

CRISTHIAN CARMELO MENDOZA PEREZ

MEDIDAS DE DIFERENCIAÇÃO GENÉTICA EM POPULAÇÕES SIMULADAS  
SOB ENDOGAMIA E SELEÇÃO DIVERGENTE

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

APROVADO: 12 de dezembro de 2008

---

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Mara Garcia Tavares  
Co-orientadora

---

Prof. Dr. Marcos Ribeiro Furtado  
Co-orientador

---

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Karla Suemy Clemente Yotoko

---

Prof. Dr. Pedro C. S. Carneiro

---

Prof. Dr. Cosme Damião Cruz  
Orientador

# **Livros Grátis**

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

A Deus, por sempre me dar força nos momentos mais difíceis.

A minha avó, Elvira Sierra Hernández pelo amor que sempre me tem dado  
durante toda minha vida.

A meu Avô, Erasmo Pérez Paternina (*in memoriam*) por ser o pai que sempre  
me ensinou muitas coisas importantes para minha formação como pessoa.

A minhas tias, Gloria Pérez Sierra e Nasly Pérez Sierra por serem duas mães e  
exemplos de luta e esforço ao longo da minha vida.

A minha namorada, Olivia Muñiz Rodrigues, por estar sempre do meu lado nos  
momentos bons e ruins.

## **AGRADECIMENTOS**

A meus tios pelo apoio moral e econômico.

A meus amigos na Colômbia pela força e pelas palavras de alento.

À Universidade Federal de Viçosa (UFV), pela oportunidade de realizar o curso de mestrado em Biologia Celular e Estrutural.

A todos os colegas que conviveram comigo no laboratório de Bioinformática no BIOAGRO, e pela colaboração.

Ao professor Cosme Damião Cruz, pela compreensão, por ser um excelente orientador, e uma ótima pessoa.

Aos professores Mara Garcia Tavares e Marcus Ribeiro Furtado pelas sugestões neste trabalho.

A todos aqueles que colaboraram e torceram pelo meu sucesso.

## ÍNDICE

LISTA DE TABELAS.....	vi
LISTA DE FIGURAS.....	vii
RESUMO .....	ix
ABSTRACT .....	x
1. Introdução.....	1
2. Revisão de Literatura.....	2
2.1.    Diversidade Genética.....	2
2.2.    Endogamia.....	9
2.3.    Seleção Divergente.....	12
2.3.1. Seleção Gamética.....	14
2.3.2. Seleção Zigótica.....	16
2.3.2.1. Seleção Parcial Contra um Gene Recessivo Deletereo.....	16
2.3.2.2. Seleção Total Contra um Gene Recessivo Deletereo.....	17
3. Material e Métodos .....	19
3.1.    Populações .....	19
3.2.    Metodologias.....	20
3.2.1. Diversidade de Nei (1973) .....	21
3.2.2. Índice de Fixação Wright (1951, 1978).....	29
3.2.3. (Anova f,Ø,F).....	34
4. Resultados e Discussão .....	39
4.1.    Populações Diferenciadas por Autofecundações sucessivas .....	39
4.1.1. Heterozigose, Endogamia e PIC.....	39
4.1.2. Estatística de Nei (1973) .....	47
4.1.3. Estatística F de Wright (1951).....	52
4.1.4. ANOVA de frequência Gênica.....	56
4.2.    Populações Diferenciadas por Seleção Divergente.....	63

4.2.1.	Heterozigose, Endogamia e PIC .....	63
4.2.2.	Estatística de Nei (1973) .....	67
4.2.3.	Estatística F de Wright (1951) .....	70
4.2.4.	ANOVA de frequência Gênica .....	73
5.	Conclusões .....	77
6.	Referências Bibliográficas .....	78

## LISTA DE TABELAS

TABELA	1. Formulas para a estimação dos valores de heterozigose observada e heterozigose esperada segundo Nei (1977).....	30
TABELA	2. Esquema da análise de variância de freqüência gênica.....	35
TABELA	3. Estimativas de Heterozigose esperada ( $H_e$ ), Heterozigose observada ( $H_o$ ), Endogamia ( $F$ ) e conteúdo de informação polimórfica (PIC) em 6 gerações derivadas de autofecundações sucessivas em três populações base.....	39
TABELA	4. Valores esperados para o coeficiente de endogamia $F$ , em populações endogâmicas segundo Falconer (1964).....	42
TABELA	5. Probabilidades dos diferentes genótipos numa população com autofecundação continua segundo Falconer (1964). ....	44
TABELA	6. Valores esperados de heterozigose em populações sob autofecundações sucessivas segundo Falconer (1960).. ....	45
TABELA	7. Valores máximos esperados de heterozigose e conteúdo de informação polimórfica (PIC) .....	46
TABELA	8. Estimativas do grau de diferenciação entre populações derivadas de sucessivas autofecundações, baseadas na estatística de Nei (1973). ....	48
TABELA	9. Estimativas de diferenciação entre populações derivadas de sucessivas autofecundações, baseadas na estatística de Wright (1951). ....	53
TABELA	10. Resultado da análise de variância, estimando coeficiente de fixação dentro das populações ( $f$ ), coeficiente de fixação para conjunto de populações ( $F$ ) e coeficiente de diversidade genética entre populações ( $\emptyset$ ), em 20 locos, entre gerações de autofecundações sucessivas, população1.....	57

TABELA 11. Resultado da análise de variância, estimando coeficiente de fixação dentro das populações (f), coeficiente de fixação para conjunto de populações (F) e coeficiente de diversidade genética entre populações ( $\emptyset$ ), em 20 locos, entre gerações de autofecundações sucessivas, população 2.....	58
TABELA 12. Resultado da análise de variância, estimando coeficiente de fixação dentro das populações (f), coeficiente de fixação para conjunto de populações (F) e coeficiente de diversidade genética entre populações ( $\emptyset$ ), em 20 locos, entre gerações de autofecundações sucessivas, população 3..	59
TABELA 13. Estimativas de Heterozigose esperada (He), Heterozigose observada (Ho), Endogamia (F) e conteúdo de informação polimórfica (PIC) em 20 gerações de seleção divergente .....	63
TABELA 14. Estimativas de diferenciação entre populações derivadas de seleção divergente, baseadas na estatística de Nei (1973). .....	68
TABELA 15. Estimativas de diferenciação entre populações derivadas de seleção divergente, baseadas na estatística do índice de fixação de Wright, (1951).....	71
TABELA 16. Análise de variância, estimando coeficiente de fixação dentro das populações (f), coeficiente de fixação para conjunto de populações (F) e coeficiente de diversidade genética entre populações ( $\emptyset$ ), em 20 locos, entre gerações de seleção divergente, população 1.....	74



## LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1. Esquema da simulação das populações submetidas a autofecundações sucessivas.....	18
FIGURA 2. Esquema da simulação das populações submetidas a seleção divergente.. ..	19
FIGURA 3. Ilustração da diminuição dos valores da heterozigose observada ( $H_o$ ) em relação à heterozigose esperada ( $H_e$ ) e aumento do coeficiente de endogamia ( $F$ ) de geração em geração na população 1.....	40
FIGURA 4. Ilustração da diminuição dos valores da heterozigose observada ( $H_o$ ) em relação à heterozigose esperada ( $H_e$ ) e aumento do coeficiente de endogamia( $F$ ) de geração em geração na população 2.....	40
FIGURA 5. Ilustração da diminuição dos valores da heterozigose observada ( $H_o$ ) em relação à heterozigose esperada( $H_e$ ) e aumento do coeficiente de endogamia ( $F$ ) de geração em geração na população 3.....	41
FIGURA 6. Ilustração da diminuição dos valores da heterozigose observada ( $H_o$ ), heterozigose esperada( $H_e$ ), conteúdo de informação polimórfica (PIC) e baixos valores do coeficiente de endogamia( $F$ ) com o avanço das gerações de seleção divergente.. ..	64
FIGURA 7. diferenciação entre as populações sob seleção divergente, baseado no PIC.....	67
FIGURA 11. Visualização da diferenciação entre 21 populações derivadas de seleção divergente. ....	70

## RESUMO

PEREZ, Cristhian Mendoza, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa. Dezembro de 2008. **Medidas de Diferenciação Genética em Populações Simuladas sob Endogamia e Seleção Divergente**. Orientador: Cosme Damião Cruz. Co-orientadores: Marcos Ribeiro Furtado e Mara Garcia Tavares.

Diversos métodos para estimar variação genética e de estrutura populacional já foram desenvolvidos, com aplicações variadas em níveis individuais, intrapopulacional e interpopulacional. Nestes estudos devem ser considerados os fatores responsáveis pela estruturação da variação genética ao nível populacional, quais sejam a deriva genética, o fluxo gênico, a mutação e a seleção. O objetivo deste trabalho foi, testar a eficiência de diferentes procedimentos biométricos dentre eles as estatísticas  $G_{ST}$ ,  $F_{ST}$ , e ANOVA de frequência gênica, em detectar diferenciação entre populações simuladas sob endogamia e seleção divergente. Para isto foram simuladas, no caso da endogamia, 6 populações derivadas de sucessivas autofecundações a partir de 3 populações base. E, no caso da seleção divergente, foram geradas 20 populações, sendo 10 resultantes da seleção a favor de um alelo A e 10 da seleção contra o alelo especificado, a partir de uma população base. Após a obtenção de todas as estimativas de diferenciação entre as populações baseadas nas estatísticas biométricas testadas conclui-se que, para todos os locos, no caso da endogamia, não observou-se diferenciação significativa entre as populações quanto se utilizou as estatísticas  $G_{ST}$ ,  $F_{ST}$ , e ANOVA. Para o caso da seleção divergente observou-se alta diferenciação interpopulacional para todos os locos, com o uso das estatísticas  $G_{ST}$ ,  $F_{ST}$ , e ANOVA.

## ABSTRACT

PEREZ, Cristhian Mendoza, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa. December, 2008. **Measures of Genetic Differentiation in Simulate Populations under inbreeding and divergent selection.** Co-Advisers: Cosme Damião Cruz. Committee: Marcos Ribeiro Furtado e Mara Garcia Tavares

Several methods to estimate genetic variation and of population structure they were already developed, with varied applications to the individual levels, intrapopulation and interpopulation. In these studies the responsible factors should be considered by the structuring of the genetic variation at the population level, which they are the genetic drift, the gene flow, the mutation and the selection. The objective of this work was, through simulation, to discuss the effectiveness of the biometrics methodologies  $G_{ST}$  of Nei (1973),  $F_{ST}$  of Wright (1951) and ANOVA of gene frequency, in detecting differentiation among populations generated under inbreeding and divergent selection. For this they were simulated, in the case of the inbreeding, 6 derived populations of autogamy successive starting from 3 populations base. In the case of the divergent selection, 20 populations were generated, being 10 resultants of the selection in favor of an allele A and 10 of the selection in against the specified allele, starting from a population base. After the obtaining of all the differentiation estimates among the populations based on the biometrics statistics tested it is ended that, for all the loci, in the case of the inbreeding, significant differentiation was not observed among the populations as it was used statistics  $G_{ST}$ ,  $F_{ST}$ , and ANOVA. For the case of the divergent selection high differentiation interpopulation was observed for all the loci, with the use of statistics  $G_{ST}$ ,  $F_{ST}$ , and ANOVA.

## 1. Introdução

A conservação de recursos genéticos de espécies vegetais e animais é um dos tópicos considerado de grande relevância na atualidade, de forma que grande número de estudos têm sido realizados na quantificação da diversidade genética e no entendimento de sua magnitude, natureza e distribuição entre e dentro de populações. O sucesso de qualquer programa de conservação é dependente do conhecimento da quantidade de variação presente na espécie de interesse.

O fenômeno da endogamia consiste num sistema de acasalamento capaz de alterar a constituição genética da população. Isto se dá por meio do aumento da homozigose e, conseqüentemente, da diminuição da heterozigose, alterando, assim, a freqüência genotípica, mas não as freqüências gênicas (Pirchner, 1985).

Um dos fatores capazes de provocar mudança nas freqüências gênicas de uma geração para outra em uma população biológica, é a seleção natural. Este é um processo que promove maior descendência para aqueles indivíduos que melhor interagem com o meio em que vivem, atuando a imagem de um gargalo de garrafa que afunila a passagem para o fluxo de líquido. Da mesma maneira a seleção seria um processo restritivo de transmissão à geração seguinte de genótipos que não confirmam aos indivíduos boas condições de adaptação ao meio em que vivam. Assim esse fator evolutivo tende a diminuir a variabilidade genética em um dado tempo (Kettlewell, 1973).

O presente trabalho teve como objetivo testar a eficiência de diferentes procedimentos biométricos dentre eles as estatísticas  $G_{ST}$ ,  $F_{ST}$ , e ANOVA de

freqüência gênica, em detectar diferenciação entre populações simuladas sob endogamia e seleção divergente.

## **2. Revisão de Literatura**

### **2.1. Diversidade genética**

A diversidade genética é um componente fundamental da biodiversidade e está muito relacionada com a distribuição geográfica dos genótipos que constituem subespécies, raças ou ecótipos (Sreekumar & Renuka, 2006). Os estudos de diversidade genética são importantes para o conhecimento da estrutura populacional das espécies. Para espécies raras e com riscos de extinção, este conhecimento é essencial para a formulação de estratégias eficientes de manejo e conservação de germoplasma *in situ* e *ex situ* (Milligan, 1994).

A estrutura genética de uma espécie pode ser definida como a distribuição da variabilidade genética entre e dentro de populações. Esta estrutura resulta da combinação entre mutação, migração, seleção e deriva genética, as quais definem a distribuição da variabilidade genética nas populações. Em populações naturais, a distribuição da variabilidade genética é influenciada pelo sistema de acasalamento, tamanho da população, distribuição geográfica e fluxo gênico (Hamrick, 1983), além de ser estruturada no tempo e no espaço.

Os parâmetros mais utilizados para quantificar a variação genética são as proporções de locos polimórficos dentro de espécies ( $P_e$ ) e dentro de

populações ( $Pp$ ) e a diversidade geral de espécie ( $He$ ) e de populações ( $Hp$ ) (Hamrick, 1994). A distribuição dessa variação dentro e entre populações pode ser estimada pelas estatísticas  $F$  de Wright ou  $G_{ST}$  de Nei. No entanto, a escala na qual a estrutura genética é considerada torna-se importante, pois diferentes padrões podem ser obtidos dependendo da importância relativa dos fatores que afetam a estrutura genética em determinada escala espacial. Modelos de autocorrelação espacial também podem ser usados para avaliar a estrutura genética de populações (Epperson, 1995; Slatkin, 1985).

Espécies arbóreas da floresta tropical apresentam alta proporção de locos polimórficos e elevados níveis de diversidade genética dentro de espécies. De maneira geral, a maior parte da variação genética é mantida dentro de populações e não entre elas (Hamrick, 1994) avaliando dez espécies arbóreas tropicais, verificou que a variação genética entre populações foi muito baixa ( $G_{ST} = 0,05$ ). Em outro estudo, *Cecropia obtusifolia* e *Acacia mexicanum* também apresentaram baixos níveis de variação entre populações, com valores de  $F_{ST}$  iguais a 0,029 e 0,040, respectivamente (Alvarez-Buylla & Garay, 1994; Eguiarte et al., 1992). Por outro lado, Moraes (1993), estudando a variabilidade genética de duas populações de aroeira (*Myracrodruon urundeuva*), verificou, para as duas populações, baixa taxa de fecundação cruzada, ocasionando expressiva taxa de endogamia.

A preservação da diversidade genética, tanto dentro como entre populações naturais de uma determinada espécie, é o principal objetivo da biologia da conservação (Hamrick *et al.*, 1991). Isto significa que, para que os recursos genéticos sejam conservados é importante que se entenda como a variabilidade é distribuída e quais as características do ambiente ou da espécie

que influenciam esta distribuição (Hamrick, 1983 citado em Kageyama *et al.*, 1989). Tais informações podem ser empregadas para o estabelecimento de populações representativas dos recursos genéticos de uma dada espécie, visando sua utilização em programas de conservação. Assim, se o tamanho de uma população é substancialmente reduzido, pode-se ter como conseqüências genéticas, fenômenos tais como depressão por endocruzamento e/ou diminuição da variabilidade, o que por sua vez afetará o valor adaptativo geral da população e o seu potencial adaptativo (Frankham e Ralls, 1998; Saccheri *et al.*, 1998). Como resultado, o tamanho efetivo da população irá declinar, podendo ocorrer a extinção da população. Portanto, a informação sobre a diversidade genética e/ou estrutura são extremamente importantes antes que decisões sobre manejo sejam adotadas (Gaudeul *et al.*, 2000).

Em uma revisão sobre dados isoenzimáticos em mais de 400 espécies de plantas, Hamrick *et al.* (1991) mostraram que espécies de plantas perenes de fertilização cruzada, polinizadas pelo vento apresentam uma variabilidade maior do que espécies com outros tipos de fertilização. Todavia, espécies anuais que se reproduzem por autofecundação mantêm menor variabilidade genética dentro populações do que entre populações, contrastando com as plantas com fertilização cruzada pelo fato deste comportamento afetar o potencial evolutivo de uma espécie, a diversidade genética dentro de populações é freqüentemente usada como um indicador indireto do risco de extinção (Gaudeul *et al.*, 2000).

Outro fator de grande importância que afeta a variação genética e sua distribuição entre e dentro de populações, é o sistema de acasalamento da espécie. O sistema de acasalamento determina o modo de transmissão dos

genes de uma geração para outra, o que pode ser por autofecundação, fecundação cruzada ou misto. A taxa de cruzamento pode influenciar no grau de isolamento entre demes de uma população contínua devido ao seu efeito sobre a área de vizinhança, pois baixas taxas de cruzamento ( $t$ ) reduzem a área de vizinhança, enquanto que para  $t=1$  essa área é máxima (Crawford, 1984).

A relação entre o sistema de acasalamento e a deriva genética, principalmente no que diz respeito à depressão por endogamia, é uma importante questão a ser considerada na conservação de recursos genéticos, pois populações pequenas geralmente sofrem endogamia. Endogamia significa o acasalamento de indivíduos que são relacionados por ascendência (Falconer, 1987), ou seja, diz respeito a homozigotos que possuem alelos idênticos por ascendência. Altos níveis de endogamia não resultam necessariamente em depressão, pois a depressão por endogamia depende principalmente de mecanismos genéticos e da história de vida da espécie (Barret & Kohn, 1991; Charlesworth & Charlesworth, 1987).

A endogamia leva à homozigosidade, o que geralmente causa perda de adaptabilidade. Os mecanismos que controlam a relação entre heterozigosidade e adaptabilidade têm sido objeto de intensiva pesquisa e ainda são muito discutidos. Muitas espécies animais e vegetais exibem heterose, na qual a maioria dos indivíduos heterozigotos tem melhor desempenho que os homozigotos. Existem duas hipóteses principais que explicam a heterose: a sobredominância, quando o heterozigoto por si só explica esse fenômeno; e a dominância, que sugere que a maioria dos



homozigotos endogâmicos expressa simplesmente uma alta proporção de alelos recessivos deletérios (Griffin, 1990), sendo por isso eliminados.

Na floresta tropical, a proporção de espécies arbóreas dióicas, ou hermafroditas é bastante elevada, o que dá idéia de que árvores tropicais são predominantemente de fecundação cruzada (Bawa, 1974; Bawa & Hadley, 1990). Para muitas espécies arbóreas tropicais, as estimativas da quantidade de cruzamento têm revelado altas taxas de cruzamento (Boshier et al., 1995; Eguiarte et al., 1992; O'Malley & Bawa, 1987; O'Malley et al., 1988), porém gêneros amplos mostram certa variação nas taxas de cruzamento de suas espécies (Moran et al., 1989). O gênero *Piper* é um dos que apresentam grande número de espécies (Gentry, 1982), possuindo espécies autógamas (*P. nigrum* – Martin & Gregory, 1962), mistas (*P. amalago* – Heywood e Fleming, 1986) e alógamas (*P. cernnun* – Mariot, 2000).

Em algumas espécies pioneiras foram encontrados baixos níveis de cruzamento, sugerindo que, no início da sucessão, os colonizadores apresentam sistemas de acasalamento altamente plásticos, sustentando a idéia da produção de sementes por um único indivíduo que coloniza uma clareira (Hamrick, 1994). Murawski et al. (1994), avaliando os efeitos do corte seletivo sobre a endogamia em *Shorea megistophylla*, verificaram que a taxa de cruzamento pode ser fortemente influenciada por fatores não genéticos, pois a redução na densidade populacional devida exploração foi associada com uma proporção significativamente maior de sementes produzidas por autofecundação (Murawski & Hamrick, 1991).

As conseqüências da endogamia em espécies florestais tropicais não são bem conhecidas, porém existem alguns dados de perda de vigor,

evidenciado em altura e produção de folhas (Moffett & Nixon, 1974). Evidências de depressão por endogamia foram observadas em *Acacia mangium* e em *Hevea brasiliensis* (Griffin, 1990).

A interação de forças genéticas, principalmente migração e seleção, afeta a distribuição da variação genética dentro de populações (Boyle et al., 1990). Diferenças significativas entre frequências alélicas de subpopulações de *Pinus ponderosa*, separadas por distâncias menores que 100 m, em um ambiente heterogêneo, foram observadas por Linhart et al. (1981). A heterogeneidade de ambientes pode afetar a distribuição da variabilidade genética dentro de uma população ou mesmo entre populações de uma mesma espécie. Nestes casos, diz-se que a variabilidade genética é estruturada no espaço, podendo ocorrer uma diferenciação genética a distâncias relativamente pequenas (Linhart et al., 1981; Knowles, 1984).

Então a variação genética é uma condição fundamental para que haja evolução. A seleção natural atua entre as variantes dentro das populações em relação à adaptação ao ambiente, proporcionando variação entre populações e, por fim, variação entre espécies (Torggler et al., 1995).

