

RELAÇÃO ENTRE A VARIAÇÃO GENÉTICA DE CARACTERES QUANTITATIVOS E MARCADORES MOLECULARES EM SUBPOPULAÇÕES DE CAGAITEIRA (*Eugenia dysenterica* DC)¹

ANANDA VIRGINIA DE AGUIAR², NARA FERNANDES MOURA³, MARA FERNANDES MOURA⁴, MARIA IMACULADA ZUCCHI⁵, ROLAND VENCOSKY⁶, LÁZARO JOSÉ CHAVES⁷

RESUMO – O objetivo do trabalho foi relacionar a diversidade genética medida a partir de três diferentes marcadores moleculares, com a variação genética quantitativa de caracteres poligênicos, estimada em ensaio de progênies, sob condições controladas. As progênies, oriundas de dez subpopulações naturais de cagaiteira do sudeste de Goiás, foram avaliadas em experimento em blocos completos casualizados, com quatro repetições e uma planta por parcela. Foram estimadas a herdabilidade ao nível de média de progênies (h_{mi}^2) e o coeficiente de variação genética (CV_{gi}) de cada subpopulação para a altura da planta e o diâmetro do fuste, por quatro anos, bem como para as respectivas taxas de crescimento. Estimativas da diversidade gênica (H_{ei}) e do índice de fixação (f_i) foram obtidas com dados de marcadores codominantes e dominantes. Correlação linear e regressão múltipla foram usadas para inferir sobre a associação entre a divergência quantitativa e molecular nos níveis intra e interpopulacional. A fraca correlação entre as medidas de divergência obtidas com marcadores moleculares dominantes e codominantes reduziu a expectativa de correlação positiva entre essas medidas e a diversidade quantitativa. Em geral, não foi confirmada a possibilidade de usar com segurança medidas de divergência molecular intrapopulacional para inferir a variação genética de caracteres quantitativos no nível de precisão que prevaleceu. Com o marcador baseado em maior número de locos (RAPD), verificou-se a possibilidade de uma inferência desse tipo. Em nível interpopulacional, encontrou-se associação mais pronunciada entre a divergência molecular e a quantitativa.

Termos para indexação: correlação, regressão múltipla, marcadores moleculares, caracteres quantitativos, conservação genética.

RELATION BETWEEN THE GENETIC VARIATION OF QUANTITATIVE TRAITS AND THE MOLECULAR MARKERS IN SUBPOPULATIONS (*Eugenia dysenterica* DC)

ABSTRACT- This research aimed to measure the association between molecular diversity and the genetic variation of quantitative traits, estimated from a progeny trial, under controlled conditions. Ten natural subpopulations of cagaíta tree from the southeast of Goiás State, Brazil, were investigated. The maternal families were evaluated in a trail using the randomized complete block design with four replications and a single tree per plot. Quantitative data were analyzed estimating the coefficient of heritability (h_{mi}^2), on a progeny mean basis and the genetic coefficient of variation (CV_{gi}) for each subpopulation. The traits considered were: plant height and the respective diameter and the corresponding annual rates of increment. Estimates of gene diversity (H_{ei}) and fixation index (f_i), available for the same subpopulations, based on isozymes, SSR and RAPD markers, were taken for comparison. Simple linear correlation and multiple regression analysis were used for measuring the association between those estimates on intra and interpopulation level. The weak correlation between gene diversity estimated with codominant and dominant markers reduced the expectation of a good correlation between those statistics and the genetic variation of the quantitative traits. In general, the possibility to infer the magnitude of quantitative variation within subpopulations, based on molecular gene diversity, was not confirmed. RAPD results were more promising, indicating the importance to have an adequate genomic coverage in this kind of research. On the other hand, the interpopulation level, a much better association was detected for all markers. The possibility of predicting quantitative variation based on molecular information was, therefore, not excluded.

Index terms: correlation, multiple regression, molecular marker, quantitative traits, genetic conservation.

¹(Trabalho 038-10). Recebido em: 27-01-2010. Aceito para publicação em: 29-09-2010.

²Doutora em genética e melhoramento de plantas, pesquisadora da Embrapa Florestas, Colombo – PR. E-mail: ananda@cpnf.embrapa.br

³Doutoranda do curso de pós-graduação em Agronomia, EA/UFG, Goiânia-GO. E-mail: naramf2001@yahoo.com.br

⁴Doutora em genética e melhoramento de plantas, Pesquisadora do Instituto Agronômico de Campinas, Centro de Frutas, Jundiaí -SP. E-mail: mouram@iac.sp.gov.br

⁵Doutora em genética, pesquisadora do Instituto Agronômico de Campinas, Departamento de Genética. Campinas-SP. E-mail: zucchi@iac.sp.gov.br

⁶Prof. Dr. Escola Superior de Agronomia Luiz de Queiroz /USP, Dep. de Genética, Piracicaba-SP E-mail: rvencovsky@esalq.usp.br

⁷Prof. Dr. da Escola de Agronomia e Engenharia de Alimentos/UFG, Setor de Melhoramento de Plantas. Goiânia-GO. E-mail: lchaves@agro.ufg.br

INTRODUÇÃO

As espécies arbóreas do cerrado, assim como inúmeras espécies nativas pertencentes à flora e à fauna nos variados ecossistemas, apresentam abundante variação morfológica e genética distribuídas geograficamente. A extensão da variação geográfica é resultado de um balanço entre forças que tendem a produzir diferenciação local e outras que tendem a produzir homogeneidade genética (SLATKIN, 1987). A heterogeneidade ambiental, juntamente com mecanismos evolutivos, como a seleção, a deriva genética, as mutações e as migrações, influenciam na diversidade genética e fenotípica das espécies.

Estudos sobre a variação entre plantas englobam, simultaneamente, diferentes caracteres (morfológicos, fisiológicos, ecológicos) e frequências alélicas, e têm apresentado diferentes padrões de diversidade (OYAMA, 1994). Os marcadores moleculares são utilizados com sucesso no estudo genético em populações naturais devido à clara transmissão mendeliana, principalmente no contexto da sua estrutura genética, do sistema reprodutivo e do fluxo gênico. Porém, estudos que enfatizam o uso da informação fornecida por esses marcadores em relação à de caracteres quantitativos não têm sido realizados com suficiente intensidade (RITLAND, 1989). A teoria sugere que existe uma relação entre os diferentes padrões de divergência genética encontrados para as espécies, tanto ao nível intrapopulacional quanto ao nível interpopulacional. Segundo Soulé e Yang (1973) e Reed e Frankham (2001), a correlação entre as medidas de diversidade genética de caracteres quantitativos e de marcadores moleculares é forte e positiva, mas ainda existe muita controvérsia quanto à magnitude dessa correlação.

