

Clement, C.R.; Yuyama, K.; Chávez Flores, W.B. 2001. Recursos genéticos de pupunha {Genetic resources of pejibaye}. In: Sousa, N.R.; Souza, A.G.C. (Eds.). *Recursos fitogenéticos na Amazônia Ocidental: conservação, pesquisa e utilização*. Embrapa Amazônia Ocidental, Manaus. pp. 143-187. (Brasil) (ISBN 85-89111-01-6).

RECURSOS GENÉTICOS DE PUPUNHA

Charles R. CLEMENT, Kaoru YUYAMA, Wanders B. CHÁVEZ FLORES
Inst. Nac. Pesquisas da Amazônia - INPA, Cx. Postal 478, 69011-970 Manaus, AM, Brasil

INTRODUÇÃO

A pupunha (*Bactris gasipaes* Kunth, Palmae) é a única palmeira domesticada nos trópicos americanos (Clement, 1992). Acredita-se que sua domesticação começou devido ao interesse dos primeiros povos americanos na sua madeira (Patiño, 1989), sempre preferida para a fabricação de instrumentos de pesca, caça e guerra por sua flexibilidade e dureza. Os frutos das populações silvestres, ricos em óleos, oferecem uma importante fonte de energia, e poderia ter incentivado sua domesticação como fruteira (Clement *et al.*, 1989). Porém, não há dúvida de que o resultado final do processo de domesticação da pupunha é a produção de frutos amiláceos (Mora Urpí *et al.*, 1997).

A pupunha ocupou lugar de destaque na economia indígena antes da conquista das Américas, tanto nos trópicos úmidos sul como centro americanos, como fonte de energia facilmente armazenada na forma de farinha ou silagem e na subsistência indígena. Acredita-se que foi tão importante quanto à mandioca (*Manihot esculenta*) e o milho (*Zea mays*), em algumas partes de sua distribuição pré-colombiana (Clement, 1988), visto pelo número de nomes indígenas e festas organizadas para coincidir com sua safra (Patiño, 1992). Após a conquista, a pupunha perdeu seu lugar de destaque na economia agrícola e, em alguns casos foi eliminada pelos conquistadores no esforço de subjugar os primeiros povos (Patiño, 1963), enquanto noutros perdeu a preferência da população indígena e colonial para modas alimentares das novas elites (Martinez *et al.*, 1992).

A pupunha ainda mantém alguma importância na subsistência das populações tradicionais da Amazônia, embora raramente chegue a uma produção suficiente para registros oficiais. Apesar de muito esforço para fomentar uma maior utilização do fruto a partir de 1975, quando iniciou o programa do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), o consumo de pupunha em suas formas tradicionais não aumentou significativamente na Amazônia. As razões não foram a falta de opções de uso, pois Clement & Mora Urpí (1987) examinaram quatro grandes grupos de uso do fruto: fruto inteiro cozido (o uso mais comum na região amazônica), farinha para panificação e confeitaria (veja receitas em Kerr *et al.*, 1997), farinha para ração animal, e óleo vegetal. Clement & Mora Urpí (1987) ainda mencionaram o palmito, que estava sendo plantado na América Central e começando aparecer no Brasil.

Atualmente, a exploração do palmito está captando o entusiasmo de produtores e empresários em muitas partes do Brasil e do exterior. Ao longo da década 1990, a área plantada com pupunha para a produção de palmito tem-se expandido em dez vezes, chegando a mais de 6.000 ha em 1996 (Bovi, 1997). A demanda para sementes de plantas inermes é responsável pela multiplicação de programas de melhoramento em diversas partes do Brasil (Clement & Bovi, 1999), embora ainda não esteja claro que os programas apresentarão uma razão custo/benefício suficientemente alta para garantir sua continuidade (Clement, no prelo).

A coleção dos recursos genéticos de uma espécie é o primeiro passo num programa de melhoramento genético. A América Latina possui numerosas coleções de germoplasma de pupunha, mas apenas Brasil e Costa Rica têm programas de melhoramento com a escala e

continuidade necessárias para obter resultados significativos - o do Instituto Agronômico de Campinas e o da Universidad de Costa Rica. No entanto, vale ressaltar que o INPA tem contribuído de forma significativa para o avanço do conhecimento sobre os recursos genéticos da pupunha (Clement *et al.*, 1997a) e continua tentando usar estes recursos em benefício da agroindústria e dos pequenos produtores da Amazônia.

Neste capítulo será apresentado um resumo do estado da arte sobre os recursos genéticos da pupunha na Amazônia Central, enfocando a contribuição do INPA no contexto nacional e internacional.

BOTÂNICA E DOMESTICAÇÃO

A botânica de uma espécie com populações domesticadas é frequentemente confusa, pois a morfologia das plantas poderá sofrer tantas modificações pela seleção humana que se tornará muito diferente das populações silvestres que lhe deram origem (Harlan & de Wet, 1971). Na pupunha, por exemplo, Clement (1988) demonstrou que houve um incremento de 2.000% no tamanho do fruto entre as populações silvestres do Acre e Rondônia (então chamadas de *Bactris dahlgreniana* Glassman) e as populações derivadas, que encontram sua maior expressão nas raças primitivas Putumayo e Vaupés. Antes de identificar as possíveis populações ancestrais, era comum considerar a pupunha um cultígeno (e.g., Schultes, 1984), ou seja, um cultivo cujos parentes silvestres não haviam sido identificados. Desta forma, é evidente que questões botânicas e informação sobre a domesticação das populações cultivadas precisam ser tratadas em conjunto.

Taxonomia de *Guilielma*

Martius (1824) descreveu a pupunha cultivada no Pará como *Guilielma speciosa*, embora oito anos antes Kunth (Humboldt *et al.*, 1816) houvesse descrito a pupunha cultivada na Colômbia como *Bactris gasipaes*. Mesmo assim, o gênero *Guilielma* foi aceito até recentemente, quando Sanders (1991) mostrou que *Bactris* só era monofilético com a inclusão de *Guilielma*.

Desde a descrição da pupunha em 1816, 18 nomes específicos ou sub-específicos foram atribuídos em algum momento a *Guilielma* (Tabela 1). Ferreira (1997) apresentou um resumo histórico de todos esses nomes, concordando com Henderson (1995) que muitos devem ser sinônimos. Na família Palmae, a hibridização interespecífica e até inter-genérica acontece com mais facilidade que em outras famílias (Uhl & Dransfield, 1987), e Mora Urpí (1993) sugeriu que a pupunha é de origem híbrida. Isto sugere a necessidade da redução do número de nomes para aproximar-se de um conceito de espécie com sentido biológico (Henderson, 1995).

Devido à grande variabilidade observada neste grupo de taxons e à probabilidade de hibridização entre taxons do grupo, Mora Urpí (1993) sugeriu que *Guilielma* é uma coenoespécie (um grupo de taxons em vias de especiação), porém não propôs uma revisão de nomes. Se este conceito for adotado, os nomes antigos poderiam ser atribuídos a 'ecoespécies'. Mora Urpí (1999) denominou mais alguns taxons novos, infelizmente sem descrições.

Para tratar o taxon *Guilielma*, Clement (1995a) sugeriu o uso do conceito do 'genepool' de Harlan & Wet (1971), que considera a espécie biológica reprodutivamente isolada de outras espécies. Assim, o genepool primário, GP1, seria a pupunha propriamente dita, dentro do qual existiriam duas subespécies: *utilis*, contendo a maioria dos nomes reconhecidos como sinônimos da pupunha cultivada e todas as raças domesticadas; *speciosa*, contendo os taxons afins que podem ser sinônimos de *B. gasipaes* e possíveis ancestrais da

pupunha, tais como *B. ciliata*, *B. dahlgreniana*, *B. insignis*, *B. macana*. No GP2, estariam todas as outras espécies uma vez atribuídas a *Guilielma*, as quais possivelmente podem hibridizar com *B. gasipaes* com algum grau de fertilidade (Tabela 1). No GP3, estaria o resto do gênero *Bactris*.

Tabela 1. Os nomes atribuídos a *Guilielma* em algum momento entre 1798 e hoje (segundo Ferreira, 1997), e sua posição no conceito de ‘genepools’ (Clement, 1995; GP1 = *B. gasipaes*) e no conceito de Henderson (1995). A coenoespécie proposta por Mora Urpí (1993) contém todos os taxons que Henderson (1995) considera como *B. gasipaes* e *B. macana*, bem como os novos taxons mencionados por Mora Urpí (1999).

Taxon	Autor e Data Original	Clement	Henderson
<i>gasipaes</i>	Kunth 1816	GP1 - ssp <i>utilis</i>	<i>gasipaes</i>
<i>speciosa</i>	Martius 1824	“	“
<i>insignis</i>	Martius 1847	“	“
<i>chontaduro</i>	Triana 1854	“	“
<i>utilis</i>	Oersted 1859	“	“
<i>speciosa</i> var. <i>flava</i>	Barbosa-Rodriguez 1875	“	“
<i>speciosa</i> var. <i>coccinea</i>	Barbosa-Rodriguez 1875	“	“
<i>speciosa</i> var. <i>mitis</i>	Drude 1881	“	“
<i>speciosa</i> var. <i>ochracea</i>	Barbosa-Rodriguez 1888	“	“
<i>speciosa</i> var. <i>chichagui</i>	Karsten 1857	GP1 - spp <i>speciosa</i>	“
<i>ciliata</i>	Ruiz & Pavón 1798	GP2	“
<i>macana</i>	Martius 1847	“	<i>macana</i>
<i>caribaea</i>	Karsten 1857	“	“
<i>microcarpa</i> *	Huber 1904	“	“
<i>mattogrossensis</i>	Barbosa-Rodríguez 1898	GP2 (ou 3**)	<i>riparia</i>
<i>granatensis</i>	Karsten 1857	“	<i>pilosa</i>
<i>piritu</i>	Karsten 1857	“	<i>guineensis</i>
<i>tenera</i>	Karsten 1857	“	<i>brongniartii</i>
<i>setulosa</i>	Karsten 1857	“	<i>setulosa</i>

* Glassman (1972) deu o nome *B. dahlgreniana* quando eliminou *Guilielma* porque já havia a combinação *B. microcarpa*.

** Estes taxons entraram e saíram de *Guilielma* várias vezes ao longo do tempo, de forma que sua inclusão em GP2 ou GP3 depende da classificação usada. Assumindo a validade da classificação de Henderson (1995), são componentes da GP3.

No mesmo ano, Henderson (1995) e Henderson *et al.* (1995) apresentaram uma reinterpretação de *Guilielma*, ficando com apenas dois nomes: *B. gasipaes* e *B. macana* (Tabela 1). Consideraram ainda que *B. gasipaes* foi domesticada a partir de alguma população de *B. macana*. No entanto, as normas de nomenclatura taxonômica permitem apenas um nome para um complexo de populações domesticadas e populações silvestres que

as deram origem (Artigo 28.1; Greuter, 1994), de forma que A. Henderson¹ (com. pess., 1999) juntou estes dois nomes em *B. gasipaes*, criando duas variedades para distinguir as populações domesticadas (var. *gasipaes*) e as silvestres (var. *chichagui*). E. Ferreira (com. pess., 1999) está trabalhando numa análise morfológica e anatômica de *Bactris*, usando a nova interpretação de Henderson, para completar uma análise cladística que definirá as espécies mais afins da pupunha.

As três propostas para interpretar a variação observada em termos das relações evolutivas entre as populações e taxons que compõe *Guilielma* são muito similares (Tabela 1). As prospecções de pupunha têm dado muita atenção a populações primitivas e taxons afins, mas pouco desta informação tem sido publicado.

Dentro da nova variedade *chichagui*, as populações silvestres do sudoeste da Amazônia merecem destaque porque podem estar relacionadas com a origem da pupunha. Clement *et al.* (1989) caracterizaram algumas populações de *B. dahlgreniana* (sinônimo de *Guilielma microcarpa* Huber; agora var. *chichagui*) no Acre e em Rondônia, e as compararam a uma população do Rio Ucayali, Peru. Esses autores concluíram que *B. dahlgreniana* era vegetativamente similar a *B. gasipaes*, mas reprodutivamente diferente. Henderson *et al.* (1995) usaram esta interpretação para apoiar a origem de *B. gasipaes* em *B. macana*.

Ao contrário das opiniões de Henderson (1995) e Henderson *et al.* (1995), Ferreira (1997) sugeriu que a *B. dahlgreniana* deveria ser mantida em lugar de ser absorvida em *B. macana*, pois além de apresentar algumas diferenças morfológicas e anatômicas, sua distribuição é disjunta de *B. macana*. Por outro lado, Clement *et al.* (1999) descreveram uma nova ocorrência de dois tipos de *B. dahlgreniana* na região do Alto Solimões, Brasil. O tipo Acre, com frutos que pesam um grama, é similar à descrição original de Huber (1904, 1906) para a região de Boca do Acre, AM, e de Clement *et al.* (1989) para Acre e Rondônia; o tipo Ucayali, com frutos de 5 a 8 g, é similar aos frutos observados ao longo do Rio Ucayali, perto de uma localidade visitada por Huber e relatada por Clement *et al.* (1989). O tipo de *Martinezia ciliata* (Ruiz & Pavon, 1799) foi coletado ao este do Rio Ucayali.