A conservação de espécies tem por base a manutenção dos níveis naturais de variabilidade genética nas populações (Yeoh et al., 1996). Frankel (1983) afirma que o conhecimento dos níveis e distribuição da variação genética dentro e entre populações é de fundamental importância para o estabelecimento de práticas conservacionistas efetivas e eficientes.

A genética de populações tornou-se uma ferramenta importante devido à sua finalidade de descrever a variação genética em populações e estudar os mecanismos de manutenção dessa variabilidade (Nei, 1987). Tal variabilidade

é introduzida continuamente nas populações por mutação ou migração de indivíduos de outras populações e é perdida por deriva genética, por endocruzamentos e, no caso de genes neutros, pela maior parte dos tipos de seleção natural (Nei, 1987).

A caracterização da variabilidade genética dentro de populações é efetuada a partir de medidas de diversidade intrapopulacional, como a porcentagem de locos polimórficos (P); o número médio de alelos por loco polimórfico (AP); o número médio de alelos observados (A); a heterozigose média esperada ( $H_e$ ) por loco e o número efetivo de alelos ( $A_e$ ), e a heterozigose média observada ( $H_o$ ) por loco (Solé-Cava, 2001; Oliveira, 2002).

Dentre as características que podem influenciar na constituição genética ressaltam-se: o tamanho efetivo da população, a distribuição geográfica das populações, o modo de reprodução, o sistema de cruzamento, o mecanismo de dispersão de sementes e o tipo de comunidade em que a espécie habitualmente ocorre (Hamrick, 1983).

Em populações naturais, os estudos de variação genética envolvem duas questões básicas (Hamrick, 1983; Loveless & Hamrick, 1984; Kageyama, 1987): i) descrever os níveis de variação genética mantidos dentro das populações ou espécies e ii) descrever o modo como a variação genética é partilhada dentro e entre as populações.

Essa última é de particular interesse para a conservação dos recursos genéticos e fundamental para o manejo racional dos recursos de populações naturais, pois fornece matéria-prima para mudanças evolutivas futuras e níveis diferentes de variação em diferentes populações podem fornecer evidência de eventos evolucionários no passado (Weir, 1990).

## 2.2. Endogamia

A probabilidade que dois indivíduos possuam num determinado loco alelos que são cópia de um gene presente num ancestral (alelos idênticos) é denominado de coeficiente de endogamia (**F**) e, numa geração, é igual a **1/2N**, sendo **N** o número de indivíduos da população. Na prática, o coeficiente de endogamia mede a percentagem de locos em homozigose num determinado indivíduo, ou a percentagem de indivíduos numa população que são homozigotos para um determinado loco. Observa-se que se trata de uma homozigose a mais, pelo fato do indivíduo ser endogâmico, isto é filho de progenitores geneticamente aparentados. Evidentemente outros indivíduos da população poderão apresentar locos em homozigose, mas somente os indivíduos geneticamente aparentados possuirão alelos idênticos por descendência e, portanto, terão uma maior probabilidade de serem homozigotos num determinado loco. O valor do coeficiente de endogamia numa população constituída por N indivíduos, numa determinada geração, é calculado pela fórmula:  $F_t = 1 - (1 - \Delta F)^t$ , onde **t** é número de gerações consideradas, e  $\Delta F$  é a taxa de endogamia, ou incremento constante da endogamia a cada geração, calculada pela fórmula  $\Delta F = 1/2N$ . Assim como a deriva genética, a endogamia leva a um aumento da freqüência dos homozigotos, às custas da freqüência dos heterozigotos. As freqüências dos genótipos em populações endogâmicas são dadas pelas expressões:

$$A_1A_1: p_0^2 + p_0q_0F$$

$$A_1A_2: 2p_0q_0 - 2p_0q_0F$$

$$A_2A_2: q_0^2 + p_0q_0F$$

A fórmula apresentada para o cálculo de  $F_t$  permite calcular o coeficiente de endogamia médio de uma população. Entretanto, em certos casos é interessante calcular o coeficiente de endogamia de um determinado indivíduo. Nesse caso é necessário conhecer a genealogia do indivíduo, para verificar se na sua ascendência há indivíduos endogâmicos. A fórmula empregada é  $F_x = \Sigma (1/2)^{n_1+n_2+1}$  onde  $n_1$  representa o número de gerações que ocorrem entre um dos progenitores do indivíduo considerado ( $x$ ) e o ancestral, e  $n_2$  o número de gerações entre o outro progenitor e o ancestral. Quando há mais de um ancestral comum, os valores de  $F$  encontrados em relação a cada um devem ser somados e, quando o ancestral comum é por sua vez endogâmico, o valor final de  $F$  deve ser multiplicado pelo coeficiente de endogamia do ancestral (Falconer, 1987)

A endogamia com a seleção causa uma diminuição da adaptação, denominada de depressão endogâmica. Há um declínio da viabilidade e da fecundidade, conseqüência do fato de que muitos genes recessivos prejudiciais se tornam homozigotos e, portanto, passam a atuar no organismo. A depressão endogâmica está associada com a presença de alelos deletérios e letais em genótipos homozigóticos. Muitos alelos recessivos permanecem ocultos em condições heterozigotas nas populações naturais (Allard, 1971).

Além dos acasalamentos entre parentes, podem ocorrer outros tipos de acasalamentos não ao acaso (endogamia no sentido amplo). Eles não afetam o genoma inteiro, e são chamados de acasalamentos associativos. Quando um indivíduo escolhe um parceiro fenotipicamente semelhante, o acasalamento é positivo, e quando escolhe um parceiro fenotipicamente diferente o acasalamento é negativo. O acasalamento positivo aumenta a homozigosidade

do alelo envolvido, enquanto o negativo aumenta a heterozigidade. Os locos não envolvidos permanecem em equilíbrio de Hardy-Weinberg (Miranda, 2001). Qualquer que seja a forma de endogamia, apenas as freqüências genótípicas são afetadas, enquanto as freqüências gênicas permanecem constantes. Como já foi dito, normalmente uma população natural não é contínua, mas se apresenta subdividida em unidades menores, onde ocorre deriva genética, causando uma diminuição na freqüência de heterozigotos. Neste caso a média das freqüências dos heterozigotos em todas as subpopulações será menor do que houvesse uma única população panmítica (de acasalamentos ao acaso). Esta redução na freqüência de heterozigotos mede o grau de subdivisão de uma população, e é denominado de efeito Wahlund. Um valor aproximado desse grau de subdivisão é obtido pela fórmula:  $F_{ST} = \frac{s^2 q}{pq}$  onde **p** e **q** são as médias das freqüências alélicas nas várias subpopulações, e  $s^2 q$  é a variância das freqüências alélicas nessas subpopulações (Falconer, 1987).

### 2.3. Seleção divergente

O teorema da evolução através da seleção natural é baseado nas seguintes premissas: as espécies têm mais descendentes do que aqueles que podem sobreviver e reproduzir-se; diferentes organismos têm diferentes capacidades de sobreviver e reproduzir-se (reprodução diferencial); e parte da variação na capacidade de sobrevivência e reprodução é hereditária.

Estas premissas traduzem-se, na prática, no fato de certos genótipos estarem mais adaptados a um dado ambiente que outros (maior "fitness"- maior capacidade de sobrevivência e reprodução num dado ambiente) deixando,

assim, mais descendência apta a sobreviver e ao longo do tempo, as frequências alélicas modificam-se de modo que a população está cada vez mais adaptada. A seleção natural é fruto da eficácia reprodutiva diferencial dos distintos genótipos como consequência do seu grau de adaptação ao ambiente. O número provável de descendentes de cada genótipo na geração seguinte é a expressão do seu valor adaptativo. A seleção é a medida da diferença entre a frequência relativa dos descendentes prevista pela lei de Hardy-Weinberg e a frequência observada (Tave, 1993).

A seleção pode, pois ocorrer de vários modos afetando, como se referiu a fertilidade ou o sucesso reprodutivo. A seleção tem dois efeitos básicos na variação genética. O primeiro ocorre quando favorece um alelo em particular podendo conduzir à redução da variação genética e, conseqüentemente, à homozigose do alelo favorecido. O segundo ocorre quando não favorece um alelo em particular, podendo manter a presença de dois ou mais alelos na população.

Para se compreender os efeitos da seleção na variação genética, devemos considerar o 'fitness' dos diferentes genótipos. O 'fitness' pode ser definido como a capacidade de os diferentes genótipos passarem alelos às gerações futuras. Geralmente o valor mais alto do 'fitness' é igual a 1,0, sendo todos os outros valores tomados em referência a este, embora, na realidade Tem-se um 'fitness' relativo, que é, geralmente, designado somente como 'fitness'.

Geração	Estádio no ciclo de vida	Frequências		
t	Gametas	A		a
t+1	Genótipos	AA	Aa	aa
	Freq. genótipos (zig.)	$p^2$	$2pq$	$q^2$
	Fitness	$W_{AA}$	$W_{Aa}$	$W_{aa}$
	Genótipos adultos	$p^2 W_{AA}$	$2pq W_{Aa}$	$q^2 W_{aa}$
t+1	Gametas	A		a
	Freq. gaméticas	$p^2 W_{AA} + (1/2)(2pq W_{Aa}) = p(p W_{AA} + q W_{Aa})$ $q^2 W_{aa} + (1/2)(2pq W_{Aa}) = q(p W_{Aa} + q W_{aa})$		
	Fitness médio	$W = p(p W_{AA} + q W_{Aa}) + q(p W_{Aa} + q W_{aa}) =$ $= p^2 W_{AA} + 2pq W_{Aa} + q^2 W_{aa}$		
	Freq. gaméticas	A		a
		$p' = p(p W_{AA} + q W_{Aa})/W$ $q' = q(p W_{Aa} + q W_{aa})/W$		
	Freq. alélicas	$Dp = p' - p = pq [p(W_{AA} - W_{Aa}) + q(W_{Aa} - W_{aa})]/W$		

A Seleção natural atua sobre indivíduos e, portanto, seu efeito pode ser modelado considerando os diferentes estágios do ciclo de vida de um organismo. A viabilidade diferencial dos genótipos poderá ser devida á sobrevivência do indivíduo ou dos gametas por ele produzidos. Assim, podemos distinguir dois níveis de seleção: a seleção gamética e a seleção zigótica (Welfare, 1986).

### 2.3.1. Seleção Gamética

Este modelo pode corresponder também ao modelo que estima os efeitos da seleção natural em populações haplóides.

Modelo:



	Genótipos		Total
	A	a	
Freq. gen. antes da seleção	<b>p</b>	<b>q</b>	<b>1</b>
Valor adaptativo	1	1-s	
Freq. gen. após seleção	p	q(1-s)	W= p+q-sq = 1-sq
Freq. gen. relativa	$p/W$	$q(1-s)/W$	

s = valor adaptativo

W = valor adaptativo médio da população

O valor adaptativo médio (average fitness) da população corresponde à fração sobrevivente de gametas da população após a seleção. Se o valor adaptativo médio (W) varia de  $0 < w < 1$ , então as frequências gênicas dos alelos A e a serão, respectivamente:

$$p' = p / 1-sq$$

$$q' = q (1-s) / 1-sq$$

Se a for letal então  $q=0$  e na próxima geração a frequência do alelo A será  $p=1$ , ou seja, estará fixado.

A mudança nas frequências gênicas pode ser expressa por:

$$\Delta q = q' - q = q (1-s) / 1-sq - q$$

$$= -sq (1-q) / 1 - sq$$

Os possíveis pontos de equilíbrio serão valores de  $q$  para  $\Delta q=0$ . Pela fórmula de  $\Delta q$ , podemos verificar que esses valores serão: Quando  $q=1$   $\Delta q = 0$  e quando  $q = 0$  também  $\Delta q = 0$ , ou seja, quando só existe "a", haverá sempre um decréscimo de gametas ocasionado pela seleção natural mas sua frequência sempre será 1. Quando não existe a também não haverá mudança de frequências gênicas. São esses os únicos pontos de equilíbrio para seleção gamética contra um gene deletério.

Utilizando o modelo de seleção gamética, podemos ainda estimar o número de gerações necessárias para a frequência de um gene deletério se reduzir de um valor inicial a um valor qualquer. Pressupondo  $s$  pequeno podemos ignorar o denominador para  $\Delta q$  e assim se considera-se  $q_0$  a frequência inicial e  $q_n$  a frequência final (na geração  $n$ ), pode-se escrever:

$$\Delta q = q_n - q_0 = sq_0 (1 - q_0)$$

### **2.3.2. Seleção Zigótica**

#### **2.3.2.1. Seleção parcial contra um gene recessivo deletério, ( $0 < w_{aa} < 1$ ).**

Em organismos diplóides, considerando um loco com dois alelos ( $A$  e  $a$ ) devemos considerar a ação da seleção natural sobre três genótipos ( $AA$ ,  $Aa$  e  $aa$ ). Nesse caso o efeito da seleção dependerá do grau de dominância.

	Genótipos			Total
	AA	Aa	aa	
Freq. genot. antes da seleção	$p^2$	$2pq$	$q^2$	<b>1</b>
valor adaptativo	1	1	1-s	
Freq. genot. após Seleção	p	2pq	$q^2(1-s)$	$W = p^2 + 2pq + q^2(1-s)$ $= 1 - sq^2$
Frequência Genotípica Relativa	$p^2/W$	$2pq/W$	$q^2(1-s)/W$	

$q'$  = freq. de homozigotos após seleção

$$q' = [q^2(1-s) + 1/2 \cdot 2pq] / 1 - sq^2$$

$$= [q^2 - sq^2 + pq] / 1 - sq^2$$

lembrar que  $p+q=1$  logo substituindo p por  $(1-q)$

$$= q(1-sq) / 1 - sq^2$$

$$\Delta q = q' - q$$

$$= -sq^2(1-q) / 1 - sq^2$$

A mudança nas frequências gênicas para uma seleção parcial contra um gene recessivo deletério pela fórmula de  $\Delta q$  indica que  $q_{n+1}$  sempre será menor que  $q_n$

Quando  $q$  é raro na população  $\Delta q = -sq^2$  e assim a mudança nas frequências gênicas por geração é muito baixa. Para valores maiores de  $q$  e  $s$  baixo as mudanças em  $q$  são maiores por geração e alcançam o máximo quando  $q=2/3$ .

Para valores de  $s$  baixo temos:  $\Delta q = -sq^2(1-q)$ .

**2.3.2.2. Seleção total contra um gene recessivo deletério (gene letal em homozigose)**

Para um gene recessivo letal em homozigose tem-se que:  $s = 1$  e  $w = 0$ .

Assim, o modelo se ajusta conforme a seguir.

	Genótipos			Total
	AA	Aa	aa	
Frequência genotípica Antes da Seleção	$p^2$	$2pq$	$q^2$	1
w	1	1	0	
Após Seleção	$p$	$2pq$	0	$W = p^2 + 2pq = 1 - q^2$
Frequência Genotípica Relativa	$p^2/W$	$2pq/W$	0	

$$q' = 0 + 1/2(2pq) / 1 - q^2$$

$$= q / 1 + q$$

$$\Delta q = [q / 1 + q] - q$$

$$= - q^2 / 1 + q$$

### 3. Material e Métodos

#### 3.1. Populações

O procedimento de simulação teve por finalidade gerar dados de populações, sob diversos sistemas de acasalamentos, com informações de vários locos que foram submetidos à análises, que facilitaram a interpretação dos dados a partir de certas condições previamente estabelecidas.

Foi utilizado o programa GENES (Cruz, 2001, 2006a, 2006b) ([www.ufv.br/dbq/genes/genes.htm](http://www.ufv.br/dbq/genes/genes.htm)) para a simulação dos dados nas seguintes situações:

Foram simuladas quatro populações base, com 200 indivíduos por população, e considerados 20 locos com até seis alelos por loco. Dessas quatro populações base, simularam-se gerações produzidas por autofecundação e por seleção divergente mantendo-se 200 indivíduos, 20 locos e até seis alelos por loco, em cada geração.

No caso de endogamia, simularam-se dados populacionais produzidos por seis gerações produzidas por autofecundações sucessivas de cada uma das três populações base simuladas, conforme mostrado na Figura 1.

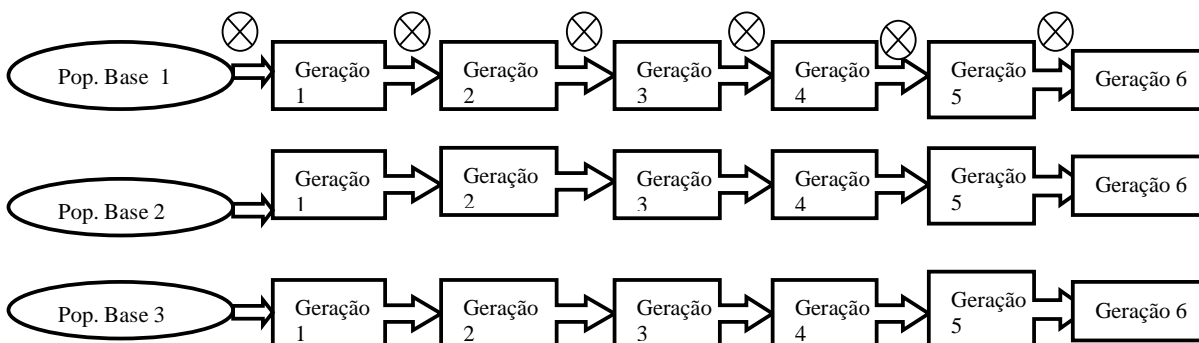


FIGURA 1. Esquema da simulação das populações submetidas a autofecundações sucessivas.

No caso de seleção divergente, simularam-se 20 gerações derivadas de seleção divergente, a partir da quarta população base, sendo dez gerações geradas com seleção a favor de um determinado alelo e dez gerações de seleção contra o mesmo alelo, utilizando-se um coeficiente de seleção de 0,2.

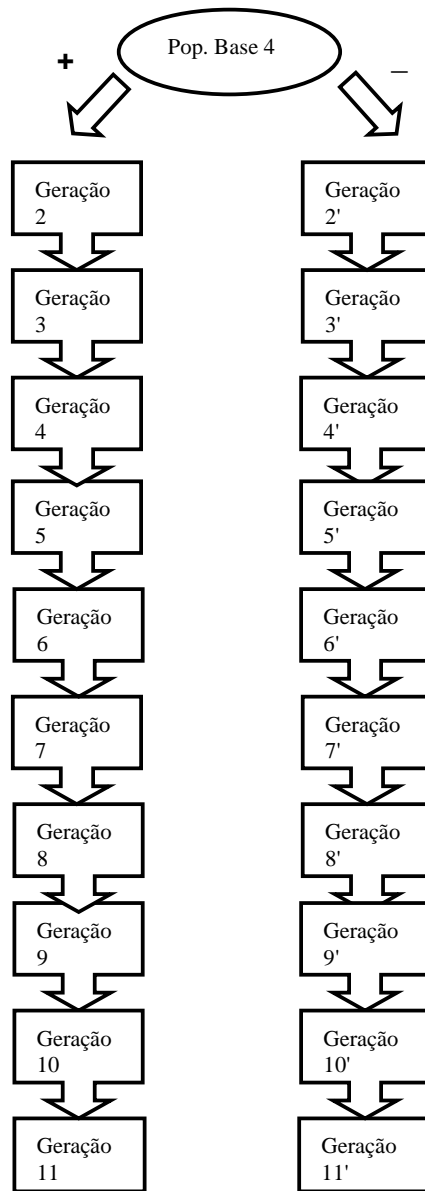


FIGURA 2. Esquema da simulação das populações submetidas a seleção divergente.

### 3.2. Metodologias

Foi utilizado o programa Genes (Cruz, 2001, 2006a, 2006b), disponível no endereço eletrônico ([www.ufv.br/dbg/genes/genes.htm](http://www.ufv.br/dbg/genes/genes.htm)), para fazer a avaliação da diversidade entre e dentro de populações e caracterização da variabilidade por meio do grau de heterozigose, Conteúdo de Informação Polimórfica (PIC), frequência alélica e genotípica.

Assim, foi utilizada a análise biométrica de *Diversidade Entre e Dentro de Populações*; dentro do aplicativo Genes, adotando-se vários procedimentos para estimar variação genética das populações.

As populações base foram designadas por  $P_1$ ,  $P_2$ ,  $P_3$ ,  $P_4$ , as gerações de autofecundação denotadas por  $P_{ij}$ , sendo  $i = 1,2,3$  e  $j = 1,2,3,4,5,6$ . No caso da seleção divergente as gerações foram denotadas por  $P_{ij}$  sendo  $i = 4$  e  $j = 2,3,4,5,6,7,8,9,10,11$ (seleção a favor);  $j' = 2',3',4',5',6',7',8',9',10',11'$ (seleção contra).

Neste estudo foi testada a eficiência de diferentes procedimentos biométricos dentre eles as estatísticas  $G_{ST}$ ,  $F_{ST}$ , e ANOVA de frequência gênica, em detectar diferenciação entre populações simuladas sob endogamia e seleção divergente.. Sabe-se que esta diferenciação no caso da endogamia ocorre apenas em nível genotípico, de forma que as gerações avançadas por autofecundação apresentam aumento de frequência de homozigotos em relação á de heterozigotos, e não apresentam diferença de sua frequência gênica em relação as populações iniciais.

No caso da seleção divergente, ocorre diferenciação em nível alélico, de forma que as populações submetidas a este processo apresentam diferença na sua frequência gênica com o avanço das gerações.