Em populações naturais de plantas, a maioria dos trabalhos, tanto com base em caracteres quantitativos quanto em marcadores moleculares, gera informações apenas sobre os níveis de diversidade e sobre a distribuição da variabilidade entre e dentro de populações, ou seja, dão uma descrição da heterogeneidade genética existente (TELLES et al., 2001b). São poucos os trabalhos que enfatizam a associação existente entre os padrões de divergência genética encontrados com diferentes tipos de metodologias utilizadas para estimar a variação genética de uma espécie. Na maioria das espécies arbóreas do cerrado, existem casos em que a variação genética obtida a partir de caracteres morfológicos e marcadores moleculares têm uma tendência similar no espaço. Por outro lado, esses caracteres variam devido a diversos fatores, o que leva a diferentes resultados quanto à estruturação da variação genética. O grau de asso-

ciação existente entre esses diferentes padrões em uma determinada espécie permite entender melhor os fatores ambientais e evolutivos que atuam numa população local, levando à sua diferenciação genética e fenotípica.

O potencial que os marcadores moleculares apresentam para inferir a quantidade de variação genética em caracteres quantitativos depende de, em parte, como a variação genética é mantida pela seleção e deriva genética e, também, da maneira como a seleção age. Assim, por exemplo, a relação pode ser mais fraca ou ausente para caracteres poligênicos sob seleção direcional. Por outro lado, se a variação genética quantitativa encontrada advém de caracteres neutros, espera-se uma boa correlação com a heterozigosidade, por serem ambas afetadas similarmente pelo tamanho da população (REED; FRANKHAM, 2001). Como visto, as medidas de variação genética em nível molecular e quantitativo podem gerar padrões de divergência diferentes, mas que se complementam em alguns aspectos.

Em geral, pode-se esperar uma correlação não muito pronunciada entre a diversidade molecular e a variação genética quantitativa dentro de populações (BADRI et al., 2008; BEKESSY et al., 2003; REED; FRANKHAM, 2001). No entanto, correlações positivas e significativas entre as medidas de variação genética de características quantitativas (Q_{ST}) e marcadores moleculares (F_{ST}) foram verificadas para fungos por Zhang et al. (2005).

Algumas espécies frutíferas nativas do cerrado apresentam grande variação fenotípica e genética entre populações naturais sob diferentes condições ecológicas (OLIVEIRA, 1998; SILVA, 2001; TELLES et al., 2003; MOURA, 2003; TRINDADE; CHAVES, 2005; ZUCCHI et al., 2005). Outras apresentam pouca variação genética, mas muita variação fenotípica (BANDEIRA, 2003). A variação genética, em algumas destas espécies, incluindo *E. dysenterica*, já foi estimada a partir de marcadores moleculares e caracteres quantitativos, assim como estudos reportam a variabilidade genética espacial e suas correlações com a divergência fenotípica interpopulacional (SILVA, 1999; TELLES, 2000; TELLES et al., 2001a; 2001b e 2003; TRINDADE, 2001; ZUCCHI, 2002; ZUCCHI et al., 2005). Porém, a relação entre medidas de diversidade genética molecular e de caracteres quantitativos não é clara para essa espécie, porque as observações fenotípicas utilizadas para esse tipo de estudo foram tomadas de plantas em condições naturais e, portanto, sujeitas aos efeitos ambientais e outros efeitos não genéticos, como a idade da planta, por exemplo. Dessa forma, as relações entre diferentes matrizes de distâncias

obtidas a partir de dados de marcadores moleculares, isoenzimáticos e caracteres quantitativos, em subpopulações de cagaiteira, apresentam valores muitos variáveis (TELLES, 2000; TRINDADE, 2001; ZUCCHI, 2002).

Assim, o objetivo desta pesquisa foi relacionar medidas de diversidade molecular com estimativas de variação genética quantitativa de caracteres de crescimento, usando como material de investigação os dados disponíveis obtidos de cagaiteira.

MATERIAL E MÉTODOS

As subpopulações de cagaiteira investigadas neste trabalho encontram-se relacionadas na Tabela 1. Estas subpopulações são as mesmas que foram investigadas por Telles (2000) e Zucchi (2002), sendo representadas tanto por plantas adultas (plantas-mãe) como por suas progênes. A partir deste material, foram geradas estimativas de parâmetros genéticos moleculares e quantitativos, conforme detalhado nos itens seguintes.

O total de plantas-mãe considerado foi de 110, variando de oito a 12 por subpopulação. As progênes foram avaliadas em experimento conduzido em área da Escola de Agronomia e Engenharia de Alimentos da Universidade Federal de Goiás, em Goiânia-GO (EA/UFG). O experimento foi implantado em 1998, no espaçamento 6 m x 6 m, em blocos completos casualizados, com quatro repetições e uma planta por parcela. No início, cada planta-mãe foi representada por progênie de quatro plantas, totalizando 440 plantas. Contudo, no término da pesquisa, sobreviveram 381 plantas no total, com média de 3,5 plantas por progênie e 38,1 plantas por subpopulação. Nestas progênes, mensuraram-se caracteres de crescimento (a altura total da árvore e o diâmetro do fuste a 30 cm do solo) visando a estimar parâmetros genéticos quantitativos. A vegetação original na área em que foi instalada esta coleção de germoplasma *in vivo* de *E. dysenterica* da EA/UFG, é do tipo mata de interflúvio, e o solo é classificado como Latossolo Vermelho-Escuro.

A fim de relacionar parâmetros genéticos de natureza molecular com outros de natureza quantitativa, as informações básicas utilizadas nesta pesquisa consistiram em dois tipos de estimativas de parâmetros genéticos das subpopulações: a diversidade gênica (H_e) ou heterozigosidade esperada e o índice de fixação (f), obtidos por Telles (2000) com isoenzimas e por Zucchi (2002) com marcadores moleculares SSR (*Simple Sequence Repeat*) e RAPD (*Random Amplified Polymorphic DNA*). O objetivo foi relacionar estas estimativas com as de natureza

quantitativa. As estimativas dos parâmetros obtidas com isoenzimas basearam-se em progênes maternas de polinização aberta das plantas-mãe amostradas. As de microssatélites provieram da genotipagem das plantas-mãe existentes em condições naturais, e as de RAPD foram obtidas de dados de duas gerações, em que as progênes foram usadas para inferir o genótipo materno. O total de locos e alelos empregados para obter essas estimativas foram: com isoenzimas, oito locos de seis sistemas enzimáticos (SKDH, 6-PGD, α -EST, MDH, PGI e PGM) com 34 alelos; com microssatélites, sete locos polimórficos com 73 alelos; com RAPD, 40 locos polimórficos (TELLES, 2000; ZUCCHI, 2002).

Nota-se que, em seu conjunto, essas estimativas provieram da genotipagem feita em duas gerações (plantas-mãe e respectivas progênes). Acredita-se que esse fato não deve prejudicar os objetivos desta pesquisa, pois é permissível admitir que as subpopulações estejam em equilíbrio com respeito ao sistema reprodutivo e que os marcadores moleculares são efetivamente neutros.