Sistema reprodutivo

A pupunha é monóica, com flores estaminadas e pistiladas na mesma inflorescência; protógina, com flores pistiladas receptivas quando a espata se abre e flores estaminadas que liberam pólen ao abrir e caem 24 horas mais tarde (Mora Urpí & Solis, 1980). Essa combinação sugere que a pupunha é alógama; além disso, Mora Urpí & Solis (1980) propuseram a existência de um sistema genético de auto-incompatibilidade, mas Clement & Arkcoll (1984) demonstraram que, se existe, sua eficiência é altamente variável, pois observaram de 0% a 88% de autocompatibilidade em polinizações controladas na raça Putumayo plantada em Manaus, AM.

A polinização é efetuada principalmente por Curculionídeos dos gêneros *Andranthobius* (América Central) e *Phyllotrox* (Amazônia) (Mora Urpí, 1982; Listabarth, 1996), e Nitidulídeos do gênero *Epurea* (Listabarth, 1996). São besouros pequenos com uma autonomia de vôo reduzida, entre 100 e 200 m (Mora Urpí & Solis, 1980) e 400 e 500 m (Mexzon *et al.*, 1997). Entretanto, Beach (1984) relatou a presença de besouros grandes na Costa Rica, Scarabaeídeos do gênero *Cyclocephala* que, até o presente, não têm sido observados polinizando a pupunha na Amazônia. Mora Urpí & Solis (1980) e Mora Urpí

¹ Henderson, A. *Bactris* (Palmae). Manuscrito em avaliação pela *Flora Neotropica*, New York Botanical Garden, New York.

(1984) sugerem, ainda, que o vento e a gravidade poderão atuar como polinizadores, embora menos eficientes e importantes que os Coleópteros.

Embora a pupunha seja alógama, a autopolinização poderá ocorrer de três formas: dentro da mesma inflorescência (por intermédio de insetos, vento ou gravidade durante a abscisão das flores estaminadas), entre inflorescências do mesmo estipe (evento mais raro, pois as inflorescências normalmente abrem em sequência, com alguns dias de intervalo), e entre inflorescências em estipes diferentes dentro da mesma touceira (provavelmente mais ou menos comum). Isto sugere que a autopolinização e, conseqüentemente, a endogamia e a redução de heteroziguidade nas progênies são mais ou menos freqüentes (Mora Urpí *et al.*, 1997).

A estrutura populacional da pupunha parece ser composta de um número de sub-populações mais ou menos restritas. Assim, o tamanho efetivo das sub-populações poderia ser pequeno, e subpopulações geneticamente isoladas poderiam evoluir (Mora Urpí *et al.*, 1997). A estrutura natural é similar à estrutura sob cultivo, pois as roças dos primeiros povos tendem a ser pequenas e isoladas (Clement, 1988). Essas considerações têm implicações importantes para a coleta, conservação e manejo de recursos genéticos da pupunha, mas foram levantadas após a maioria das coleções.

Origem

A origem de qualquer espécie começou há milhões de anos, pois a evolução é um processo lento. Pela distribuição da var. *chichagui* (Figura 1) é evidente que este grupo pode ser considerado andino, mas provavelmente se originou antes dos Andes (Clement, 1988). Há pelo menos 15 milhões de anos ocorreu nessa região uma espécie ancestral à *B. gasipaes*, e, com a subida dos Andes, esta espécie ancestral começou a ser dividida em grupos de populações separados por barreiras físicas importantes - as cordilheiras dos Andes e as diferentes extensões do oceano que entraram entre a parte norte dos Andes (hoje Colômbia) e a parte central e sul dos Andes (hoje Equador, Peru, Bolívia etc.). Essas barreiras ajudam a explicar a distribuição da var. *chichagui* atual, onde é possível observar quatro grupos de populações silvestres (usando seus nomes originais):

- C O nordeste dos Andes - inclui *B. macana* e *B. caribaea*;
- C O norte interandino - inclui *B. speciosa* var. *chichagui* (Karsten) e, possivelmente, outros taxons;
- C O noroeste dos Andes - inclui os taxons não descritos do Equador (chontilla), Panamá (Darién) e Costa Rica (Mora Urpí, 1999);
- C O sudoeste da Amazônia - inclui *B. ciliata*, *B. dahlgreniana* (*G. microcarpa*), *B. insignis*.

As populações de *B. gasipaes* ao norte foram separadas pelas cordilheiras oriental, central e ocidental dos Andes, que ramificaram-se formando a Colômbia e o norte do litoral do Equador. As populações do sudoeste da Amazônia foram separadas das do norte pela extensão do oceano que entrou na Amazônia, na região do norte do Equador, onde os Andes ainda são menos altos (veja mapa em Webb, 1995). Essa incursão marítima também explica porque as populações do norte são restritas aos Andes - as terras entre os novos Andes e o velho escudo guianense afundaram, e a incursão oceânica teve saída também ao norte, onde hoje se encontra o Lago Maracaibo, Venezuela. Curiosamente, as populações do sudoeste estende-se um pouco mais na hiléia, mesmo que a incursão marítima chegou até a região que formou a Bolívia e oeste do Brasil (Rondônia e Mato Grosso).

Ao ser considerada originária dos Andes, admite-se uma distribuição pouco extensa de *B. gasipaes* nas terras baixas. Além da adaptação aos Andes, durante o pleistoceno partes da planície amazônica provavelmente foram muito mais áridas do que hoje, sendo

relativamente inóspita para a espécie. Somente com a chegada do clima mais ameno do holoceno, a *B. gasipaes* poderia expandir sua distribuição natural, especialmente no sudoeste.

Então, existem quatro possibilidades de origem da pupunha, mas não se sabe qual a correta; permanece uma incógnita após mais de 100 anos de especulação, com duas hipóteses dominando as discussões atuais. A primeira supõe que a pupunha foi domesticada uma vez, em algum lugar da Amazônia, perto dos Andes centrais (Clement 1995a; Huber 1904; Prance 1984; Seibert 1950), embora Spruce (1871) sugeriu o norte dos Andes. A segunda sugere que a pupunha foi domesticada várias vezes em vários lugares da distribuição da var. *chichagui* (Mora Urpí 1992, 1993). A evidência que permitirá confirmar uma dessas hipóteses deverá incluir a distribuição da variabilidade morfológica, química e genética dos táxons atribuídos a *Guilielma*, e sua relação com a variabilidade das raças primitivas, criadas pelos primeiros povos da América tropical.

Saldías Paz (1991) descreve diversas populações de pupunha perto de Santa Cruz de La Sierra, na Bolívia: *B. dahlgreniana* (var. *chichagui*), população silvestre com frutos pesando em torno de uma grama; uma população com frutos pesando cerca de 10 g, ocorrendo em lugares de perturbação antrópica e podem ser *B. dahlgreniana* tipo Ucayali (Clement *et al.*, 1999); as populações com frutos de tamanho comercial, maior que 20 g, são as cultivadas (var. *gasipaes*). As pequenas variações no tamanho de fruto entre as populações parecem ser quase contínuas, sugerindo que a região de Santa Cruz poderia ter sido envolvida na origem da pupunha, pois esta característica não foi observada em outro lugar da América tropical.

Logicamente, um exemplo de continuidade não confirma que o centro de origem da pupunha foi identificado por Saldias Paz (1991), pois não era sua pretensão. No entanto, na ausência de dados concretos que mostrem a relação entre as populações, a exemplo de análises de DNA, é melhor trabalhar com a hipótese mais simples (origem única) do que com a mais complexa. Seguindo este raciocínio, o sudoeste da Amazônia é um forte candidato para o centro de origem da pupunha (Clement, 1995a).

Distribuição geográfica

Durante o processo de domesticação, a pupunha foi distribuída a partir de seu(s) centro(s) de origem para a maioria dos trópicos úmidos americanos (Figura 1). Na época da conquista das Américas, a pupunha foi distribuída do sudeste de Honduras (16° N) ao centro sul da Bolívia (18° S), e do sudoeste de Costa Rica (84° W) ao leste da Amazônia brasileira (46° W). Sempre ocorre abaixo de 1.200 m acima do nível do mar, em lugares com pluviosidade acima de 1.500 mm, e em solos de textura média a pesada, bem drenados (Mora Urpí *et al.*, 1997).

Domesticação e raças

A domesticação é um processo co-evolutivo (Harlan, 1992; Clement, 1999), em que humanos praticam seleção nos fenótipos de plantas individuais e garantem a propagação destas plantas para formar novas (sub)populações. Ao longo dos milênios, um ou mais grupos indígenas devem ter realizado seleções em circunstâncias diferentes, selecionando tipos de pupunha que mais lhes interessavam entre as populações silvestres originais. Cada vez que migravam, levavam consigo as sementes preferidas, originando novas populações com base genética muito restrita. Assim, a rápida fixação de genes foi resultado tanto da seleção artificial, que faz parte do processo de domesticação, como da seleção natural - adaptação diferencial das plantas às novas condições ecológicas (Clement, 1987; 1988).

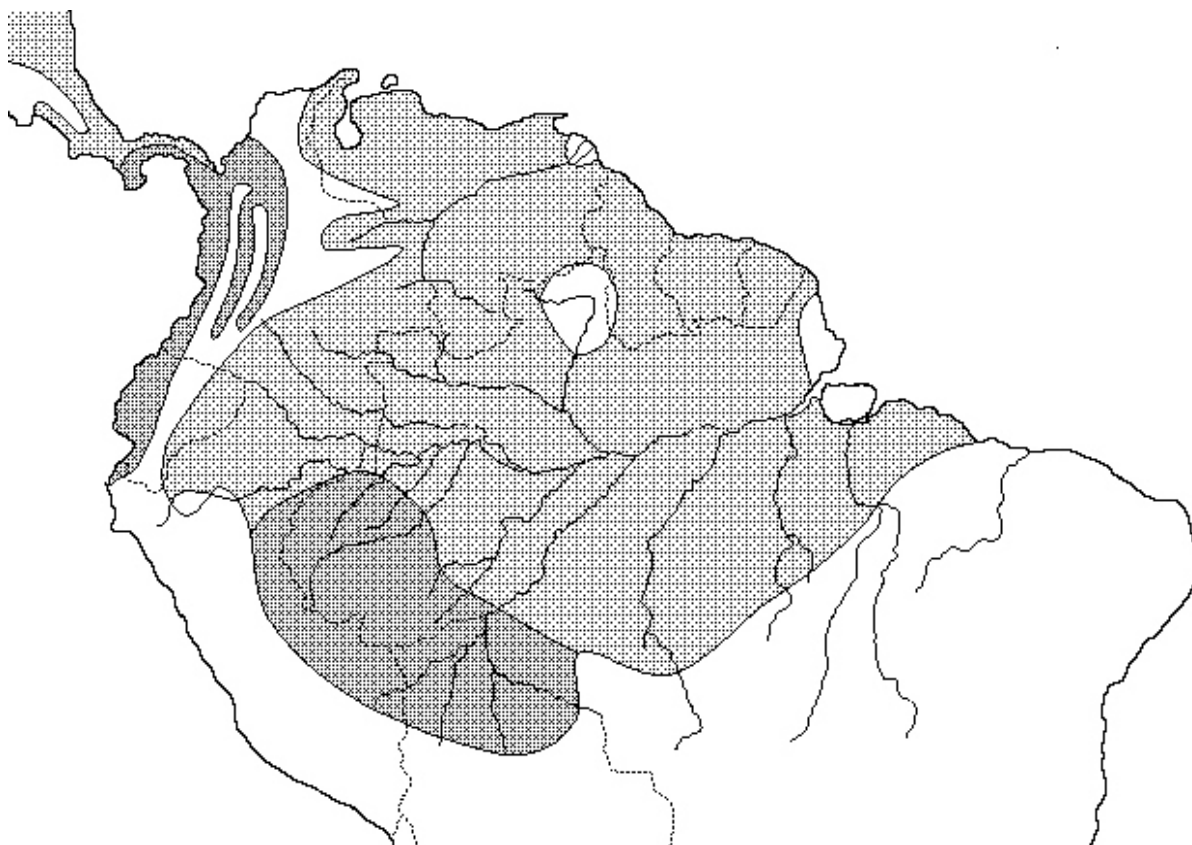


Figura 1. Distribuição aproximada das variedades (*sensu* Henderson) de *Bactris gasipaes* nas Américas. A distribuição da var. *chichagui* é baseada em Henderson *et al.* (1995) e Mora Urpí (1999). A distribuição da var. *gasipaes* é baseada em Henderson *et al.* (1995) e Clement (1995a).

