}(C^{33})] / s$$

C^{22} e C^{33} advém de:

$$C^{-1} = \begin{bmatrix} C_{11} & C_{12} & C_{13} \\ C_{21} & C_{22} & C_{23} \\ C_{31} & C_{32} & C_{33} \end{bmatrix}^{-1} = \begin{bmatrix} C^{11} & C^{12} & C^{13} \\ C^{21} & C^{22} & C^{23} \\ C^{31} & C^{32} & C^{33} \end{bmatrix}$$

Em que:

C = matriz dos coeficientes do modelo misto; tr = operador traço; r(x) = posto da matriz X; N, q, s = número total de dados, de progênes e de populações, respectivamente.

A significância dos efeitos do modelo foi estimada pela Análise de *deviance* (ANADEV) (Resende 2007). As análises foram feitas com e sem os efeitos de progênie (a) e população (s) para obtenção das *deviance*. Posteriormente, procedeu-se o teste da razão da máxima verossimilhança (*Likelihood Ratio Test*) e os valores foram comparados com o valor tabelado de qui-quadrado (3.84 e 6.63) com um grau de liberdade a 1% e 5% de probabilidade de erro tipo I, respectivamente.

Os valores de acurácia foram estimados para todas as características considerando o modelo com estruturação de populações (apresentado neste trabalho) e modelo sem estruturações de população (não apresentado), que possui somente o efeito de família (aleatório), repetição (fixos) e de resíduos

(aleatório). Ambos ajustados pelo método REML/BLUP no *software* SELEGEN – REML/BLUP (Resende 2002). As acurácias de ambos foram comparadas.

Foram obtidas as correlações genéticas entre todos os caracteres pelo *software* SELEGEN – REML/BLUP (Resende 2002). Os valores obtidos foram testados contra zero pelo teste t de *student* (t_{cal}) a 1% de probabilidade de erro tipo I dado por:

$$t_{cal} = r \sqrt{\frac{n - 2}{1 + r^2}}$$

Em que, n é o número de observações e r a correlação genética linear entre os caracteres.

O Índice de Fixação de Wright (1965) (F_{st}) foi estimado com base na variância entre (σ_s^2) e dentro de populações (σ_a^2) dado por:

$$F_{st} = \frac{\sigma_s^2}{\sigma_s^2 + 2\sigma_a^2}$$

Considerando equilíbrio nas populações, o N_{em} foi calculado em que N_e é o tamanho efetivo para todas populações e m é a taxa de migração em cada população em cada geração. Caso o N_{em} for menor do que um (<1), indica que a deriva genética conduz a significativa diferenciação (Resende, 2002; Wright 1931). O N_{em} é dado por:

$$N_{em} = \frac{1 - F_{st}}{4 F_{st}}$$

3. RESULTADOS

3.1 Depressão endogâmica e número de populações

A utilização do algoritmo Hartigan e Wong (1979) permitiu a identificação de sete populações, seis no estado de Minas Gerais e uma no estado de São Paulo. O tamanho populacional para todas populações de macaúba foram pequenos, variando de 4 à 10 indivíduos genitores em cada população. Dentro das populações há matrizes a poucos metros de distância, enquanto outras a distância é acima de 10 km.

A tabela 1 apresenta os valores referentes a depressão endogâmica em porcentagem (D%) com relação à média dos caracteres calculados com base na taxa de autofecundação (S) de cada família que possuía pelo menos um indivíduo endogâmico.

Tabela 1 – Valores de depressão endogâmica em porcentagem (D%) com base na média dos caracteres para número de inflorescências (T1), diâmetro a altura do peito (T2), altura de emissão da primeira espata (T3), número de frutos (T4), teor de óleo (T5), massa seca da casca (T6), polpa (T7), endocarpo (T8) e amêndoa (T9), massa dos frutos (T10) e produção total de óleo (T11).

Famílias	S ¹	Caracteres										
		T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7	T8	T9	T10	T11
11	0.22	141.4	48.2	75.1	93.0	30.1	-29.2	-110.0	-29.5	-50.0	51.4	-22.6
29	0.13	-10.2	-12.2	-73.5	-25.3	-244.0	-163.7	-82.0	-149.0	-42.8	35.2	69.0
31	0.44	158.0	-18.7	-97.0	111.6	76.4	54.7	41.5	96.1	73.5	89.0	87.1
36	0.30	-17.4	4.6	-11.5	338.0	91.9	69.7	103.8	37.8	50.6	319.4	394.0
37	0.10	-187.9	25.1	55.8	112.5	49.2	81.6	84.7	83.0	109.8	166.3	193.5
40	0.11	44.3	-9.9	116.9	39.7	103.1	162.0	100.2	123.9	103.5	70.1	36.8
47	0.50	33.4	0.0	242.1	554.9	215.1	140.6	82.9	271.6	290.8	616.3	567.0
50	0.30	-96.5	-4.9	32.7	-216.9	-61.7	-94.3	-84.4	-29.4	-39.4	-53.8	-188.4
Média ²	0.26	8.15	4.02	42.58	125.94	32.52	27.67	17.08	50.57	62.01	161.73	142.04

1: Coeficiente de autofecundação estimado por Lanes (2014); 2: Média dos coeficientes de autofecundação e das depressões endogâmicas dos caracteres.

Os caracteres que apresentaram maior depressão endogâmica foram T4, T10 e T11 (número de frutos, massa dos frutos e produção de óleo, respetivamente) com valores de depressão média acima de 100%. Esses caracteres são de produção, apresentam forte depressão o que indica

dominância alélica em seus controles genéticos. Esta é uma informação relevante para o melhorista pois indica que há heterose a ser capitalizada pelo melhoramento. Os caracteres com menores depressões foram T1 e T2 com valores inferiores a 10% e, portanto, com dominância alélica praticamente nula.

Houve maior presença de depressão exogâmica (valores negativos) nos caracteres vegetativos (T1 à T3) do que nos produtivos (T4 à T11). Nas famílias 11, 29 e 50 houve depressão exogâmica para os caracteres produtivos, sendo que esta última apresentou em todos. A depressão exogâmica ocorre quando a média dos indivíduos autofecundados é superior à média dos indivíduos cruzados ao acaso. E isto é devido à ausência de dominância alélica. Nesse caso, indivíduos obtidos sob autofecundação podem apresentar valores superiores aos próprios genitores e também aos indivíduos obtidos sob cruzamentos.

Houve depressão endogâmica em todos os caracteres produtivos das famílias 31, 36, 37, 40 e 47. A família 47 foi umas das que mais tiveram depressão endogâmica, somente um caractere (T2) não apresentou depressão. Vale ressaltar que o único indivíduo endogâmico da família 27 morreu antes de chegar a idade produtiva. Com relação ao número de frutos (T4), as famílias 47 (554.9%) e 36 (338%) tiveram maior depressão endogâmica com relação as demais, o que indica alta influência no aborto de frutos quando estas famílias sofrem autofecundações.