Foram adotadas as seguintes metodologias para descrever o nível de diferenciação entre populações:

### **3.2.1. Diversidade de Nei (1973):**

A medida da diversidade genética elaborada por Nei (1973, 1975 e 1978) é baseada na heterozigosidade (H) gênica ou alélica. Sua partição hierárquica permite estimar um componente de diversidade entre e outro componente de diversidade dentro das unidades experimentais (populações, sub-populações, demes, etc).

Segundo Nei (1973, 1975), considerando uma população subdividida em  $g$  subpopulações, com  $p_{ijk}$  sendo a frequência do  $k$ -ésimo alelo, do  $j$ -ésimo loco, na  $i$ -ésima população pode-se obter, para estas subpopulações medidas de identidade gênica (igual ao complemento aritmético da diversidade gênica), da heterozigosidade e da diversidade genética. Segundo Robinson (1998), as expressões para cálculo da diversidade apresentadas por Nei podem ser aplicadas a diferentes níveis da classificação hierárquica, como populações dentro de uma região geográfica, subpopulações dentro de populações, indivíduos dentro de subpopulações, etc, utilizando-se, em cada caso, as frequências alélicas correspondentes da categoria em questão.



### a) Medidas de identidade genética

A identidade genética na  $i$ -ésima subpopulação, para um particular loco, é dada por:

$$J_i = \sum_{k=1}^{a_i} p_{ijk}^2$$

A identidade genética entre a  $i$ -ésima e a  $i'$ -ésima subpopulações é dada por:

$$J_{ii'} = \sum_{k=1}^{a_i} p_{ijk} p_{i'jk}$$

A partir destes valores podem ser estabelecidas as seguintes estatísticas:

#### *Identidade dentro de subpopulações*

A identidade genética total dentro das subpopulações, para um loco, é dada por:

$$J_{IS} = \sum_{i=1}^g J_i = \sum_{i=1}^g \sum_{k=1}^{a_i} p_{ijk}^2$$

e o valor médio é denotado por:

$$\bar{J}_{IS} = \frac{J_{IS}}{g}$$

#### *Identidade entre subpopulações*

A identidade genética total entre todos os pares de subpopulações, para um loco, é dada por:

$$J_{ST} = \sum_{i=1}^g \sum_{i' < i}^g J_{ii'} = \frac{1}{2} \sum_{i=1}^g \sum_{i' \neq i}^g J_{ii'}$$

e o valor médio é denotado por:

$$\bar{J}_{ST} = \frac{2J_{ST}}{g(g-1)}$$

#### *Identidade total das subpopulações*

$$J_{IT} = \sum_i J_i + \sum_{i \neq 1}^g \sum_{i'}^g J_{ii'} = J_{IS} + 2J_{ST}$$

e o valor médio é dado por:

$$\bar{J}_{IT} = \frac{J_{IT}}{g^2} = \frac{1}{g} \bar{J}_{IS} + \frac{g-1}{g} \bar{J}_{ST}$$

## b) Medida de Heterozigosidade

Nei (1978) apresenta as expressões para o cálculo da diversidade (comumente denominada de heterozigosidade esperada) de uma população. Para um único loco, de uma população de acasalamento ao acaso, a heterozigosidade é definida como:

$$h_{ij} = 1 - \left( \sum_{k=1}^{a_j} p_{ijk}^2 \right)$$

em que  $p_{ijk}$  é freqüência do k-ésimo alelo, para o j-ésimo loco que apresenta  $a_j$  alelos.

Para múltiplos locos, calcula-se a heterozigosidade média de uma população  $i$  ( $H$ ) que é a média aritmética dos valores de  $h$  sobre todos os locos, ou seja:

$$H_i = \frac{1}{L} \sum_{j=1}^L h_{ij}$$

em que  $h_{ij}$  é estimativa de heterozigosidade no j-ésimo loco e  $L$  é o número de locos amostrados.

Em uma população em equilíbrio de Hardy-Weinberg,  $h$  é igual à proporção esperada de heterozigotos. Porém nos organismos e, ou, nas situações em que a proporção de heterozigotos não possa ser definida conforme as suposições de equilíbrio, a medida não deve ser chamada de heterozigosidade, devendo ser compreendida apenas como uma medida de variabilidade genética e chamada de índice de heterogeneidade ou índice de diversidade genética (Torggler et al. 1995).

Para uma subpopulação, tem-se:

$$H_i = 1 - J_i$$

$$H_{ii'} = 1 - J_{ii'}$$

A partir destes valores podem ser estabelecidas as seguintes estatísticas:

#### *Heterozigose dentro de subpopulações*

A heterozigose genética total dentro das subpopulações, para um loco, é dada por:

$$H_{IS} = \sum_{i=1}^g H_i = g - J_{IS}$$

e o valor médio é denotado por:

$$\bar{H}_{IS} = \frac{H_{IS}}{g} = 1 - \bar{J}_{IS}$$

#### *Heterozigose entre subpopulações*

A heterozigose genética total entre todos os pares de subpopulações, para um loco, é dada por:

$$H_{ST} = \sum_{i=1}^g \sum_{i' < i}^g H_{ii'} = \frac{g(g-1)}{2} - J_{ST}$$

e o valor médio é denotado por:

$$\bar{H}_{ST} = \frac{2H_{ST}}{g(g-1)} = 1 - \bar{J}_{ST}$$

#### *Heterozigose total das subpopulações*

A heterozigose genética total é dada por:

$$H_{IT} = \sum_{i=1}^g H_i + \sum_{i=1}^g \sum_{i' \neq i}^g H_{ii'} = H_{IS} + 2H_{ST}$$

Define-se a heterozigose média das subpopulações pela expressão:

$$\bar{H}_{IT} = \frac{H_{IT}}{g^2} = \frac{1}{g}\bar{H}_{IS} + \frac{g-1}{g}\bar{H}_{ST}$$

ou

$$\bar{H}_{IT} = \frac{1}{g}(1 - \bar{J}_{IS}) + \frac{g-1}{g}(1 - \bar{J}_{ST}) = 1 - \bar{J}_{IT}$$

### c) Medida de diversidade

A diversidade genética ( $D_{ii'}$ ) entre a  $i$ -ésima e a  $i'$ -ésima subpopulações é estimada por:

$$D_{ii'} = H_{ii'} - \frac{H_i + H_{i'}}{2}$$

ou

$$D_{ii'} = \frac{J_i + J_{i'}}{2} - J_{ii'}$$

Como trata-se de diversidade, tem-se:

$$D_{ii} = 0 \quad \text{e} \quad D_{ii'} = D_{i'i}$$

#### *Diversidade dentro de subpopulações*

Como  $D_{ii}=0$ , tem-se

$$D_{IS} = \sum_i D_{ii} = 0$$

#### *Diversidade entre subpopulações*

$$D_{ST} = \sum_{i>} \sum_{i'} D_{ii'} = \sum_{i>} \sum_{i'} \left( \frac{J_i + J_{i'}}{2} - J_{ii'} \right) = \frac{g-1}{2} \sum_{i=1}^g J_i - \sum_{i=1}^g \sum_{i>} J_{ii'}$$

$$D_{ST} = \frac{g-1}{2} J_{IS} - J_{ST}$$

e

$$\bar{D}_{ST} = \frac{2}{g(g-1)} D_{ST} = \bar{J}_{IS} - \bar{J}_{ST}$$

### *Diversidade total das subpopulações*

A diversidade total, computada todas as populações, é denotada por  $D_{IT}$  e calculada por meio de:

$$D_{IT} = \sum_i D_{ii} + \sum_{i \neq i'} \sum_{i'} D_{ii'} = D_{IS} + 2D_{ST} = 2D_{ST}$$

A diversidade média, envolvendo todas as subpopulações, é dada por:

$$\bar{D}_{IT} = \frac{D_{IT}}{g^2} = \frac{g-1}{g} \bar{J}_{IS} - \frac{g-1}{g} \bar{J}_{ST} = \bar{J}_{IS} - \left( \frac{1}{g} \bar{J}_{IS} - \frac{g-1}{g} \bar{J}_{ST} \right)$$

$$\bar{D}_{IT} = \frac{D_{IT}}{g^2} = \bar{J}_{IS} - \bar{J}_{IT}$$

De outra forma,

$$\bar{D}_{IT} = \frac{2D_{ST}}{g^2} = \frac{g-1}{g} \bar{D}_{ST}$$

Lembrando que  $\bar{J}_{IS}$  é identidade genética média dentro de subpopulações,  $\bar{J}_{IT}$  é a identidade média geral e  $\bar{D}_{IT}$  é diversidade genética total das subpopulações, incluindo comparações de subpopulações com elas próprias (apesar de  $D_{ii'}$  ser nulo).

### *Decomposição das heterozigosidade total $\bar{H}_{IT}$ e média entre populações $\bar{H}_{ST}$*

A heterozigosidade média da população  $\bar{H}_{IT}$  pode ser decomposta considerando que:

$$\bar{D}_{IT} = \bar{J}_{IS} - \bar{J}_{IT} = (1 - \bar{H}_{IS}) - (1 - \bar{H}_{IT})$$

logo,

$$\bar{D}_{IT} = \bar{H}_{IT} - \bar{H}_{IS}$$

De forma que

$$\bar{H}_{IT} = \bar{D}_{IT} + \bar{H}_{IS}$$

Assim a heterozigosidade da população total (conjunto das subpopulações analisadas) pode ser decomposta em diversidade genética ( $\bar{D}_{IT}$ ) e heterozigosidade genética média dentro de subpopulações ( $\bar{H}_{IS}$ ).

Sabe-se que:

$$\bar{H}_{IT} = \frac{1}{g}\bar{H}_{IS} + \frac{g-1}{g}\bar{H}_{ST} \quad \text{e} \quad \bar{D}_{IT} = \frac{g-1}{g}\bar{D}_{ST}$$

Logo,

$$\bar{H}_{IT} = \frac{1}{g}\bar{H}_{IS} + \frac{g-1}{g}\bar{H}_{ST} = \frac{g-1}{g}\bar{D}_{ST} + \bar{H}_{IS}$$

Então,

$$\bar{H}_{ST} = \bar{D}_{ST} + \bar{H}_{IS}$$

#### *Diferenciação entre subpopulações*

A magnitude relativa da diferenciação entre subpopulações pode ser medida por:

$$G = \frac{100\bar{D}_{ST}}{\bar{H}_{ST}} \quad \text{ou} \quad G_{ST} = \frac{100\bar{D}_{IT}}{\bar{H}_{IT}}$$

A medida  $G_{ST}$  é denominada de coeficiente de diversidade relativa entre grupos. Ela varia entre 0 e 1 e expressa a proporção da diversidade total explicada por diferenças entre os grupos. Matematicamente, esta medida equivale à estatística  $F_{ST}$  de Wright.

Nei (1978) propõe que estimativas não viesadas de  $H_i$  e  $H$ , quando o número ( $n$ ) de indivíduos amostrados for pequeno. Nesta situação deve ser utilizado:

$$\hat{h} = \frac{2n}{2n-1} \left[ 1 - \left( \sum_{k=1}^{a_j} p_{ijk}^2 \right) \right] = \frac{2n}{2n-1} h$$

e

$$\hat{H} = \sum_{j=1}^L \hat{h}_j / L$$

Sendo  $n$  é o número de indivíduos amostrados por loco, podendo ser variável de loco para loco e de população para população. Entretanto se ocorrer desvios significativos das proporções esperadas para o equilíbrio de Hardy-Weinberg, como em populações de autofecundação, as estimativas de  $\hat{h}$  devem ser obtidas pela expressão:

$$\hat{h} = \frac{n}{n-1} \left[ 1 - \left( \sum_{k=1}^{a_j} p_{ijk}^2 \right) \right]$$

As expressões para o cálculo da heterozigosidade total ( $H_T$ ) e do coeficiente de diversidade relativa entre grupos ( $G_{ST}$ ), corrigidas para o número de grupos avaliados, são:

$$\bar{H}'_{IT} = \bar{H}'_{IS} + D'_{IT}$$

e

$$G'_{ST} = \frac{100\bar{D}'_{IT}}{\bar{H}'_{IS}},$$

sendo

$$\bar{H}_s = \bar{n} \left[ 1 - \sum_i \bar{p}_i^2 - H_o / 2\bar{n} \right] / (\bar{n} - 1)$$

e

$$D'_{IT} = [n/(np - 1)]D_{IT} \text{ (Nei, 1987)}$$

### 3.2.2. Índice de Fixação – Wright (1951, 1978):

Em estudo de diferenciação genética de populações Sewall Wright (1951, 1978) introduziu um método para a partição do índice de fixação de uma população subdividida ( $F_{IT}$ ) em componentes devido ao acasalamento não casual dentro de populações locais ( $F_{IS}$ ) e à subdivisão da população ( $F_{ST}$ ).

#### Relação entre índices de fixação

A partir destes índices, Wright também estabeleceu a seguinte relação:

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

Os índices de fixação são úteis para se entender a estrutura genética e de melhoramento das subpopulações e o padrão de seleção associado com o polimorfismo alélico.

Estas estatísticas F, que expressam índices de fixação, foram redefinidas por Cockerham (1973) e relacionadas com o coeficiente de endogamia e de co-ancestralidade, como descrito a seguir:

$$F_{IS} = \frac{F_{IT} - F_{ST}}{1 - F_{ST}} = \frac{F - \theta}{1 - \theta}$$

$$F_{ST} = \frac{F_{ST} - F_{IS}}{1 - F_{IS}} = \frac{\theta - f}{1 - f}$$

$$F_{IT} = \frac{F_{IT} - F_{IS}}{1 - F_{IS}} = \frac{F - f}{1 - f} \quad \text{sendo}$$

$$F = F_{IT},$$

$$f = F_{IS}$$

e

$$\theta = F_{ST}$$



## Estimação dos índices de fixação

### *Por meio dos coeficientes de heterozigosidade*

Nei (1977) mostra que as estatísticas F de Wright podem ser definidas como razões entre estatísticas H (definidas por Nei, 1973, 1975), ao invés de correlações entre unidades gaméticas. Estas definições, segundo Nei (1977), são independentes do número de alelos envolvidos e da atuação da seleção natural. Os valores da heterozigosidade observada, esperada e total são obtidos a partir das informações mostradas na Tabela 1.

TABELA 1. Fórmulas para a estimação dos valores de heterozigose observada e heterozigose esperada, segundo Nei (1997)

População	A <sub>1</sub>	A <sub>2</sub>	...	A <sub>a</sub>	Observado	Esperado
1	p <sub>1j1</sub>	p <sub>1j2</sub>	...	p <sub>1ja</sub>	H <sub>o1</sub>	$H_{e1} = 1 - \sum_{k=1}^a p_{1jk}^2$
2	p <sub>2j1</sub>	p <sub>2j2</sub>	...	p <sub>2ja</sub>	H <sub>o2</sub>	$H_{e2} = 1 - \sum_{k=1}^a p_{2jk}^2$
...	...	...	...	...	...	...
G	p <sub>gj1</sub>	p <sub>gj2</sub>	...	p <sub>gja</sub>	H <sub>og</sub>	$H_{eg} = 1 - \sum_{k=1}^a p_{gjk}^2$
Média	$\bar{p}_{.j1}$	$\bar{p}_{.j2}$	...	$\bar{p}_{.jg}$		$H_T = 1 - \sum_{k=1}^a \bar{p}_{.jk}^2$

Neste caso tem-se:

$$F_{IS} = \frac{H_s - H_0}{H_s}$$

$$F_{ST} = \frac{H_T - H_S}{H_T}$$

$$F_{IT} = \frac{H_T - H_0}{H_T}$$

em que

$H_T$ : correspondem à diversidade genética (ou heterozigosidade) na população total, dada por:

$$H_T = 1 - \sum_{k=1}^{a_j} \bar{p}_{.jk}^2 \quad (\text{para o loco } j)$$

e 
$$\bar{p}_{.jk} = \sum_{i=1}^g w_i p_{ijk}$$

sendo

$p_{ijk}$  a frequência do alelo  $k$ , do loco  $j$ , na subpopulação  $i$ ;

$w_i$  o tamanho relativo da  $i$ -ésima população. Quando se compara populações com o mesmo número de indivíduos, ou se desconhece a proporcionalidade de indivíduos entre as populações, considera-se  $w_i = 1/g$  para todo  $i$ .

$H_S$ : correspondem à diversidade genética (ou heterozigosidade) esperada entre subpopulações, dada por:

$$H_S = 1 - \sum_{i=1}^g w_i \left( \sum_{k=1}^{a_j} p_{ijk}^2 \right)$$

$H_0$ : correspondem à diversidade genética (ou heterozigosidade) observada dentro de subpopulações.

$$H_0 = \sum_{i=1}^g w_i P_{ijkk'} = \sum_{i=1}^g w_i H_{oi}$$

em que

$P_{ijkk'}$  é a freqüência de heterozigoto  $A_k A_{k'}$  em relação ao loco  $j$  na população  $i$ .

Com dois alelos possíveis por loco e um número infinito de subpopulações, Wright mostrou que:

$$F_{ST} = \frac{S^2}{\bar{f}(1-\bar{f})}$$

em que

$\bar{f}$ : é a freqüência média de um dos alelos na população, dada por:

$$\bar{f} = \sum_{k=1}^{a_j} w_i p_{ijk}, \text{ para um dado loco } j.$$

$S^2$ : é a variância na freqüência de um dos alelos entre as demes.

Para se obter estimadores não viesados das heterozigosidades  $H_S$  e  $H_T$ , devem ser corrigidos para erros de amostragem. Assumindo que:

-  $N_i$  é o número de indivíduos diplóides amostrados ao acaso, na  $i$ -ésima subpopulação;

-  $p_{ijk}$  e  $P_{ijkk'}$ , as freqüências do alelo  $A_k$  e genótipo  $A_k A_{k'}$ , respectivamente,

na amostra e

-  $w_i = 1/g$

tem-se

$$\tilde{H}_0 = H_0 = 1 - \frac{\sum_{i=1}^g P_{ijkk'}}{g}$$

$$\tilde{H}_S = \frac{\tilde{N}}{\tilde{N}-1} \left[ 1 - \sum_{j=1}^L \sum_{k=1}^{a_j} p_{.jk}^2 - \frac{\tilde{H}_0}{2\tilde{N}} \right]$$

em que

$$p_{.jk}^{\bar{2}} = \frac{\sum_i p_{ijk}^2}{g}$$

$\tilde{N}$  = média harmônica de  $N_i$

$$\frac{g}{\tilde{N}} = \frac{1}{N_1} + \frac{1}{N_2} + \dots + \frac{1}{N_g}$$

$$\tilde{H}_T = 1 - \sum_{j=1}^L \sum_{k=1}^{a_j} p_{.jk}^2 + \frac{\tilde{H}_S}{\tilde{N}g} - \frac{\tilde{H}_0}{2\tilde{N}g}$$

em que

$$\bar{p}_{.jk} = \frac{\sum_i p_{ijk}}{g}$$

Se  $\tilde{N} > 30$ , seu efeito nas estimativas de  $\tilde{H}_S$  e  $\hat{h}_T$  será negligenciável, logo a correção para tamanho da amostra é necessária apenas quando  $\tilde{N}$  for pequeno.

No modelo de estrutura populacional de infinitas ilhas, Wright mostrou também que:

$$F_{ST} \approx \frac{1}{1 + 4Nm}$$

em que

$N$ : é tamanho da população e

$m$ : a taxa de migração.

Se  $F_{ST}$  for obtido de outra maneira esta relação permite estimar o fluxo gênico entre subpopulações por meio da expressão:

$$Nm = \frac{1}{4} \left[ \frac{1}{F_{ST}} - 1 \right].$$

Para um número arbitrário de alelos por loco, Slatkin e Barton (1989) mostrou que  $F_{ST}$  pode ser definido em termos de probabilidades de identidade por descendência:

$$F_{ST} = \frac{f_0 - \bar{f}}{1 - \bar{f}}$$

onde

$f_0$  : é a probabilidade de identidade por descendência de dois alelos escolhidos ao acaso de uma única deme

$\bar{f}$  : é a probabilidade de identidade de dois alelos escolhidos ao acaso da população inteira. Esta definição está implícita na definição de  $G_{ST}$  de Nei (1973).