As migrações humanas também criaram oportunidades para hibridização entre populações distintas, liberando uma explosão de variabilidade fenotípica e genética. Essa variabilidade oferecia maior oportunidade para a seleção humana, possivelmente estimulando o interesse dos primeiros povos pelos frutos nas populações híbridas.

Provavelmente, a agricultura migratória empregada pelos primeiros povos foi muito eficiente para melhorar as plantas, pois cada roça recebia poucas sementes de pupunheiras selecionadas. Como essas roças eram relativamente isoladas dentro da floresta, os fluxos de genes eram reduzidos, tornando ainda mais completo o processo de fixação dos genes via cruzamentos endogâmicos (Clement, 1987; 1988). Assim, o processo de domesticação da pupunha, praticado pelos primeiros povos, pode ser resumido (Clement, 1988):

- C seleção humana - redução da variabilidade genética e fenotípica (efeito fundador);
- C propagação humana em roças pequenas (1 a 3 ha) - continuação da variabilidade selecionada;
- C hibridação natural em roças isoladas com poucas plantas (5 a 20 plantas originadas de 1 a 3 matrizes) - oportunidade de cruzamentos entre progênies distintas (aumenta variabilidade genética) e entre meios irmãos (endogamia), somados ao pequeno tamanho da sub-população (deriva genética);
- C duração limitada das roças - muitas gerações de pupunha por geração humana (ganho genético apreciável).

Assim, cada tribo ou nação indígena desenvolveu diferentes tipos de pupunha, hoje chamados de raças primitivas (landraces): algumas populações amiláceas, outras mais oleosas; algumas com frutos grandes, outras com pequenas; algumas com muita, outras com pouca fibra; algumas ricas em caroteno, outras não; algumas com, outras sem espinhos; e assim por diante. As raças primitivas mais derivadas dos ancestrais apresentam até 2.000% de mudança quando comparada com as populações silvestres que lhes deram origem (Clement, 1988). É evidente que a acumulação dessa variação levou muito tempo.

É provável que a domesticação da pupunha tenha começado antes da domesticação de cultivos anuais, pois o interesse inicial era sua madeira (Patiño, 1989), preferida para instrumentos de caça. Desta forma, é possível imaginar que a pupunha começou a ser domesticada no final do pleistoceno, há mais de 10.000 anos, pois esta época combina melhor com o grau de mudança observado. A lógica é esta: se uma geração de pupunha dura cinco anos, houve 2000 gerações durante o processo proposto; se houve uma mudança de 2000% em 2000 gerações, isto é apenas 1% por geração, que é muito mais provável que uma mudança maior num menor espaço de tempo.

Se este raciocínio for verdade, seria esperado um grande número de raças primitivas na distribuição pré-colombiana da pupunha. Isto é exatamente o que foi evidenciado nas expedições de prospecção financiadas pela US-AID (Clement & Coradin, 1988). Também foi identificada uma hierarquia de raças primitivas de pupunha por Mora Urpí (1984), Clement (1986a), Mora Urpí & Clement (1988), Clement (1988), Mora Urpí (1992) e Mora Urpí *et al.* (1993) (Tabela 2; Figura 2). Esta hierarquia ajudou a entender melhor a história da domesticação da pupunha, embora sem esclarecer sua origem (Clement, 1995a).

Tabela 2. As raças primitivas de pupunha (*Bactris gasipaes* var. *gasipaes*) da Amazônia e do resto de América Latina, conforme a classificação de Mora Urpí *et al.* (1993)*.

Amazônia		Resto de América Latina	
Raça	Distribuição	Raça	Distribuição
Microcarpa (peso até 20 g)			
Pará	Brasil: Pará	Rama	Nicaragua: Atlántico
Juruá	Brasil: alto Juruá		
Mesocarpa (entre 20 e 70 g)			
Pastaza	Ecuador: Andes	Utilis	CR, Panama
Pampa Hermosa	Peru: ca. Yurimaguas	Guatuso	CR: San Carlos
Solimões	Brasil: rio Solimões	Cauca	Colombia: rio Cauca
Inirida	Colombia: rio Inirida	Tuira	Panama: Darién
Tigre	Peru: rio Tigre		
Mesocarpa (peso acima de 70 g)			
Putumayo	Col., Ecu., Per., Bra.		
Vaupés	Col., Bra.: rio Vaupés		

* Estes autores incluíram algumas populações da var. *chichagui* que não estão incluídas nesta tabela.

Clement & Mora Urpí (1987) demonstraram que qualquer prioridade de um programa de melhoramento de pupunha deve partir de uma raça com características próximas ao ideótipo desejado. Por exemplo, as raças Pampa Hermosa, Putumayo e Guatuso têm características que podem ser bem aproveitadas para a produção de palmito (Clement *et al.*,

1988), enquanto as raças Putumayo e Vaupés podem ser usadas para a produção de farinha para consumo humano ou animal, a raça Solimões para o consumo humano direto (Clement & Mora Urpí, 1987) e a raça Pará para a produção de óleo (Clement & Arkcoll, 1991). Usando as diferentes raças como a base genética de um programa de melhoramento, acelerar-se-á o ganho genético, especialmente se os coeficientes de herdabilidade forem razoavelmente altos.

CONSERVAÇÃO DO GERMOPLASMA

Infelizmente, a história da domesticação da pupunha foi resultado de prospecções e coleções de germoplasma, em lugar de ser um guia para orientar essas coleções. Além disso, as coleções foram formadas ao longo das mesmas décadas em que estavam em desenvolvimento as metodologias básicas para amostragem e conservação dos recursos genéticos e em que aumentava o interesse mundial por cultivos “novos” ou sub-utilizados. Em consequência, as maiores coleções de germoplasma de pupunha contêm excesso de algumas raças primitivas e deficiência de outras, ou seja, não são representativas e não contêm uma coleção nuclear bem desenhada. Nesta seção, serão apresentados um histórico das coleções e a composição atual do Banco Ativo de Germoplasma (BAG) de Pupunha, além de um resumo da importante prospecção realizada em Yurimaguas, Peru, em 1991.

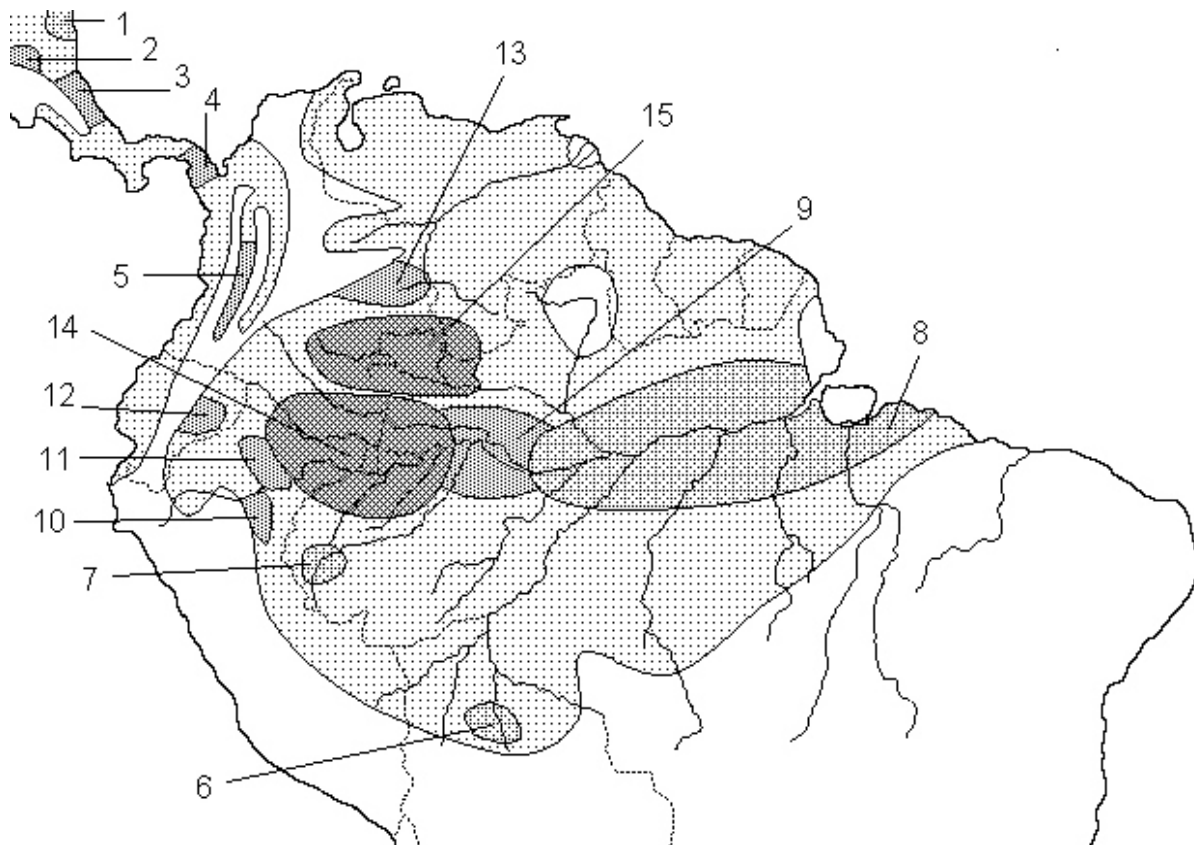


Figura 2. Distribuição aproximada das raças primitivas de *Bactris gasipaes* nas Américas (modificado de Mora Urpí *et al.* (1997)). Raças ocidentais: grupo microcarpa, 1. Rama; grupo mesocarpa, 2. Guatuso, 3. Utilis, 4. Tuira, 5. Cauca. Raças amazônicas: grupo microcarpa, 6. Tembé, 7. Juruá, 8. Pará; grupo mesocarpa, 9. Solimões, 10. Pampa Hermosa, 11. Tigre, 12. Pastaza, 13. Inirida; grupo macrocarpa, 14. Putumayo, 15. Vaupés.

Histórico das coleções

A primeira etapa do BAG-Pupunha foi plantada em 1979, na Estação Experimental de Fruticultura Tropical, do INPA, km 38, BR 174, 60 km ao norte da cidade de Manaus, AM, Brasil. Os solos são latossolos amarelos (oxisols), álicos, de textura argilosa, com excelente estrutura, mas pobres em nutrientes (Ranzani, 1980). O clima é 'Afi' no esquema de Köppen, com médias anuais de 2.450 mm de chuva, 25,6/C, e umidade relativa acima de 80%, com uma estiagem (freqüentemente com menos que 100 mm/mês) de julho a setembro (Ribeiro, 1976).

As primeiras prospecções foram realizadas sem metodologia específica e foram desenhadas para obter germoplasma para instalar um ensaio agroflorestal (Clement *et al.*, 1993). Desde o início, e mesmo após coletas com orientação científica, como as das expedições da US-AID, a maioria das coleções foi feita casualmente, apesar de terem uma boa representatividade geográfica.

Em 1983-1984, a US-AID financiou um projeto pan-amazônico que teve como objetivos coletar recursos genéticos de pupunha em todos os cantos da bacia amazônica, avaliar métodos para fazer uma coleção representativa (hoje chamada de coleção nuclear), avaliar uma lista de descritores para uso no campo, e mapear a variabilidade genética da pupunha (Clement & Coradin, 1988). Essas expedições também formaram o núcleo das coleções do Peru, Equador e da Corporación Araraquara na Colômbia, além de terem enriquecido as coleções do Brasil e Costa Rica. O levantamento mais recente das coleções de germoplasma de pupunha na América Latina é de Mora Urpi *et al.* (1997).

A maioria dessas coleções teve problemas de continuidade, o que vem prejudicando a caracterização, avaliação e uso do germoplasma (Clement & Coradin, 1995), e a coleção do INPA é um exemplo típico. Adicionalmente, falta representatividade nas coleções e, outra vez, o INPA é exemplo típico (Figura 3). A falta de representatividade não é apenas uma consideração teórica, mas limita severamente a variabilidade genética disponível para os programas de melhoramento.