Assim, os resultados denotam que os caracteres produtivos provavelmente apresentam dominância e, portanto, podem ser melhorados via estratégias que capitalizam a heterose (Resende e Barbosa 2005; Manfio et al. 2011).

De modo geral a depressão endogâmica e exogâmica ajudam a elucidar parte dos mecanismos genéticos dos caracteres, que foram determinados ao longo do histórico evolutivo da espécie. Isto permite saber quais efeitos (aditivo ou não aditivo) são predominantes nos caracteres, bem como as estratégias reprodutivas adotadas pelas diferentes populações para garantia da sobrevivência, como autofecundações, cruzamento entre aparentados e ao acaso. Portanto, este conhecimento é de fundamental importância para estabelecimento de estratégias de conservação e melhoramento.

A tabela 2 apresenta o resultado da Análise de covariância (ANCOVA) e as respectivas médias dos 11 caracteres analisados.

Tabela 2 – Coeficientes de regressão (β) entre a covariável (indivíduos autofecundados) e a variável dependente obtidos pela Análise de covariância (ANCOVA), a respectiva média (μ) e a porcentagem do coeficiente em relação à média (β/μ) para os caracteres número de inflorescências (T1), diâmetro a altura do peito (T2), altura de emissão da primeira espata (T3), número de frutos (T4), teor de óleo (T5), massa seca da casca (T6), polpa (T7), endocarpo (T8) e amêndoa (T9), massa dos frutos (T10) e produção total de óleo (T11).

Caracteres	β	μ	β/μ^*
T1	-0.33	5.99	-5.56
T2	-1.19	40.23	-2.96
T3	-0.25	2.11	-11.70
T4	-41.22	153.89	-26.79
T5	-3.78	28.57	-13.22
T6	-0.50	2.60	-19.29
T7	-0.18	3.32	-5.41
T8	-0.88	3.75	-23.44
T9	-0.14	0.78	-18.38
T10	-2.43	5.27	-46.14
T11	-0.18	0.55	-32.42

*: Valores em porcentagem.

Todos os coeficientes de regressão linear foram negativos, indicando depressão endogâmica em todas as características. Os caracteres T4 (número de frutos), T10 (massa de frutos) e T11 (produção de óleo) tiveram valores acentuados dos coeficientes com relação à média da característica (β/μ acima de 25%) (Tabela 2), resultado idêntico ao obtido pelos valores médios de depressão (D%) (Tabela 1), evidenciando que estes sofreram forte depressão endogâmica.

A depressão endogâmica para os caracteres T1 à T3 foi baixa e variada devido aos baixos valores dos coeficientes de regressão (β) (Tabela 2) e os valores de depressão (D%) (Tabela 1). O que indica efeito aditivo em seu controle genético, sendo uma informação relevante para o melhorista, pois se há ganho genético com autofecundações pode-se determinar estratégias de melhoramento mais adequadas para estes caracteres.

3.2 Parâmetros genéticos, populacionais e correlações genéticas

Pela tabela 3 é possível verificar baixo coeficiente de determinação da população (c^2_p) para os caracteres produtivos (T4 à T11), indicando que a variação existente nestes caracteres é pouco explicada pelas populações separadas de acordo com suas coordenadas geográficas. Entretanto, para caracteres vegetativos (T1 à T3) o c^2_p foi elevado, indicando grande influência da subdivisão das populações nestes.

O índice de fixação (F_{ST}) para os caracteres vegetativos (T1 à T3) foi considerado elevado (acima de 25%) (Wright 1978). Os demais caracteres apresentaram F_{ST} de pequeno (0 a 0.05) a moderado (0.05 a 0.15) (Tabela 3). Grande parte da variação existente entre estas populações ocorre, principalmente, nos caracteres vegetativos e uma pequena parte no teor de óleo da polpa (T5).

Tabela 3 – Valores de herdabilidade no sentido restrito (h_a^2) e coeficiente de determinação dos efeitos da população (c^2_p), índice de fixação (F_{ST}) de Wright (1965) e tamanho efetivo vezes taxa de migração (N_{em}) para os caracteres número de inflorescências (T1), diâmetro a altura do peito (T2), altura de emissão da primeira espata (T3), número de frutos (T4), teor de óleo (T5), massa seca da casca (T6), polpa (T7), endocarpo (T8) e amêndoa (T9), massa dos frutos (T10) e produção total de óleo (T11).

Caracteres	h_a^2	c^2_p	F_{ST}	N_{em}
T1	0.6778	0.1474	0.2852	0.6
T2	0.3670	0.2465	0.5551	0.2
T3	0.5965	0.3355	0.5444	0.2
T4	0.6614	0.0054	0.0298	8.1
T5	0.4633	0.0277	0.1131	2.0
T6	0.3381	0.0094	0.0581	4.1
T7	0.4842	0.0044	0.0180	14.0
T8	0.3605	0.0134	0.0783	2.9
T9	0.4047	0.0150	0.0813	2.8
T10	0.5380	0.0094	0.0378	6.4
T11	0.5624	0.0011	0.0058	42.0

As herdabilidades no sentido restrito (h_a^2) foram altas (acima ou aproximadamente 0.6) para três caracteres (T1, T3 e T4), moderadas (entre 0.4

e 0.6) para cinco (T5, T7, T9, T10 e T11) e baixas (abaixo de 0.4) para três (T2, T6 e T8).

O N_{em} foi acima de um para os caracteres produtivos e abaixo de um para os vegetativos (T1 à T3).

O efeito de progênie (*a*) foi significativo a 5% pelo teste qui-quadrado para todas as características avaliadas pelo teste da razão de verossimilhança (Tabela 4). Entretanto, o efeito de população (*s*) foi não significativo para os caracteres produtivos (T4 à T11) e foi a 5% de probabilidade pelo teste qui-quadrado para os vegetativos (T1 à T3).

Tabela 4 – Análise de *deviance* (ANADEV) dos efeitos de progênie (*a*) e população (*s*) para os caracteres número de inflorescências (T1), diâmetro a altura do peito (T2), altura de emissão da primeira espata (T3), número de frutos (T4), teor de óleo (T5), massa seca da casca (T6), polpa (T7), endocarpo (T8) e amêndoa (T9), massa dos frutos (T10) e produção total de óleo (T11).

Efeitos	LRT ¹										
	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7	T8	T9	T10	T11
Progênie	20.01**	6.13*	11.86**	15.33**	8.63**	5.35*	8.90**	5.42*	7.11**	11.71**	14.23**
População	4.04*	13.96**	17.43**	0.01 ^{ns}	0.58 ^{ns}	0.19 ^{ns}	0.02 ^{ns}	0.25 ^{ns}	0.26 ^{ns}	0.07 ^{ns}	0.00 ^{ns}
Média	6.03	39.10	2.23	154.60	28.26	2.58	3.30	3.71	0.77	5.29	0.55

1: Teste da razão de verossimilhança (*Likelihood Ratio Test*). Significativo a 5% (*), 1% (**) de probabilidade pelo teste do qui-quadrado e não significativo (ns).