Os parâmetros genéticos de caracteres quantitativos foram estimados a partir dos dados colhidos do ensaio de avaliação das progênes, já descrito. Os caracteres considerados foram: altura da planta (ALT) e o diâmetro do fuste a 30 cm do solo (DIA). Estas medidas foram tomadas durante o desenvolvimento das plantas, iniciando um ano após o plantio (ALT1 e DIA1) e posteriormente a cada ano (ALT2, DIA2, ALT3, DIA3, ALT4, DIA4) até o quarto ano. Esse detalhamento de estimação dos parâmetros ano a ano visou a melhorar a confiabilidade das estimativas e a permitir avaliar as tendências gerais dos resultados. Além das medidas de altura e diâmetro, também foram calculados os coeficientes de regressão linear (b_{ALT} e b_{DIA}) para cada planta, em que a variável X foi o número de anos após o plantio ($X = 1, 2, 3, 4$). Esses coeficientes são indicadores da taxa média de crescimento anual das plantas.

Para cada uma das 10 variáveis sob análise, a saber, quatro alturas, quatro diâmetros e duas taxas de crescimento, obtiveram-se estimativas da herdabilidade em nível de média de progênes (h_{mi}^2) e o coeficiente de variação genética (CV_{ei}) em cada subpopulação (com $i = 1, 2, \dots, 10$).

Visando a relacionar a variação genética das variáveis quantitativas com a diversidade molecular e os níveis de endogamia das subpopulações, utilizaram-se medidas de correlação e regressão. Para cada uma das dez variáveis, obteve-se o coeficiente de correlação linear de Pearson (r) entre as estimativas de h_{mi}^2 e H_{ei} bem como de h_{mi}^2 e f_i . Os

cálculos foram feitos com as estimativas de H_{ci} e f_i disponíveis para cada marca molecular investigada. Da mesma forma, obteve-se o coeficiente r entre CV_{gi} e H_{ci} e entre CV_{gi} e f_i . Os cálculos foram efetuados para cada idade, a fim de verificar as tendências gerais das estimativas.

A despeito da complexidade da variância genética de caracteres quantitativos em espécies com sistema misto de reprodução (COCKERHAM; WEIR, 1984), e da variação genética entre progênies ($\hat{\sigma}_p^1$), é possível esperar uma correlação linear positiva entre as estimativas de H_{ci} e de $\hat{\sigma}_p^2$, bem como entre H_{ci} e CV_{gi} . Por outro lado, a correlação entre as estimativas de f_i e as medidas de variação ($\hat{\sigma}_p^2$ e CV_{gi}) não pode ser predita com facilidade. Porém, para locos com pouca ou nenhuma dominância, e estando as subpopulações em equilíbrio de Wright, pode-se também esperar correlação positiva, neste caso. Esta, no entanto, é uma situação muito restrita, devendo-se ressaltar, portanto, que a esse respeito a presente pesquisa é apenas verificadora.

As correlações entre as estimativas dos parâmetros genéticos baseados em marcadores moleculares e em caracteres quantitativos de cada subpopulação, por apresentarem incertezas quanto às suas distribuições, não foram testadas por testes estatísticos usuais. Assim, a estatística Z de Mantel foi utilizada para testar a significância destes coeficientes, utilizando-se de 9.999 permutações. Para essa análise, foi utilizado o programa NTSYS (*Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis Program*) (ROHLF, 1989).

Dado que existiam três estimativas de cada parâmetro molecular (H_c e f), provenientes de marcas SSR, RAPD e isoenzimas, realizou-se análise para verificar quanto as três marcas moleculares em conjunto são preditivas da variação genética quantitativa. Utilizou-se o processo de regressão linear múltipla, em que a variável dependente (Y_i) foi inicialmente a estimativa h_{mi}^2 de de cada subpopulação, e as variáveis independentes (X_{1i} , X_{2i} e X_{3i}), as estimativas de H_{ci} das três marcas. O mesmo foi feito tomando Y_i como sendo CV_{gi} . Alternativamente, essas regressões também foram investigadas com as mesmas variáveis Y_i , mas tomando como variáveis X_{1i} , X_{2i} e X_{3i} as estimativas de f_i , provenientes das três marcas. O grau de associação entre as variáveis dependentes e independentes foi avaliado pelo coeficiente de determinação que, no caso, tem seis graus de liberdade. A análise de regressão foi realizada baseando-se no programa GENES (CRUZ, 1997). A verificação da significância aproximada dos valores do coeficiente de regressão múltipla foi baseada em Steel e Torrie (1960).

Esta parte da investigação é de natureza distinta, porque se procurou verificar o grau de associação entre as distâncias moleculares e as distâncias morfológicas ou quantitativas, todas elas interpopulacionais. Os dados das dez variáveis, tomadas em cada planta do ensaio de progênies, foram usados para obter distâncias generalizadas de Mahalanobis (D^2) (MAHALANOBIS, 1936), entre todos os pares de subpopulações, totalizando 45 valores. Estas foram correlacionadas com as respectivas distâncias genéticas moleculares de Nei, fornecidas por Telles (2000) e Zucchi (2002). A significância de cada coeficiente foi verificada pelo teste de Mantel, realizando 9.999 permutações. Para essa análise, foi utilizado o programa NTSYS (ROHLF, 1989) e, para o cálculo de D^2 , usou-se o procedimento CANDISC (*Canonical Discriminant Analysis*) do programa SAS (*Statistical Analysis System*).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Inicialmente, a associação entre a divergência molecular estimada para as subpopulações a partir dos três marcadores genéticos foi analisada, com o fim de verificar se as estimativas obtidas apresentam a mesma tendência. A correlação entre os valores de heterosigozidade esperada dos marcadores codominantes (SSR e isoenzimas) foi alta e significativa ($r=0,72$, $P=0,067$); entre o marcador dominante (RAPD) e as isoenzimas, essa correlação foi muito baixa ($r=0,08$, $P=0,394$) e não significativa. Comparando-se RAPD e SSR, a correlação foi negativa ($r=-0,41$, $P=0,115$) e não significativa. Maior correlação entre os valores de heterozigosidades esperadas com os dois marcadores codominantes era esperada, pois estas contêm informação mais acurada sobre o polimorfismo existente dentro das subpopulações, ao nível alélico.

Algumas características do próprio marcador podem influenciar no grau de associação entre os diferentes padrões de divergência (H_c) obtidos por técnicas moleculares (EXCOFFIER et al., 1992; LYNCH; MILLIGAN, 1994). Além disso, a fraca correlação observada entre as variações genéticas obtidas com os marcadores codominantes e dominantes também pode estar relacionada às etapas de aplicação da técnica. É preciso lembrar ainda que os marcadores, aqui considerados, podem ter abrangido regiões distintas do genoma da cagaiteira. Acrescente-se a isso o fato de não se ter usado o mesmo número de indivíduos na genotipagem, para estimar os parâmetros populacionais.

As baixas correlações entre as medidas de divergência, obtidas com os marcadores moleculares

considerados, reduziram a expectativa de uma correlação forte entre essas medidas e a variação genética de caracteres quantitativos.

Os resultados da análise de correlação entre as estimativas obtidas com os três marcadores moleculares e com os caracteres quantitativos encontram-se nas Tabelas 2 e 3. Dos 120 coeficientes de correlação obtidos, apenas 7 foram significativos ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste de Mantel. Os coeficientes de correlação observados entre os coeficientes de herdabilidade e as heterozigosidades esperadas variaram de $-0,53$ a $0,57$. Em relação ao CV_g , essa variação foi de $-0,50$ a $0,58$. A maioria dos valores do coeficiente de correlação foi negativa para os marcadores codominantes e positiva para os marcadores dominantes.