### 3.2.3 Anova ( $F$ , $\emptyset$ , $f$ ):

A ANOVA de frequência gênica é Outro método de obter  $F_{ST}$ , apresentado por Slatkin e Barton (1989), é o estimador  $\theta$  ( $\emptyset$ ) de Weir e Cockerham (1984). O valor de  $\theta$  pode ser estimado por meio da análise de variância realizada a partir do seguinte modelo:

$$X_{ijk} = \mu + P_i + I/P_{ij} + G_{ijk}$$

em que:

$X_{ijk}$ : variável que identifica a presença de determinado alelo  $A_k$  no genótipo do  $j$ -ésimo indivíduo da  $i$ -ésima população;

$\mu$ : frequência média do alelo  $A_k$  nas populações estudadas;

$P_i$ : efeito da  $i$ -ésima população ( $i=1,2,\dots,g$ ) com  $P_i \sim (0, \sigma_p^2)$

$I/P_{ij}$ : efeito do  $j$ -ésimo indivíduo dentro da  $i$ -ésima população ( $j = 1, 2, \dots, N_i$ ) com

$$I/P_{ij} \sim (0, \sigma_i^2)$$

$G_{ijk}$ : efeito da presença ou ausência do  $k$ -ésimo alelo ( $k = 1, 2$ ) com

$$G_{ijk} \sim (0, \sigma_g^2)$$

TABELA 2. Esquema de análise de variância gênica

FV	GL	SQ	QM	E(QM)
Entre populações	$g-1$	SQP	QMP	$\sigma_g^2 + 2\sigma_i^2 + 2k\sigma_p^2$
Indivíduos/Populações	$\sum_{i=1}^g N_i - g$	SQI	QMI	$\sigma_g^2 + 2\sigma_i^2$
Alelos/Indivíduos	$\sum_{i=1}^g N_i$	SQG	QMG	$\sigma_g^2$
Total	$2N-1$			

$$k = \frac{1}{g-1} \left( \frac{\sum_{i=1}^g N_i - \frac{\sum_{i=1}^g N_i^2}{\sum_{i=1}^g N_i}}{\sum_{i=1}^g N_i} \right) \quad N = \sum_{i=1}^g N_i$$

As somas de quadrados são obtidas por meio de:

$$C = \frac{x^2}{2N}$$

$$SQP = \sum \frac{x_{i..}^2}{2N_i} - C$$

$$SQI = \frac{1}{2} \sum_{i=1}^g \sum_{j=1}^{N_i} x_{ij.}^2 - \sum \frac{x_{i..}^2}{2N_i}$$

$$SQG = \sum_{i=1}^g \sum_{j=1}^{N_i} \sum_{k=1}^2 x_{ijk}^2 - \frac{1}{2} \sum_{i=1}^g \sum_{j=1}^{N_i} x_{ij.}^2$$

Os estimadores dos componentes de variância são dados por:

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

$$\hat{\sigma}_i^2 = \frac{\text{QMI} - \text{QMG}}{2}$$

$$\hat{\sigma}_p^2 = \frac{\text{QMP} - \text{QMI}}{2k}$$

Para entendimento do significado dos componentes de variância algumas propriedades interessantes sobre a variável  $x_{ijk}$  devem ser apresentadas, ou seja:

a)  $E(x_{ijk})$

É dada por:

$$E(x_{ijk}) = 1P(x_{ij} = 1) + 0P(x_{ij} = 0) = 1p + 0(1-p) = p$$

b)  $E(x_{ijk}^2) = p_i$ , pois  $x_{ij}^2 = x_{ij}$

c)  $E(x_{ij}, x_{ij'})$

É dada por:

$$E(x_{ij}, x_{ij'}) = \frac{N_{ii}(1 \times 1) + N_{ij}(1 \times 0) + N_{ji}(0 \times 0)}{N} = \frac{N_{ii}}{N} = P_{ii}$$

d)  $E(x_{ij}, x_{i'j'})$

Numa população em que os indivíduos não são aparentados, é dado por:

$$E(x_{ij}, x_{i'j'}) = E(x_{ij})E(x_{i'j'}) = p_i^2$$

Em algumas situações deve-se imaginar que diferentes indivíduos podem não ser independentemente distribuídos. Nesta situação seria conveniente admitir que:

$$E(x_{ij}, x_{i'j'}) = P_{i/i}$$

sendo:

$P_{i/i}$  é a probabilidade de encontrar mesmo alelo  $i$  em dois indivíduos tomados ao acaso da população.

e)  $V(x_{ij})$

É dada por:

$$V(x_{ij}) = E(x_{ij}^2) - [E(x_{ij})]^2 = p_i - p_i^2 = p_i(1 - p_i)$$

f)  $Cov(x_{ij}, x_{i'j'})$

É dada por:

$$Cov(x_{ij}, x_{i'j'}) = P_{ii} - p_i^2$$

g)  $Cov(x_{ij}, x_{i'j'})$

É dada por:

$$Cov(x_{ij}, x_{i'j'}) = E(x_{ij}x_{i'j'}) - E(x_{ij})E(x_{i'j'}) = p_i^2 - p_i p_i = 0, \text{ admitindo } x_{ij} \text{ e } x_{i'j'}$$

independentes.

ou,

$$Cov(x_{ij}, x_{i'j'}) = E(x_{ij}x_{i'j'}) - E(x_{ij})E(x_{i'j'}) = P_{i/i} - p_i p_i = P_{i/i} - p_i^2$$

Se  $P_{i/i} = p_i^2$  então a covariância é nula. Entretanto, é possível admitir que:

$$P_{ii} = p_i^2 + p_i(1 - p_i)F$$

e

$$P_{i/i} = p_i^2 + p_i(1 - p_i)\theta$$

de forma que se tenha:

$$Cov(x_{ij}, x_{i'j'}) = p_i(1 - p_i)\theta$$

sendo  $\theta$  o coeficiente de coancestralidade.



Assim, tem-se:

$$E(\text{QMP}) = p(1-p)[(1-F)+2(F-\theta)+ 2k\theta]$$

$$E(\text{QMI}) = p(1-p)[(1-F)+2(F-\theta)]$$

$$E(\text{QMG}) = p(1-p)(1-F)$$

Logo, podem ser obtidos:

$$\hat{F} = \frac{\hat{\sigma}_p^2 + \hat{\sigma}_i^2}{\hat{\sigma}_p^2 + \hat{\sigma}_i^2 + \hat{\sigma}_g^2}$$

$$\hat{\theta} = \frac{\hat{\sigma}_p^2}{\hat{\sigma}_p^2 + \hat{\sigma}_i^2 + \hat{\sigma}_g^2}$$

$$\hat{f} = \frac{\hat{F} - \hat{\theta}}{1 - \hat{\theta}}$$

## 4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

### 4.1. Populações diferenciadas por autofecundações sucessivas

#### 4.1.1. Heterozigose, endogamia e Conteúdo de informação polimórfica (PIC).

As estimativas de heterozigose esperada, heterozigose observada, endogamia e conteúdo de informação polimórfica das 6 gerações resultantes estão apresentadas na Tabela 3.

TABELA 3. Estimativas de Heterozigose esperada ( $H_e$ ), Heterozigose observada ( $H_o$ ), Coeficiente de Endogamia (F) e conteúdo de informação polimórfica (PIC) em 6 gerações derivadas de autofecundações sucessivas em três populações base

Pop/Geração	$H_e$	$H_o$	F	PIC
P <sub>11</sub>	0,423	0,208	0,508	0,374
P <sub>12</sub>	0,422	0,094	0,776	0,373
P <sub>13</sub>	0,420	0,046	0,890	0,371
P <sub>14</sub>	0,420	0,021	0,949	0,371
P <sub>15</sub>	0,420	0,010	0,975	0,371
P <sub>16</sub>	0,419	0,005	0,988	0,371
P <sub>21</sub>	0,464	0,236	0,490	0,408
P <sub>22</sub>	0,458	0,116	0,676	0,403
P <sub>23</sub>	0,458	0,058	0,819	0,403
P <sub>24</sub>	0,460	0,029	0,919	0,404
P <sub>25</sub>	0,459	0,014	0,953	0,404
P <sub>26</sub>	0,458	0,007	0,975	0,403
P <sub>31</sub>	0,489	0,207	0,575	0,429
P <sub>32</sub>	0,492	0,097	0,803	0,432
P <sub>33</sub>	0,494	0,050	0,898	0,435
P <sub>34</sub>	0,494	0,023	0,953	0,435
P <sub>35</sub>	0,495	0,011	0,977	0,436
P <sub>36</sub>	0,495	0,006	0,987	0,435

O efeito das autofecundações sucessivas sob as 6 gerações pode ser visualizado nas Figuras 3, 4 e 5, respectivamente para as populações 1,2 e 3.

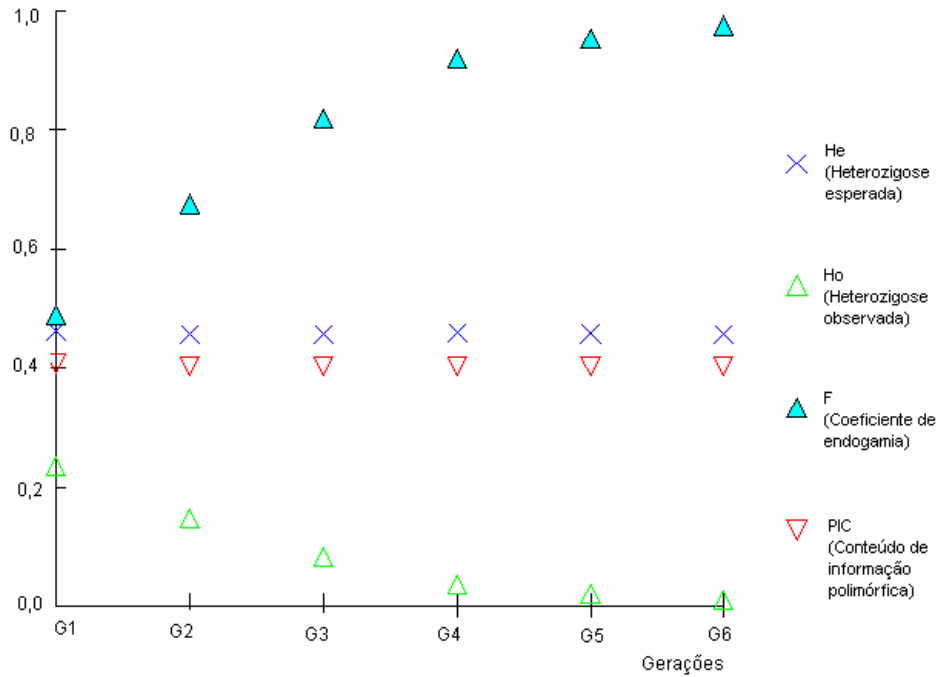


FIGURA 3 – Ilustração da diminuição dos valores da heterozigose observada ( $H_o$ ) em relação à heterozigose esperada ( $H_e$ ) e aumento do coeficiente de endogamia ( $F$ ) de geração em geração na população 1.

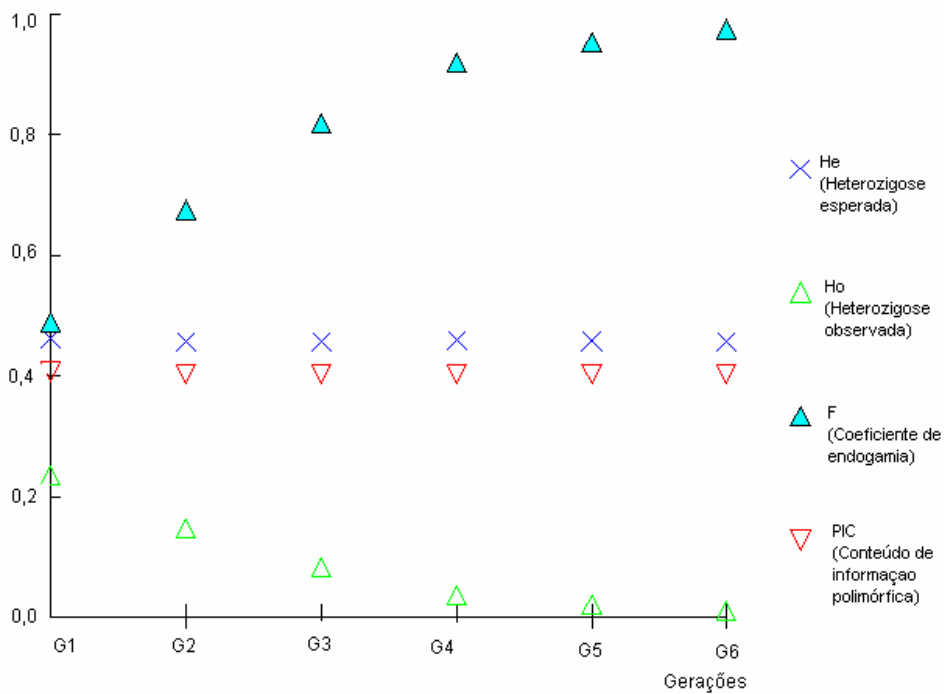


FIGURA 4 – Ilustração da diminuição dos valores da heterozigose observada ( $H_o$ ) em relação à heterozigose esperada ( $H_e$ ) e aumento do coeficiente de endogamia ( $F$ ) de geração em geração na população 2.

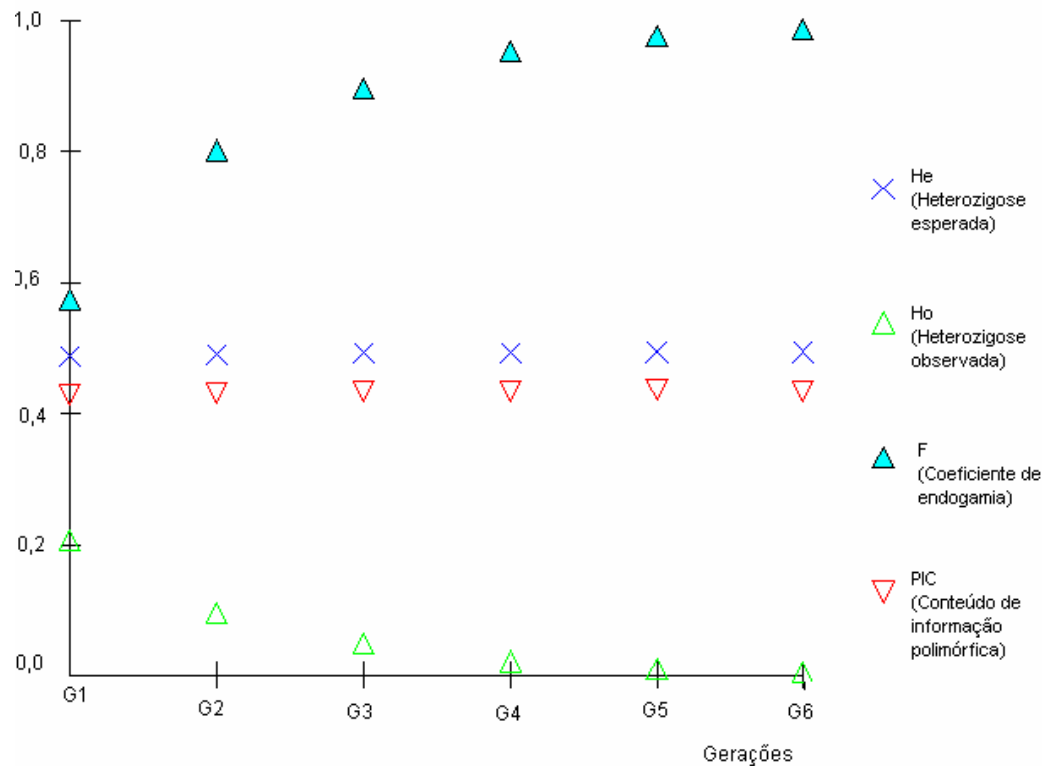


FIGURA 5 – Ilustração da diminuição dos valores da heterozigose observada ( $H_o$ ) em relação à heterozigose esperada ( $H_e$ ) e aumento do coeficiente de endogamia ( $F$ ) de geração em geração na população 3.

De modo geral, na Tabela 3, verifica-se que, com os avanços das gerações de autofecundação, houve tendência do índice de fixação (coeficiente de endogamia) aumentar e a riqueza genotípica destas populações decrescerem assim como sua heterozigosidade observada. Este fato foi observado nas 3 populações. Tais valores podem ser explicados pelo efeito da endogamia que atua provocando redução da quantidade de heterozigose e aumento da homozigose, como o passar das gerações. Assim, tem-se uma mudança nas freqüências genotípicas, ou seja, observa-se uma diferenciação ao nível dos genótipos nas populações, mas não das freqüências alélicas. Segundo Wright (1951), a endogamia ocorre em conseqüência da identidade dos gametas masculinos e femininos que se unem e é expressa pela correlação entre os valores gaméticos que formam a progênie derivada de uma população. Em uma população panmítica, onde ocorre o acasalamento ao acaso, esta correlação é

nula, porém em uma população endogâmica a correlação não é nula e é proporcional ao coeficiente de endogamia.

Falconer (1964) e Hartl & Clark (1989) definem endogamia como o acasalamento entre indivíduos que são relacionados por descendência, tendo como primeiro efeito uma mudança nas frequências genóticas de Hardy-Weinberg devido a um aumento na frequência de genótipos homocigóticos.

Espera-se que os valores de F na n - ésima geração produzida por autofecundação seja dado por:

$$F_n = 1 - (1/2)^n$$

Na Tabela 4 são apresentados os valores esperados para F

TABELA 4. Valores esperados para o coeficiente de endogamia F, em populações endogâmicas segundo Falconer (1964)

Geração (n)	0	1	2	3	4	5	6
F	0	0,5	0,75	0,875	0,9375	0,9687	0,9844

Com o avanço das gerações o valor de F aumenta gradualmente até alcançar valores muito próximos de 1. Para o caso das 3 populações analisadas, obtiveram-se valores de F muito similares a estes. Então, com o avanço das gerações foi observado um aumento notável da quantidade de endogamia nas 3 populações em estudo, evidenciado pelo aumento do coeficiente F, que permitiu, em termos de probabilidade, quantificar a endogamia de geração em geração, em cada uma das populações analisadas. Este aumento era esperado, devido ao fato de que as populações foram

submetidas a autofecundações contínuas que é um sistema regular geralmente usado para produzir rápida endogamia.

Borges e Yoshio (2001) fizeram estudos de uma população de *Calophyllum brasiliense*, estabelecida por 30 indivíduos adultos, 30 indivíduos jovens e 100 plântulas. Por meio de eletroforese de isoenzimas, foram obtidos 22 alelos distribuídos em 14 locos isoenzimáticos, sendo que 8 eram monomórficos e seis polimórficos. Foi encontrada uma heterozigosidade média observada para plântulas de 0,191, para jovens de 0,138 e para adultos de 0,141. A diversidade genética ou heterozigosidade média esperada foi maior que a heterozigosidade observada, mostrando também excesso de homozigotos. Também foi calculado o coeficiente de endogamia, com relação a todos os locos, o qual apresentou valor para plântulas de 0,084, para jovens de 0,264, e para adultos de 0,372, mostrando ser mais pronunciado nos adultos, sugerindo o efeito da endogamia na amostra destes indivíduos. Os valores aqui obtidos para endogamia, em populações obtidas por simulação, foram mais altos mostrando assim endogamia em altos níveis. Para o caso da heterozigose esperada os valores obtidos neste trabalho também foram maiores que a heterozigose observada para todas as populações.

O efeito da endogamia continuada também tem sido discutido na literatura, considerando apenas um gene, como pode ser visto analisando-se as probabilidades dos diferentes genótipos com autofecundação contínua (Tabela5).

TABELA 5. Probabilidades dos diferentes genótipos numa população com autofecundação contínua, segundo Falconer (1964)

Geração	Freq. genotípicas		
	AA	Aa	aa
0	D	H	R
1	D + H/4	H/2	R + H/4
2	D + 3H/8	H/4	R + 3H/8
...	...	...	...
Limite	D + H/2	0	R + H/2

Segundo Falconer (1960), a frequência de heterozigotos observada deve ser reduzida, à metade, a cada geração de autofecundação, e pode ser estimada por meio da seguinte expressão:

$$f(H_t) = \left(\frac{1}{2}\right)^t f(H_0)$$

em que:

$f(H_t)$  : frequência de heterozigotos após t gerações de autofecundações;

$f(H_0)$  : frequência inicial de heterozigotos.

Então, para as três populações em estudo seriam esperados os valores de heterozigose apresentadas na Tabela 6.

TABELA 6. Valores esperados de heterozigose (H), em populações sob autofecundações sucessivas segundo Falconer, (1960).

Populações	Gerações					
	1	2	3	4	5	6
1	0,208	0,104	0,052	0,026	0,013	0,006
2	0,236	0,118	0,059	0,029	0,014	0,007
3	0,207	0,103	0,051	0,025	0,012	0,006

Observa-se, pelos valores obtidos da Tabela 3, que os resultados são coerentes com os valores esperados para a frequência de heterozigotos apresentados, uma vez que há diminuição da frequência de heterozigotos, aproximadamente pela metade a cada geração nas três populações em estudo. Com o avanço das gerações, a redução na frequência de heterozigotos foi contínua (sempre se reduzindo à metade) até chegar a valores muito próximos de zero, na sexta geração em que o valor foi de aproximadamente 0,005. Redução similar foi apresentada pelas outras duas populações em estudo. Caso similar apresentou-se nas populações 2 e 3.

Segundo Souza Jr. (1987), a prática da autofecundação é largamente utilizada, por exemplo, em processos de melhoramento do milho, tanto na obtenção de linhagens para produção de híbridos como na avaliação de progênies S1 ou S2, no melhoramento de populações. No processo de autofecundações sucessivas, o nível de heterozigose é reduzido à metade a cada geração de autofecundação, a partir de um híbrido simples, de forma que na primeira geração de autofecundação, tem-se 50% de locos em homozigose; na segunda geração 75%; na terceira 87,5%; na quarta 93,75%; na quinta cerca de 96,88%; na sexta cerca de 98,44% e na sétima cerca de 99,22%. Na sétima geração de autofecundação, portanto quase 100% dos locos estão em



homozigose e, para fins de melhoramento, considera-se que as plantas já atingiram a homozigose.

Outra informação de importância para caracterizar a diversidade da população é o conteúdo médio de informação polimórfica (PIC) (Botstein et al., 1980) expresso por:

$$PIC = 1 - \sum_{i=1}^a p_i^2 - \sum_{i,j=1}^a \sum_{(i \neq j)} p_i^2 p_j^2$$

em que  $p_i$  é a frequência do  $i$ -ésimo alelo do loco estudado.

O valor de PIC fornece uma estimativa do poder discriminatório do marcador por considerar não somente o número de alelos por loco, mas também a frequência relativa desses alelos. De maneira geral os valores de PIC são inferiores aos obtidos para a heterozigosidade. No presente trabalho foram obtidos valores de PIC que não variaram com o avanço das gerações, evidenciando uma frequência relativa dos alelos iguais para todas as populações, ratificando uma similaridade genética muito grande entre as mesmas. Nestas populações seriam esperados valores de heterozigose e PIC, em função da quantidade de alelos que o loco apresenta. Considerando-se situações em que havia 2 a 6 alelos por loco (Tabela 7).

TABELA 7. Valores esperados máximos de heterozigose e conteúdo de informação polimórfica (PIC).