Os caracteres produtivos (T4 à T11) apresentaram elevadas correlações genéticas variando de 0.7 à 0.97. O caractere T1 apresentou alta correlação com os produtivos variando de 0.57 à 0.83 (Tabela 5). A característica T1 apesar de ser considerada de cunho vegetativo (número de inflorescências) é altamente correlacionada com as características produtivas uma vez que o número de inflorescência pode refletir em um potencial produtivo.

As características vegetativas T2 e T3 não se correlacionaram com as produtivas, exceto a correlação entre T3 e T5 (-0.18), porém esta foi de baixa magnitude. Entre as características T2 e T3, a correlação genética foi negativa e moderada (-0.44), podendo inferir que espécimes com maior altura de emissão da espata (T3) não investem muito seu crescimento em diâmetro (T2).

Apesar da correlação entre os caracteres T1 e T2 ser significativa, esta foi de baixa magnitude (0.16) (Tabela 5).

Tabela 5 – Correlações genéticas para os caracteres número de inflorescências (T1), diâmetro a altura do peito (T2), altura de emissão da primeira espata (T3), número de frutos (T4), teor de óleo (T5), massa seca da casca (T6), polpa (T7), endocarpo (T8) e amêndoa (T9), massa dos frutos (T10) e produção total de óleo (T11).

		Correlações genéticas								
	T2	T3	T4	T5	T6	T7	T8	T9	T10	T11
T1	0.16**	-0.08 ^{ns}	0.62**	0.83**	0.79**	0.79**	0.81**	0.77**	0.61**	0.57**
T2		-0.44**	0.00 ^{ns}	0.14 ^{ns}	0.09 ^{ns}	0.06 ^{ns}	0.1 ^{ns}	0.13 ^{ns}	0.01 ^{ns}	-0.03 ^{ns}
T3			-0.09 ^{ns}	-0.18**	-0.09 ^{ns}	-0.06 ^{ns}	-0.14 ^{ns}	-0.14 ^{ns}	-0.03 ^{ns}	-0.02 ^{ns}
T4				0.79**	0.74**	0.77**	0.73**	0.76**	0.95**	0.92**
T5					0.92**	0.88**	0.94**	0.91**	0.73**	0.7**
T6						0.92**	0.95**	0.93**	0.77**	0.75**
T7							0.94**	0.92**	0.81**	0.82**
T8								0.97**	0.75**	0.73**
T9									0.79**	0.78**
T10										0.97**

Valores significativos a 1% (**) de probabilidade e não significativo (ns) pelo teste t de *student*.

3.3 Valores genéticos

Devido à grande quantidade de variáveis os valores genéticos de família (Tabela 6) e a nível individual (Tabela 7) apresentados são referentes somente ao caractere produção de óleo (T11), considerado de alta importância para o melhoramento.

As seis primeiras famílias (8, 43, 26, 47, 50 e 36) possuem ganho genético acumulado elevado (acima de 1 kg), sendo potenciais para produção de óleo (Tabela 6).

As famílias 47 e 36 apresentaram depressão endogâmica e a família 50 apresentou depressão exogâmica para este caractere. Portanto, considerando o mérito genético (Tabela 6) e os efeitos de depressão, as famílias 47 e 36 podem ser utilizadas para capitalização da heterose, enquanto que a família 50 para melhoria de características vegetativas e formação de populações de melhoramento em um programa de seleção recorrente interpopulacional.

Além disso, o ganho com efeitos de heterose com cruzamento de indivíduos de outras famílias contribui para o ganho genético e de diversidade (Tabela 7).

Tabela 6 – Ordenamento de famílias com suas respectivas populações por seus valores genéticos aditivos (a) e ganhos preditos para produção de óleo (T11).

Ordem	Família	População	a	Ganho ¹	Nova média ²
1	8	2	1.88	1.88	2.43
2	43	2	1.11	1.49	2.05
3	26	7	0.94	1.31	1.86
4	47	4	0.91	1.21	1.76
5	50	3	0.83	1.13	1.68
6	36	6	0.71	1.06	1.62
7	38	6	0.51	0.98	1.54
8	35	4	0.36	0.91	1.46
9	27	3	0.23	0.83	1.38
10	15	2	0.18	0.77	1.32
11	23	5	0.12	0.71	1.26
12	14	2	0.11	0.66	1.21
13	4	6	0.02	0.61	1.16
14	13	6	0.00	0.57	1.12
15	42	4	0.00	0.53	1.08
16	49	5	-0.02	0.49	1.05
17	6	2	-0.03	0.46	1.01
18	33	7	-0.05	0.43	0.99
19	41	5	-0.07	0.41	0.96
20	48	6	-0.07	0.38	0.94
21	1	2	-0.07	0.36	0.91
22	30	6	-0.07	0.34	0.89
23	29	6	-0.08	0.32	0.88
24	32	3	-0.12	0.31	0.86
25	37	7	-0.12	0.29	0.84
26	7	6	-0.13	0.27	0.82
27	44	1	-0.14	0.26	0.81
28	3	2	-0.16	0.24	0.79
29	2	6	-0.20	0.23	0.78
30	39	4	-0.23	0.21	0.76
31	52	1	-0.25	0.20	0.75
32	53	2	-0.25	0.18	0.74
33	22	3	-0.27	0.17	0.72
34	11	1	-0.30	0.16	0.71
35	16	3	-0.42	0.14	0.69
36	5	2	-0.45	0.12	0.67
37	31	3	-0.48	0.11	0.66
38	20	7	-0.51	0.09	0.64
39	21	6	-0.53	0.07	0.63
40	9	1	-0.54	0.06	0.61
41	40	7	-0.56	0.04	0.60
42	17	2	-0.58	0.03	0.58
43	25	1	-0.59	0.01	0.57
44	45	5	-0.61	0.00	0.55

1: Acumulado; 2: Nova média referente a soma do ganho mais a média (0.55).

Tabela 7 – Ordenamento de indivíduos (Planta) com suas respectivas populações e famílias por seus valores genéticos aditivos (*a*) e ganhos preditos para produção de óleo (T11).