Entre as estimativas dos coeficientes de herdabilidade e os índices de fixação, as estimativas dos coeficientes de correlação variaram de $-0,75$ a $0,67$. Para o CV_g , esse intervalo foi de $-0,69$ a $0,66$ (Tabelas 2 e 3). Novamente, o predomínio de valores positivos foi observado para o marcador RAPD e negativos para as isoenzimas e os microssatélites. De acordo com os resultados discutidos no item anterior, referentes à correlação entre as heterozigosidades esperadas dos três marcadores, já se esperava uma correlação não concordante entre a variação genética quantitativa e a divergência molecular.

É conveniente lembrar que as estimativas H_{ei} e f_i , baseadas nos marcadores RAPD foram obtidas para a geração das matrizes, cujos genótipos moleculares haviam sido inferidos a partir das respectivas progênies (ZUCCHI, 2002), e mesmo assim foi com este tipo de marcador que se detectou, para o caráter altura das plantas, um maior número de correlações positivas de H_{ei} com h_{mi}^2 e H_{ei} com CV_{gi} . Um dos fatores que deve ter contribuído para essa tendência mais concordante com as expectativas é o maior número de locos RAPD utilizado por Zucchi (2002), que foi de 40. Esse número certamente deu maior cobertura genômica do que a média de 7,5 locos, utilizados por Telles (2000) e Zucchi (2002) para obter as estimativas dos parâmetros moleculares com marcadores codominantes. Essa tendência repetiu-se para o diâmetro das plantas, mas com valores de r mais baixos. As correlações envolvendo os índices de fixação (f_i) também foram bastante baixas e tenderam a valores positivos com o marcador RAPD e negativos com os dois outros marcadores, no caso da altura das plantas. Para o diâmetro, a maior quantidade de valores de r negativos foi verificada com as isoenzimas. Em relação às taxas de crescimento, podem merecer algum destaque as correlações significativas entre f_i e

h_{mi}^2 e f_i e CV_{gi} verificadas para a altura das plantas. Isso sugere que maior variação genética entre progênies, para a taxa de crescimento, ocorreu nas subpopulações intrinsecamente mais endogâmicas. Progênies parcialmente endogâmicas apresentam maior variabilidade entre si em comparação com aquelas obtidas por alogamia completa. Desta forma, uma possível explicação para a associação observada seria a ocorrência de taxas diferenciais de autofecundação entre as subpopulações o que poderia ter refletido em maior índice de fixação estimado a partir dos genótipos das progênies. Para que isso possa ser esclarecido, estudos mais acurados são necessários.

O sistema misto de reprodução da cagaiteira ($s=0,08$) pode ter contribuído para o efeito endogâmico, que está relacionado ao desvio de panmixia dentro de subpopulações. Em consequência à ocorrência desta pequena taxa de autofecundação (s), tem-se a redução do valor fenotípico médio de algumas progênies, principalmente para os caracteres relacionados à eficiência fisiológica da planta, como altura e diâmetro, aumentando, portanto, a variabilidade intrapopulacional. Este fenômeno é conhecido como depressão causada pela endogamia. Em geral, a depressão, em virtude da endogamia, tende a ser linear com respeito ao f (FALCONER, 1989). Mas, com o aumento de endogamia, perdem-se indivíduos, portanto essa linearidade pode ser comprometida, principalmente quando ela atinge altos níveis (FALCONER, 1989). Isso contribui para coeficientes de correlações mais fracos entre as estimativas de f_i e h_{mi}^2 e f_i e CV_{gi} .

Vários fatores podem levar a correlações fracas ou nulas entre a diversidade molecular e a quantitativa, podendo-se citar: a) o genoma de uma espécie não é suficientemente coberto com marcas moleculares; b) os marcadores genéticos são considerados seletivamente neutros, e os polígenes determinantes de um caráter quantitativo estão, em geral, sob efeito da seleção; c) erros nas estimativas podem ocorrer devido à amostragem insuficiente. Na presente pesquisa, o número de locos dos marcadores dominantes, e principalmente dos codominantes, foi pequeno para cobrir de forma adequada o genoma da espécie. Isso pode ser um dos fatores que levaram às estimativas de correlações muito variáveis entre as medidas de divergência molecular e a variação quantitativa, sendo possível que cada marcador tenha gerado um padrão de divergência genética diferente por cobrir regiões distintas do genoma da espécie. Acrescente-se a isto a precisão relativamente baixa dos ensaios das progênies, o número relativamente pequeno de plantas-mãe e o pequeno número de

indivíduos por progênie, empregados para obter as estimativas de natureza quantitativa. Estes fatores também podem ter contribuído para os resultados obtidos.

A amplitude geral dos valores de correlação obtidos neste trabalho foi de $-0,53$ a $0,58$. Reed e Frankham (2001) também encontraram fraca correlação média entre medidas de variação genética de marcadores moleculares e quantitativos ($r=0,217$), com variação igualmente grande, ou seja, de $-0,88$ a $0,90$. Estes autores concluíram que as medidas moleculares de diversidade genética têm capacidade limitada para prever a variabilidade genética quantitativa. Quando a ação gênica predominante em um caráter poligênico é aditiva, espera-se uma correlação linear entre a heterozigosidade média e a variância desse caráter (SOULÉ; YANG, 1973). Por outro lado, havendo grande quantidade de variância genética de dominância e epistática associadas ao caráter, a relação entre as medidas de variação genética molecular e quantitativa afasta-se da linearidade (MATHER, 1973; REED; FRANKHAM, 2001).

Reed e Frankham (2001), com base em uma meta-análise envolvendo várias populações, obtiveram correlação média significativa entre a heterozigosidade molecular e o coeficiente de variação fenotípica ($r=0,36$) e uma correlação negativa e não significativa entre a herdabilidade de um caráter quantitativo e a heterozigosidade ($r=-0,08$). Fica evidenciada pelos resultados destes dois autores a dificuldade em associar a diversidade molecular com a variação de caracteres quantitativos.

Teoricamente, como já abordado, pode-se esperar uma correlação entre o coeficiente de herdabilidade e a heterozigosidade esperada, já que esses dois parâmetros são função do polimorfismo existente em uma população, mas essa correlação pode ser fraca ou inexistente devido à neutralidade do marcador molecular usado para estimar a heterozigosidade e a variação genética de um caráter. Embora os marcadores moleculares possam ser úteis para demonstrar a dimensão da deriva genética, a perda de variação molecular não implica necessariamente uma perda de adaptação ou potencial adaptativo, e conseqüentemente de variação quantitativa (REED; FRANKHAM, 2003). Deve-se lembrar ainda que medidas de variação genética de caracteres que sofrem menos o efeito ambiental podem ter uma correlação mais alta com estimativas de marcadores moleculares, do que caracteres que sofrem mais o efeito do ambiente ou da seleção (REED; FRANKHAM, 2001).