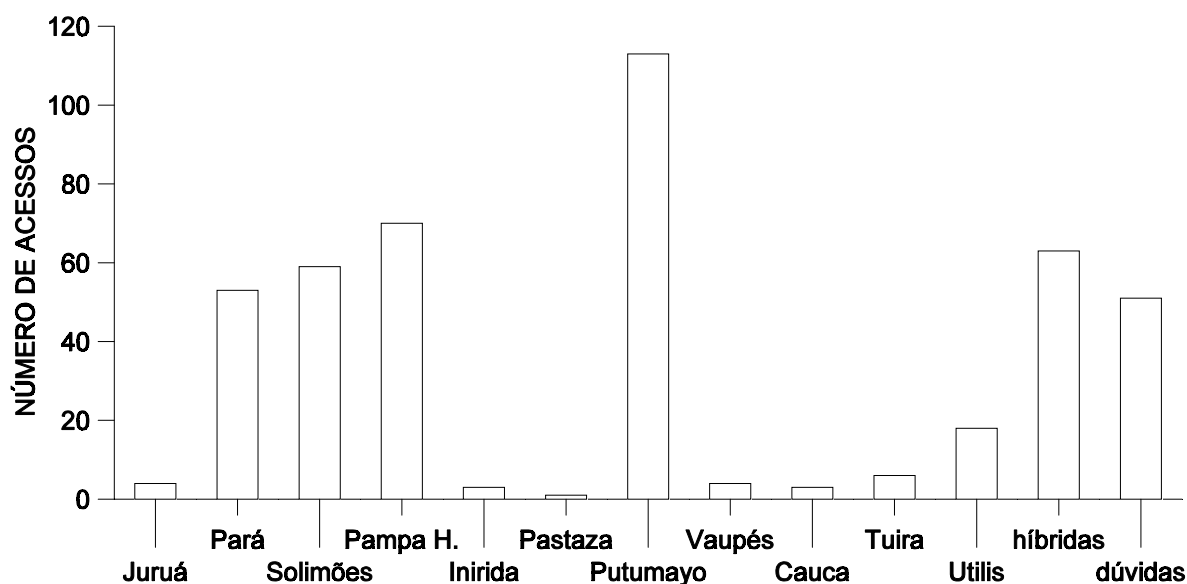


Figura 3. Representatividade do Banco Ativo de Germoplasma de Pupunha (BAG-Pupunha, *Bactris gasipaes*), do INPA, em Manaus, AM, Brasil, em termos do número de acessos por raça, o conjunto de populações híbridas e acessos em dúvida por falta de definição racial.

No entanto, a falta de continuidade é mais importante que a falta de representatividade. Em meia década de quase abandono (1990-1995), o BAG perdeu cerca de 3% de seus acessos e 13% de suas plantas (Tabela 3), pois a pupunha, embora rústica, precisa de manutenção em intervalos freqüentes, o que não aconteceu. Atualmente, o BAG-Pupunha está sendo recuperado com recursos do MCT, do PPG-7 e do Tesouro Nacional, mas se espera uma erosão genética significativa durante o processo. Se as plantas não responderem à adubação e não desenvolverem novos perfilhos, o BAG sofrerá uma erosão de 25% de suas plantas remanescentes após a derrubada dos estipes velhos, reduzindo ainda mais sua representatividade.

Tabela 3. Erosão genética (%) no Banco Ativo de Germoplasma de Pupunha (*Bactris gasipaes*), INPA, Manaus, entre o plantio e o processo de recuperação apoiado pelo MCT e o PPG-7 a partir de 1996.

Etapa	Número de acessos			Número de plantas			Número c/perfilhos*	
	Original	1998	Erosão	Original	1998	Erosão	1998	Erosão**
1	19	18	5,3	114	96	15,8	48	50,0
2	71	67	5,6	311	250	19,6	152	39,2
3	104	103	1,0	928	821	11,5	603	26,6
4	92	91	1,1	739	653	11,6	594	9,0
5	30	29	3,3	258	228	11,6	161	29,4
6	124	117	5,6	958	833	13,0	576	30,9
7	13	13	0	81	76	6,2	56	26,3
Total	453	438	3,3	3389	2957	12,7	2190	25,9

* Número de plantas com perfilhos

** Erosão provavel com base nas plantas presentes em 1998

Além do BAG, o INPA mantém a primeira coleção de trabalho de pupunha inerme procedente de Yurimaguas, Peru, introduzida em 1980. Essa coleção, com 300 plantas, permitiu a expansão do agronegócio de pupunha para palmito no Brasil (Clement & Bovi, 1999). Também, o INPA mantém uma coleção de pupunha oleosa originária dos estudos de Arkcoll & Aguiar (1984), baseada numa matriz com 61% de óleo no mesocarpo seco. Em 1990, o INPA colaborou com a Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias de Jaboticabal (FCAVJ/UNESP) e o Instituto Agrônomo de Campinas (IAC) na prospecção e introdução de germoplasma de Yurimaguas, plantado como um ensaio de 319 progênies. Considerando que esse germoplasma é amplamente difundido e será importante no futuro próximo, sua história merece ser contada.

A coleta de pupunheira inerme de Yurimaguas

Em 1990, W. Chávez organizou um consórcio institucional (INPA, FCAVJ/UNESP, IAC, Instituto de Tecnologia de Alimentos (ITAL)), que recebeu apoio financeiro do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) para executar um projeto de “Coleta, caracterização genética e melhoramento genético de pupunha (*Bactris gasipaes* H.B.K.)” cuja base seria uma coleta de germoplasma de pupunha inerme da região de Yurimaguas, Peru. A coleta foi realizada em 1991, sendo as amostras do germoplasma distribuídas à Estação Experimental San Roque, Instituto Nacional de Investigación Agrária, Iquitos, Peru, ao INPA, à FCAVJ e ao IAC.

A cidade de Yurimaguas se encontra situada na margem ocidental do Rio Huallaga (76°05' W; 05°41' S) a 188 m.s.n.m. (Figura 4), no departamento de Loreto, na Amazônia peruana. O distrito de Yurimaguas ocupa as margens do Rio Huallaga, que forma o eixo do distrito. As bacias dos Rios Paranapura, Shanusi, Yanayacu, Cotoyacu, Mondongo, Zapote e Cuiparillo desembocam no Rio Huallaga, dentro do distrito.

O clima de Yurimaguas é típico da região amazônica, “Af” no esquema de Köppen: precipitação média anual de 2.200 mm, déficit hídrico entre junho e agosto; temperatura média anual de 26°C, com máxima de 32,3°C e mínima de 20,1°C (Valverde *et al.*, 1980). A formação vegetal predominante é bosque úmido tropical, e os solos são principalmente Ultisols e Oxisols (ONERN, 1967).

Essa região foi alvo de três coletas pelo INPA: a primeira em 1980, a segunda em 1983 pela expedição financiada pela US-AID, e a terceira em 1991. Após a coleta de 1983, Mora Urpí & Clement (1988) identificaram uma raça primitiva na região de Pampa Hermosa, Rio Shanusi, e uma população híbrida ao redor da cidade de Yurimaguas, no Rio Huallaga. No que segue, a população do Rio Shanusi é equivalente à raça Pampa Hermosa e a do Rio Huallaga, à população híbrida de Yurimaguas.

As coletas foram realizadas entre 9 de fevereiro e 13 de março de 1991 nos trechos inferiores dos Rios Cuiparillo, Paranapura e Shanusi, e ao longo do Rio Huallaga, entre a boca do Rio Zapote e a boca do Rio Cuiparillo (Figura 4). Devido ao pouco tempo disponível e à quantidade de acessos coletados (Rio Shanusi - 41; Rio Paranapura - 73; Rio Cuiparillo - 80; Rio Huallaga - 216) e ao número de sementes por acesso (200 a 1.000), registrou-se apenas o local de coleta e a presença ou ausência de espinhos no tronco, em lugar de usar os descritores de Clement (1986b).

Em Manaus, 391 acessos foram semeados e 316 germinados, sendo os acessos classificados como precoce (< 30 dias) - 39, intermediária (30 a 45 dias) - 46, tardia (45 a 60 dias) - 204 e muito tardia (> 60 dias) - 27 (Figura 5), pois a germinação poderia ser importante para seleção de progênies precoces (Yuyama & Chávez, 1996). Observaram ainda que 50% dos acessos do Rio Shanusi (raça Pampa Hermosa) não germinaram e 25% foram precoces. Nas outras localidades, a germinação ficou em torno de 80%, sendo mais de 50% tardias - Rio Cuiparillo (79±12%), Rio Paranapura (78±13%) e Rio Huallaga (77±13%). O pouco vigor das sementes pode ser uma das explicações para a baixa germinação dos acessos do Rio Shanusi, visto que Miranda & Clement (1990) verificaram que pólen dessa raça apresentou baixa viabilidade em plantas crescendo em Manaus, provavelmente devido à endogamia esperada em populações com alta frequência de plantas inermes. As porcentagens médias de mudas com espinhos no pecíolo/ráquis foi abaixo de 5% em todas as populações: Rio Shanusi - 2,9±4,6, Rio Huallaga - 3,4±6,3, Rio Cuiparillo - 3,6±5,1 e Rio Paranapura 4,0±5,3.

CARACTERIZAÇÃO E AVALIAÇÃO

O uso dos recursos genéticos mantidos em coleções de germoplasma depende da disponibilidade de informação sobre suas características genéticas, morfológicas, químicas e agrônomicas, ou seja, de sua caracterização e avaliação (Holden & Williams, 1984). A FAO (1996) identificou a falta de caracterização e avaliação como o principal entrave para o uso de recursos genéticos em nível mundial. A pupunha, nas coleções do INPA, ainda não está completamente caracterizada (Clement *et al.*, 1993; Clement & Coradin, 1995), apesar de ter uma lista de descritores (Clement, 1986b).

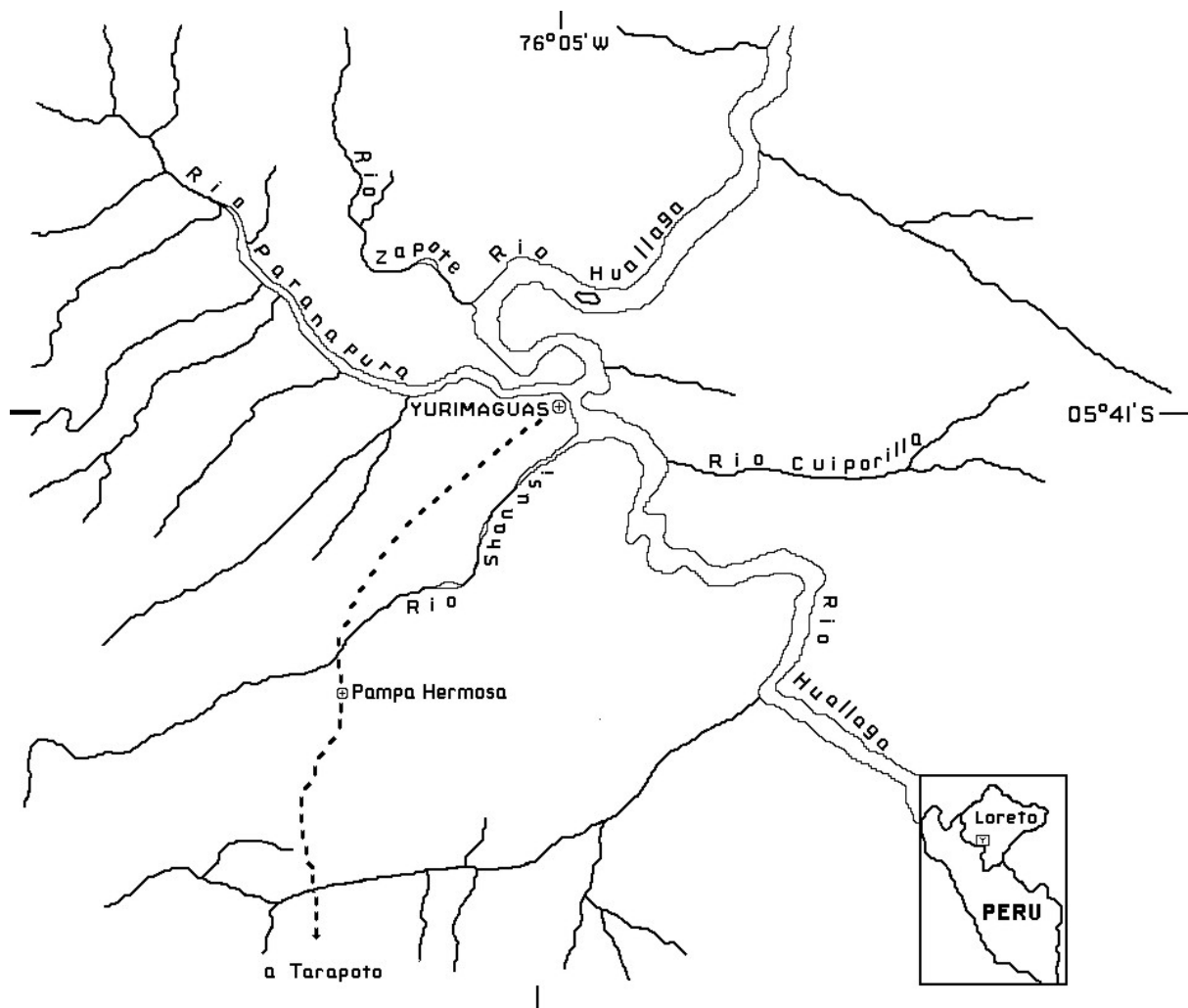


Figura 4. Mapa político e hidrográfico da região de Yurimaguas, Loreto, Peru, onde germoplasma de *Bactris gasipaes* sem espinhos no estipe foi coletado em 1991.