Ordem	Família	População	Planta	f ¹	a	u+a ²	Ganho ³	Nova Média ⁴	N _e ⁵
1	8	2	7	8.43	4.27	4.82	4.27	4.82	1.00
2	8	2	5	4.33	2.29	2.85	3.28	3.83	1.60
3	8	2	4	3.34	1.93	2.49	2.83	3.38	2.00
4	37	7	3	4.53	1.85	2.40	2.59	3.14	2.67
5	43	2	1	3.68	1.82	2.38	2.43	2.99	3.66
6	26	7	7	3.66	1.68	2.23	2.31	2.86	4.65
7	49	5	3	3.93	1.58	2.13	2.20	2.76	5.63
8	36	6	2	3.43	1.54	2.09	2.12	2.67	6.62
9	38	6	3	3.46	1.49	2.04	2.05	2.60	7.61
10	47	4	2	3.02	1.39	1.94	1.98	2.54	8.60
11	43	2	2	2.75	1.30	1.86	1.92	2.47	9.21
12	26	7	5	2.73	1.27	1.82	1.87	2.42	9.83
13	36	6	9	2.66	1.26	1.81	1.82	2.37	10.47
14	50	3	5	2.76	1.25	1.80	1.78	2.33	11.44
15	26	7	10	2.50	1.20	1.75	1.74	2.29	11.73
16	47	4	6	2.26	1.16	1.72	1.71	2.26	12.38
17	26	7	6	2.12	1.10	1.65	1.67	2.22	12.42
18	50	3	3	2.30	1.00	1.55	1.63	2.18	13.09
19	27	3	1	2.35	0.95	1.50	1.60	2.15	14.02
20	15	2	4	2.18	0.93	1.48	1.56	2.11	14.96
21	43	2	6	1.66	0.92	1.47	1.53	2.08	15.33
22	29	6	1	2.39	0.88	1.44	1.50	2.05	16.26
23	8	2	1	1.37	0.88	1.43	1.48	2.03	16.36
24	50	3	7	2.01	0.84	1.39	1.45	2.00	16.76
25	36	6	1	1.88	0.84	1.39	1.43	1.98	17.18
26	6	2	5	2.28	0.80	1.35	1.40	1.95	18.09
27	26	7	9	1.55	0.77	1.32	1.38	1.93	18.01
28	47	4	1	1.62	0.76	1.31	1.36	1.91	18.45
29	8	2	2	1.22	0.75	1.30	1.33	1.89	18.45
30	27	3	8	1.85	0.73	1.29	1.31	1.87	19.13
31	43	2	4	1.23	0.70	1.25	1.29	1.85	19.37
32	41	5	8	1.85	0.66	1.21	1.28	1.83	20.24
33	50	3	8	1.30	0.62	1.17	1.26	1.81	20.49
34	41	5	9	1.74	0.61	1.16	1.24	1.79	21.17
35	16	3	6	1.82	0.61	1.16	1.22	1.77	22.03
36	36	6	8	1.33	0.61	1.16	1.20	1.75	22.29
37	32	3	2	1.92	0.58	1.14	1.18	1.74	23.15
38	1	2	2	1.89	0.58	1.13	1.17	1.72	24.02
39	50	3	2	1.42	0.58	1.13	1.15	1.71	24.07
40	35	4	2	1.59	0.54	1.10	1.14	1.69	24.94
41	53	2	7	1.95	0.54	1.09	1.12	1.68	25.80
42	38	6	6	1.13	0.51	1.06	1.11	1.66	26.48
43	50	3	4	0.98	0.50	1.06	1.09	1.65	26.33
44	47	4	3	1.24	0.50	1.05	1.08	1.63	26.61
45	8	2	8	0.49	0.49	1.04	1.07	1.62	26.53
46	22	3	8	1.59	0.48	1.03	1.06	1.61	27.37
47	15	2	2	1.53	0.47	1.02	1.04	1.59	28.03
48	6	2	1	1.50	0.46	1.01	1.03	1.58	28.70
49	27	3	3	1.50	0.45	1.00	1.02	1.57	29.18
50	38	6	5	1.23	0.42	0.97	1.01	1.56	29.66
51	13	6	5	1.46	0.40	0.95	0.99	1.55	30.51
52	2	6	5	1.55	0.40	0.95	0.98	1.54	31.35

1: Valores fenotípicos; 2: Média (0.55) somada aos valores aditivos (*a*); 3: Acumulado; 4: Nova média referente a soma do ganho mais a média (0.55); 5: Tamanho efetivo populacional.

A seleção de 52 indivíduos do Banco Ativo de Germoplasma permite um ganho de 0.98 kg de óleo (Tabela 7) e a nova média da população a ser

melhorada em 1.54 kg de óleo, totalizando um ganho de 180%. Este ganho é elevado devido algumas plantas não terem produzido por estarem em estágio inicial de produção (média da população inicial é muito baixa). Foram selecionados 52 indivíduos, pois é indicado para seleção um tamanho efetivo (N_e) superior a 30 para evitar efeitos de deriva na população formadora de pomar de sementes (Resende 2002). O tamanho efetivo populacional (N_e) dos 293 indivíduos (população inicial), considerados como famílias de meios irmãos, é de 105.61.

Percebe-se o alto mérito genético da família 8 com seleção de seis indivíduos dos nove existentes nos dados, sendo que três estão nas primeiras colocações da seleção (Tabela 7). Fato que contribui significativamente para o ganho genético, apesar de reduzir o tamanho efetivo populacional.

3.4 Valores de acurácia

Os valores de acurácia foram estimados para todas as onze características (Tabela 8).

Tabela 8 – Valores de acurácia estimadas sob estruturação de populações (\hat{r}_{gg} A) e sem estruturação de populações (\hat{r}_{gg} B) para os caracteres número de inflorescências (T1), diâmetro a altura do peito (T2), altura de emissão da primeira espata (T3), número de frutos (T4), teor de óleo (T5), massa seca da casca (T6), polpa (T7), endocarpo (T8) e amêndoa (T9), massa dos frutos (T10) e produção total de óleo (T11).

Caracteres	\hat{r}_{gg} A	\hat{r}_{gg} B
T1	0.73	0.70
T2	0.80	0.66
T3	0.81	0.69
T4	0.68	0.70
T5	0.63	0.64
T6	0.57	0.58
T7	0.64	0.65
T8	0.58	0.59
T9	0.60	0.61
T10	0.64	0.66
T11	0.67	0.67

As acurácias estimadas sob o modelo com estruturação de populações (\hat{r}_{gg} A) foi maior do que as com o modelo sem estruturação (\hat{r}_{gg} B) para os caracteres vegetativos, principalmente para os caracteres T2 (diâmetro a altura do peito) e T3 (altura da primeira espata). Isto implica que a estruturação de populações é essencial para obtenção de melhores acurácias dos caracteres que apresentam elevado F_{ST} (Tabela 3). Os caracteres produtivos apresentaram baixa diferença de no máximo 0.02 na acurácia entre os dois modelos.

Caso queira melhorar caracteres que possuam elevado F_{ST} , a estruturação de populações é importante para o melhorista na obtenção de acurácias iguais ou superiores a 0.70, que são preferíveis em fases iniciais e intermediárias de um programa de melhoramento, pois refletem credibilidade para seleção (Resende 2007).

4. DISCUSSÃO

4.1 Caracteres vegetativos

Em populações naturais a endogamia é uma consequência do tamanho efetivo populacional reduzido ao longo das gerações, autofecundações e cruzamento entre aparentados estabelecidos nas proximidades (endogamia de vizinhança) (Resende et al. 1997; Resende 2002), o que é aplicável em populações naturais de macaúba por serem pequenas e possuir frutos pesados o que dificulta a dispersão, gerando alta taxa de cruzamento entre aparentados (38.3%), baixo número efetivo de árvores doadoras de pólen (1.77) e como consequência presença de indivíduos autofecundados e depressão endogâmica (Lanes 2014; Lanes et al. 2016).