Trabalhos demonstram que parâmetros como

a heterozigosidade esperada e a herdabilidade podem estar ou não relacionados com a adaptação da espécie. Houle (1989) sugere que a heterozigosidade detectada por marcadores isoenzimáticos seja uma boa medida de adaptação da população e de seu potencial adaptativo. Por outro lado, Reed e Frankham (2001) relatam que dados isoenzimáticos geralmente refletem somente uma pequena porção do genoma e, portanto, não podem ser um bom indicador das diferenças adaptativas. Devido ao fato de marcadores serem seletivamente neutros, ou aproximadamente, eles podem perder variação genética mais rapidamente do que os locos envolvidos com a adaptação. Além disso, a expressão de caracteres quantitativos é geralmente bastante plástica com respeito aos efeitos ambientais (MATHER, 1973). Isso provavelmente reduz a correlação entre parâmetros de marcadores moleculares e herdabilidades ou variâncias fenotípicas (REED; FRANKHAM, 2001).

A taxa de mutação também pode ser um fator que interfere na correlação entre as medidas de variação genética de marcadores e caracteres quantitativos. A quantidade de variação genética presente em uma população pode ser diferente comparando-se marcadores moleculares e caracteres quantitativos, devido à maior quantidade de mutações em caracteres influenciados por muitos locos. Além disso, os caracteres poligênicos retêm mais variabilidade genética em populações de tamanhos pequenos e recuperam a variabilidade mais rapidamente após um efeito fundador do que locos isoenzimáticos (LYNCH, 1996).

A aplicação de análises de correlações entre medidas de variação genética de marcadores moleculares e caracteres quantitativos requer maior rigor, tanto na obtenção dos dados quanto no direcionamento dos objetivos. Os efeitos de vários fatores ao nível genético, evolutivo, ambiental e estatístico têm de ser mais controlados para que se possam obter resultados mais condizentes com a teoria e a realidade. Um fato a ser pensado é o quanto as medidas moleculares explicariam variações quantitativas, podendo-se perguntar se essa correlação não seria intrinsecamente baixa. No presente trabalho, observaram-se estimativas de correlação variando de $-0,53$ a $0,58$, ou seja, em torno da metade da amplitude de um coeficiente de correlação linear (-1 a 1). Reed e Frankham (2001) concluíram, a partir de trabalhos que relacionavam medidas de variação molecular e quantitativa, que a medida de variação molecular explicaria somente 4% da variação em caracteres quantitativos. Os autores sugeriram que uma relação entre medidas de interesse para evolucionistas e conservacionistas é mais fraca do que o esperado para caracteres associados com a história de vida da espécie e as herdabilidades. Para

responder às perguntas acima levantadas, sugere-se o desenvolvimento de pesquisas mais direcionadas para esse tipo de estudo, com maior número de marcas e ensaios com maior controle ambiental.

A regressão múltipla entre as estimativas de variação genética quantitativa e de parâmetros moleculares apresentou valores de R^2 variando de 0,31 a 0,63 entre os coeficientes de herdabilidade e as heterozigosidades esperadas, e de 0,14 a 0,82 entre os coeficientes de herdabilidade e os índices de fixação (Tabela 4). Os coeficientes de regressão múltipla entre os coeficientes de variação genética e as heterozigosidades esperadas variaram de 0,15 a 0,70 e entre os coeficientes de variação genética e os índices de fixação variaram de 0,37 a 0,74. A grande maioria desses valores não acusou significância (Tabela 4).

Os valores de R^2 foram, em geral, mais altos do que os correspondentes às correlações simples (r) das Tabelas 2 e 3. Resultados desse tipo são esperados quando o número de variáveis independentes (3) é relativamente grande em relação ao número de dados da variável dependente (10), como no presente caso. Mesmo assim, poder-se-ia ter obtido maior significância dos coeficientes R^2 , não fosse a fraca concordância verificada entre as estimativas dos parâmetros moleculares com os tipos de marcadores considerados.

As correlações lineares entre as matrizes de distâncias genéticas moleculares e as distâncias genotípicas de Mahalanobis foram de grandeza intermediária (Figura 1). Essas variaram de 0,40 a 0,43, indicando que as divergências moleculares entre as subpopulações estão relacionadas com as respectivas diferenças fenotípicas poligênicas num grau mais elevado e mais coerente do que foi observado nesta pesquisa em relação à diversidade genética intrapopulacional (Figura 1). Correlações parecidas entre as distâncias obtidas de caracteres quantitativos de progênies e as distâncias genéticas, obtidas pelas matrizes geradas por RAPD (0,43) e SSR (0,39), foram verificadas com essas mesmas subpopulações (ZUCCHI, 2002). A autora verificou correlações significativas ao nível de 5% de probabilidade entre os caracteres morfológicos referentes às plantas-mãe e a divergência genética obtidas com RAPD ($r=0,56$) e SSR ($r=0,55$). Com isoenzimas, foram encontradas correlações significativas das matrizes de distâncias genéticas com a matriz de distâncias fenotípicas das matrizes ($r=0,58$) e com a matriz de distâncias genotípicas estimadas com progênies ($r=0,35$) (TELLES, 2000; TELLES et al., 2001; 2001b). Em outra pesquisa com subpopulações da mesma espécie de outra região,

com RAPD, foi observada uma correlação positiva e altamente significativa ($r=0,86$) entre as matrizes de distâncias moleculares e fenotípicas (TRINDADE, 2001; TRINDADE; CHAVES, 2005).

El-Kassaby (1982), por outro lado, não encontrou associação significativa entre resultados de locos isoenzimáticos e caracteres quantitativos em *Pseudotsuga var. menziesii* (Mirb.) (FRANCO). Já, Linhart et al. (1979) verificaram significativa associação dessa natureza em subpopulações naturais de *Pinus ponderosa*.

Nesta pesquisa, a correlação entre a diversidade molecular e a variação poligênica foi mais evidente no nível interpopulacional do que no intrapopulacional. Uma das explicações para esses resultados está na maior precisão das estimativas dessas distâncias (D^2 e Nei). Esses resultados foram alentadores no sentido de mostrar a possibilidade de predição da diversidade genética de caracteres quantitativos a partir de dados moleculares desde que se trabalhe com suficiente precisão, tanto em relação à amostragem genética quanto em relação aos erros experimentais no ensaio de avaliação dos materiais. Portanto, não ficou excluída a possibilidade de inferir a variação genética quantitativa a partir de dados moleculares. Para esse fim, recomenda-se uma cobertura molecular ampla e precisão suficiente para minimizar os erros experimentais e de amostragens.

TABELA 1- Localidades amostradas, coordenadas geográficas e número de progênes de cagaiteiras amostradas, na região sudeste de Goiás.