Descritores morfológicos e químicos

A definição dos descritores morfológicos para a pupunha começou com o trabalho de Moreira (1981), que estudou os espinhos e o tamanho mínimo de muitos descritores dos frutos e do cacho. Em seguida, Valverde (1986) estudou detalhadamente a flor, Valle (1986) a inflorescência, e Mora (1986) a semente. Todos definiram os melhores descritores para discriminar populações de pupunha na Costa Rica.

Clement (1986a) definiu uma lista de descritores com base em dados colhidos *in situ* pelas expedições financiadas pela US-AID e coleções feitas especificamente para esta finalidade em Costa Rica, bem como em dados colhidos *ex situ* das mesmas populações mantidas no Banco de Germoplasma de Pejibaye, da Universidad de Costa Rica, em Guapiles, Limon. Esse estudo permitiu a elaboração de uma lista mínima de descritores de pupunha (Clement 1986b), seguindo o formato das listas do IPGRI. Posteriormente, L.A. Mattos Silva (CEPLAC, Bahia; 1992) realizou seu mestrado na Universidade Costa Rica e recomendou a expansão da lista mínima.

Clement e colaboradores também desenvolveram métodos não destrutivos para estimar a área e a biomassa foliar de folhas individuais de pupunha. O método para a área

foliar é o mais confiável, com uma precisão de $\pm 5\%$ (Clement *et al.*, 1985), enquanto o da biomassa é menos confiável, com uma precisão de $\pm 12\%$ (Clement *et al.*, 1990). Szott *et al.* (1993) testaram métodos alométricos para estimar a área foliar e biomassa total de plantas inteiras de pupunha, mas sem chegar a equações definitivas. Clement (1995b) definiu equações de alta precisão para plantas juvenis da população de Benjamin Constant, sugerindo que será possível identificar equações tanto para discriminar populações como para monitorar o crescimento de plantas em experimentos agrônômicos ou genéticos; entretanto, sempre será necessário validá-las para cada experimento e germoplasma (Clement & Bovi, 1998).

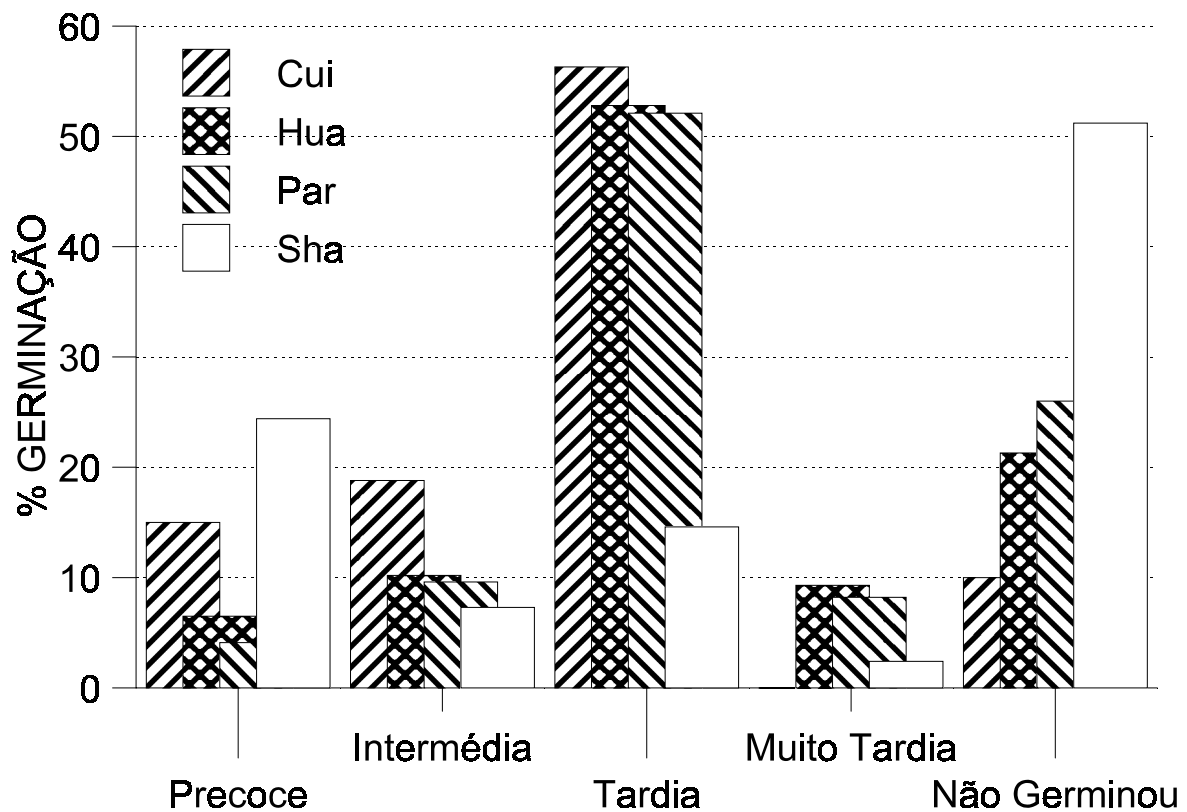


Figura 5. Porcentagem de germinação de sementes dos acessos de pupunha (*Bactris gasipaes*) em função de localidade de coleta na região de Yurimaguas, Loreto, Peru. Cui - Rio Cuiparillo; Hua - Rio Huallaga; Par - Rio Parapapura; Sha - Rio Shanusi.

Recentemente, Rojas *et al.* (1994) usaram a qualidade do óleo para discriminar as raças Juruá e Vaupés; Fernández *et al.* (1995) discriminaram quatro populações de Costa Rica; e Clement *et al.* (1998) fizeram o mesmo com as raças Putumayo, Solimões e Pará. Isto demonstra que a qualidade química, especialmente o perfil de ácidos graxos, serve para discriminar populações e raças de pupunha, além de ser importante para o melhoramento de frutos com qualidades nutritivas específicas.

Avaliação agrônômica

Clement (1986b) recomendou que a avaliação agrônômica de pupunha para a produção de frutos seja feita com uma lista mínima de descritores morfológicos ao longo de cinco anos. Não há informações publicadas que demonstrem que esta recomendação foi seguida em qualquer coleção de germoplasma de pupunha, inclusive a do INPA. Clement &

Bovi (1998) recomendaram uma lista mínima de descritores morfológicos para a avaliação agrônômica de pupunha para a produção de palmito.

Marcadores moleculares

Na pupunha, a primeira experiência com técnicas de biologia molecular foi com isoenzimas, ferramenta considerada eficiente para o exame da variação genética, porque exibem herdabilidade mendeliana, expressão co-dominante, e a ausência de interações pleiotrópicas e epistáticas (Weeden & Wendel, 1989). As isoenzimas são usadas para caracterizar e identificar cultivares, documentar a paternidade de cultivares ou híbridos interespecíficos, e examinar as relações genéticas entre acessos em coleções de germoplasma (Torres, 1989).

Miranda (1993) extraiu enzimas de pólen da população de Yurimaguas e usou géis de poliacrilamida para visualizá-las. Concluiu que a pouca variação observada poderia ser uma das razões para a baixa viabilidade de pólen naquela população. Clement (1995b) verificou que o meristema do estipe possui muito mais enzimas com boa atividade e resolução do que tecido foliar, material usado por Rojas Vargas (1993).

Clement (1995b) encontrou atividade em 28 das 32 enzimas examinadas e dez destas foram usadas para estudar a estrutura genética de uma amostra da população de Benjamin Constant (raça Putumayo), em Havaí. As 10 enzimas usadas tiveram 17 loci com interpretação genética confiável. A heterozigosidade média (0,074) foi mais próxima de espécies autógamas do que de espécies alógamas, sugerindo a ocorrência de alto grau de autopolinização e de polinização entre plantas aparentadas. Esta baixa heterozigosidade também explica a alta identidade genética de Nei entre as progênies estudadas (Figura 6). O mais surpreendente ainda, foi a ausência de correlações significativas entre os parâmetros de crescimento e as heterozigosidades, provavelmente devido ao alto grau de endogamia (Tabela 4).

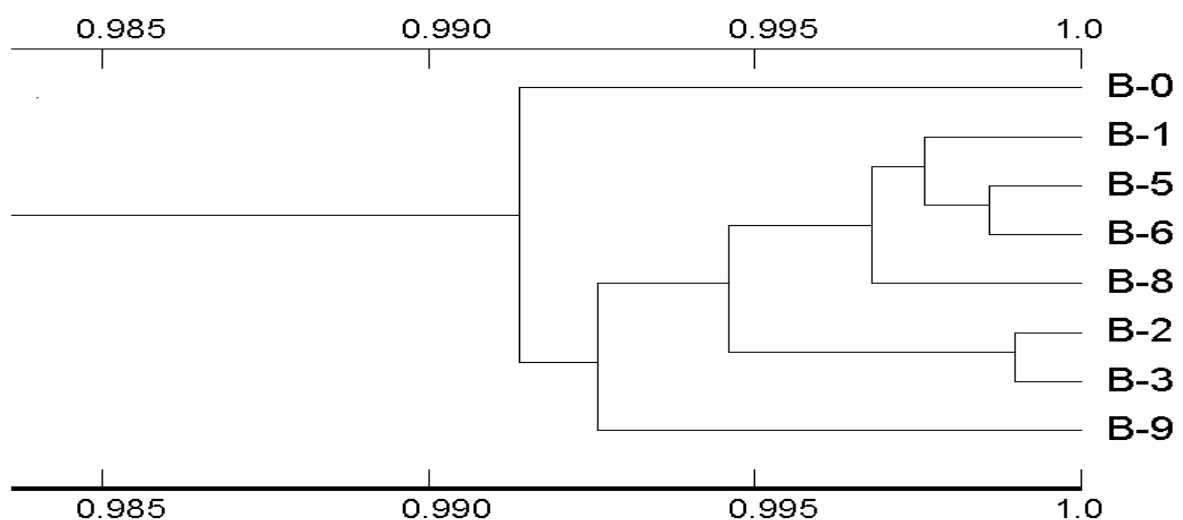


Figura 6. Dendrograma criado com base nas identidades genéticas de Nei entre 8 progênies de pupunha (*Bactris gasipaes*) de Benjamin Constant usando 17 loci de 10 enzimas. Coeficiente de correlação cofenética = 0,69.

Clement *et al.* (1997b) usaram 16 loci de 9 enzimas para examinar três amostras populacionais altamente derivadas (Benjamin Constant [raça Putumayo], Yurimaguas [raça Pampa Hermosa], San Carlos [raça Guatuso]) e encontraram heterozigosidades variando de 0,05 (San Carlos) a 0,14 (Yurimaguas) (Tabela 5). Mesmo encontrando dois alelos únicos (em San Carlos), as identidades genéticas de Nei sugeriram que as populações são muito relacionadas (Figura 7). Quando os dois alelos únicos foram retirados da análise, a população de San Carlos se aproximou mais da de Benjamin Constant, sugerindo a afinidade entre as raças do noroeste da Amazônia e as de América Central, como também observada por Clement (1986a) com base em dados morfométricos.

Tabela 4. Heterozigosidades médias (baseadas em 17 loci isoenzimáticos) por progênie de pupunha (*Bactris gasipaes*) da raça Putumayo e correlações entre heterozigosidade média por indivíduo e parâmetros de crescimento e caracteres físicos em Ninole, Havaí (Clement, 1995). Duas correlações médias são apresentadas: utilizando todos os indivíduos na local como se fosse uma população; utilizando as médias por progênie para cada caracter.