Para os caracteres T1, T2 e T3 nota-se elevado (>0.25) valor de índice de fixação (F_{ST}) (Tabela 3) (Wright 1978), os quais podem ser explicados pela baixa variabilidade alélica na metapopulação (conjunto de populações) associada com a fragmentação de habitats e ao efeito fundador (Ladizinsky 1985), os quais ocasionaram em reduzido tamanho efetivo populacional e alta frequência de poucos alelos na população inicial, portanto, maior probabilidade de fixação de alelos por deriva genética (Falconer e Mackay 1996) e menor variância dentro de populações (alto F_{ST}).

Além disso, a fixação por deriva é intensificada se o fluxo gênico for baixo o suficiente para não permitir a introdução de novos alelos (Slatkin 1987; Ohta 1982). O que de fato ocorre com as características vegetativas (T1 à T3) que possuem N_e inferior à um (<1) (Tabela 3), indicando que o processo de deriva genética conduz a substancial diferenciação (Resende 2002; Wright 1965; Wright 1931). Espécies como a macaúba em que a dispersão de pólen e frutos dependem do vento ou da gravidade podem ter o fluxo gênico ainda mais reduzido do que plantas polinizadas e dispersas por animais (Young et al. 1996; Scariot et al. 1991; Da Silva César et al. 2015; Lanes et al. 2016).

O aumento do F_{ST} pode ser explicado também pelo aumento da endogamia dado o reduzido tamanho populacional, que como consequência aumenta o número de indivíduos homozigotos e reduz a baixa diversidade já existente pela eliminação de alelos pouco favoráveis ao ambiente, reduzindo ainda mais variância dentro de populações (Charlesworth e Willis 2009).

As herdabilidades no sentido restrito (h_a^2) das características T1 e T3 foram altas (acima de 0.6) (Tabela 3), o que é de se esperar com severa redução de seu tamanho populacional (Willis e Orr 1993). Esta redução pode ocasionar em transformação da variância não aditiva, principalmente a epistática, em aditiva, sendo o nível de endogamia para aumentá-la relacionado diretamente com o número de *loci* (Naciri-Graven e Goudet 2003). Entretanto, a h_a^2 do T2 (diâmetro a altura do peito) foi baixa (0.36), indicando baixa variação genética de efeito aditivo, portanto, altamente influenciada pelo ambiente.

Além disso, considerando a proximidade de algumas plantas e as análises feitas por Lanes (2014) a respeito do sistema de cruzamento da macaúba no Banco Ativo de Germoplasma, há fortes evidências de cruzamentos entre aparentados e desvios de suposição de panmixia. Segundo este autor, a verdadeira estimativa do coeficiente de parentesco seria 0.512 da variância aditiva (σ_a^2), aproximando mais do tipo de família de irmãos completos, sendo que sua estimativa de árvores doadoras de pólen foi de 1.77, o que indica maior probabilidade de formação de famílias de irmãos completos do que de meio irmãos.

Em populações naturais em que há ocorrência de autofecundações e cruzamento entre aparentados, o coeficiente de coancestria (r) é dado por $r = (1 + S)^2 / 4(2 - S)$, em que S é o coeficiente de autofecundação da população (Resende et al. 1997). Se considerarmos um S médio variando de 0 a 0.5, conforme observado para as famílias (Tabela 1), teríamos um r de 0.125 a 0.375 e variância aditiva correspondente à 0.25 e 0.75 σ_a^2 , respectivamente, o que indica uma variância aditiva média de aproximadamente 0.5 σ_a^2 .

Portanto, as herdabilidades neste trabalho podem estar um pouco superestimadas devido ao desconhecimento da taxa de autofecundação e da relação de parentesco entre os indivíduos. Mesmo com a estruturação de populações isto é possível de se constatar, pois grande parte das matrizes dentro das populações ainda se encontram distantes uma das outras, tornando-as isoladas e mais sujeitas a autofecundação. Dentro das populações há matrizes a poucos metros de distância, enquanto outras a distância é acima de 10 km.

Neste contexto, outros autores encontraram altas herdabilidades no sentido restrito variando de 0.75 a 0.97 para caracteres vegetativos da macaúba referentes a germinação de sementes (Berton et al. 2013), 0.87 e 0.48 para

crescimento e número de folhas (Manfio et al. 2012) quando utilizaram indivíduos de macaúba obtidos diretamente da natureza, considerando-os como progênies de meios irmãos, o que provavelmente explica a elevada herdabilidade encontrada.

Com relação a depressão endogâmica existem dois modelos, um sobre dominância em que a redução da adaptabilidade está ligada a homozigose de alelos recessivos (expressão de carga genética) e o outro sobre a sobredominância, em que a redução do número de indivíduos heterozigotos reduz adaptabilidade geral (Whitlock 2002, Charlesworth e Willis 2009).

Para ambos modelos há redução da depressão endogâmica com o aumento do F_{ST} , pois populações com alto F_{ST} já eliminaram grande parte dos alelos desfavoráveis e favoreceram a adaptabilidade dos indivíduos homozigotos. Entretanto, para o primeiro modelo a redução da depressão ocorre também pelo aumento da seleção (*hard selection*) e redução do coeficiente de dominância do alelo mutante (h , que mede o quanto do valor adaptativo do heterozigoto é afetado pelo alelo deletério, quanto menor o h maior será o valor do heterozigoto em relação ao homozigoto recessivo) (Whitlock 2002; Roze 2015).

Fato que explica, talvez, a variação e baixa depressão endogâmica (Tabelas 1 e 2) em caracteres com alto F_{ST} (T1 à T3) em que a pressão de seleção pode ser diferente assim como o coeficiente de dominância para cada alelo. Portanto, devido à baixa diversidade alélica, fluxo gênico, coeficiente de regressão linear (β) (Tabela 1) e média de depressão endogâmica em algumas famílias (Tabelas 2), o modelo de dominância é o mais indicado para elucidação da depressão endogâmica nestes caracteres.

Em macaúba foi observada depressão endogâmica em indivíduos autofecundados nos caracteres vegetativos de plantas juvenis (altura, diâmetro da estipe, número e comprimento de folhas, largura do ráquis e número de folíolos) (Lanes 2014). Na palma de óleo (*Elaeis guineensis*), a autofecundação também causou efeito depressivo sobre a maioria dos caracteres vegetativos, exceto na taxa média de produção foliar e no índice de área foliar (Luyindula et al. 2005). Em *Cocus nucifera*, a autofecundação ocasionou em redução do número de folhas (Liyanage 1969; Pandin 2009), perímetro do caule e largura do folíolo (Pandin 2009).

A depressão exogâmica observada em algumas famílias para os caracteres T1 à T3 (Tabela 1) pode ser devido à deriva genética (baixo N_{em}) que conduz a fixação de alelos e complexos adaptativos (blocos poligênicos) que são quebrados com cruzamentos divergentes (Fenster e Galloway 2000; Frankham et al. 2011).