Numero de Alelos	2	3	4	5	6
Heterozigoto	0,5000	0,6666	0,7500	0,8000	0,8333
PIC	0,3750	0,5925	0,7031	0,7680	0,8101

No presente estudo, apresenta-se um valor baixo de  $H_e$  quando comparado com os valores esperados para  $H_e$  na tabela 7, devido a que as sucessivas autofecundações fazem com que ocorra a eliminação de genótipos em heterozigose, ou seja, com o avanço das gerações vão aumentando a frequência de locos em homozigose até alcançar a proporções muito altas, diminuindo assim a frequência de heterozigotos com o avanço das gerações. É importante destacar que, para este estudo, as estatísticas de  $H_e$  e PIC não foram eficientes em detectar a diferenciação entre duas populações originadas por autofecundação, devido a que estes valores são praticamente iguais entre a primeira e a sexta geração das populações analisadas, como esperado uma vez que estas estatísticas dependem unicamente da frequência alélica, que permanece inalterada neste sistema de acasalamento.

#### **4.1.2. Estatística de Nei (1973)**

A medida da diversidade genética elaborada por Nei (1973, 1975 e 1978) é baseada na heterozigosidade ( $H$ ) gênica ou alélica. Sua partição hierárquica permite estimar um componente de diversidade entre e outro componente de diversidade dentro das unidades experimentais (populações, sub-populações, demes, etc). Nei (1978) cita que a medida  $G_{ST}$  é denominada de coeficiente de diversidade relativa entre grupos. Ela varia entre 0 e 1 e expressa a proporção da diversidade total explicada por diferenças entre os grupos. Neste trabalho, a diferenciação genética, média, ao longo de 6 gerações de autofecundação, entre e dentro populações ( $G_{ST}$ ), foi estimada e os resultados estão descritos na Tabela 8.

TABELA 8. Estimativas do grau de diferenciação entre e dentro populações derivadas de sucessivas autofecundações, baseadas na estatística de Nei (1973).

população	Geração	Total	Dentro	Entre	Entre/total(GST)%
1	1 e 2	0,4231	0,4231	0,0001	0,0206
	1 e 3	0,4223	0,4222	0,0001	0,0274
	1 e 4	0,4221	0,4221	0,0002	0,0372
	1 e 5	0,4222	0,4222	0,0002	0,0412
	1 e 6	0,4219	0,4217	0,0002	0,0412
	2 e 3	0,4213	0,4213	0,0000	0,0046
	2 e 4	0,4211	0,4211	0,0000	0,0102
	2 e 5	0,4212	0,4211	0,0001	0,0148
	2 e 6	0,4209	0,4208	0,0001	0,0155
	3 e 4	0,4203	0,4203	0,0000	0,0037
	3 e 5	0,4203	0,4203	0,0000	0,0072
	3 e 6	0,4201	0,4203	0,0000	0,0075
	4 e 5	0,4201	0,4201	0,0000	0,0019
	4 e 6	0,4198	0,4198	0,0000	0,0022
	5 e 6	0,4198	0,4198	0,0000	0,0006
2	1 e 2	0,4615	0,4614	0,0001	0,0162
	1 e 3	0,4615	0,4614	0,0001	0,0254
	1 e 4	0,4622	0,4621	0,0001	0,0271
	1 e 5	0,4619	0,4618	0,0001	0,0291
	1 e 6	0,4614	0,4613	0,0001	0,0278
	2 e 3	0,4588	0,4588	0,0000	0,0101
	2 e 4	0,4595	0,4595	0,0001	0,0118
	2 e 5	0,4593	0,4592	0,0001	0,0134
	2 e 6	0,4588	0,4587	0,0001	0,0119
	3 e 4	0,4595	0,4594	0,0000	0,0042
	3 e 5	0,4592	0,4592	0,0000	0,0051
	3 e 6	0,4587	0,4587	0,0000	0,0051
	4 e 5	0,4599	0,4599	0,0000	0,0023
	4 e 6	0,4594	0,4594	0,0000	0,0031
	5 e 6	0,4591	0,4591	0,0000	0,0015
3	1 e 2	0,4909	0,4908	0,0001	0,0195
	1 e 3	0,4923	0,4921	0,0002	0,0381
	1 e 4	0,4922	0,4919	0,0002	0,0453
	1 e 5	0,4927	0,4924	0,0002	0,0489
	1 e 6	0,4926	0,4923	0,0002	0,0494
	2 e 3	0,4937	0,4936	0,0000	0,0077
	2 e 4	0,4935	0,4935	0,0001	0,0141
	2 e 5	0,4940	0,4939	0,0001	0,0165
	2 e 6	0,4939	0,4939	0,0001	0,0167
	3 e 4	0,4947	0,4947	0,0000	0,0033
	3 e 5	0,4952	0,4952	0,0000	0,0049
	3 e 6	0,4951	0,4951	0,0000	0,0059
	4 e 5	0,4950	0,4950	0,0000	0,0013
	4 e 6	0,4950	0,4949	0,0000	0,0027
	5 e 6	0,4954	0,4954	0,0000	0,0009

Pela Tabela 8, com base na estatística de Nei (1973), observou-se que, em média, a diferenciação genética em cada geração foi baixa para todas as populações, apresentando um valor máximo de  $G_{ST}$  de 0,0412 na população 1 entre as gerações 1 e 5, e entre 1 e 6. Resultados similares foram obtidos para as populações 2 e 3. Na população 2 o valor máximo  $G_{ST}$  foi de 0,0291 entre as gerações 1 e 5, e, finalmente, na população 3, obteve-se um  $G_{ST}$  máximo de 0,0494 entre as gerações 1 e 6.

Caso contrário acontece na diferenciação dentro das populações, pois apresentam valores mais altos, o máximo encontrado na população 1 foi de 0,4231 entre as gerações 1 e 2, na população 2 foi encontrado um valor máximo de 0,4621 entre as gerações 1 e 4, na população 3 o máximo valor foi de 0,4954 entre as gerações 5 e 6. Estes valores permitem determinar que a maior parte da diversidade genética encontrou-se dentro das populações. Também observou-se que estes valores de diversidade dentro das populações não variaram significativamente com o avanço das gerações, indicando uma similaridade genética entre as populações em estudo. Baseado nestes resultados é possível perceber que a estatística  $G_{ST}$  de Nei (1973) não foi eficiente em quantificar a intensidade, da diferenciação causada pelo efeito da endogamia. Resultado também esperado uma vez que a metodologia se baseia na heterozigosidade gênica da população, ou seja, da diferenciação a partir das frequências alélicas, as quais não são modificadas pela endogamia, por isso pode-se observar neste estudo que as populações são muito similares entre si, não havendo diferenciação entre elas, mas ao mesmo tempo, permite observar a diferenciação genotípica apresentada dentro das populações,

devido a que a endogamia ocasiona uma mudança na distribuição dos alelos nos distintos genótipos presentes na população.

Então, neste trabalho foi possível avaliar o grau de diferenciação dentro populações por meio da comparação da diferença da quantidade de indivíduos com diferentes genótipos que cada população possui, e não pela quantidade de diferentes alelos presentes nas mesmas, devido a que a endogamia não muda as frequências dos alelos. Neste caso poderiam ser utilizadas estatísticas baseadas nas próprias frequências genotípicas, para observar melhor a diferenciação entre as populações. Tendo em conta o anterior é possível dizer que, depois de testar a estatística  $G_{ST}$  nas populações em estudo, não se detectou diferença entre as mesmas, quanto às suas quantidades alélicas, havendo, portanto, indicativo de que as populações conservam estrutura genética similar.

Galdino *et al.* (2006), em estudo de diferenciação genética entre populações nativas de peixes *Pseudoplatystoma corruscas*, encontraram valores de  $G_{ST}$  variando de 0,030 a 0,112, *Leporinus elongatus* (0,1492) e *Hemisorubim platyrhynchos* (0,08), situadas no alto rio Paraná e reservatório de Itaipu. Segundo Wright (1978), valores de  $\theta$ , correspondente ao  $G_{ST}$ , de 0,00 a 0,05 indicam baixa diferenciação genética, valores de 0,05 a 0,15 indicam média diferenciação genética, e valores de 0,15 a 0,25 indicam alta diferenciação genética, portanto, os valores obtidos indicam que houve uma baixa diferenciação genética em *Pseudoplatystoma corruscas*, e uma diferenciação moderada em *Leporinus elongatus* e *Hemisorubim platyrhynchos*. Valores de baixa diferenciação genética foram encontrados neste trabalho entre as populações analisadas.

Magno et al. (2000), em estudos realizados sob o efeito do manejo na estrutura genética de populações de caixeta (*Tabebuia cassinoides*), em 17 locos polimórficos, encontraram, em estudos relativos à distribuição da variabilidade genética entre e dentro de populações, que aproximadamente 97% da variabilidade encontrou-se distribuída dentro das populações e 3% entre populações. Foi detectada a tendência de aumento na taxa de autofecundação na população manejada, com base no aumento do coeficiente de endogamia. Resultados similares aos encontrados neste trabalho, onde maioria da diversidade encontrou-se dentro das gerações, devido a autofecundações sucessivas.

A diversidade genética ( $G_{ST}$ ) média entre populações foi mínima ou seja muito próxima de zero, e sempre manteve-se estável com o avanço das gerações. O contrário foi observado para a diversidade genética média dentro das populações, que sempre foi elevada em todas as gerações. Isto também confirma o fato de que, com o passar do tempo, a endogamia ocorre de forma que a divergência genotípica é aumentada dentro das populações e a divergência gênica não é significativa entre as mesmas. Dentro de populações a heterozigose esperada é aumentada e manteve se estável após varias gerações de autofecundação, uma vez que a frequência alélica não se altera.

Mengistu et al. (2000) avaliaram a diversidade da gramínea invasora *Poa annua* L. no oeste do estado do Oregon, Utilizando 18 marcadores RAPD e quantificando 1357 indivíduos de 47 populações coletadas em 16 sítios diferentes e em 3 estações do ano (outono, inverno e primavera). Os autores relataram que grande proporção da diversidade total foi mais devida à diversidade dentro das populações (0,209) do que à diversidade entre

populações ( $G_{ST} = 0,146$ ). Neste trabalho, estimativas significativas como essas, de  $G_{ST}$ , não foram encontradas em nenhuma das populações em estudo.

#### **4.1.3. Estatística F de Wright (1951)**

Em relação às estimativas de diferenciação baseadas em  $F$  (índice de fixação), observam-se na Tabela 9 as estimativas dos valores médios dos índices de fixação ( $F_{IS}$ ), ( $F_{ST}$ ) e ( $F_{IT}$ ), conforme Wright, (1951).

TABELA 9. Estimativas de diferenciação entre populações derivadas de sucessivas autofecundações, baseadas na estatística do Índice de Fixação de Wright, (1951).

População	Geração	ho	Hs	Ht	Fis	Fst	Fit
1	1 e 2	0,1788	0,3679	0,3680	0,5141	0,0004	0,5143
	1 e 3	0,1555	0,3675	0,3677	0,5768	0,0007	0,5771
	1 e 4	0,1405	0,3681	0,3683	0,6183	0,0006	0,6185
	1 e 5	0,1328	0,3678	0,3680	0,6391	0,0006	0,6393
	1 e 6	0,1283	0,3676	0,3679	0,6512	0,0007	0,6514
	2 e 3	0,0848	0,3651	0,3652	0,7679	0,0001	0,7679
	2 e 4	0,0698	0,3657	0,3658	0,8093	0,0002	0,8093
	2 e 5	0,0620	0,3655	0,3655	0,8303	0,0002	0,8304
	2 e 6	0,0575	0,3653	0,3654	0,8426	0,0002	0,8426
	3 e 4	0,0465	0,3653	0,3653	0,8727	0	0,8727
	3 e 5	0,0387	0,3650	0,3651	0,8938	0,0001	0,8939
	3 e 6	0,0343	0,3649	0,3649	0,9061	0,0001	0,9061
	4 e 5	0,0237	0,3656	0,3657	0,9350	0	0,9350
	4 e 6	0,0193	0,3655	0,3655	0,9473	0,0001	0,9473
	5 e 6	0,0115	0,3652	0,3652	0,9685	0	0,9685
2	1 e 2	0,1934	0,4053	0,4054	0,5229	0,0003	0,523
	1 e 3	0,1594	0,4062	0,4064	0,6077	0,0003	0,6078
	1 e 4	0,1452	0,4072	0,4073	0,6433	0,0003	0,6434
	1 e 5	0,1385	0,4070	0,4071	0,6597	0,0002	0,6598
	1 e 6	0,1345	0,4068	0,4069	0,6694	0,0003	0,6695
	2 e 3	0,0885	0,4047	0,4047	0,7813	0,0001	0,7813
	2 e 4	0,0744	0,4056	0,4056	0,8166	0,0001	0,8166
	2 e 5	0,0676	0,4054	0,4055	0,8332	0,0001	0,8332
	2 e 6	0,0636	0,4052	0,4053	0,843	0,0001	0,843
	3 e 4	0,0404	0,4065	0,4065	0,9007	0	0,9007
	3 e 5	0,0336	0,4064	0,4064	0,9173	0	0,9173
	3 e 6	0,0296	0,4062	0,4062	0,9271	0	0,9271
	4 e 5	0,0195	0,4073	0,4073	0,9521	0	0,9521
	4 e 6	0,0155	0,4071	0,4071	0,9619	0	0,9619
	5 e 6	0,0087	0,4070	0,4070	0,9785	0	0,9785
3	1 e 2	0,1676	0,4208	0,4209	0,6016	0,0002	0,6017
	1 e 3	0,1341	0,4213	0,4214	0,6817	0,0002	0,6817
	1 e 4	0,1212	0,4217	0,4218	0,7125	0,0002	0,7125
	1 e 5	0,1161	0,4210	0,4211	0,7242	0,0002	0,7242
	1 e 6	0,1131	0,4208	0,4209	0,7311	0,0003	0,7312
	2 e 3	0,0805	0,4198	0,4199	0,8083	0,0001	0,8083
	2 e 4	0,0676	0,4202	0,4203	0,8391	0,0001	0,8391
	2 e 5	0,0625	0,4195	0,4195	0,8510	0,0001	0,8510
	2 e 6	0,0595	0,4193	0,4193	0,8581	0,0001	0,8581
	3 e 4	0,0341	0,4208	0,4208	0,9189	0	0,9189
	3 e 5	0,0290	0,4202	0,4203	0,9310	0	0,9310
	3 e 6	0,0260	0,4198	0,4198	0,9381	0,0001	0,9381
	4 e 5	0,0161	0,4204	0,4205	0,9616	0	0,9616
	4 e 6	0,0131	0,4202	0,4202	0,9688	0	0,9688
	5 e 6	0,0081	0,4195	0,4195	0,9809	0	0,9809



Observa-se na Tabela 9, com os avanços das gerações de autofecundação houve tendência de diminuição da heterozigose observada, enquanto a heterozigose esperada manteve-se estável. Também observou-se, que, com o passar das gerações, não houve uma diferenciação significativa entre as populações, cujo valor máximo de  $F_{ST}$  foi de 0,0007 na população 1 entre as gerações 1 e 3 e entre 1 e 6. Na população 2 o valor máximo de  $F_{ST}$  de 0,0003 para as gerações 1 e 2, 1 e 3, 1 e 4, 1 e 6. Já na população 3 observou-se um valor máximo de  $F_{ST}$  de 0,0003 entre as gerações 1 e 6, devido ao efeito da endogamia que neste caso vai a promover o aumento da heterozigose ao interior das populações.

Esta situação de baixa diferenciação entre as populações é similar à apresentada nos resultados obtidos com a estatística  $G_{ST}$  de Nei (1973), uma vez que a estatística  $F_{ST}$  também é baseada nas frequências gênicas da população, ou seja, o valor de  $F_{ST}$  aumenta à medida que a diversidade, medida pela diferença da frequência alélica, também aumenta. Neste caso, devido a que observou-se baixa diferenciação entre as populações, em razão da maior parte da diversidade encontra-se dentro das populações e não entre elas.

Depois de serem testadas ambas estatísticas nas populações em estudo, evidenciou-se que em nenhum dos dois casos apresentou-se uma diferenciação significativa entre as populações. Então é possível dizer que nenhuma das duas estatísticas mencionadas anteriormente são eficientes em detectar a diferenciação entre as populações que foram submetidas a autofecundações sucessivas.

Sebbann et al. (2000) analisaram os efeitos do manejo na variabilidade genética intrapopulacional de *Tabebuia cassinoides* (Bignoniaceae), através do estudo de treze locos enzimáticos, em uma população manipulada e uma população natural. Os autores observaram que o índice médio de fixação de alelos dentro das populações ( $F_{IS}$ ) e para o conjunto de populações ( $F_{IT}$ ) apresentaram valores positivos, altos e significativos (0,259 e 0,282), sugerindo alta endogamia. A divergência entre populações ( $F_{ST}$ ) foi baixa para a média dos locos (0,031), revelando que a maior parte da variabilidade genética (97%) é de natureza intrapopulacional. Os índices  $F_{ST}$ , obtidos, neste trabalho para a média dos locos foram muito baixos ainda, ou seja, com valores próximos de zero, confirmando que a variabilidade genética quase em sua totalidade encontra-se dentro das populações. Entretanto, os valores de  $F_{IT}$  aqui observados foram aumentando com o passar das gerações, e foram muito altos, percebendo-se uma alta quantidade de homozigotos. Oliveira et al. (2006) citam que os valores  $F_{IT}$  negativos indicam excesso de heterozigotos. Valores altos e positivos indicam excesso de homozigotos, que podem ser decorrente de endogamia advinda de autofecundação e cruzamento entre aparentados.

O índice de fixação dentro de populações ( $F_{IS}$ ) obtido neste estudo, foi aumentando gradualmente com o avanço das gerações até atingir valores muito próximos de 1 nas três populações em estudo, o que permite perceber um alto grau de endogamia, devido a autofecundação. Oliveira et al. (2006) obtiveram valores médios para o coeficiente de endogamia de ( $F_{IS}=0,305$ ) sendo o mais elevado de ( $F_{IS}=0,788$ ) revelando, portanto, que maior parte da diversidade genética encontra-se dentro das populações. Considerando estes

altos índices encontrados em tais literaturas, os índices aqui obtidos, evidenciam uma condição de desvio de panmixia das populações em geral, ou seja, os cruzamentos não são realmente aleatórios.

#### **4.1.4. ANOVA da frequência gênica**

Os componentes de variância podem ser usados para calcular uma série de estatísticas chamadas estatísticas phi ( $\Phi$ ), que resumem o grau de diferenciação entre divisões de população e são análogas às estatísticas F (Excoffier et al., 1992; Excoffier, 2001).

As Tabelas 10, 11 e 12 mostram o resultado da análise de variância, com as estimativas do coeficiente F equivalente à estatística  $F_{IT}$ , coeficiente f equivalente à estatística  $F_{IS}$  e coeficiente de diferenciação  $\Phi$  equivalente à estatística  $F_{ST}$ , em 20 locos entre as gerações 1 e 2, 5 e 6 e 1 e 6 obtidas por sucessivas autofecundações, a partir de 3 populações base. É importante mencionar que foram elegidas esses pares de gerações, para poder observar o efeito da endogamia e a diferenciação entre as populações, ao início do processo, num ponto médio e ao final do mesmo.