Subpopulações	Localidade (município)	Nº de progênes	Altitude (m)	Latitude Sul	Longitude Oeste
1	Catalão	11	880	18° 07' 35''	47° 54' 20''
2	Catalão	11	860	18° 02' 03''	48° 02' 31''
3	Catalão	12	800	18° 13' 39''	47° 58' 12''
4	Três Ranchos	12	820	18° 17' 15''	47° 48' 41''
5	Campo Alegre de Goiás	12	930	17° 39' 11''	47° 46' 37''
6	Campo Alegre de Goiás	12	780	17° 34' 24''	47° 42' 12''
7	Cristalina	8	890	17° 10' 47''	47° 31' 07''
8	Luziânia	12	900	16° 28' 48''	47° 48' 40''
9	Goiânia	8	740	16° 40' 30''	49° 14' 42''
10	Senador Canedo	12	840	16° 37' 13''	49° 04' 29''

TABELA 2 - Coeficientes de correlação linear entre as estimativas de parâmetros genéticos referentes ao caráter altura de plantas e aos três marcadores moleculares, para dez subpopulações de cagaiteira (*E. dysenterica*) do sudeste de Goiás.

Parâmetros quantitativos	Variáveis	Parâmetros marcadores moleculares					
		SSR		RAPD		Isoenzimas	
		H _e	f	H _e	f	H ₂	f
h ² _m	ALT1	0,02 (0,433)	-0,15 (0,352)	0,35 (0,171)	0,14 (0,310)	0,03 (0,468)	-0,14 (0,311)
	ALT2	-0,37 (0,094)	-0,38 (0,203)	0,57 (0,091)	0,35 (0,112)	-0,21 (0,247)	-0,37 (0,152)
	ALT3	-0,26 (0,246)	-0,10 (0,327)	0,24 (0,232)	0,10 (0,468)	-0,07 (0,397)	-0,68 (0,011)
	ALT4	-0,24 (0,264)	-0,19 (0,292)	0,39 (0,158)	0,12 (0,431)	-0,03 (0,488)	-0,52 (0,076)
	bALT	-0,10 (0,428)	0,25 (0,211)	0,36 (0,126)	0,67 (0,038)	0,20 (0,400)	-0,26 (0,259)
CV _g	ALT1	-0,01 (0,484)	-0,31 (0,242)	0,43 (0,138)	0,11 (0,397)	-0,02 (0,481)	-0,07 (0,455)
	ALT2	-0,41 (0,071)	-0,46 (0,179)	0,58 (0,097)	0,25 (0,253)	-0,31 (0,125)	-0,32 (0,196)
	ALT3	-0,28 (0,220)	-0,17 (0,287)	0,31 (0,195)	0,08 (0,476)	-0,08 (0,378)	-0,62 (0,026)
	ALT4	-0,29 (0,214)	-0,27 (0,248)	0,48 (0,128)	0,10 (0,440)	-0,05 (0,444)	-0,47 (0,088)
	bALT	-0,06 (0,471)	0,25 (0,214)	0,30 (0,175)	0,66 (0,032)	0,19 (0,414)	-0,27 (0,237)

1- Parâmetros estimados ignorando os efeitos de subpopulações. h²_m e CV_g-estimativas da herdabilidade em nível de média de progênes e coeficiente de variação genético; f- índice de fixação; H_e- heterozigosidade esperada; ALT_l: altura e diâmetro ao l-ésimo ano após o plantio (l=1, 2, 3, 4). bALT: taxa de crescimento da altura de plantas. Entre parêntese os valores de P valor para a significância do coeficiente de correlação.

TABELA 3 - Coeficientes de correlação linear entre as estimativas de parâmetros genéticos referentes ao caráter diâmetro do caule e aos três marcadores moleculares, para dez supopulações de cagaiteira (*E. dysenterica*) do sudeste de Goiás.

Estimativas de parâmetros genéticos ¹	Variáveis	Parâmetros marcadores moleculares					
		SSR		RAPD		Isoenzimas	
		H _e	f	H ₂	f	H _e	f
h ² _m	DIA1	0,01 (0,482)	0,43 (0,051)	-0,02 (0,465)	0,11 (0,405)	0,29 (0,311)	-0,35 (0,198)
	DIA2	-0,35 (0,159)	0,08 (0,451)	-0,04 (0,435)	0,25 (0,215)	-0,27 (0,298)	-0,75 (0,011)
	DIA3	-0,31 (0,220)	0,11 (0,376)	0,12 (0,359)	0,21 (0,286)	-0,21 (0,279)	-0,48 (0,081)
	DIA4	-0,53 (0,138)	0,18 (0,279)	0,07 (0,455)	0,32 (0,199)	-0,38 (0,186)	-0,44 (0,109)
	bDIA	-0,38 (0,098)	-0,08 (0,432)	0,11 (0,387)	0,27 (0,228)	-0,39 (0,091)	-0,20 (0,279)
CV _g	DIA1	-0,13 (0,369)	0,29 (0,162)	0,05 (0,439)	-0,04 (0,447)	0,19 (0,423)	-0,38 (0,139)
	DIA2	-0,39 (0,152)	0,04 (0,501)	0,02 (0,480)	0,23 (0,230)	-0,27 (0,277)	-0,69 (0,017)
	DIA3	-0,38 (0,167)	0,00 (0,496)	0,18 (0,279)	0,15 (0,343)	-0,25 (0,254)	-0,49 (0,080)
	DIA4	-0,50 (0,132)	0,17 (0,283)	0,09 (0,430)	0,30 (0,190)	-0,34 (0,207)	-0,39 (0,153)
	bDIA	-0,46 (0,090)	-0,09 (0,423)	0,16 (0,345)	0,29 (0,229)	-0,41 (0,090)	-0,23 (0,254)

1-Parâmetros estimados ignorando os efeitos de subpopulações. h²_m e CV_g -estimativas da herdabilidade em nível de média de progênes e coeficiente de variação genético; f- índice de fixação; H_e- heterozigosidade esperada; ALT_l: altura e diâmetro ao l-ésimo ano após o plantio (l=1, 2, 3, 4). bDIA: taxa de crescimento do diâmetro. () Significância de r dada pela probabilidade.

TABELA 4 - Coeficiente de regressão múltipla (R^2) entre as estimativas de parâmetros de variação genética e os marcadores genéticos (RAPD, isoenzimas e SSR) de dez subpopulações de cagaiteira (*E. dysenterica*) do sudeste de Goiás.

Parâmetros quantitativos ¹	Variáveis	Parâmetros moleculares			
		H_e		f	
		R	R^2	R	R^2
h^2_m	ALT1	0,46	0,21	0,28	0,08
	ALT2	0,63	0,39	0,70	0,49
	ALT3	0,31	0,10	0,65	0,42
	ALT4	0,40	0,16	0,55	0,30
	bALT	0,43	0,18	0,75*	0,57
CV_g	ALT1	0,59	0,35	0,37	0,14
	ALT2	0,70	0,49	0,67	0,45
	ALT3	0,36	0,13	0,65	0,42
	ALT4	0,49	0,24	0,55	0,30
	bALT	0,36	0,13	0,74*	0,55
h^2_m	DIA1	0,42	0,18	0,37	0,61
	DIA2	0,42	0,18	0,82**	0,68
	DIA3	0,31	0,10	0,56	0,31
	DIA4	0,56	0,32	0,59	0,34
	bDIA	0,52	0,27	0,14	0,37
CV_g	DIA1	0,52	0,27	0,53	0,28
	DIA2	0,43	0,19	0,76*	0,57
	DIA3	0,15	0,39	0,52	0,28
	DIA4	0,53	0,28	0,53	0,28
	bDIA	0,48	0,23	0,42	0,28

1- Parâmetros estimados ignorando os efeitos de subpopulações. h^2_m e CV_g - estimativas da herdabilidade em nível de média de progênies e coeficiente de variação genético; f - índice de fixação; H_e - heterozigosidade esperada; ALT_l e DIA_l altura e diâmetro ao l-ésimo ano após o plantio (l=1, 2, 3, 4). bALT e bDIA taxa de crescimento da altura e diâmetro. R - coeficiente de regressão múltipla; R^2 - coeficiente de determinação, com GL=6. *, **: teste F significativo a 5% e 1%, respectivamente (significância aproximada).