4.2 Caracteres produtivos

Para os caracteres T4 à T11 nota-se valores pequenos (<0.05) e moderados (0.05 a 0.15) de F_{ST} (Tabela 3) (Wright 1978), os quais podem ser explicados pela alta variabilidade alélica na metapopulação, pois mesmo com a redução do tamanho populacional e o efeito fundador (Ladizinsky 1985), não ocasionou em alta frequência de poucos alelos na população inicial. Portanto, a fixação de alelos por deriva genética é reduzida dado a baixa frequência de vários alelos, apesar do reduzido tamanho populacional (Falconer e Mackay 1996), o que mantém a alta variância dentro de populações (baixo F_{ST}).

Além disso, a fixação por deriva é menor se o fluxo gênico for alto o suficiente para permitir a introdução de novos alelos (Slatkin 1987; Ohta 1982). O que de fato ocorre com as características T4 à T11, que possuem N_{em} superior a um (>1) (Tabela 3), indicando que o processo de deriva genética não conduz a substancial diferenciação (Resende 2002; Wright 1965; Wright 1931). Deste modo, dada a natureza de dispersão do pólen e frutos desta espécie, há alta diversidade alélica para os caracteres T4 à T11 no pouco material genético trocado por fluxo gênico. Fato que explica, também, alta diversidade alélica para macaúba encontrados com uso de marcadores moleculares, principalmente na região sudeste do Brasil (Lanes et al. 2014) e provavelmente para estes caracteres.

As herdabilidades no sentido restrito das características T4 à T11 (Tabela 3) foram moderadas e variadas (0.33 à 0.66), pois a redução do tamanho populacional ocasiona em transformação da variância não aditiva, principalmente a epistática, em aditiva, sendo o nível de endogamia para aumentá-la relacionado diretamente com o número de *loci* (Naciri-Graven e Goudet 2003), que certamente é alto para alguns caracteres e portanto mais difícil aumentá-la. Além disso, conforme relatado, há uma pequena superestimação das herdabilidades neste trabalho.

A alta depressão endogâmica das características T4 à T11 (Tabela 1 e 2) pode estar relacionada com a elevada diversidade alélica, sendo que em populações alógamas há um grande acúmulo de mutações que são mascaradas pelo efeito de dominância (Charlesworth e Willis 2009; Charlesworth et al. 1990). Portanto, com a endogamia, a depressão endogâmica torna-se acentuada para estas características em que alelos mutantes ainda estão presentes em frequência considerável. Desta forma, o modelo de dominância é adequado para explicar a depressão endogâmica.

Geralmente, caracteres quantitativos associados com adaptação, como é o caso do número de frutos (T4), possuem sua variância genética total na forma de variância de dominância e epistática (Falconer e Mackay 1996). Com a endogamia há redução da frequência dos heterozigotos e da adaptabilidade da população (Reed e Frankham 2003; Charlesworth et al. 1990) o que ocasiona em elevada depressão endogâmica explicada, também, pelo modelo de sobredominância.

Além disso, o coeficiente de dominância do alelo mutante (h) geralmente é baixo em características governadas por efeito de dominância e sobredominância (caracteres T4 à T11), o que ocasiona em elevada depressão endogâmica em baixas taxas de autofecundação (Roze 2015; Whitlock 2002; Charlesworth et al. 1990).

Um fator contrário a depressão endogâmica seria sistemas de autoincompatibilidade que evitam a endogamia, porém no trabalho de Willi et al. (2005) feito com uma planta autoincompatível foi constatado que a autoincompatibilidade não previne pequenas populações da endogamia e, por consequência, da depressão endogâmica e expressão da carga genética.

Portanto, a protoginia em macaúba (Scariot et al. 1991; Da Silva César et al. 2015) parece não ser suficiente para evitar endogamia, principalmente, em populações pequenas. Entretanto, a presença de algum grau de autoincompatibilidade pode evitar a eliminação de alelos, principalmente, se genes ligados a autoincompatibilidade tiverem ligados a alelos de caracteres produtivos, evitando a eliminação destes por endogamia (Glémin et al. 2001). Fato que pode explicar a alta depressão endogâmica em caracteres produtivos (T4 à T11) devido à alta carga genética mantida e, portanto, alta variância dentro de populações pequenas (alto F_{ST}).

Na palma de óleo (*Elaeis guineensis*), a autofecundação causou forte depressão endogâmica nos caracteres produtivos (cachos com frutos, peso médio do cacho e número de cachos) (Luyindula et al. 2005). Em coqueiros (*Cocos nucifera*) a depressão endogâmica ocorreu em caracteres vegetativos, reprodutivos e produtivos, sendo estes seriamente afetados na quarta geração de autofecundação (Pandin 2009; Liyanage 1969). Portanto, a depressão endogâmica é evidente em outras espécies pertencentes à mesma família botânica e em macaúba, sendo este um dos primeiros trabalhos a relatar depressão endogâmica em caracteres produtivos e o primeiro que relaciona aborto de frutos com depressão endogâmica nesta espécie.

Para os caracteres T4 à T11 algumas famílias (11, 29 e 50) apresentaram depressão exogâmica acentuada (Tabela 1) o que indica que estas famílias possuem, talvez, reduzida carga genética e complexos adaptativos (blocos poligênicos) formados pela fixação de alelos e que são quebrados com cruzamentos divergentes (Fenster e Galloway 2000; Frankham et al. 2011). Como provavelmente é o caso da família 50, pois apresentou depressão exogâmica em todos caracteres produtivos.

Além disso, os níveis de depressão endogâmica entre famílias são influenciados por condições de estresse ambiental (Fox e Reed 2011) e em populações ou indivíduos mais autofecundados a depressão endogâmica é menor, favorecendo a seleção de alelos que aumentam a taxa de autofecundação (Charlesworth et al. 1990).

4.3 Correlações genéticas

Os caracteres T2 e T3 apresentaram moderada correlação genética (-0.44), os caracteres T4 à T11 apresentaram elevada correlação entre si (acima de 0.7) e o T1 com T4 à T11 (acima de 0.57) (Tabela 5), o que indica que estes estão ligados ou possuem genes pleiotrópicos (Falconer e Mackay 1996). Isto pode ser explicado pela divisão de uma população em fragmentos, em que alguns haplótipos são perdidos, o que aumenta o desequilíbrio de ligação (DL), além disso o valor adaptativo de certos alelos juntos pode ser maior do que separados, fazendo com que a seleção natural contribua para o DL (Felsenstein 1965; Slatkin 2008).

Neste contexto, Lande (1984), apesar de considerar em seu modelo populações grandes, constatou que um alto valor de coeficiente de endogamia mantém um alto DL, quando há favorecimento por seleção, produzindo uma alta magnitude de correlação genética entre caracteres.