	Progênies								todos indiv.	média prog.
	B-0	B-1	B-2	B-3	B-5	B-6	B-8	B-9		
heterozigos.	8	11	5	3	9	8	9	8	8	8
desvio pad.	7	8	5	5	6	6	6	5	6	2
TCR	1	24	-28	-40	7	53	-2	3	-5	-17
TAN	-16	33	-29	-36	10	55	8	-10	-5	-19
RAF	22	-40	10	7	-5	-26	-23	29	-1	-6
precocidade	-6	-26	26	40	-9	-49	-2	-7	2	12
espinhos		15	38	-15	25	-3	-75	7	-2	-20
nº perfilhos	-23	10	2	-40	-12	-18	20	8	4	51
palmito (g)	-26	4	34	18	8	-12	-19	-7	1	22
peso total*	13	4	29	-14	46	19	-8	-17	10	-13
r crítico	40	46	40	51	41	55	48	37	0,2	71
n	25	19	25	15	23	13	17	29	166	8

* peso total = peso palmito + peso estipe tenro + peso folhas tenras (g)

Embora as isoenzimas tem sido usadas mais para avaliar a heterozigosidade e as relações entre progênies e populações, a baixa heterozigosidade sugere um uso importante ainda não explorado: definir matrizes diferentes para aumentar a heterozigosidade e possivelmente encontrar vigor híbrido nas progênies resultantes. Se os produtores querem pupunha inerme, mas as fontes de sementes atualmente disponíveis são insatisfatórias devido a depressão endogâmica (possível razão para o baixo perfilhamento e problemas de vingamento de frutos na população de Yurimaguas usada no Brasil), então esta ferramenta pode orientar a seleção de matrizes. Obviamente, a hipótese de depressão endogâmica precisa ser confirmada, mas a lógica do uso de isoenzimas para auxiliar a seleção de matrizes permanece.

Além de isoenzimas, a análise direta do DNA tem grande potencial em pupunha, embora os custos sejam mais altos e a necessidade de treinamento é muito maior (Ferreira &

Grattapaglia, 1996). A primeira técnica usada com a pupunha foi a dos RAPDs (Picanço *et al.*, 1999), cujas limitações principais são a replicabilidade e a interpretação genética da variação que vai além de uma pura descrição fenotípica da genoma. A segunda técnica usada com a pupunha foi a dos AFLPs (Gallego *et al.*, 1999), que são mais replicáveis, interpretáveis e confiáveis, bem como mais caros, e portanto foram feitos em colaboração entre o INPA, a Embrapa Amazônia Ocidental, o Instituto Nacional de Investigaciones Agrárias, de Madrid, Espanha, e a Universidade do Amazonas.

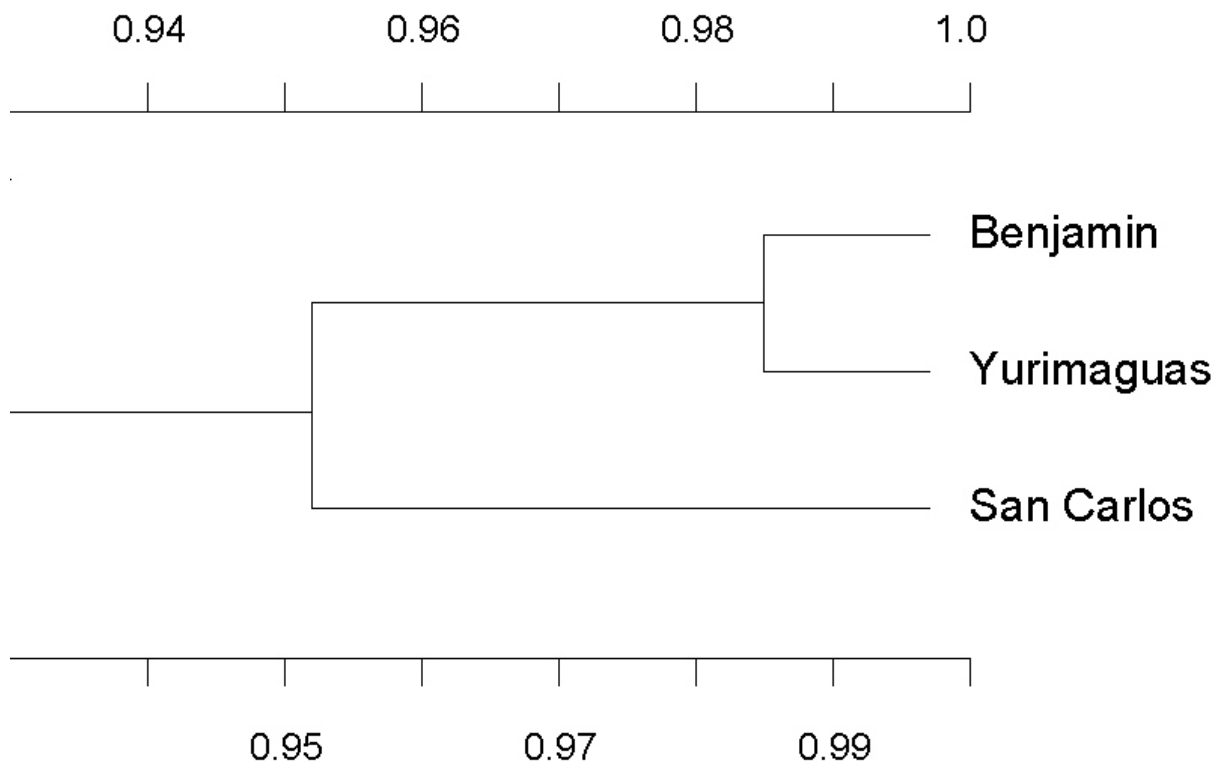


Figura 7. Dendrograma criado com base nas identidades genéticas de Nei entre três populações de pupunha (*Bactris gasipaes*) usando 16 loci de 9 enzimas. Coeficiente de correlação cofenética = 0,96.

Tabela 5. Polimorfismo isoenzimático em três amostras populacionais de pupunha (*Bactris gasipaes*) inerte introduzidas no Havá [Benjamin Constant (BC), San Carlos (SC), Yurimaguas (Yu)] baseado em 16 loci prováveis em 9 sistemas enzimáticos (Clement *et al.*, 1997b).

População	Número de Alelos	Média±E Alelos / Locus	% Loci Polimórfico ^a		Média±E Heterozigosidade	
			0,95	0,99	Observado	Esp. H.-W.
BC	34	2,13±0,27	31,2	56,2	0,066±0,020	0,081±0,026
SC	25	1,56±0,18	37,5	43,7	0,051±0,023	0,149±0,056
Yu	33	2,06±0,23	62,5	68,7	0,141±0,035	0,191±0,047

Nas três	38	2,37±0,29	50,0	68,7	0,086	140
----------	----	-----------	------	------	-------	-----

^a Um locus é considerado polimórfico se a frequência do alelo mais comum não exceder 0,95 ou 0,99.

Ambos trabalhos avaliaram a hipótese de três raças de pupunha ao longo dos rios Amazonas e Solimões, no Brasil: Pará, Solimões, Putumayo. Ambas análises demonstraram que a raça Solimões não existe, nem com base em RAPDs (Picanço *et al.*, 1999), nem com base em AFLPs (Gallego *et al.*, 1999), nem quando as duas técnicas foram combinadas (Sousa *et al.*, 1999). Espera-se ampliar estes estudos para avaliar as relações entre a maioria das raças existentes no BAG-Pupunha (que servirá como objetivo de tese de mestrado de D.P. Rodrigues, UA).

USO DO GERMOPLASMA

Apesar do uso do germoplasma depender da caracterização e avaliação dos recursos genéticos, a eficiência do uso também requer informação sobre a estrutura genética dos caracteres de interesse biológico, agrônômico e químico (Simmonds, 1979). Se a informação disponível sobre a caracterização e avaliação de pupunha é deficiente, a disponibilidade desta segunda classe de informações é ainda mais deficiente no Brasil e América Latina em geral. No entanto, existe alguma informação e outras estão sendo geradas. Além desta informação, o uso requer clareza sobre o que deveria ser selecionado. Neste caso, existe clareza e muitos ideótipos têm sido traçados para diferentes finalidades em diferentes instituições.

A estrutura genética de alguns caracteres

Os espinhos do estipe e da folha causam muita polêmica em discussões sobre o melhoramento de pupunha (Clement & Manshardt, 2000), alguns dizem que plantas com espinhos são melhores que plantas sem espinhos e outros dizem que não importa. J. Mora Urpí (com. pess., 1979, citado por Kerr & Clement, 1980) sugeriu que os caracteres com a presença de espinhos em alguma parte da planta tem uma estrutura genética Mendeliana simples, ou seja, um gene (com dois ou poucos alelos) controla a expressão básica; cada caracter poderia ter também um ou mais genes modificadores. Como consequência, qualquer planta inerme seria uma homozigota, com dois alelos recessivos; como corolário, esta planta será mais homozigota que uma planta com espinhos da mesma população e poderia exibir depressão endogâmica. A princípio essa hipótese é atrativa, entretanto, o número de modificadores cresce rapidamente se considerado o formato (agulha ou espada ou uma mistura), comprimento (parece ter 3 classes, com algumas graduações), quantidade por área (desde 0, a 1 até 100+ por 16 cm²), distribuição na folha etc. Por essa razão, Chávez Flores *et al.* (1990) partiram da suposição de que estes caracteres são quantitativos.

Numa amostra da população híbrida de Yurimaguas plantada em Manaus, Chávez Flores *et al.* (1990) demonstraram que os espinhos no pecíolo/ráquis têm uma herdabilidade restrita média ($h^2 = 0,36$), enquanto os espinhos na beira do folíolo têm valor um pouco menor ($h^2 = 0,26$) e os espinhos no nervo central do folíolo tem uma herdabilidade baixa ($h^2 = 0,14$), ou seja, o efeito do ambiente nestes caracteres é importante. Portanto, não são caracteres Mendelianos simples, embora a ausência ainda pode ser recessiva à presença.

Numa amostra altamente derivada da população de Benjamin Constant (AM, Brasil, raça Putumayo) plantada em Havaí, Clement (1995b) determinou que a herdabilidade de espinhos no pecíolo/ráquis variou de média (0,27) a 0 (esta amostra também apresentou uma alta taxa de endocruzamento que reduz a herdabilidade). Adicionalmente, Clement (1995b) confirmou uma observação de Chávez Flores *et al.* (1990) de que plantas juvenis podem ter

mais espinhos no pecíolo/ráquis que plantas adultas. Este carácter tem menos herdabilidade ainda e plantas em ambientes mais variáveis e secos possuem mais espinhos quando adultas do que plantas em ambientes mais constantes e húmidos. O reconhecimento deste carácter é importante durante a caracterização de germoplasma, pois se a planta for caracterizada tarde de mais pode parecer inerme!

Além de estimar herdabilidades para os caracteres com espinhos, Clement (1995b) estudou a estrutura genética de diversos parâmetros de crescimento (Taxa de Crescimento Relativo, Taxa de Assimilação Neta, Razão de Área Foliar) na amostra de Benjamin Constant em Havaí durante diferentes intervalos de medição. O intervalo usado para estimar as taxas é crítico, pois a variância dos parâmetros depende deste, assim como a resposta genética à seleção (Tabela 6). O intervalo da 1ª à 2ª avaliação não tem nenhum sentido biológico para a planta, enquanto o intervalo da repicagem para o viveiro (semente recém germinada) ao 1º corte para palmito representa uma fase de crescimento (o estabelecimento, *sensu* Tomlinson, 1990). A variância do primeiro intervalo é muito maior do que a do segundo, sugerindo que um avanço genético significativo poderia ser esperado. No entanto, tem sido amplamente observado que a resposta à seleção para estes parâmetros de crescimento é pequena (Gupta, 1992), o que sugere fortemente que o intervalo correto é a fase de crescimento e não o tempo de conveniência do pesquisador.

Adicionalmente, Clement (1995b) estimou herdabilidades para precocidade (dias entre o plantio e o corte), número de perfilhos, número de folhas, peso do palmito, comprimento do palmito etc. Todos esses caracteres têm herdabilidades que variam amplamente dependendo das progênies usadas na análise e dos ambientes incluídos. A maioria destes caracteres apresentaram herdabilidades baixas a médias.

Ideotipos

Um grande número de ideotipos tem sido proposto para diferentes programas de pupunha, alguns mais detalhados, outros mais simples. Simmonds (1979) avisou que quanto mais simples o ideotipo, mais rápido será o avanço obtido no programa de melhoramento.

Tabela 6. Comparação entre a resposta esperada (R) calculada para três intervalos de tempo para a taxa de crescimento relativo (TCR em g/kg/dia) e a razão de área foliar (RAF em m²/kg) na densidade de 3333 plantas/ha de pupunha (*Bactris gasipaes*) da raça Putumayo, em Ninole, Havaí, assumindo que 2% das 189 plantas foram selecionadas ($i = 2,367$) [s é $V_p^{1/2}$ e h^2 é estimada com $F = 0,5$]. Os intervalos são: $v > c$ - viveiro ao corte; $v > 1$ - viveiro à 1ª avaliação no campo; $1 > 2$ - da 1ª à 2ª avaliação no campo.

intervalo	média atual	s	h ²	R	R em %	média futura
TCR						
$v > c$	1106	11735	49	136	123	1242
$v > 1$	1340	33009	89	695	519	2035
$1 > 2$	1000	53976	49	626	626	1626
RAF						
$v > c$	1073	1033	11	3	3	1076
$v > 1$	1274	9557	50	113	89	1387
$1 > 2$	750	12738	36	109	145	859

Clement *et al.* (1988) e Mora Urpí *et al.* (1997) apresentaram ideotipos mais detalhados para a produção de palmito, mas Clement (1995b) reduziu estes para cinco componentes: folhas inermes, alto TCR, boa produção de perfilhos, baixa irritação na boca (causada por oxalato de cálcio), e palmitos compridos. Muita da informação necessária para viabilizar estes ideotipos existe.