TABELA 10. Resultado da análise de variância, estimando coeficiente de fixação dentro das populações (f), coeficiente de fixação para conjunto de populações (F) e coeficiente de diversidade genética entre populações ( $\emptyset$ ), em 20 locos, entre gerações de autofecundações sucessivas, para a população 1

Geração	loco	(% s <sup>2</sup> )			f	$\emptyset$	F
		Pop	Ind/pop	Alelo/Ind			
1 e 2	1	0,04046	57,10638	33,29825	0,56701	0,00040	0,56835
	2	0,03640	52,38524	37,97878	0,52021	0,00036	0,52158
	3	0,03976	54,14617	36,25145	0,53748	0,00039	0,53892
	4	0,03970	58,29231	32,10477	0,57895	0,00039	0,57022
	5	0,03940	56,60736	33,70664	0,56293	0,00039	0,56398
	6	0,03775	52,90921	47,46835	0,52531	0,00037	0,52710
	7	0,03773	57,52084	32,85645	0,57143	0,00037	0,57267
	8	0,04277	51,84698	28,58080	0,51141	0,00042	0,51540
	9	0,03912	57,20042	25,19083	0,57480	0,00039	0,54907
	10	0,04298	51,13685	28,29298	0,51170	0,00042	0,51828
	11	0,03863	58,94368	41,44264	0,58557	0,00038	0,58716
	12	0,03938	57,96112	32,33269	0,57667	0,00039	0,57762
	13	0,03941	52,65830	37,73584	0,52264	0,00039	0,52412
	14	0,04029	55,85668	34,54626	0,55453	0,00040	0,55592
	15	0,04205	59,64427	30,77629	0,59223	0,00042	0,59352
	16	0,03955	52,15410	37,24147	0,52758	0,00039	0,52905
	17	0,04088	50,27807	29,13078	0,50869	0,00040	0,50987
	18	0,03736	52,36027	37,87340	0,52126	0,00037	0,52214
	19	0,03941	55,14431	34,24983	0,55750	0,00039	0,55884
	20	0,03974	59,26127	31,09613	0,58903	0,00039	0,59014
5 e 6	1	0,01578	94,97430	15,48351	0,94516	0,00014	0,94587
	2	0,01447	92,45234	17,99481	0,92005	0,00014	0,92085
	3	0,01409	91,37345	19,03646	0,90963	0,00014	0,91041
	4	0,01418	93,55465	16,86432	0,93135	0,00014	0,93206
	5	0,01434	94,78853	15,64632	0,94353	0,00014	0,94421
	6	0,01450	99,76495	20,68557	0,99314	0,00014	0,99407
	7	0,01421	93,67311	16,74797	0,93252	0,00014	0,93322
	8	0,01437	95,49145	14,94566	0,95054	0,00014	0,95119
	9	0,01462	96,74895	13,71380	0,96286	0,00014	0,96349
	10	0,01459	97,27613	13,18363	0,96816	0,00014	0,96876
	11	0,01450	91,04191	19,40819	0,90591	0,00014	0,90678
	12	0,01384	94,16427	16,22060	0,93779	0,00018	0,93841
	13	0,01269	91,76002	18,50994	0,91490	0,00012	0,91539
	14	0,01449	91,40842	19,04154	0,90958	0,00014	0,91043
	15	0,01488	96,11521	14,34359	0,95656	0,00014	0,95721
	16	0,01446	94,25787	16,18814	0,93811	0,00014	0,93883
	17	0,01456	95,10446	15,35219	0,94647	0,00014	0,94717
	18	0,01893	93,19739	17,09193	0,92908	0,00018	0,92957
	19	0,01446	93,83071	16,61543	0,93384	0,00014	0,93458
	20	0,01342	94,53653	15,80592	0,94194	0,00013	0,94248
1 e 6	1	0,06361	68,43709	21,99908	0,68000	0,00063	0,68096
	2	0,06193	64,31578	26,10357	0,63896	0,00061	0,64005
	3	0,06635	64,36243	26,00113	0,63998	0,00066	0,64093
	4	0,06794	66,06618	24,31324	0,65686	0,00067	0,65778
	5	0,06031	67,88247	22,52066	0,67479	0,00060	0,67569
	6	0,06245	69,39618	31,02836	0,68971	0,00062	0,69102
	7	0,06812	65,69493	24,68627	0,65313	0,00068	0,65407
	8	0,06132	69,16703	21,24618	0,68753	0,00061	0,68841
	9	0,06470	61,51958	18,92744	0,61072	0,00064	0,61156
	10	0,06385	60,72225	19,71633	0,60283	0,00063	0,60369
	11	0,06250	61,77457	28,65049	0,61349	0,00062	0,61470
	12	0,06266	66,80644	23,52018	0,66479	0,00062	0,66556
	13	0,06824	64,70473	25,47770	0,64522	0,00068	0,64568
	14	0,06295	63,92053	26,50897	0,63491	0,00062	0,63604
	15	0,06482	60,69631	19,75195	0,60248	0,00064	0,60336
	16	0,06147	67,56524	22,84946	0,67150	0,00061	0,67244
	17	0,06381	60,45244	19,98566	0,60014	0,00063	0,60101
	18	0,06762	64,02026	26,15600	0,63843	0,00067	0,63890
	19	0,06173	65,32329	25,09410	0,64905	0,00061	0,65010
	20	0,06611	66,97232	23,28881	0,66711	0,00066	0,66771

TABELA 11. Resultado da análise de variância, estimando coeficiente de fixação dentro das populações (f), coeficiente de fixação para conjunto de populações (F) e coeficiente de diversidade genética entre populações ( $\emptyset$ ), em 20 locos, entre gerações de autofecundações sucessivas, para a população 2

Geração	loco	(% s <sup>2</sup> )			f	$\emptyset$	F
		Pop	Ind/pop	Alelo/Ind			
1 e 2	1	0,03045	56,27852	34,12599	0,55874	0,00030	0,56011
	2	0,03903	53,86808	36,52226	0,53477	0,00039	0,53619
	3	0,03073	55,85729	34,55007	0,55449	0,00030	0,55590
	4	0,03147	56,43969	33,97508	0,56024	0,00031	0,56165
	5	0,03760	58,53710	31,83895	0,58161	0,00037	0,58280
	6	0,03032	58,43028	41,87295	0,58127	0,00030	0,58253
	7	0,03141	59,07519	31,33900	0,58660	0,00031	0,58790
	8	0,03542	52,09121	28,26305	0,51736	0,00035	0,51836
	9	0,03430	53,44263	36,90036	0,53099	0,00034	0,53225
	10	0,03503	59,25817	41,09218	0,58907	0,00035	0,59051
	11	0,03211	59,59578	30,82535	0,59174	0,00031	0,59303
	12	0,03177	60,18258	30,23519	0,59764	0,00031	0,59890
	13	0,03442	53,32548	37,01878	0,52981	0,00034	0,53108
	14	0,03840	51,51139	38,87269	0,51127	0,00038	0,51276
	15	0,03733	55,39534	34,97800	0,55021	0,00037	0,55152
	16	0,03167	51,90180	28,51495	0,51485	0,00031	0,51603
	17	0,03896	52,95749	37,43215	0,52567	0,00038	0,52713
	18	0,03922	56,50509	43,88714	0,56112	0,00039	0,56284
	19	0,03250	52,08826	28,33674	0,51663	0,00031	0,51783
	20	0,03148	51,89647	28,51835	0,51481	0,00031	0,51599
5 e 6	1	0,01988	91,15444	19,24436	0,90755	0,00019	0,90832
	2	0,01056	99,87997	20,52570	0,99474	0,00010	0,99557
	3	0,01377	92,98729	17,45044	0,92549	0,00013	0,92625
	4	0,01463	90,43586	20,01050	0,99979	0,00014	0,99988
	5	0,01383	90,29676	20,14153	0,99858	0,00013	0,99946
	6	0,01017	98,89190	21,50983	0,98490	0,00010	0,98576
	7	0,01502	93,41548	17,03479	0,92965	0,00015	0,93041
	8	0,01542	91,99370	18,46057	0,91539	0,00015	0,91622
	9	0,01381	90,22982	20,10830	0,99891	0,00013	0,99959
	10	0,01274	99,84136	20,58600	0,99413	0,00012	0,99501
	11	0,01031	93,69255	16,71061	0,93289	0,00010	0,93356
	12	0,01976	90,45649	19,94111	0,90058	0,00019	0,90137
	13	0,01503	90,82304	19,62732	0,90372	0,00015	0,90460
	14	0,01387	97,26860	23,17011	0,96829	0,00013	0,96931
	15	0,01318	91,83918	18,49267	0,91507	0,00013	0,91568
	16	0,01211	91,13438	19,28675	0,90713	0,00012	0,90794
	17	0,01292	99,34072	21,08854	0,98911	0,00012	0,99001
	18	0,01134	93,97518	26,43828	0,93561	0,00011	0,93670
	19	0,01454	90,07716	20,36829	0,99631	0,00014	0,99722
	20	0,01497	93,64737	16,80236	0,93197	0,00014	0,93272
1 e 6	1	0,03424	67,07795	23,36448	0,66635	0,00034	0,66738
	2	0,02824	64,31105	25,97138	0,64028	0,00028	0,64101
	3	0,03610	68,59075	21,77025	0,68229	0,00036	0,68308
	4	0,03331	67,60105	22,83213	0,67167	0,00033	0,67266
	5	0,03318	61,03697	19,39487	0,60605	0,00033	0,60688
	6	0,03352	67,81620	32,31901	0,67680	0,00033	0,67724
	7	0,03288	60,88974	19,53913	0,60460	0,00032	0,60544
	8	0,03399	69,12181	21,21809	0,68781	0,00033	0,68853
	9	0,03446	65,85183	24,49285	0,65507	0,00034	0,65591
	10	0,03213	64,57961	25,84174	0,64158	0,00032	0,64266
	11	0,03489	70,30232	20,14664	0,69853	0,00034	0,69943
	12	0,03353	67,17746	23,25784	0,66742	0,00033	0,66842
	13	0,03523	65,28513	25,06718	0,64932	0,00035	0,65020
	14	0,03180	66,04946	24,36854	0,65631	0,00031	0,65732
	15	0,03198	67,61093	22,80894	0,67191	0,00031	0,67286
	16	0,03126	69,73885	20,67383	0,69326	0,00031	0,69411
	17	0,03734	69,44898	20,92448	0,69075	0,00037	0,69153
	18	0,03241	61,74588	28,67830	0,61321	0,00032	0,61442
	19	0,03194	60,65553	19,76391	0,60236	0,00031	0,60318
	20	0,03422	61,34259	19,09969	0,60900	0,00034	0,60984

TABELA 12. Resultado da análise de variância, estimando coeficiente de fixação dentro das populações (f), coeficiente de fixação para conjunto de populações (F) e coeficiente de diversidade genética entre populações ( $\emptyset$ ), em 20 locos, entre gerações de autofecundações sucessivas, para a população 3

Geração	loco	(% s <sup>2</sup> )			f	$\emptyset$	F
		Pop	Ind/pop	Alelo/Ind			
1 e 2	1	0,02316	58,35129	41,98036	0,58019	0,00023	0,58158
	2	0,02589	57,98060	42,37832	0,57621	0,00025	0,57773
	3	0,02118	67,94336	32,46850	0,67531	0,00021	0,67664
	4	0,02994	59,88731	40,51215	0,59487	0,00029	0,59649
	5	0,02875	58,19240	42,19511	0,57804	0,00028	0,57967
	6	0,02132	55,39643	44,81676	0,55183	0,00021	0,55278
	7	0,02260	64,99493	35,33112	0,64668	0,00022	0,64783
	8	0,02054	64,52305	35,88236	0,64117	0,00020	0,64262
	9	0,02723	60,95452	39,31781	0,60682	0,00027	0,60788
	10	0,02390	51,05768	49,28131	0,50718	0,00023	0,50885
	11	0,02073	63,90851	36,49884	0,63501	0,00020	0,63649
	12	0,02224	58,05272	42,26969	0,57730	0,00022	0,57866
	13	0,02956	62,69124	37,70438	0,62295	0,00029	0,62444
	14	0,02543	50,66262	49,69174	0,50308	0,00025	0,50483
	15	0,02628	63,84415	36,31869	0,63681	0,00026	0,63740
	16	0,02489	60,20613	40,04278	0,59957	0,00024	0,60056
	17	0,02257	58,66097	41,66473	0,58335	0,00022	0,58470
	18	0,02544	43,23318	57,02127	0,42978	0,00025	0,43123
	19	0,02536	59,18901	41,16465	0,58835	0,00025	0,58980
	20	0,02096	66,38209	34,02753	0,65972	0,00020	0,66111
5 e 6	1	0,01624	94,89405	15,56842	0,94431	0,00016	0,94503
	2	0,01622	92,32184	18,04040	0,91959	0,00016	0,92024
	3	0,01126	94,90596	15,50669	0,94493	0,00011	0,94557
	4	0,01544	94,51387	15,94057	0,94059	0,00015	0,94131
	5	0,01556	97,59557	12,86008	0,97139	0,00015	0,97198
	6	0,01695	96,17035	24,09920	0,95900	0,00016	0,95965
	7	0,01541	96,86979	13,58436	0,96415	0,00015	0,96477
	8	0,01970	95,03215	15,36493	0,94635	0,00019	0,94695
	9	0,01941	93,78030	16,61386	0,92916	0,00018	0,92333
	10	0,01449	92,57021	17,87471	0,92125	0,00014	0,92204
	11	0,01626	95,48195	14,98064	0,95019	0,00016	0,95088
	12	0,01529	93,44667	17,00630	0,92993	0,00015	0,93070
	13	0,01006	93,21463	17,18603	0,92813	0,00010	0,92882
	14	0,01464	93,50148	16,94494	0,93055	0,00014	0,93130
	15	0,01476	94,48039	15,96728	0,94032	0,00014	0,94103
	16	0,01419	96,37743	14,06449	0,95935	0,00014	0,95997
	17	0,01084	93,62776	16,78068	0,93219	0,00010	0,93287
	18	0,01503	91,36642	19,08396	0,90916	0,00015	0,91001
	19	0,01467	96,53308	13,91366	0,96086	0,00014	0,96148
	20	0,01595	97,23365	13,22590	0,96774	0,00015	0,96834
1 e 6	1	0,03367	72,55509	27,78163	0,72218	0,00033	0,72311
	2	0,03799	71,86461	28,51530	0,71484	0,00037	0,71592
	3	0,03065	77,73896	22,66762	0,77332	0,00030	0,77424
	4	0,03245	71,41371	29,01087	0,70989	0,00032	0,71111
	5	0,03078	70,84895	29,55889	0,70441	0,00030	0,70561
	6	0,03476	70,20702	30,14065	0,69859	0,00034	0,69963
	7	0,03219	75,28541	25,13651	0,74863	0,00032	0,74969
	8	0,03342	74,38032	26,05393	0,73946	0,00033	0,74058
	9	0,02717	71,54776	28,72400	0,71275	0,00027	0,71353
	10	0,03075	71,77001	28,63758	0,71362	0,00030	0,71478
	11	0,03410	76,08179	24,25930	0,75740	0,00034	0,75823
	12	0,03409	72,78006	27,56086	0,72439	0,00034	0,72532
	13	0,03296	72,39610	28,03354	0,71966	0,00032	0,72086
	14	0,03122	67,83326	32,57901	0,67420	0,00031	0,67554
	15	0,03209	73,46814	26,75281	0,73247	0,00032	0,73306
	16	0,03811	71,62058	28,76058	0,71239	0,00038	0,71348
	17	0,03986	70,34326	30,05541	0,69944	0,00039	0,70063
	18	0,03762	63,51758	36,85863	0,63141	0,00037	0,63279
	19	0,03169	70,86522	29,55171	0,70448	0,00031	0,70570
	20	0,03265	75,65433	24,77222	0,75227	0,00032	0,75332

Como pode-se observar na Tabela 10, depois de realizada a análise de variância para a população 1, obtiveram-se valores altos e significativos para o coeficiente de fixação dentro das populações ( $f$ ) e coeficiente de fixação para o conjunto de populações  $F$ , sugerindo alta endogamia entre as gerações em estudo (1 e 2, 5 e 6, 1 e 6) para todos os locos analisados. No caso das gerações 1 e 2, o valor máximo encontrado para estes coeficientes foi de 0,59223 e 0,59352, respectivamente, no loco 15. Estes valores foram ainda maiores entre as gerações 1 e 6, que apresentaram  $f$  de 0,68971, e  $F$  de 0,69102 no loco 6, e entre as gerações 5 e 6, em que os valores de  $f$  e  $F$  foram 0,99314 e 0,99407 respectivamente no loco 6, percebendo-se que, com o avanço das gerações de autofecundações sucessivas, foi mais forte o efeito da endogamia. De acordo com estes resultados, a maior parte da diversidade genética encontra-se dentro das populações e não entre elas, apresentando-se uma similaridade genética entre elas, com base nos alelos.

No caso das populações 2 (Tabela 11) e 3 (Tabela 12), foram obtidos resultados similares aos encontrados na população 1, apresentando-se na população 2 valores máximos de  $f$  de 0,59764 e  $F$  0,59890 para o loco 12, entre as gerações 1 e 2. Entre as gerações 1 e 6 esses valores aumentaram encontrando-se valores máximos de  $f$  de 0,69853 e  $F$  de 0,69943 para o loco 11. Já entre as gerações 5 e 6, obtiveram-se os valores mais altos com  $f$  de 0,99979 e  $F$  de 0,99988. Na população 3 obtiveram-se valores máximos de  $f$  de 0,65972 e  $F$  de 0,66111 entre a geração 1 e 2 no loco 20. Entre a geração 1 e 6 observou-se valor máximo de  $f$  de 0,77332 e  $F$  de 0,77424 no loco 3. Finalmente, entre as gerações 5 e 6 apresentaram-se valores de 0,97139 para  $f$  e 0,97198 para  $F$  no loco 5. Estes resultados permitem verificar que, com o

avanço das gerações, a taxa de endogamia vai aumentando nas populações em estudo, devido às autofecundações sucessivas, que vão gerar um aumento na quantidade de homozigotos, que é percebido pelos coeficientes de fixação usados neste estudo.

Os resultados obtidos anteriormente para todas as populações são semelhantes aos resultados obtidos com a estatística  $F_{ST}$  de Wright, uma vez que a ANOVA tem uma analogia com as estatística  $F_{ST}$ , dado que, as duas estatísticas são baseadas nas freqüências gênicas da populações. Assim, os resultados são muito parecidos com a alta intensidade do efeito da endogamia de geração em geração, alta diversidade genotípica no interior das populações, e baixa variabilidade alélica entre elas.

Também foi estimado o valor do coeficiente de diferenciação entre as populações ( $\emptyset$ ) para todos os locos, encontrando-se valores muito baixos e não significativos de variabilidade entre as populações analisadas. No caso da população 1, foi obtido valor máximo de 0,00042 entre as gerações 1 e 2, nos locos 8,10 e 15. Entre as gerações 5 e 6, um valor máximo de 0,00018 nos locos 12 e 18. E, entre as gerações 1 e 6, observou-se um valor de 0,00068 nos locos 7 e 13. Na segunda população foi encontrado valor máximo de  $\emptyset$  entre as gerações 1 e 2 de 0,00039 nos locos 2 e 18. Entre as gerações 5 e 6, foi observado valor máximo de 0,00019 nos locos 1 e 12, e entre as gerações 1 e 6 obteve-se um valor de 0,00037 no loco 17. Finalmente, na população 3, obtiveram-se valores de 0,00029 entre as gerações 1 e 2 para o loco 4 e 13, 0,00019 entre as gerações 5 e 6 no loco 8, e 0,00039 entre as gerações 1 e 6 no loco 17.



Esses valores de baixa diferenciação apresentados em todos os locos e entre todas as gerações em estudo, permite evidenciar que não há variabilidade entre as gerações analisadas, ou seja, que estas conservam uma estrutura genética similar entre elas, devido ao efeito extremo da endogamia, causado pelo sistema de acasalamento a que foram submetidas, que neste caso foram autofecundações sucessivas. Tendo em conta os resultados anteriores, percebe-se que, as estatísticas geradas pela ANOVA (F,  $\chi^2$ , f), não foram eficientes em detectar a diferenciação interpopulacional em nenhum dos locos entre as populações endogâmicas, uma vez que, é baseada nas mudanças nas frequências gênicas, as quais não foram alteradas com o passar das gerações de autofecundações sucessivas. Por outro lado, permitiu observar uma clara diferenciação intrapopulacional nos locos em estudo, devido ao fato de que a endogamia mudou a organização dos alelos nos distintos genótipos existentes nas populações.

De modo geral é possível dizer que este tipo de estatística, atua de forma similar à estatística de Wright (1951) e de Nei (1973). Depois de serem testadas em populações geradas por simulação, não foram eficientes em detectar diferenciação entre populações que são submetidas a processos que não alteram as frequências gênicas das mesmas, como é o caso da endogamia. Devido a isso, é recomendável, nestes casos, usar metodologias baseadas nas mudanças nas frequências genotípicas, para que possa-se detectar claramente uma diferenciação interpopulacional. Baseado nos resultados obtidos, é relevante conhecer a estatística a utilizar e seus princípios, assim como o tipo de população gerada para obter os melhores resultados, dependendo dos interesses de pesquisa.

## 4.2. Populações diferenciadas por Seleção divergente.

### 4.2.1. Heterozigose, Endogamia e Conteúdo de Informação Polimórfica (PIC).

As estimativas de heterozigose esperada, heterozigose observada, endogamia e conteúdo de informação polimórfica das gerações resultantes de seleção divergente estão apresentadas na Tabela 13.

TABELA 13. Estimativas de Heterozigose esperada ( $H_e$ ), Heterozigose observada ( $H_o$ ), Endogamia (F) e conteúdo de informação polimórfica (PIC) em 20 gerações de seleção divergente

Seleção	Geração	$H_e$	$H_o$	F	PIC
A favor	2	0,4436	0,4450	-0,0032	0,3426
	3	0,4445	0,4425	0,0044	0,3436
	4	0,4542	0,4570	-0,0061	0,3500
	5	0,4362	0,4250	0,0257	0,3395
	6	0,3975	0,3920	0,0139	0,3147
	7	0,3686	0,3615	0,0193	0,2965
	8	0,3249	0,3085	0,0506	0,2679
	9	0,2719	0,2785	-0,0242	0,2283
	10	0,2511	0,2530	-0,0076	0,2141
	11	0,2049	0,2040	0,0042	0,1798
	Contra	2'	0,3411	0,3455	-0,0128
3'		0,2375	0,2330	0,0189	0,2060
4'		0,1590	0,1570	0,0126	0,1444
5'		0,1014	0,1050	-0,0351	0,0951
6'		0,0654	0,0665	-0,0164	0,0627
7'		0,0390	0,0390	-0,0012	0,0380
8'		0,0236	0,0240	-0,0173	0,0232
9'		0,0139	0,0140	-0,0101	0,0137
10'		0,0085	0,0085	-0,0052	0,0084
11'		0,0025	0,0025	-0,0035	0,0025

O efeito da seleção divergente com o avanço das gerações pode ser visualizado na Figura 9.