Ainda considerando a estrutura de populações e desconsiderando efeitos de seleção, o DL é elevado caso a migração é limitada (baixo $N_e m$) (Ohta 1982), podendo aumentar temporariamente em populações subdivididas (Nei e Li 1973), o que pode ter ocasionado, também, em uma alta correlação genética ou então esta é alta pelo simples fato destes caracteres serem governados por genes em comum (pleiotropia).

4.4 Aspectos de melhoramento

A maior acurácia (igual ou superior a 0.7) no modelo sob estruturação de populações (Tabela 8) permite maior credibilidade de seleção nas fases iniciais e intermediárias de um programa de melhoramento (Resende 2007; Resende 2002), principalmente, para os caracteres vegetativos com elevados valores de F_{ST} , como o diâmetro a altura do peito (T2) e a altura da primeira espata (T3), sendo este último de interesse para o melhoramento da macaúba (Manfio et al. 2011).

Além disso, houve significância a 5% de probabilidade pelo teste da máxima verossimilhança restrita para o efeito de populações (s) para os caracteres T1 à T3 (Tabela 4). Portanto, considerar o efeito de populações no Banco Ativo de Germoplasma é essencial para obter maior precisão das estimativas e condizer com a realidade da variância genética existente na população (Manfio et al. 2011; Resende 2002).

Para seleção a nível individual e estabelecimento de uma população de melhoramento recomenda-se um tamanho efetivo populacional acima de 30 para evitar deriva genética na formação de um pomar de semente (Resende 2002). Vale ressaltar que as famílias 36 e 47 possuem alta depressão endogâmica conforme relatado anteriormente, portanto, indivíduos destas devem ser estabelecidos a uma determinada distância para evitar cruzamento entre aparentados.

Entretanto, no trabalho de Luyindula et al. (2005) com palma de óleo, foi constatado que quando o cruzamento era entre aparentados havia menor efeito

depressivo, sendo que em algumas famílias o efeito foi melhor do que o cruzamento aberto. Como conclusão prática, estes autores consideram o cruzamento entre aparentados de famílias superiores diferentes aceitável como parte de um programa de melhoramento e que a seleção dentro destas famílias pode ser confiável caso os parâmetros sejam adequados (Luyindula et al. 2005).

Considerando a depressão exogâmica da família 50 e ausência de depressão endogâmica, a autofecundação pode ser uma estratégia para caracteres com elevada herança aditiva (h_a^2) (Tabela 3), podendo-se obter genitores com alta média a serem usados em um programa de seleção recorrente recíproca (SRR), uma vez que este programa melhora tanto os efeitos aditivos quanto a heterose (Resende e Barbosa 2005; Resende 2002).

Além disso, as características vegetativas podem ser melhoradas via autofecundações, devido a predominância de efeitos aditivos, e as produtivas com o cruzamento entre populações divergentes, dado a predominância dos efeitos não aditivos, em um esquema de seleção recorrente interpopulacional.

5. CONCLUSÕES

A depressão endogâmica pode ser considerada uma das causas para a reduzida produção do número de frutos (aborto de frutos) e afeta principalmente caracteres produtivos, sendo menos acentuada em caracteres com alto índice de fixação e menor N_{em} (caracteres vegetativos).

A análise de dados sob estruturação de populações permitiu maior acurácia de caracteres com alto índice de fixação e estimação da variância genética de acordo com a realidade da espécie em campo.

A presença de depressão endogâmica indica que caracteres produtivos provavelmente apresentam dominância e, portanto, podem ser melhorados via estratégias que capitalizam a heterose.

Para fins de seleção e estabelecimento de um pomar de sementes recomenda-se a seleção de 52 indivíduos com tamanho efetivo populacional acima de 30, fornecendo um ganho genético de 180% na produção de óleo e evitando efeitos de deriva e perda de variação genética.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Berton, L.H.C.; de Azevedo Filho, J.A.; Siqueira, W.J.; Colombo, C.A. (2013). Seed germination and estimates of genetic parameters of promising macaw palm (*Acrocomia aculeata*) progenies for biofuel production. **Industrial Crops and Products**, 51, 258-266.
- Brito, A.C. (2013). **Polinizadores, frutificação e conservação de pólen**. Tese de Doutorado. Universidade Federal de Viçosa.
- Charlesworth, D.; Morgan, M.T.; Charlesworth, B. (1990). Inbreeding depression, genetic load, and the evolution of outcrossing rates in a multilocus system with no linkage. **Evolution**, 1469-1489.
- Charlesworth, D. e Willis, J.H. (2009). The genetics of inbreeding depression. **Nature Reviews Genetics**, v. 10 (11), 783-796.
- Cetec. (1983). Centro Tecnológico de Minas Gerais. **Produção de combustíveis líquidos a partir de óleos vegetais: Estudo das oleaginosas nativas de Minas Gerais**, Belo Horizonte, MG.
- Crocomo, O. J. e Melo, M. (1996). *Acrocomia* species (Macauba palm). In: **Trees IV**. Springer Berlin Heidelberg, 3-17.
- Da Silva César, A.; Almeida, F.A.; De Souza, R.P.; Silva, G.C.; Atabani, A.E. (2015). The prospects of using *Acrocomia aculeata* (macaúba) a non-edible biodiesel feedstock in Brazil. **Renewable and Sustainable Energy Reviews**, v. 49, 1213-1220.
- De Oliveira, H.N. e Ávila, C.J. (2011). Ocorrência de *Cyclocephala forsteri* em *Acronomia aculeata*. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 41 (2), 293-295.
- Dincer, I. (2000). Renewable energy and sustainable development: a crucial review. **Renewable and Sustainable Energy Reviews**, v. 4 (2), 157-175.
- Falconer, D.S. e Mackay, T.F.C. (1996). **Introduction to quantitative genetics**. 4th edition. Longman Scientific & Technical, Burnt Mill, Harlow, United Kingdom.
- FAO. (2013). Food and Agriculture Organization of the United Nations. **FAO STAT Database** <http://faostat3.fao.org/home/E>.
- Felsenstein, J. (1965). The effect of linkage on directional selection. **Genetics**, 52 (2), 349.
- Fenster, C.B. e Galloway, L.F. (2000). Inbreeding and outbreeding depression in natural populations of *Chamaecrista fasciculata* (Fabaceae). **Conservation Biology**, 14 (5), 1406-1412.
- Fox, C.W. e Reed, D.H. (2011). Inbreeding depression increases with environmental stress: an experimental study and meta-analysis. **Evolution**, 65 (1), 246-258.