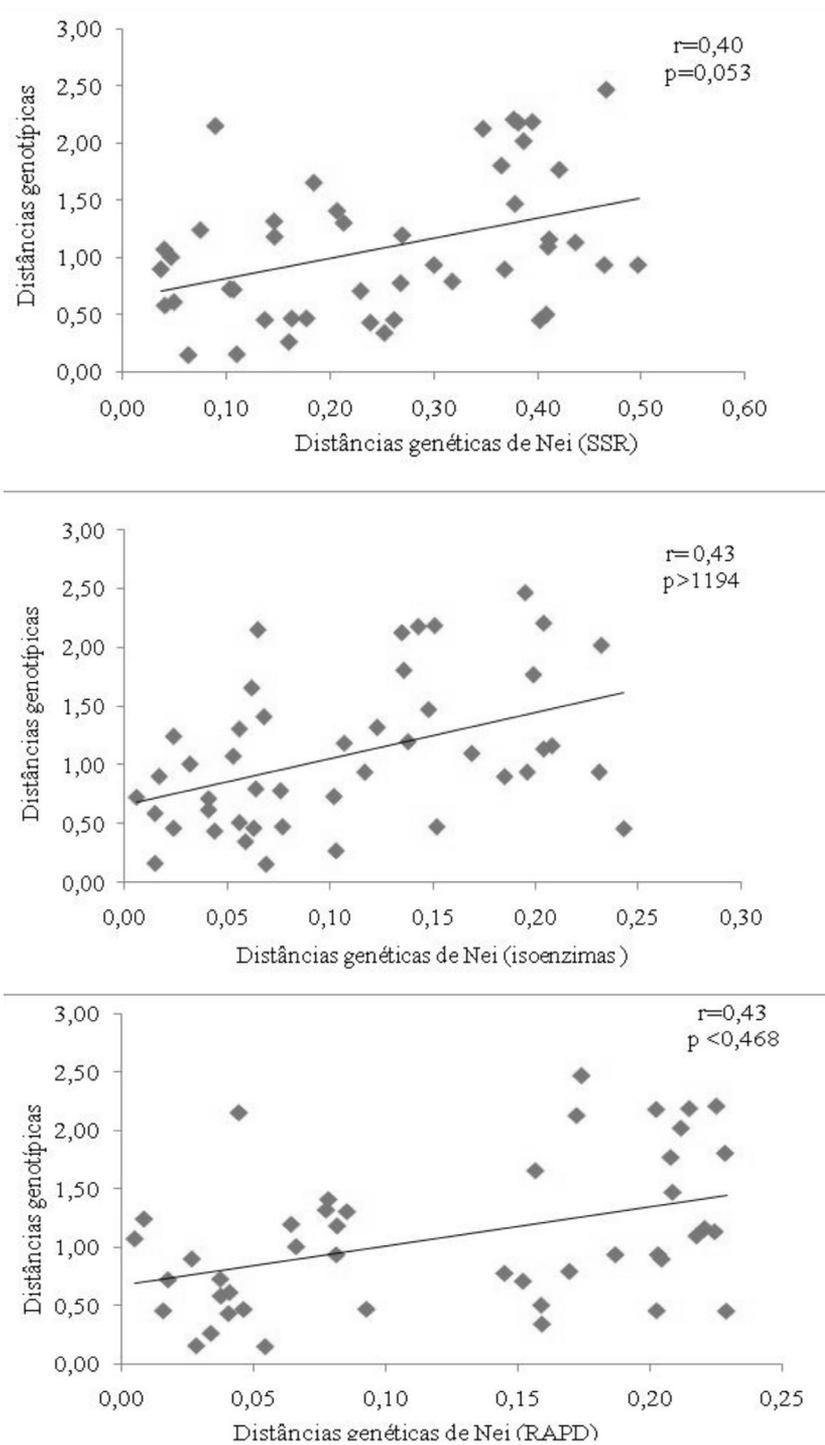


FIGURA 1- Dispersão gráfica das distâncias genotípicas de Mahalanobis obtidas com caracteres quantitativos do ensaio de avaliação de progênie e as obtidas por diferentes tipos de marcadores (RAPD, isoenzimas e microssatélites). Cagaita (*E. dysenterica*), Goiânia.

CONCLUSÕES

1-As fracas correlações entre as medidas de divergência, obtidas entre os marcadores moleculares considerados, reduziram a expectativa de uma boa correlação entre essas medidas e a variação genética de caracteres quantitativos.

2-A tendência de uma correlação linear positiva entre a divergência genética molecular intrapopulacional e a variação genética de natureza poligênica, verificada com o marcador RAPD, indica ser importante trabalhar com ampla cobertura genômica em estudos dessa natureza.

3-A correlação mais pronunciada verificada entre as medidas de divergência molecular interpopulacional e as correspondentes distâncias baseadas nos caracteres quantitativos considerados apontam para a existência de uma associação entre estas duas medidas e realça a importância de se trabalhar com suficiente nível de precisão em pesquisas desse tipo, tanto em relação aos dados moleculares como aos quantitativos de natureza poligênica.

AGRADECIMENTOS

À CAPES, pela bolsa de estudo concedida a Ananda Virginia de Aguiar. Ao CNPq, pelo auxílio financeiro e bolsas concedidas a Lázaro José Chaves e Roland Vencovsky.

REFERÊNCIAS

BADRI, M.; ZITOUN, A.; ILAHI, H.; HUGUET, T.; AQUANI, M.E. Morphological and microsatellite diversity associated with ecological factors in natural populations of *Medicago laciniata* Mill. (Fabaceae). **Journal of Genetics**, Bangalore, v. 87, n. 3, 2008.

BANDEIRA, L. F. **Caracterização genética de populações naturais de araticum (*Annona crassiflora* Mart.)**. 2003. 78f. Dissertação (Mestrado em Biologia) – Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Goiás, Goiânia, 2003.

BEKESSY, A.S.; ENNOS, R.A.; BURGMAN, M.A.; NEWTON, A.C.; ADES, P.K. Neutral DNA markers fail to detect genetic divergence in an ecologically important trait. **Biology Conservation**, Boston, v.110, p.267-275, 2003.

COCKERHAM, C.C.; WEIR, B.S. Covariance of relatives stemming from a population undergoing mixed self and random mating. **Biometrics**, Washington, v.40, p. 157-164, 1984.