Clement & Arkcoll (1989) e Mora Urpí *et al.* (1997) apresentaram ideotipos detalhados para as diferentes formas de utilizar os frutos de pupunha. A maioria da informação necessária para viabilizar estes ideotipos está faltando hoje.

Produção de sementes melhoradas

Existem quatro programas de melhoramento genético de pupunha no Brasil (Clement & Bovi, 1999): IAC, INPA, Embrapa Acre e Embrapa Amapá. Todos estão concentrando na produção de populações melhoradas para a produção de palmito, pois a demanda para estas sementes é grande (Bovi, 1997) e justifica os programas (Clement, no prelo). Todos estão concentrando no melhoramento de populações porque acreditam que é imprescindível evitar o afinilamento exagerado das bases genéticas dos programas.

Existem também dois produtores de sementes de Yurimaguas no Brasil: um em Manaus, AM, e outro em Petrolina, PE. O primeiro tem praticado uma seqüência de seleções massais dentro de uma base genética restrita (recebeu 4 acessos de pupunha inerme da coleção organizada pelo INPA em 1980), gerando populações melhoradas em termos de serem inermes, possuírem perfilhamento farto e boa qualidade do palmito; no entanto, as populações são muito suscetíveis a queda precoce de fruto (I. Araújo, com. pess., 1998). O segundo obteve sementes da quarta seleção do primeiro, de forma que sua base genética é mais restrita ainda.

Diversos produtores de palmito da região de Manaus estão permitindo algumas de suas melhores plantas crescerem para produzir sementes. Por orientação do INPA e da Embrapa, estes produtores estão fazendo isto dentro de suas parcelas oriundas diretamente de Yurimaguas, de forma que suas bases genéticas serão mais amplas. Estas sementes estarão no mercado a partir de 2001, embora ainda serão insuficientes para substituir as importações de Peru.

A Comissão Estadual de Sementes e Mudas do Amazonas, da Delegacia Federal de Agricultura no Amazonas, está trabalhando com pesquisadores do INPA, Embrapa e outras instituições da Amazônia brasileira e peruana, bem como de outras partes do Brasil, para desenvolver normas para a certificação de sementes de pupunha. As normas para a produção de campos de produção de sementes estarão baseadas no conjunto de informações apresentadas nesta revisão do estado do arte.

PERSPECTIVAS & ANÁLISE CRÍTICA

O desenvolvimento do uso dos recursos genéticos da pupunha na Amazônia tem sido caracterizado por sua descontinuidade ao longo de duas décadas, devido principalmente à falta de políticas federais e estaduais de desenvolvimento agrícola na região, bem como à falta de políticas de ciência e tecnologia. A conseqüência é que os recursos financeiros fluem como marés, as vezes de forma abundante, as vezes tão escassos que é impossível manter os trabalhos essenciais (manutenção das coleções, caracterização, avaliação etc.). Quando a maré está baixa, recursos humanos também procuram melhores salários e condições de trabalho em outras partes do país ou no exterior. Enquanto os governos não possuem políticas de longo prazo, o uso dos recursos genéticos dependerá das instituições que, por sua vez,

dependerão de alguns pesquisadores chaves. Esta não é a melhor forma de conservar e utilizar recursos genéticos!

O incremento forte no plantio de pupunha para palmito no Brasil (Bovi, 1997) é um fator positivo. No entanto, mais do que 75% desse incremento ocorreu fora da Amazônia. Portanto, dificilmente as instituições da Amazônia poderão contar com o apoio dos principais produtores de pupunha. Clement (no prelo) demonstrou que a razão benefício/custo de ter um programa de melhoramento genético de pupunha no Brasil é boa; mas esta razão B/C cairá dramaticamente se os custos forem expandidos para incluir os quatro programas existentes.

A Amazônia possui uma vantagem em relação as outras regiões de plantio de pupunha: abundante produção de frutos e sementes. Portanto, parece lógico que os programas de melhoramento de pupunha na Amazônia deveriam concentrar seus esforços para este mercado, pois ainda tem forte demanda e esta demanda deverá durar por pelo menos uma década. No entanto, para que a produção de sementes seja viável, precisa ter mercado para seu principal subproduto - a polpa do fruto. Hoje este mercado não absorve nem metade da produção do estado do Amazonas, estimado em 13.600 t na safra principal (G. Couto, IDAM, no jornal A Crítica, Manaus, 24.01.2000). O lado negativo desta proposta é que os produtores da Amazônia têm pouca força para influenciar no orçamento federal, embora poderiam ter força para influenciar a nível estadual. Para isto acontecer, os estados da Amazônia terão de viabilizar seus Fundos de Apoio à Pesquisa, mas somente o Pará tem feito isto. Portanto, é necessário a união dos produtores e seus parceiros institucionais para fazer um eficiente trabalho de convencimento político ao nível estadual.

Coleção nuclear

Além de trabalho em nível político, as instituições da Amazônia precisarão avaliar a conveniência de criar uma coleção nuclear de pupunha (Brown, 1989), pois esta coleção poderá ter custos menores que o atual BAG-Pupunha e poderá ser mais útil para os programas de melhoramento na Amazônia e no sul. Como mencionado acima, o BAG-Pupunha possui pouca representatividade da maioria das raças e muita representatividade de poucas das raças, sendo portanto um ponto de partida pouco interessante para criar uma coleção nuclear.

Enquanto o interesse do mercado brasileiro está voltado exclusivamente para a produção de palmito, os ensaios de progênies de Yurimaguas no INPA e no IAC poderiam ser usados para identificar uma coleção nuclear destes recursos genéticos. Para que isto aconteça, cada progênie deveria ser analisada geneticamente (isoenzimas ou DNA; já iniciada em São Paulo, M.L.A. Bovi, com. pess., 1999), para complementar a avaliação agrônômica já feita. Uma vez avaliada a variabilidade genética em escala micro-geográfico da região de Yurimaguas, uma amostra representativa poderá ser extraída destes ensaios e usada para formar coleções nucleares, que poderão ser duplicadas em todas as instituições que tem interesse e recursos financeiros e humanos para apoiá-las. Isto ajudará a proteger estes recursos genéticos da erosão que aconteceu no BAG-Pupunha entre 1990 e 1995.

Neste momento, a falta de interesse em pupunha para a produção de frutos não oferece as condições mínimas econômicas e políticas para a formação de uma coleção nuclear mais ampla, embora a informação que será gerada pela tese de mestrado de D.P. Rodrigues (UA) oferecerá uma parte da informação necessária. É uma pena, porque a erosão genética das raças primitivas de pupunha na Amazônia continua.

BIBLIOGRAFIA

ARKCOLL, D. B.; AGUIAR, J. P. L. Peach palm (*Bactris gasipaes* H.B.K.), a new source of vegetable oil from the wet tropics. **Journal of the Science of Food and Agriculture**, v. 35, n. 5, p. 520-526, 1984.

- BOVI, M. L. A. Expansão do cultivo da pupunheira para palmito no Brasil. **Horticultura Brasileira**, v. 15 (Suplemento), p. 183-185, 1997.
- BROWN, A. H. D. The case for core collections. In: BROWN, A. H. D.; FRANKEL, O. H.; MARSHALL, D. R.; WILLIAMS, J. T., eds. **The use of plant genetic resources**. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1989. p. 136-156.
- CHÁVEZ FLORES, W. B.; NODA, H.; CLEMENT, C. R. Genetic/phenotypic studies on spines in pejobaye (*Bactris gasipaes* H.B.K., Palmae). **Revista Brasileira de Genética**, v. 13, n. 2, p. 305-312, 1990.
- CLEMENT, C. R. **Descritores mínimos para el pejobaye (*Bactris gasipaes* H.B.K.) y sus implicaciones filogenéticas**. San José: Universidad de Costa Rica, 1986a. 216p. (Tese de mestrado)
- CLEMENT, C. R. ***Bactris gasipaes* - Lista mínima de descritores para el banco de germoplasma**. Turrialba, Costa Rica: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza - CATIE/Sociedad Alemana de Cooperación Técnica - GTZ, 1986b. 15p.
- CLEMENT, C. R. Domestication of the pejobaye palm (*Bactris gasipaes*): past and present. In: BALICK, M. J., ed. **The palm - Tree of life**. Advances in Economic Botany 6. New York: New York Botanical Garden, 1988. p. 155-174.
- CLEMENT, C. R. Domesticated palms. **Principes**, v. 36, n. 2, p. 70-78, 1992.
- CLEMENT, C. R. Pejobaye, *Bactris gasipaes* (Palmae). In: Smartt, J.; Simmonds, N. W., eds. **Evolution of crop plants**, 2nd ed. London: Longman, 1995a. p. 383-388.
- CLEMENT, C. R. **Growth and genetic analysis of pejobaye (*Bactris gasipaes* Kunth, Palmae) in Hawaii**. Honolulu: University of Hawaii at Manoa, 1995b. 222p. (Ph.D. Dissertation)
- CLEMENT, C. R. Melhoramento de espécies nativas. In: NASS, L. L.; VALOIS, A. C. C.; MELO, I. S. de; VALADARES-INGLIS, M. C., ed. **Melhoramento genético de plantas e de microorganismos**. (No prelo)
- CLEMENT, C. R.; MORA URPI, J. The pejobaye (*Bactris gasipaes* H.B.K., Arecaceae): multi-use potential for the lowland humid tropics. **Economic Botany**, v. 41, n. 2, p. 302-311, 1987.
- CLEMENT, C. R.; CORADIN, L. **Final report (revised): peach palm (*Bactris gasipaes*) germplasm bank**. US-AID project report. Manaus: INPA/CENARGEN, 1988. 147p.
- CLEMENT, C. R.; ARKCOLL, D. B. The pejobaye palm: economic potential and research priorities. In: WICKENS, G.; HAQ, N.; DAY, P., ed. **New crops for food and industry**. New York: Chapman & Hall, 1989. p. 304-322.
- CLEMENT, C. R.; AGUIAR, J. P. L.; ARKCOLL, D. B.; FIRMINO, J. L.; LEANDRO, R. C. Pupunha brava (*Bactris dahlgreniana* Glassman): progenitora da pupunha (*Bactris gasipaes* H.B.K.)? **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, série Botânica**, v. 5, n. 1, p. 39-55, 1989.
- CLEMENT, C. R.; CHÁVEZ FLORES, W. B.; AGUIAR, J. P. L.; CASTRO, S. E. P. The pejobaye (*Bactris gasipaes*) active germplasm bank at the National Research Institute for Amazonia. In: MORA URPI, J.; SZOTT, L. T.; MURILLO, M.; PATIÑO, V. M., ed. IV Congreso Internacional sobre Biología, Agronomía e Industrialización del Pijuayo, 1991, **Anais**. San José: Editorial Universidad de Costa Rica, 1993. p. 31-37.
- CLEMENT, C. R.; CORADIN, L. Case Study - Pejobaye (*Bactris gasipaes* Kunth, Palmae) in Brazil. In: IPGRI Workshop on "Field genebank management: Problems and potential solutions," 12-18 November 1995, Mayaguez, Puerto Rico, **Anais**. Roma: IPGRI, 1995.
- CLEMENT, C. R.; ALFAIA, S. S.; IRIARTE-MARTEL, J. H.; YUYAMA, K.; MOREIRA GOMES, J. B.; LEEUWEN, J. van; SOUZA, L. A. G.; CHÁVEZ FLORES, W. B. Fruteiras nativas e exóticas. In: NODA, H.; SOUZA, L. A. G.; FONSECA, O. J. M., ed. **Dois décadas de contribuições do INPA à pesquisa agrônoma no trópico úmido**. Manaus: INPA, 1997a. p. 111-129.
- CLEMENT, C. R.; ARADHYA, M. K.; MANSARDT, R. M. Allozyme variation in spineless pejobaye (*Bactris gasipaes* Palmae). **Economic Botany**, v. 51, n. 2, p. 149-157, 1997b.
- CLEMENT, C. R.; AGUIAR, J. P. L.; ARKCOLL, D. B. Composição química do mesocarpo e do óleo de três populações de pupunha (*Bactris gasipaes*) do Rio Solimões, Amazonas, Brasil. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 20, n. 1, p. 115-118, 1998.
- CLEMENT, C. R.; BOVI, M. L. A. Padronização de medidas de crescimento e produção em experimentos com pupunheira para palmito. In: Painel Integrado "**O cultivo de pupunha irrigada para palmito no Brasil**," 38º Congresso Brasileiro de Olericultura, SOB, Petrolina, PE, 29 July 1998.
- CLEMENT, C. R.; AGUIAR, J. P. L.; AUED-PIMENTEL, S. A pupunha brava (*Bactris dahlgreniana*) no Estado do Amazonas, Brasil. **Acta Botanica Venezuelica**, v. 22, n. 1, p. 29-44, 1999.
- CLEMENT, C. R.; BOVI, M. L. A. Melhoramento genético da pupunheira: conhecimentos atuais e necessidades. In: **1º Seminário do Agronegócio Palmito de Pupunha na Amazônia** (Embrapa-CPAF/RO Documentos 41), Embrapa-CPAF Rondônia, Porto Velho, RO, 1999. p. 57-70.