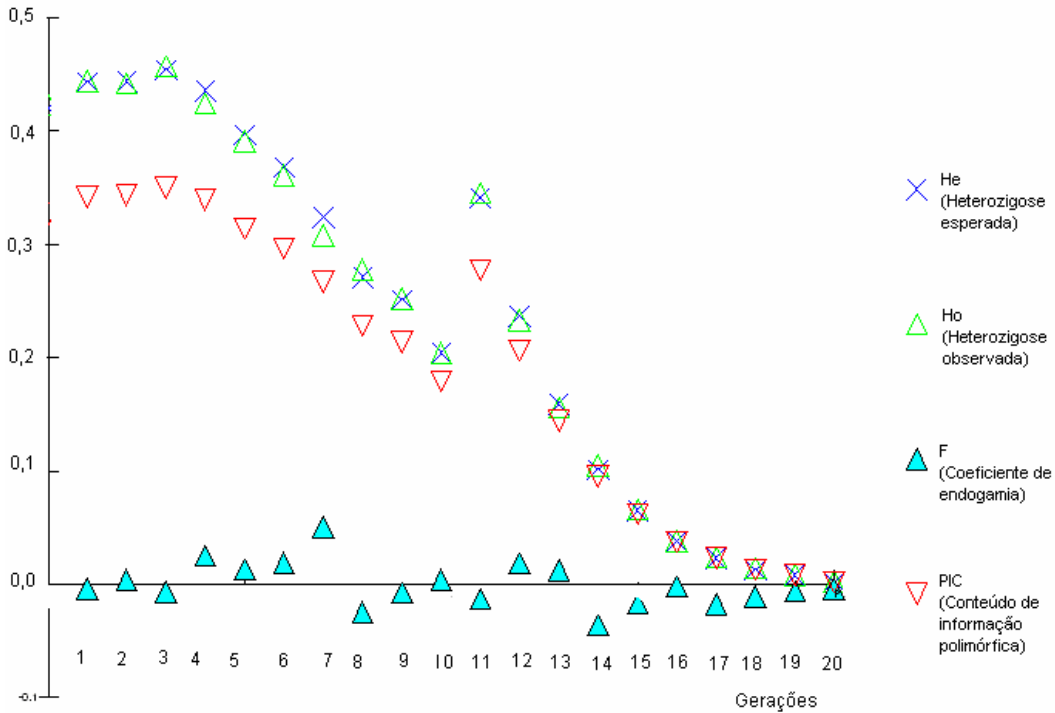


FIGURA 6 – Ilustração da diminuição dos valores da heterozigose observada ( $H_o$ ), heterozigose esperada ( $H_e$ ), conteúdo de informação polimórfica (PIC) e baixos valores do coeficiente de endogamia (F) com o avanço das gerações de seleção divergente.

Na Tabela 13, foi possível observar que o coeficiente de endogamia (F) não apresentou valores significativos. Na maioria das gerações, este índice atingiu valores negativos, como foi o caso das gerações 7, 2, 11 que apresentaram valores de F de -0,0012, -0,0032, -0,0035, respectivamente. No caso dos valores positivos, o máximo encontrado foi na geração 8 com F de 0,0506. Estes valores permitem perceber a ausência de processos endogâmicos atuando sob as populações. Estes resultados são esperados devido ao fato de que as populações em estudo foram submetidas a seleção divergente como fator promotor de diferenciação.

Bergmann et al. (1997), em estudos sob estrutura populacional e coeficiente de endogamia do pônei da raça piquira, encontraram coeficiente médio de endogamia ( $F$ ) da população de 0,028, valor considerado baixo segundo os autores. Neste trabalho somente foi encontrado um valor maior que esse para o coeficiente  $F$ , apresentado na geração 8 com um valor de 0,0506. Nos demais valores encontrados para  $F$ , as estimativas foram menores às descritas pelos autores, indicando ausência de processos endogâmicos sob as populações em análise.

Neste estudo também foi possível observar que os valores de  $H_e$  e  $H_o$  variaram entre as gerações em estudo, apresentando-se uma diminuição da heterozigose com o passar das mesmas. Esta redução foi mais drástica nas gerações com seleção contra o alelo A, uma vez que nestas ocorre uma eliminação do alelo em aproximadamente 80%, chegando até valores muito baixos de heterozigose, como os observados na geração 11, que apresentou valores de  $H_o$  e  $H_e$  de 0,0025.

Então a seleção divergente, com o avanço das gerações, vai promover uma redução diversidade genética com o passar das gerações e, conseqüentemente, uma diferenciação entre as mesmas. Elas irão apresentar estrutura genética diferente, permitindo dizer que a maioria da diversidade genética encontra-se entre as populações e não dentro delas.

Tendo em conta o resultado anterior é possível dizer que as estatísticas  $H_e$  e  $H_o$  foram eficientes em detectar a diferenciação gênica entre as populações geradas sob seleção divergente, uma vez que os valores obtidos nas duas estatísticas variaram com o avanço das gerações de seleção divergente. A seleção vai promover mudanças nas freqüências alélicas da

população e, conseqüentemente, mudanças na estrutura genética das mesmas. Resultados diferentes aos encontrados nas populações originadas por autofecundações sucessivas, onde a estatística  $H_e$  não foi eficiente em detectar diferenciação entre as populações em estudo. Neste estudo encontrou-se valores muito similares de  $H_e$  entre a primeira e a última geração de autofecundação nas populações em estudo, uma vez que a endogamia não mudou as freqüências gênicas das mesmas, mas sim as freqüências genotípicas, permitindo uma diferenciação ao nível genotípico.

Oliveira et al. (2006), em um estudo da diversidade genética de duas populações naturais de *Caesalpinia echinata* (Lam.), Pau-brasil, na Estação Ecológica do Tapacurá, PE, encontraram que os valores de heterozigosidade observada ( $H_o$ ) e esperada ( $H_e$ ) para as populações variaram de 0,073 a 0,475 e de 0,286 a 0,468, respectivamente. Valores variados também foram encontrados em algumas das populações analisadas neste estudo ratificando-se uma clara diferenciação entre as mesmas.

Outra informação importante, que permitiu observar a diferenciação entre as populações em estudo, foi o PIC, que foi diminuindo com o avanço das gerações de seleção divergente, evidenciando que as freqüências relativas dos alelos variaram entre as populações, ratificando-se a divergência apresentada entre elas. O contrário aconteceu nas populações submetidas a endogamia onde os valores do PIC não variaram entre as distintas gerações analisadas, mostrando uma similaridade genética entre as populações. Por isso é possível dizer que, através da estatística PIC, foi possível observar diferenciação interpopulacional, uma vez que estes valores foram diferentes entre a primeira

e a última geração de seleção divergente. Esta variação pode ser visualizada na Figura 10.

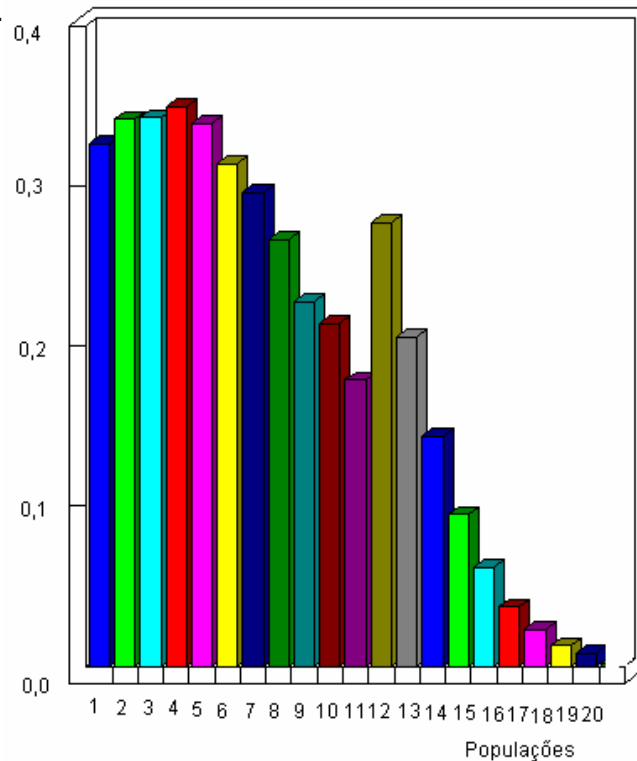


FIGURA 7 – Diferenciação entre as populações sob seleção divergente, baseada no PIC.

#### 4.2.2. Estatística de Nei (1973)

Nei (1973) afirma que às estimativas  $G_{ST}$  parece ser um método necessário para uma análise rápida de uma grande quantidade de informações da freqüência gênica. A utilização deste método permitiu observar, na Tabela 14, os valores médios de diferenciação total, dentro e entre populações, submetidas a seleção divergente.

TABELA 14. Estimativas de diferenciação entre populações derivadas de seleção divergente, baseadas na estatística de Nei (1973).

Geração	Total	Dentro	Entre	Entre/total(GST)%
2 e 2'	0,4130	0,3923	0,0206	4,9926
3 e 3'	0,4083	0,3410	0,0673	16,4802
4 e 4'	0,4202	0,3066	0,1135	27,0243
5 e 5'	0,4316	0,2688	0,1628	37,7149
6 e 6'	0,4470	0,2315	0,2155	48,2101
7 e 7'	0,4585	0,2038	0,2547	55,5518
8 e 8'	0,4720	0,1743	0,2977	63,0771
9 e 9'	0,4803	0,1429	0,3374	70,2485
10 e 10'	0,4846	0,1298	0,3548	73,2198
11 e 11'	0,4903	0,1037	0,3866	78,8552

Depois de obtidas as estimativas do grau de diferenciação genética dentro e entre as populações em estudo baseado na estatística de Nei (1973), encontrou-se que, em média, a diferenciação genética em cada geração foi alta, e foi aumentando com o avanço das gerações, evidenciando-se alta diferenciação gerada pelo efeito da seleção divergente.

Observou-se também, que a diferenciação entre as populações foi aumentando com o avanço das gerações. Por exemplo entre as gerações 2 e 2' foi obtido um valor de diferenciação de 0,0206, já entre as gerações 11 e 11' obteve-se um valor máximo de diferenciação de 0,3866. Caso contrário aconteceu com a diferenciação dentro das populações, onde o valor de diferenciação foi diminuindo com o avanço das gerações (Tabela 14). Este dado permite evidenciar que ao final do processo de seleção divergente a maior parte da diversidade genética vai se encontrar entre as populações e não dentro delas.

A diversidade genética ( $G_{ST}$ ) média entre populações foi máxima na última geração e mínima na primeira geração. O contrário foi observado para a diversidade genética ( $G_{ST}$ ) média dentro de populações. Isto também confirma o fato de que, com o passar do tempo, a seleção divergente ocorre de forma que autofecundação aumenta entre populações e diminui dentro das mesmas.

Wallace (2002), em estudo com o objetivo de examinar os efeitos da fragmentação com influências na variação genética em dez populações de *Platanthera leucophaea* (Orchidaceae), para 14 locos polimórficos, encontrou estimativas  $G_{ST}$  de 26,00 %. Shah et al. (2008) encontraram estimativas  $G_{ST}$  de 58,42%, e, consideraram estas como altas o suficiente para inferir a ocorrência de diferenciação entre populações. Neste trabalho, estimativas mais altas do que estas foram encontradas entre várias populações em estudo, como é o caso do valor máximo encontrado entre as gerações 11 e 11' ( $G_{ST}$  78,85%). As estatísticas de diversidade genética de Nei também foram utilizadas por Mengistu et al. (2000) na avaliação da diversidade da gramínea invasora *Poa annua* L. Os autores utilizaram 18 marcadores de RAPD e avaliaram 1357 indivíduos de 47 populações. Acharam valores de  $G_{ST}$  de 0,125, valor este menor que os encontrados neste trabalho.

De acordo com os resultados apresentados anteriormente, é possível evidenciar que, com o avanço das gerações de seleção divergente, a diferenciação entre as populações vai aumentando. Este fenômeno atua diretamente nas freqüências gênicas da população, permitindo, assim, que através da estatística de Nei (1973), possa-se perceber a diferenciação a nível interpopulacional. Estes resultados de alta diferenciação entre populações permitem dizer que a estatística de Nei (1973), neste caso, foi eficiente em



perceber a diferenciação entre as populações analisadas. Este método é baseado nas mudanças das frequências gênicas da população, as quais são alteradas pelo efeito da seleção divergente, permitindo assim uma clara diferenciação e divergência entre as populações (Figura 11).

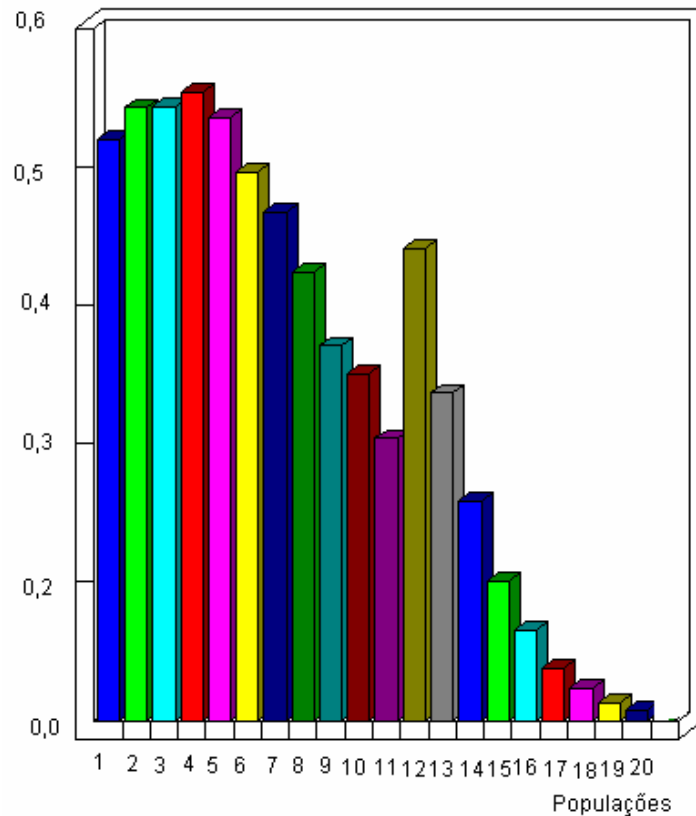


FIGURA 8 - Ilustração da diferenciação entre 20 populações derivadas de seleção divergente.

#### 4.2.3. Estatística F de Wright (1951)

Em relação às estimativas de diferenciação baseadas em  $F$  (índice de fixação), observam-se na Tabela 15 as estimativas dos valores médios dos índices de fixação dentro das populações ( $F_{IS}$ ), diversidade genética entre

populações ( $F_{ST}$ ) e índice de fixação para o conjunto das populações ( $F_{IT}$ ), conforme Wright (1951).

TABELA 15. Estimativas de diferenciação entre populações derivadas de seleção divergente, baseadas na estatística do índice de fixação de Wright (1951)

Geração	Ho	Hs	Ht	Fis	Fst	Fit
2 e 2'	0,3953	0,3923	0,4130	-0,0074	0,0499	0,0429
3 e 3'	0,3378	0,3410	0,4083	0,0095	0,1648	0,1727
4 e 4'	0,3070	0,3066	0,4202	-0,0013	0,2702	0,2693
5 e 5'	0,2650	0,2688	0,4316	0,0142	0,3771	0,386
6 e 6'	0,2293	0,2315	0,4470	0,0097	0,4821	0,4871
7 e 7'	0,2003	0,2038	0,4585	0,0174	0,5555	0,5632
8 e 8'	0,1663	0,1743	0,4720	0,0460	0,6308	0,6478
9 e 9'	0,1463	0,1429	0,4803	-0,0235	0,7025	0,6955
10 e 10'	0,1308	0,1298	0,4846	-0,0075	0,7322	0,7302
11 e 11'	0,1033	0,1037	0,4903	0,0041	0,7886	0,7894

Como pode-se observar na Tabela 15, percebe-se que, com o avanço das gerações de seleção divergente, houve tendência de diminuição da heterozigose observada, e da heterozigose esperada, evidenciando-se divergência entre as populações causada pela seleção divergente. Também observou-se que, com o passar das gerações, há uma diferenciação significativa entre as populações, apresentando-se um valor máximo de  $F_{ST}$  de 0,7886 entre as gerações 11 e 11'. O aumento da diferenciação com o avanço das gerações pode ser explicado pelo efeito da seleção divergente que muda as frequências gênicas da população, promovendo assim essa diferenciação.

A estrutura genética e fluxo gênico em dez populações de cagaita (*Eugenia dysenterica* DC) foram avaliados por Zucchi et al. (2005), através do uso de 10 pares de primers de marcadores microssatélites e uma amostra total de 116 indivíduos. Os autores acharam que a divergência genética entre

populações ( $F_{ST}$ ) foi igual a 0,250, considerado um alto grau de diferenciação interpopulacional segundo os autores. Neste estudo foram obtidos valores de diferenciação ainda maiores que estes, evidenciando um forte efeito da seleção divergente sob as populações.

De acordo com os resultados anteriores, é possível dizer que a estatística  $F_{ST}$  foi útil para detectar a diferenciação entre populações submetidas a seleção divergente, devido a que esta estatística é baseada nas mudanças das frequências gênicas nas mesmas, as quais são alteradas pela seleção divergente, permitindo observar claramente diferenças entre as populações em estudo. Caso similar ocorre com os valores obtidos pelo  $G_{ST}$ , os quais permitiram observar também uma diferenciação muito alta entre as populações, uma vez que este método também é baseado nas frequências gênicas, por isso os dois métodos são semelhantes assim como seus resultados.

Neste estudo foi possível detectar alta diferenciação entre as populações analisadas, pela quantidade de diferentes alelos presentes nas mesmas, ou seja, as frequências alélicas mudam de uma população para outra, percebendo-se que as mesmas apresentam estruturas genéticas diferentes, uma vez que os valores de  $F_{ST}$  são diferentes entre a primeira e a última geração de seleção divergente, permitindo assim uma diferenciação genotípica proporcionada pela variação nas frequências gênicas.

Estes resultados de alta diferenciação percebidos através da estatística  $F_{ST}$  em populações submetidas a seleção divergente, foram muito diferentes aos obtidos por esta, quando foi testada em populações resultantes de autofecundações sucessivas. Então dependendo do fator promotor de

diferenciação obtém-se distintos resultados de diferenciação entre as populações usando esta classe de metodologia, uma vez que esses fatores atuam de diferente maneira sobre as freqüências gênicas da população.

Em relação ao índice médio de fixação dentro das populações  $F_{IS}$ , neste trabalho foram obtidos valores muito baixos, revelando que a maior parte da diversidade genética encontra-se entre as populações e não dentro delas, sugerindo também ausência de fatores de fixação dentro das populações como a endogamia, e percebendo-se um excesso de heterozigose entre as mesmas. Wallace (2002) encontrou coeficientes  $F_{IS}$  variando de -0,033 a 1,00. Oliveira et al. (2006) obtiveram valores médios para o coeficiente de endogamia de  $F_{IS}=0,305$  sendo o mais elevado de  $F_{IS}=0,788$  revelando portanto que maior parte da diversidade genética encontra-se dentro das populações. Considerando os altos índices encontrados em tais literaturas, os índices aqui obtidos, evidenciam uma alta divergência entre as populações, ou seja, a maior parte da diversidade genética é de tipo interpopulacional. Os valores encontrados aqui são mais similares aos estimados por Wadt & Kageyama (2004) ( $F_{IS}=0.05$ ) que consideraram ser uma condição de panmixia de suas populações. Entretanto, para o índice de fixação para o conjunto das populações ( $F_{IT}$ ), foram obtidos valores positivos e que foram aumentando com o avanço das gerações, evidenciando uma perda de heterozigotos com o passar das gerações.

#### **4.2.4. ANOVA de freqüência gênica**

A Tabela 16 mostra a análise de variância estimando o coeficiente  $F$  equivalente à estatística  $F_{IT}$ , coeficiente  $f$  equivalente à estatística  $F_{IS}$  e

coeficiente de diferenciação  $\emptyset$  equivalente à estatística  $F_{ST}$ , em 10 locos entre as gerações 2 e 2' e 11 e 11' obtidas por seleção divergente, a partir de 1 populações base.

TABELA 16. Análise de variância, estimando coeficiente de fixação dentro das populações (f), coeficiente de fixação para conjunto de populações (F) e coeficiente de diversidade genética entre populações ( $\emptyset$ ), em 10 locos, entre gerações de seleção divergente.

Geração	loco	(% S <sup>2</sup> )			f	$\emptyset$	F
		Pop	Ind/pop	Alelo/Ind			
2e 2'	1	5,11274	4,02225	90,86500	-0,00713	0,05112	0,04238
	2	4,94267	4,02430	89,35302	-0,00764	0,04942	0,04009
	3	4,62853	4,02345	93,34800	-0,06651	0,04628	0,04132
	4	4,13845	4,46141	100,02295	-0,00722	0,04138	0,04440
	5	4,22952	4,37715	94,49332	-0,00750	0,04229	0,04333
	6	4,83764	4,75878	104,86823	-0,00786	0,04837	0,04754
	7	4,19977	4,20781	95,59241	-0,00740	0,04199	0,04169
	8	4,30617	4,82292	95,61675	-0,00738	0,04306	0,04805
	9	3,62822	4,51221	91,46955	-0,00753	0,03628	0,04508
	10	3,97308	4,38536	103,21228	-0,00722	0,03973	0,04374
11 e 11'	1	75,98995	0,13065	33,87938	0,00384	0,75989	0,76120
	2	73,35032	0,04496	36,60470	0,00422	0,73350	0,73395
	3	77,64585	0,14309	42,21105	0,00437	0,77640	0,77788
	4	78,09462	0,33904	33,24442	0,00419	0,78094	0,76755
	5	75,27244	0,13340	34,86095	0,00384	0,75272	0,75139
	6	73,45650	0,01654	36,52694	0,00045	0,73456	0,73473
	7	76,73564	0,58333	32,68102	0,00475	0,76735	0,77318
	8	79,87272	0,59567	30,72294	0,00397	0,79872	0,79277
	9	74,63514	0,60147	33,76338	0,00452	0,74635	0,76236
	10	78,11484	0,03598	32,92114	0,00424	0,78114	0,77078

Como pode-se observar na Tabela 16, percebe-se que para todos os locos analisados, obtiveram-se valores negativos entre as gerações 2 e 2', para o coeficiente de fixação dentro de populações (f), sugerindo uma taxa não significativa de endogamia. No caso das gerações 11 e 11' estes valores de f aumentaram, mas ainda foram baixos, relevando que a maior parte da variabilidade genética encontrou-se entre as populações. O máximo valor obtido foi de 0,00475 no loco 7, resultado esperado para este coeficiente, uma vez que as populações não foram submetidas a processos endogâmicos.