- Frankham, R.; Ballou, J.D.; Eldridge, M.D.; Lacy, R.C.; Ralls, K.; Dudash, M.R.; Fenster, C.B. (2011). Predicting the probability of outbreeding depression. **Conservation Biology**, 25 (3), 465-475.
- Glémin, S.; Bataillon, T.; Ronfort, J.; Mignot, A.; Olivieri, I. (2001). Inbreeding depression in small populations of self-incompatible plants. **Genetics**, 159 (3), 1217-1229.
- Hartigan, J.A. e Wong, M.A. (1979). Algorithm AS 136: A k-means clustering algorithm. **Journal of the Royal Statistical Society. Series C (Applied Statistics)**, v. 28, n. 1, 100-108.
- Kalinowski S.T.; Taper M.L.; Marshall T.C. (2007). Revising how the computer program *Cervus* accommodates genotyping error increase success in paternity assignment. **Molecular Ecology**, v. 16 (5), 1099–1106.
- Ladizinsky, G. (1985). Founder effect in crop-plant evolution. **Economic Botany**, 39 (2), 191-199.
- Lande, R. (1984). The genetic correlation between traits maintained by selection, linkage and inbreeding. **Genetical research**, 44 (3), 309-320.
- Lanes, E.C.M. (2014). **Estrutura genética e variabilidade molecular da coleção de germoplasma ex situ de macaúba, *Acrocomia aculeata* (Arecaceae)**. Tese de Doutorado. Universidade Federal de Viçosa.
- Lanes, E.C.M.; Motoike, S.Y.; Kuki, K.N.; Nick, C.; Freitas, R.D. (2014). Molecular traitization and population structure of the Macaw Palm, *Acrocomia aculeata* (Arecaceae), *ex situ* germplasm collection using microsatellites markers. **Journal of Heredity**, v. 106, n.1, 102-112.
- Lanes, E.C.M.; Motoike, S. Y.; Kuki, K.N.; Resende, M.D.V.; Caixeta, E.T. (2016). Mating system and genetic composition of the macaw palm (*Acrocomia aculeata*): Implications for breeding and genetic conservation programs. **Journal of Heredity**, esw038.
- Liyanage, D.V. (1969). Effect of inbreeding on some traits of the coconut palm. **Ceylon Cocon. Q.** 20: 161-167.
- Luyindula, N.; Mantantu, N.; Dumortier, F.; Corley, R.H.V. (2005). Effects of inbreeding on growth and yield of oil palm. **Euphytica**, 143 (1-2), 9-17.
- Manfio, C.E.; Motoike, S.Y.; de Resende, M.D.V.; dos Santos, C.E.M.; Sato, A.Y. (2012). Avaliação de progênies de macaúba na fase juvenil e estimativas de parâmetros genéticos e diversidade genética. **Pesquisa Florestal Brasileira**, 32 (69), 63.
- Manfio, C.E.; Resende, M.D.V.; Santos, C.E.M.; Motoike, S.Y. (2011). Melhoramento genético da macaúba. **Informe Agropecuário** (Belo Horizonte), 32, 32-40.
- MAPA: Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. (2011). **Anuário Estatístico da Agroenergia**. 2º ed. Brasília: Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento.

- Montoya, S.G.; Motoike, S.Y.; Kuki, K.N., de Oliveira, C.M.; Honorio, I.C.G. (2015). Registro da presença e danos causados por coleopteros em macaúba. **Pesquisa Florestal Brasileira**, v. 35 (82), 159-162.
- Motoike, S. e Kuki, K. (2009). The potential of macaw palm (*Acrocomia Aculeate*) assource of biodiesel in Brazil. **International Review of Chemical Engineering.-Rapid Communication**, v. 1, 632–635.
- Naciri-Graven, Y. e Goudet, J. (2003). The additive genetic variance after bottlenecks is affected by the number of *loci* involved in epistatic interactions. **Evolution**, 57 (4), 706-716.
- Nei, M. e Li, W.H. (1973). Linkage disequilibrium in subdivided populations. **Genetics**, 75 (1), 213-219.
- Ohta, T. (1982). Linkage disequilibrium due to random genetic drift in finite subdivided populations. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 79 (6), 1940-1944.
- Pandin, D.S. (2009). Inbreeding depression analysis based on morphological traits in four generations of selfed mapanget tall coconut no. 32 (*Cocos nucifera* L.). **Indonesian Journal of Agriculture**, v. 2, n. 2, 110-114.
- Pires, T.P.; Dos Santos Souza, E.; Kuki, K.N.; Motoike, S.Y. (2013). Ecophysiological traits of the macaw palm: a contribution towards the domestication of a novel oil crop. **Industrial Crops and Products**, 44, 200-210.
- R Core Team. (2015). **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Reed, D.H. e Frankham, R. (2003). Correlation between fitness and genetic diversity. **Conservation biology**, 17 (1), 230-237.
- Resende, M.D.V. de. (2002). **Genética biométrica e estatística no melhoramento de plantas perenes**. Embrapa Informação Tecnológica, Brasília. 975 p.
- Resende, M.D.V de. (2007). **Matemática e estatística na análise de experimentos e no melhoramento genético**. Colombo: Embrapa Florestas, 561p.
- Resende, M.D.V. de e Barbosa, M.H.P. (2005). **Melhoramento genético de plantas de propagação assexuada**. Colombo: Embrapa Florestas.
- Resende, M.D.; Simeão, R.; Sturion, J. (1997). Fundamentos de genética de populações para conservação de germoplasma da erva-mate (*Ilex paraguariensis* St. Hil.). In: **Congresso sul-americano da erva-mate**. Reunião técnica do Cone Sul sobre a cultura da erva-mate.
- Roze, D. (2015). Effects of interference between selected *loci* on the mutation load, inbreeding depression, and heterosis. **Genetics**, 201 (2), 745-757.

- Scariot, A.O.; Lleras, E.; Hay, J.D. (1991). Reproductive biology of the palm *Acrocomia aculeata* in Central Brazil. **Biotropica**, 12-22.
- Slatkin, M. (1987). Gene flow and the geographic structure of natural populations. **Science**, 236 (4803), 787-792.
- Slatkin, M. (2008). Linkage disequilibrium—understanding the evolutionary past and mapping the medical future. **Nature Reviews Genetics**, 9 (6), 477-485.
- Gupta, V. e Fard, A. (2015). **kmeans.ddR: Distributed k-Means for Big Data using 'ddR' API**. R package version 0.1.0. <http://CRAN.R-project.org/package=kmeans.ddR>.
- Whitlock, M.C. (2002). Selection, load and inbreeding depression in a large metapopulation. **Genetics**, 160 (3), 1191-1202.
- Willi, Y.; Van Buskirk, J.; Fischer, M. (2005). A threefold genetic allee effect population size affects cross-compatibility, inbreeding depression and drift load in the self-incompatible *Ranunculus reptans*. **Genetics**, 169 (4), 2255-2265.
- Willis, J.H. e Orr, H.A. (1993). Increased heritable variation following population bottlenecks: the role of dominance. **Evolution**, 47 (3), 949-957.
- Wright, S. (1931). Evolution in Mendelian populations. **Genetics**. 16, 97-159.
- Wright, S. (1965). The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to system of mating. **Evolution**, Lancaster, v. 19, 395-420.
- Wright, S. (1978). **Evolution and Genetics of Populations**. Chicago: University of Chicago, 511.
- Young, A.; Boyle, T.; Brown, T. (1996). The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. **Trends in Ecology & Evolution**, 11 (10), 413-418.