CRUZ, C.D. **Programa GENES: aplicativo computacional em genética e estatística**. Viçosa: UFV, 1997. 442 p.

EL-KASSABY, Y. Associations between allozyme genotypes and quantitative traits in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco). **Genetics**, Bethesda, v.101, p.103-115, 1982.

EXCOFFIER, L.; SMOUSES, P.E.; QUATTRO, J.M. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. **Genetics**, Bethesda, v.13, p. 479-491, 1992.

FALCONER, D.S. **Introduction to quantitative genetics**. 3. ed. Harlow: Longman, 1989. 438p.

HOULE, D. Allozyme associated heterosis in *Drosophilla melanogaster*. **Genetics**, Bethesda, v.123, p.789-801, 1989.

LINHART, Y.B.; MITTON, J.B.; BOWMAN, D.M.; STURGEON, K.B. Genetic aspects of fertility differentials in poderosa pine. **Genetical Research**, Cambridge, v.33, p.237-242, 1979.

LYNCH, M. A quantitative-genetic perspective on conservation issues. In: AVISE, J.C.; HAMRICK, J.L. **Conservation genetics: case histories from nature**. New York: Chapman and Hall, 1996. p.471-501.

LYNCH, M.; MILLIGAN, B.G. Analysis of population genetic structure with RAPD markers. **Molecular Ecology**, Oxford, v.3, p. 91-99, 1994.

MATHER, K. **Genetical structure of populations**. London: Chapman and Hall, 1973.

MAHALANOBIS, P.C. On generalized distance in statistic. **Proceedings of the National Institute Sciences**, New Delhi, v. 2, p.49-55, 1936.

MOURA, N.F. **Estrutura genética de subpopulações de mangabeira (*Hancornia speciosa* Gomez) nos cerrados do Brasil central**. 2003. 70 f. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Goiás, Goiânia, 2003.

OLIVEIRA, A.K.B. **Variabilidade genética entre e dentro de subpopulações de pequi (*Caryocar brasiliense* Camb.) do Estado de Goiás**. 1998. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Goiás, Goiânia, 2003.

- OYAMA, K. Local differentiation among populations of *Arabis stelleri* var. japonica in a sand dune habitat. **Annals of Botany**, London, v. 74, p.103-109, 1994.
- REED, D.H.; FRANKHAM, R. How closely correlated are molecular and quantitative measures of genetic variation? A meta-analysis. **Evolution**, Lawrence, v.55, p. 1095-1103, 2001.
- REED, D.H.; FRANKHAM, R. Correlation between fitness and genetic diversity. **Conservation Biology**, San Francisco, v.17, p. 230-237, 2003.
- RITLAND, K. Gene identity and the genetic demography of plant populations. In: BROWN, A.H.D.; CLEGG, M.T.; KAHLER, A.L.; WEIR, B.S. Plant population genetic breeding and genetic resources. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON POPULATION GENETICS AND GERMPLASM RESOURCES IN CROP IMPROVEMENT, 2., 1989, Sunderland. **Proceedings...** 449p.
- ROLHF, F.J. **NTSYS-PC: numerical taxonomy and multivariate analysis system**. New York: Exeter Publisher, 1989. 210p.
- SILVA, R.S.M. **Caracterização de subpopulações de cagaita (*Eugenia dysenterica* DC.) da região sudeste do Estado de Goiás**. 1999. 112 f. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Goiás, Goiânia, 1999.
- SILVA, R.S.M.; CHAVES, L.J.; NAVES, R.V. Caracterização de frutos e árvores de cagaita (*Eugenia dysenterica* DC.) no sudeste do Estado de Goiás Brasil. **Revista Brasileira de Fruticultura**, Jaboticabal, v.23, p. 330-334, 2001.
- SLAKTIN, M. Gene flow and the geographic structure of natural populations. **Science**, Washington, v.236, p. 787-792, 1987.
- SOULÉ, M.E.; YANG, S.Y. Genetic variation in the side-blotched lizards on islands in the Gulf of California. **Evolution**, Lawrence, v. 27, p. 593-600, 1973.
- STEEL, G.D.; TORRIE, J.H. **Principles and procedures of statistics: with special reference to the biological sciences**. New York: McGraw-Hill, 1960. 481p.
- TELLES, M.P.C. **Diversidade genética e estrutura genética populacional de cagaiteira (*Eugenia dysenterica* DC.) do sudeste de Goiás**. 2000. 129 f. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Goiás, Goiânia, 2000.
- TELLES, M.P.C.; SILVA, R.S.M.; CHAVES, L.J.; COELHO, A.S.G.; DINIZ FILHO, A.F. Divergência entre subpopulações de cagaiteira (*Eugenia dysenterica*) em resposta a padrões edáficos e distribuição espacial. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.36 1387-1394, 2001a.
- TELLES, M.P.C.; SILVA, R.S.M.; CHAVES, L.J.; COELHO, A.S.G.; DINIZ FILHO, A.F. Divergência entre subpopulações de cagaiteira (*Eugenia dysenterica*) em resposta a padrões edáficos e distribuição espacial. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.36, p.1387-1394, 2001b.
- TELLES, M.P.; COELHO, A.S.G.; CHAVES, L.J.; DINIZ-FILHO, J.A.F.; VALVA, F.D. Genetic diversity and population structure of *Eugenia dysenterica* DC. ("cagaiteira"-Myrtaceae) in central Brazil: spatial analysis and implication for conservation and management. **Conservation Genetics**, The Netherlands, v.4, p. 685-695, 2003.
- TRINDADE, M.G. **Estrutura genética de subpopulações naturais de cagaiteira (*Eugenia dysenterica* DC) do nordeste de Goiás**. 2001. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Goiás, Goiânia, 2001.
- TRINDADE, M.G.; CHAVES, L.J. Genetic structure of natural *Eugenia dysenterica* DC (Myrtaceae) populations in northeastern Goiás, Brasil, accessed by morphological traits and RAPD markers. **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v.28, p. 407-413, 2005.
- ZUCCHI, M.I. **Análise da estrutura genética de *Eugenia dysenterica* DC utilizando marcadores RAPD e SSR**. Tese (Doutorado) - Escola Superior Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2002.
- ZHAN, J.; LINDE, C. C.; JURGENS, T.; MERZ, U.; STEINEBRUNNER, F.; MC DONALD, B. A. Variation for neutral markers is correlated with variation for quantitative traits in the plant pathogenic fungus *Mycosphaerella graminicola*. **Molecular Ecology**, Oxford, v.14, p.2683-2693, 2005.
- ZUCCHI, M.I.; BRONDANI, R.V.; PINHEIRO, J.B.; CHAVES, L.J.; COELHO, A.G.S.; VENCOSKY, R. Genetic structure and gene flow in *Eugenia dysenterica* DC in Brazilian Cerrado utilizing SSR markers. **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v. 26, p. 449-457, 2003.
- ZUCCHI, M.I.; PINHEIRO, J.B.; CHAVES, L.J.; COELHO, A.S.G.; COUTO, M.A.; MORAIS, L.K.; VENCOSKY, R. Genetic structure and gene flow of *Eugenia dysenterica* natural populations. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 40, p. 975-980, 2005.