No caso do coeficiente  $F$ , obtiveram-se valores baixos entre as gerações 2 e 2'. O máximo valor observado foi de 0,04805 no loco 8, já entre as gerações 11 e 11' os valores de  $F$  aumentaram para todos os locos apresentando-se um valor máximo de 0,79277 no loco 8, resultados obtidos devido a que as gerações 11 e 11' são as últimas gerações do processo de seleção e vão a apresentar menor quantidade de heterozigotos, do que nas gerações 2 e 2', que são as gerações iniciais do processo. A seleção divergente produz uma redução gradual da diversidade genética com o avanço das gerações, dado a fixação de alelos gerada pela mesma para os conjuntos de populações, até chegar em valores altos de fixação nas gerações 11 e 11'.

O coeficiente de diferenciação entre populações ( $\emptyset$ ), apresentou valores baixos no início do processo de seleção divergente para todos os locos. Estes valores aumentaram entre as gerações 11 e 11' apresentando-se valor máximo de 0,79872 no loco 8, o que permite evidenciar uma maior taxa de diferenciação entre as populações com o avanço das gerações de seleção divergente. Então, a maior parte da variabilidade genética, neste caso, encontra-se entre as populações e não dentro delas.

Tendo em conta os resultados apresentados anteriormente, foi possível perceber que as estatísticas geradas pela ANOVA ( $F$ ,  $\emptyset$ ,  $f$ ), foram eficientes em detectar a diferenciação entre as populações, para todos os locos.

Em estudos de diversidade genética em populações naturais de algumas espécies vegetais, alguns autores como Wallace (2002), Wadt & Kageyama (2004), Zucchi et al. (2005) e Shah et al. (2008) encontraram estimativas  $\phi_{ST}$  de 21,00, 28,10, 27.03 e 56,85%, respectivamente, e consideraram estas como altas o suficiente para inferir a ocorrência de diferenciação entre populações.

Neste trabalho foram obtidas estimativas ainda maiores que as descritas pelos autores, como o caso da diferenciação entre as gerações 11 e 11' para os 10 locos analisados.

Os resultados obtidos para a ANOVA ( $F$ ,  $\emptyset$ ,  $f$ ) são similares aos obtidos na estatística  $F_{ST}$ , onde também conseguiu-se observar com clareza a diferenciação a nível interpopulacional. No caso da estatística  $G_{ST}$  os resultados obtidos também permitiram perceber diferenciação gênica entre as populações geradas por seleção divergente, uma vez que esta estatística baseia-se no mesmo princípio que a ANOVA ( $F$ ,  $\emptyset$ ,  $f$ ). De maneira geral, pode-se evidenciar que as 3 estatísticas testadas são eficientes em detectar a diferenciação entre populações submetidas a processos que alteram as frequências gênicas, neste caso foi a seleção divergente.

É relevante mencionar que as estatísticas anteriormente mencionadas foram testadas em populações geradas por simulação, as quais estiveram submetidas a dois processos de diferenciação endogamia e seleção divergente, para observar sua eficácia ante essas condições predeterminadas. Em populações naturais a distribuição da variabilidade é influenciada pelo modo de reprodução, sistema de acasalamento, tamanho da população, distribuição geográfica e forças evolutivas (Hamrick, 1983). A mutação, a seleção natural, a migração e a deriva genética são as forças evolutivas que alteram o conjunto gênico da população. Elas, em geral, isoladamente, não alteram a estrutura genética, mas em conjunto atuam compensando ou complementando um ao outro (Finkeldey, 2001b).

## 5. Conclusões

Para as populações geradas por autofecundações sucessivas não se encontrou diferenciação significativa entre as populações para todos os locos em estudo por meio das estatísticas  $G_{ST}$ ,  $F_{ST}$  e  $\Phi_{ST}$ . Para obtenção de valores significativos de diferenciação, devem ser utilizadas metodologias baseadas nas mudanças nas freqüências genotípicas da população, como por exemplo tabela de contingência ou ANOVA de freqüência genotípica.

As metodologias testadas neste estudo foram eficientes em detectar diferenciação entre as populações quando estas foram simuladas sob processos que alteram as freqüência gênicas da população como foi o caso da seleção divergente.



## 6. Referências Bibliográficas

ALLARD, R.W. **Princípios do melhoramento genético das plantas**. São Paulo: Edgard Blücher, 1971. 381p.

ALVAREZ-BUYLLA, E.R. & GARAY, A.A. Population genetic structure of *Cecropia obtusifolia* a tropical pioneer tree species. **Evolution**, v.48, p.437-453, 1994.

BARRETT, S.C.H. & KOHN, J.R. Genetic and evolutionary consequences on small population size in plants: implications for conservation. In: FALK, D.A. & HOLSINGER, K.E. (Eds) **Genetics and conservation of rare plants**. New York: Oxford Univ. Press, p.3-30. 1991.

BAWA, K.S. Breeding systems of three species of a lowland tropical community. **Evolution**, v.28, p.85-92, 1974.

BAWA, K.S. & HADLEY, M. (Eds.) **Reproductive ecology of tropical forest plants**. Paris: UNESCO, 1990.

BOTSTEIN, D., WHITE, R. L., SKOLNICK, M., and DAVIS, R. W. Construction of a genetic linkage in man using restriction fragment length polymorphism. **Am. J. Hum. Genet.** 32, 314-331. 1980.

BERGMANN, J. A.G., COSTA, M. D., MOURÃO, G. B., NETO, M. H. Formação e Estrutura Genética da Raça Pônei Brasileira. **Arq. Bras. Med. Vet. Zootec.**, v. 49, n. 2, p.251-259, 1997.

BORGES, C.; YOSHIO, P. Diversidade genética de tres grupos de individuos (adultos, jovens e plantulas) de *Calophyllum brasiliense* em uma população de mata de galeria. **Scientia forestalis**, n. 59, p. 131-143, 2001

BOSHIER, D.H.; CHASE, M.R. & BAWA, K.S. Population genetics of *Cordia alliodora* (Boraginaceae), a neotropical tree. 2. Mating system. **Am. J. Bot.**, v.82,p.:476-483, 1995.

BOYLE B. J., GRIFFITHS R.E., SHANKS T., PETERSON B. A. **MNRAS**, 243, 1. 1990.

CHARLESWORTH, D. & CHARLESWORTH, B. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. **Annu. Rev. Ecol. Syst.**, v.18, p.237-268, 1987.

Cockerham, C.C. Analysis of gene frequencies. **Genetics**, n.74, p. 679-700, 1973.

CRAWFORD, T.J. What is a population? In SHORROCKS, B. (ed.) *Evolutionary Ecology*. **Oxford: Blackwell Sci.**, p.135-174. 1984.

CRUZ, C.D. **Programa GENES: Versão Windows, aplicativo computacional em genética e estatística**. Viçosa-MG, UFV, 648p. 2001.

CRUZ, C.D. **Programa GENES: Análise multivariada e simulação**. Viçosa-MG, UFV,175p. 2006a

CRUZ, C.D. **Programa GENES: Estatística experimental e biometria**. Viçosa-MG, UFV, 285p. 2006b

EGUIARTE, L.E.; PÉREZ-NASSER, N. & PIÑERO, D. Genetic structure, outcrossing rate, and heterosis in *Astrocaryum mexicanum* (tropical palm): implications for evolution and conservation. **Heredity**, v.69, p.217-228, 1992.

EPPERSON, B.K. Fine-scale spacial structure: correlations for individual genotypes differ from those for local frequencies. **Evolution**, v.45, p.1022-1026, 1995.

EXCOFFIER, L., SMOUSE, P.E., AND QUATTRO, J.M. 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. **Genetics** 131: 479-491.

EXCOFFIER L. Analysis of population subdivision, p. 271-307. In: Balding, D.J., Bishop, M., and Cannings, C., eds. **Handbook of statistical genetics**. Chichester (UK): John Wiley & Sons. 2001.

FALCONER D. S. **Introduction to Quantitative Genetics**, 1st edn. Oliver & Boyd: Edinburgh. (1960).

FALCONER, D. S.. **An Introduction to Quantitative Genetics** (3<sup>rd</sup> imp.) Edinburgh and London: Oliver and Boyd. 1964.

FALCONER, D.S. **Introdução à genética quantitativa**. 1.ed. Viçosa, MG: Universidade Federal de Viçosa, 279p. 1987.

FINKELDEY R. Genetic variation of oaks (*Quercus* spp.) in Switzerland. 2. Genetic structures in "pure" and "mixed" forests of pedunculate oak (*Q. robur* L.) and sessile oak [*Q. petraea* (Matt.) Liebl.]. **Silvae Genet** 50:22–30. 2001b

FRANKHAM, R.; RALLS, K. Inbreeding leads to extinction. **Nature**, 392:441-442. 1998.

GALDINO, J.C. et al. Distância genética entre populações de *Leporinus elongates* (Characiformes), *Pseudoplatystoma corruscans* (Siluriformes), *Hemisorubim platyrhynchos* (Siluriformes) isoladas por Sete Quedas. Disponível em: [http://www.peld.uem.br/relat2002/pdf/comp\\_biotico\\_distncia.pdf](http://www.peld.uem.br/relat2002/pdf/comp_biotico_distncia.pdf). Acesso em 10 jan. 2006.

GAUDEUL, M.; TABERLET, P.; TILL-BOTTRAUD, I. Genetic diversity in an endangered alpine plant, *Eryngium alpinum* L. (Apiaceae), inferred from

amplified fragment length polymorphism markers. **Molecular Ecology**, 9:1625-1637. 2000.

GENTRY, A.W. Patterns of neotropical plant species diversity. In: HECKT, M.K.; WALLACE, B. and PRANCE, G.T. (eds.). **Evolutionary biology**, Plenum Press, New York.v.5, p.1-84, 1982.

GRIFFIN, A.R. Effects of inbreeding on growth of forest trees and implications for management of seed supplies for plantation programmes. In: BAWA, K.S. & HADLEY, M. (Eds.) **Reproductive ecology of tropical forest plants**. Paris: UNESCO, p.355-374, 1990.

HAMRICK, J. L. The distribution of genetic variation within and among natural plant population. In: SCHONE-WALD-COX, C. M.; CHAMBERS, S. H.; MacBYDE, B.; THOMAS, L. **Genetics and conservation**. Menlo Park: California: Benjamin Cummings Publishing Company, p. 335-348. 1983.

HAMRICK, J. L.; GODT, M.J.W.; MURAWSKI, D.A.; LOVELESS, M.D. Corelations between Species Traits and Allozyme Diversity: Implication for Conservation Biology. IN: **Genetics and Conservation of Rare Plants** (eds. Falk D.A., Holsinger K.E.) pp.75-86. Oxford University Press, Oxford. 1991.

HAMRICK, J.L. Distribution of genetic diversity in tropical tree populations: implications for the conservation of genetic resources. In: LAMBETH, C.C. & DVORAK, W. (Eds.) Resolving tropical forest resource concerns through tree improvement, gene conservation and domestication of new species. N.C. State Univ. Press, p.74-82, 1994.

HARTL, D. L.; CLARK, A. G. **Principles of population genetics**. Sunderland: Sinauer Associates, 681 p. 1989.

HEDRICK, P. W. Genetic similarity and distance: comments and comparisons. **Evolution**, 29: 362-366, 1975.

HEYWOOD, J.S. & FLEMING, T.H. Patterns of allozyme variation in three Costa Rican Species of *Piper*. **Biotropica**, v.18, n.3, p.208-213, 1986.

KAGEYAMA, P. Y. **Conservação *in situ* de recursos genéticos de plantas**. IPEF, Piracicaba, v.35, p.7-37, abr. 1987.

KAGEYAMA, P.Y.; CASTRO, C.F.A.; CARPANEZZI, A.A. **Implantação de matas ciliares: estratégias para auxiliar a sucessão secundária**. In: Simpósio sobre mata ciliar (ed. Barbosa L.M.). Fundação Cargill, Campinas. Pp.131-143. 1989.

KETTLEWELL, B. **The evolution of melanism**. Oxford: Clarendon Press. 1973.

KNOWLES, P. Genetic variability among and within closely spaced populations of lodgepole pine. **Can. J. Genet. Cytol.**, v.26, p.:177-184, 1984.

LINHART, Y.B.; MITTON, J.B.; STURGEON, K.B. & DAVIS, M.L. Genetic variation in space and time in a population of ponderosa pine. **Heredity**, v.46, p.:407-426, 1981.

MAGNO, A.; SICOLI, C.; YOCHIO, P.; VENCOVSKY, R. Efeitos do manejo na estrutura genética de populações de caixeta (*Tabebuia cassinoides*). **Scientia forestalis**, n. 58, p. 127-143, 2000.

MARIOT, A. **Distribuição da diversidade genética e aspecto da fenologia e dispersão de sementes da pariparoba (*Piper cernun*)**. Florianópolis: Centro de Ciências Agrárias, UFSC, 110p. Dissertação (Mestrado em Ciências). 2000.

MARTIN, F.W. & GREGORY, L.E. Mode of pollination and factors effecting fruit set in *Piper nigrum* L. in Puerto Rico. **Crop Science**, v.2, p.295-299, 1962.

MENGISTU, L.W.; MUELLER-WARRANT, G.W.; BARKER, R.E. Genetic diversity of *Poa annua* in western Oregon grass seed crops. **Theor. Appl Genet.**, v. 101, p. 70-79. 2000.

MILLIGAN, B.G., LEEBENS-MACK, J. e STRAND, A.E. Conservation genetics: beyond the maintenance of marker diversity. **Molecular Ecology**. 3: 423 – 435, 1994.

MIRANDA, J.B.F. **Endogamia e consanguinidade**. In: **NASS, L.L. Recursos genéticos e melhoramento: plantas**. Rondonópolis: Fundação MT, p.629-647. 2001.

MOFFETT, A.A. & NIXON, K.M. The effects of self-fertilization on green wattle (*Acacia decurrens*) and black wattle (*Acacia mearnsii*). **Wattle Res. Inst. Rep.** v.1973/1974, p.66-84. 1974.

MORAES, M.L.T. **Variabilidade genética por isoenzimas e caracteres quantitativos em duas populações naturais de *Myracrodouon urundeuva* F.F. & M.F. Allemão -ANACARDIACEAE (Syn: *Astronium urundeuva* FR Allemão Engle)**. Piracicaba, 153p. Tese (Doutorado) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroa", Universidade de São Paulo. 1993.

MORAN, G.F.; MUONA, O. & BELL, J.C. Breeding system and genetic diversity in *Acacia auriculiformis* and *Acacia crassicarpa*. **Biotropica**, v.21, p.250-256. 1989.

MURAWSKI, D.A. & HAMRICK, J.L. The effect of the density of flowering individuals on the mating systems of nine tropical tree species. **Heredity**, v.67, p.167-174. 1991.

MURAWSKI, D.A.; GUNATILLEKE, I.A.U.N. & BAWA, K.S. The effects of selective logging on inbreeding in *Shorea megistophylla* (Dipterocarpaceae) from Sri Lanka. **Conserv. Biol.**, v.8, p.997-1002. 1994.

NEI, M. Analysis of gene diversity in subdivided population. **Proc. Natl. Acad. Sci. USA**, v. 70, n. 12 p.3321-3323, 1973.

NEI, M. **Molecular population genetics and evolution**. North-Holand/American Esevier, Amsterdan, 288p. 1975.

Nei, M. *F*-statistics and analysis of gene diversity in subdivided populations. **Ann. Hum Genet.**, v. 41, p.225-233, 1977.

NEI, M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from small number of individuals. **Genetics**, v. 89, p.583-590, 1978.

NEI, M. **Molecular evolutionary genetics**. New York: Columbia University Press, 987. 512 p. 1987.

OLIVEIRA, A. F. **Estrutura genética de populações naturais de *Copaifera langsdorffii* Desf. a partir de isoenzimas**. 114 p. Dissertação (Mestrado em Engenharia Florestal) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG. 2000.

OLIVEIRA, C.A.M. de; SILVA, E.F. da; MOLICA, S.G.; FERREIRA, R.L.C.; LIRA, D.A.S. de e JÚNIOR, J.A.B.B. de. Diversity and genetic structure in populations of *Caesalpinia echinata* (Lam.) in the Ecological Station of Tapacurá, Pernambuco, Brazil. **Scientia Forestalis**, 70: 77-83, 2006.

O'MALLEY, D.M. & BAWA, K.S. Mating system of a tropical rain forest tree species. **Am. J. Bot.**, v.74, p.1143-1149. 1987.

O'MALLEY, D.M.; BUCKLEY, D.P.; PRANCE, G.T. & BAWA, K.S. Genetics of Brazil nut (*Bertholletia excelsa*: Lecythidaceae). 2. Mating system. **Theor. Appl. Genet.**, v.76, p.929-932. 1988.

PIRCHNER, F. Genetic structure of populations.1. Closed populations or matings among related individual. In: Chapman, A.B. **General and quantitative genetics**. Amsterdam: Elsevier. p.227-248. 1985.

Queiroz M., M. Quadros y L. Santos. Cytokine profile and natural killer cell activity in *Listeria monocytogenes* infected mice treated orally with *Petiveria alliacea* extract. **Immunopharmacol Immunotoxicol.** 22(3): 501-18. 2000.

ROBINSON, I. P. Aloenzimas na Genética de Populações de Plantas. In: Alfenas, A.C.(ed) **Eletroforese de isoenzimas e proteínas afins.** Ed. UFV, Viçosa-MG, p. 329-380. 1998.

SACCHERI, I.; KUUSSAARI, M.; KANKARE, M. Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. **Nature**, 392:491-494. 1998.

SEBBANN, A.M.; SEOANE, C.E.S.; KAGEYAMA, P.Y.; VENCOVSKY, R. Efeitos do Manejo na estrutura genética de populações de caixeta (*Tabebuia cassinoides*). **Scientia Forestalis**, n. 58, p. 127-143, 2000.

SHAH, A.; LI, D.; GAO, L.; LI, H. e MÖLLER, M. Genetic diversity within and among populations of the endangered species *Taxus fuana* (Taxaceae) from Pakistan and implications for its conservation. **Biochemical Systematics and Ecology**, 36: 183-193, 2008.

SLATKIN, M. Gene flow in natural populations. **Annu. Rev. Ecol. Syst.**, v.16, p.393-430. 1985.

SLATKIN, M.; BARTON, N.H. A comparison of three indirect methods for estimating average levels of gene flow. **Evolution** v. 43, n. 7, p. 1349-1368, 1989.

SOLÉ-CAVA, A. M. Biodiversidade molecular e genética da conservação. In : MATIOLI, S. R. (Ed.). **Biologia molecular e evolução.** Ribeirão Preto: Holos Editora, 2001.



SOUZA JUNIOR, C.L. Reciprocal recurrent selection with half-sib progênies obtained alternately from non-inbred (S0) and inbred (S1) plants in maize (*Zea mays* L.) **Maydica, Bergamo**, v. 32, n. 1, p. 19-31, 1987

SREEKUMAR, V.B., RENUKA, C. Assessment of genetic diversity in *Calamus thwaitesii* BECC. (Arecaceae) using RAPD markers. **Biochemical Systematics and Ecology**, 34: 397 - 405, 2006.

TAVE, D. **Genetics for Fish Hatchery Managers**. 2o edição. 1993.

TORGLER, M. G. F.; CONTEL, E. P. B.; TORGLER, S. P. Isoenzimas: variabilidade genética em plantas. Ribeirão Preto: **Sociedade Brasileira de Genética**, 186 p. 1995.

WADT, L.H.O. de; KAGEYAMA, P. Y. Estrutura genética e sistema de acasalamento de *Piper hispidinervum*. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, n.2, 39: 151-157, 2004.

WALLACE, L.E. Examining the effects of fragmentation on genetic variation in *Platanthera leucophaea* (Orchidaceae): Inferences from allozyme and random amplified polymorphic DNA markers. **Plant Species Biology**, 17: 37-49, 2002.

WEIR, B. S. Genetic data analysis: methods for discrete population genetic data. Sunderland, Massachusetts: **Sinauer Associates**, 377 p. 1990.

WEIR, B. S., and C. C. COCKERHAM, Estimating F-statistics for the analysis of population structure. **Evolution** 38: 1358-1370. 1984.

WELMORE, C.S. Weed Science 34: 391-395. Kerry Bright (Duke University). 1986.

WRIGHT, S. Variability within and among natural populations. **The University of Chicago Press**, Chicago, 580p. 1951.

WRIGHT, S. Variability within and among natural populations. Vol. 4, **The University of Chicago Press**, Chicago, 580p. 1978.

YEEH, Y.; KANG, S. S.; CHUNG, M. G. Evaluation of the natural monement populations of *Camellia japonica* (Thearaceae) in Korea based on allozyme studies. **Botanical Bulletin of Academia Sinica**, Shanghai, v.37, p. 141-146, 1996.

ZUCCHI, M.I.; PINHEIRO, J.B.; CHAVES, L.J.; COELHO, A.S.G.; COUTO, M.A.; MORAIS, L.K. de and VENCOVSKY, R. Genetic structure and gene flow of *Eugenia dysenterica* natural populations. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, n.10, 40: 975-980, 2005.

Programa GENES – <http://www.ufv.br/dbg/genes/genes.htm>

# Livros Grátis

( <http://www.livrosgratis.com.br> )

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)  
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)  
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)  
[Baixar livros de Matemática](#)  
[Baixar livros de Medicina](#)  
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)  
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)  
[Baixar livros de Meteorologia](#)  
[Baixar Monografias e TCC](#)  
[Baixar livros Multidisciplinar](#)  
[Baixar livros de Música](#)  
[Baixar livros de Psicologia](#)  
[Baixar livros de Química](#)  
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)  
[Baixar livros de Serviço Social](#)  
[Baixar livros de Sociologia](#)  
[Baixar livros de Teologia](#)  
[Baixar livros de Trabalho](#)  
[Baixar livros de Turismo](#)