- CLEMENT, C. R.; MANSHARDT, R. M. A review of the importance of spines for pejibaye heart-of-palm production. *Scientia Horticulturae*, v. 83, p. 11-23, 2000.
- FAO. **The conservation and sustainable utilization of plant genetic resources for food and agriculture: the state of the world report; the global plan of action**. Rome: Food and Agriculture Organization - FAO, 1996.
- FERREIRA, E. **Taxonomic history and phylogeny of *Bactris gasipaes* Kunth and allied species**. New York: Lehman College, City University of New York & New York Botanical Garden, 1997. (M.Sc. Thesis)
- FERREIRA, M. E.; GRATTAPAGLIA, D. **Introdução ao uso de marcadores moleculares em análise genética**. Brasília: Embrapa-CENARGEN, 1996. 220p.
- GALLEGO RODRÍGUEZ, F. J.; NÚÑEZ MORENO, Y.; PICANÇO, D. B.; SOUSA, N. R.; CLEMENT, C.R.; ASTOLFI FILHO, S. Utilización de AFLPs para estudiar razas primitivas de la palmera melocotón o pejibaye (*Bactris gasipaes* Kunth) en la Amazonía brasileña. In: II Congreso de la Sociedad Española de Genética, La Coruña, 22-24 Septiembre, 1999, **Libro de Resúmenes**, p. 361.
- GREUTER, W., ed. **International code of botanical nomenclature (Tokyo code)**. Königstein, Alemanha: Koeltz Scientific, 1994.
- GUPTA, U. S. **Crop improvement. 1. Physiological attributes**. Boulder: Westview, 1992. 267p.
- HARLAN, J. R.; de WET, J. M. J. Toward a rational classification of cultivated plants. *Taxon*, v. 20, p. 509-517, 1971.
- HENDERSON, A. **The palms of the Amazon**. Oxford: Oxford Univ. Press, 1995. 362p.
- HENDERSON, A.; GALEANO, G.; BERNAL, R. **Field guide to the palms of the Americas**. Princeton: Princeton Univ. Press, 1995. 352p.
- HOLDEN, J. H. W.; WILLIAMS, J. T. **Crop genetic resources: conservation and evaluation**. London: George Allen & Unwin, 1984. 296p.
- HUBER, J. A origem da pupunha. *Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi*, v. 4, p. 474-476, 1904.
- HUBER, J. La végétation de la vallée du Rio Purus (Amazone). *Bulletin de l'Herbier Boissier* (2me Série), v. 6, p. 249-282, 1906.
- HUMBOLDT, A. von; BONPLAND, A.; KUNTH, C. S. **Nova genera et species plantarum**. Paris: Librarie Greque-Latine-Allemande, 1816.
- KERR, W. E.; CLEMENT, C. R. Práticas agrícolas de conseqüências genéticas que possibilitaram aos índios da Amazônia uma melhor adaptação as condições regionais. *Acta Amazonica*, v. 10, n. 2, p. 251-261, 1980.
- KERR, L. S.; CLEMENT, R. N. S.; CLEMENT, C. R.; KERR, W. E. **Cozinhando com a Pupunha**. Manaus: INPA, 1997. 95p.
- MARTINEZ A., M. A.; ORTEGA P., R.; CRUZ L., A. Repercusiones de la introducción de la flora del Viejo Mundo en América, y causas de la marginación de los cultivos. In: HERNÁNDEZ B., J. E.; LEÓN, J., ed. **Cultivos marginados - otra perspectiva de 1492**. Colección FAO: Producción y protección vegetal nº 26. Córdoba, España: Jardín Botánico de Córdoba / Roma, Italia: Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO), 1992. p. 23-33.
- MARTIUS, C. F. P. von. **Historia naturalis palmarum**. Leipzig: T.O. Weigel, 1824.
- MATTOS SILVA, L. A. **Diferenciación taxonómica de diez razas de pejibaye cultivado (*Bactris (Guilielma) gasipaes* K.) y su relación con otras espécies de *Bactris***. San José: Universidad de Costa Rica, 1992. (Tese de mestrado)
- MIRANDA, I. P. A. **Estudo de alguns parâmetros biológicos, químicos e bioquímicos do pólen da pupunheira (*Bactris gasipaes* Kunth) Arecaceae**. Manaus, Amazonas: Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA/ Universidade Federal do Amazonas, 1993. (Ph.D. Dissertation)
- MORA URPI, J. El pejibaye (*Bactris gasipaes* HBK.): origen, biología floral y manejo agronómico. In: **Palmeras poco utilizadas de América Tropical**, 1983. Turrialba, Costa Rica: FAO/CATIE, 1984. p. 118-160.
- MORA URPI, J. Pejibaye (*Bactris gasipaes*). In: HERNÁNDEZ BERMEJO, J. E.; LEÓN, J., ed. **Cultivos marginados - otra perspectiva de 1492**. Colección FAO: Producción y protección vegetal nº 26. Córdoba, España: Jardín Botánico de Córdoba / Roma, Italia: Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO), 1992. p. 209-220.
- MORA URPI, J. Diversidad genética en pejibaye. II. Origen y domesticación. In: MORA URPI, J.; SZOTT, L. T.; MURILLO, M.; PATIÑO, V. M., ed. IV Congreso Internacional sobre Biología, Agronomía e Industrialización del Pijuayo, 1991, **Anais**. San José: Editorial Universidad de Costa Rica, 1993. p. 21-29.
- MORA URPI, J. Origen y domesticación. In: MORA URPI, J.; GAINZA E., J., ed. **Palmito de pejibaye (*Bactris gasipaes* Kunth): su cultivo e industrialización**. San José: Editorial de la Universidad de Costa Rica, 1999. p. 17-24.

- MORA URPI, J.; SOLÍS, E. Polinización en *Bactris gasipaes* H.B.K. **Revista de Biología Tropical**, v. 28, n. 1, p. 153-174, 1980.
- MORA URPI, J.; CLEMENT, C. R. Races and populations of peach palm found in the Amazon basin. In: CLEMENT, C. R.; CORADIN, L., ed. **Final report (revised): peach palm (*Bactris gasipaes*) germplasm bank**. US-AID project report. Manaus: INPA/CENARGEN, 1988. p. 78-94.
- MORA URPI, J.; CLEMENT, C. R.; PATIÑO, V. M. Diversidad genética en pejibaye. I. Razas e híbridos. In: MORA URPI, J.; SZOTT, L. T.; MURILLO, M.; PATIÑO, V. M., ed. IV Congreso Internacional sobre Biología, Agronomía e Industrialización del Pijuayo, 1991, **Anais**. San José: Editorial Universidad de Costa Rica, 1993. p. 11-19.
- MORA URPI, J.; WEBER, J. C.; CLEMENT, C. R. **Peach palm. *Bactris gasipaes* Kunth**. Promoting the conservation and use of underutilized and neglected crops. 20. Gatersleben: Institute of Plant Genetics and Crop Plant Research - IPK / Rome: International Plant Genetic Resources Institute - IPGRI, 1997. 83p.
- PATIÑO, V. M. **Plantas cultivadas y animales domésticos en América Equinoccial. Tomo I. Frutales**. Cali, Colombia: Imprenta Departamental, 1963. 547p.
- PATIÑO, V. M. Comportamiento de plantas nativas Colombianas bajo cultivo: situación actual del cultivo del chontaduro. **Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales**, v. 17, n. 65, p. 259-264, 1989.
- PATIÑO, V. M. An ethnobotanical sketch of the palm *Bactris (Guilielma) gasipaes*. **Principes**, v. 36, n. 3, p. 143-147, 1992.
- PICANÇO, D. B.; SOUSA, N. R.; CLEMENT, C. R.; NAGAO, E. O.; ASTOLFI-FILHO, S. Discriminação de raças primitivas de pupunha (*Bactris gasipaes*) na Amazônia brasileira com marcadores moleculares (RAPDs). In: 45/Congresso Nacional de Genética, Soc. Bras. Genética, Gramado, RS, 3-6.10.99. **Genetics and Molecular Biology**, v. 22, n. 3 (Supplement), p. 290, 1999.
- PRANCE, G. T. The pejibaye, *Guilielma gasipaes* (HBK) Bailey, and the papaya, *Carica papaya* L. In: Stone, D., ed. **Pre-Columbian plant migration**. Papers of the Peabody Museum of Archaeology and Ethnology, Harvard University, vol. 76. Cambridge: Harvard University Press, 1984. p. 85-104.
- RANZANI, G. Identificação e caracterização de alguns solos da Estação Experimental de Silvicultura Tropical do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). **Acta Amazonica**, v. 10, n. 1, p. 7-41, 1980.
- RIBEIRO, M. N. G. Aspectos climatológicos de Manaus. **Acta Amazonica**, v. 6, n. 2, p. 229-233, 1976.
- ROJAS, J. M.; SERRUYA, H.; BENTES, M. H. S. Chemometric classification of two peach palm (*Bactris gasipaes* H.B.K.) landraces (Juruá and Vaupés). **Journal of the American Oil Chemistry Society**, v. 71, p. 127-133, 1994.
- ROJAS VARGAS, S. M. **Establecimiento de una técnica para el análisis isoenzimático de pejibaye (*Bactris gasipaes* Kunth)**. San José: Universidad de Costa Rica, 1993. 83p. (Tese de maestrado)
- SALDÍAS PAZ, M. **La chonta de castilla (*Bactris gasipaes* H.B.K.), taxonomía e importancia económica en Santa Cruz y su distribución en Bolivia**. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia: Fac. Ciencias Agrícolas, Univ. Autónoma "Gabriel Rene Moreno," 1991. 86 p. (Tese de Ingeniero Agrónomo)
- SANDERS, R. W. Cladistics of *Bactris* (Palmae): survey of characters and refutation of Burret's classification. **Selbyana**, v. 12, p. 105-133, 1991.
- SCHULTES, R. E. Amazonian cultigens and their northward and westward migrations in pre-Columbian times. In: Stone, D., ed. **Pre-Columbian plant migration**. Papers of the Peabody Museum of Archaeology and Ethnology, Harvard University, vol. 76. Cambridge: Harvard University Press, 1984. p. 19-38.
- SEIBERT, R. J. The importance of palms to Latin America: pejibaye a notable example. **Ceiba**, v. 1, p. 63-74, 1950.
- SIMMONDS, N. W. **Principles of crop improvement**. London: Longman, 1979. 408p.
- SOUSA, N. R.; CLEMENT, C. R.; GALLEGRO RODRÍGUEZ, F. J.; PICANÇO, D. B.; NÚÑEZ MORENO, Y.; ASTOLFI-FILHO, S. Discriminação de raças primitivas de pupunha (*Bactris gasipaes*) na Amazônia brasileira com marcadores RAPDs & AFLPs. In: 2º **Simpósio de Recursos Genéticos para a América Latina e Caribe - SIRGEALC**, Brasília, DF: Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, 21-26.11.1999.
- SPRUCE, R. Palmae Amazonicae. **Journal of the Linnean Society, Botany**, v. 11, p. 65-183, 1871.
- TABORA, P. C.; BALICK, M. J.; BOVI, M. L. A.; GUERRA, M. P. Hearts of palm (*Bactris, Euterpe* and others). In: WILLIAMS, J. T., ed. **Pulses and vegetables**. London: Chapman & Hall, 1993. p. 193-218.
- TOMLINSON, P. B. **The structural biology of palms**. Oxford: Oxford University Press, 1990.
- TORRES, A. M. Isozyme analysis of tree fruits. In: SOLTIS, D. E.; SOLTIS, P. S., ed. **Isozymes in plant biology**. Portland, OR: Dioscorides Press, 1989. p. 192-205.
- UHL, N. W.; DRANSFIELD, J. **Genera palmarum**. Lawrence, KA: Allan Press, 1987.
- WEBB, S. D. Biological implications of the middle Miocene Amazon seaway. **Science**, v. 269, p. 361-362.

WEEDEN, N. F.; WENDEL, J. F. Genetics of plant isozymes. In: SOLTIS, D. E.; SOLTIS, P. S., ed. **Isozymes in plant biology**. Portland, OR: Dioscorides Press, 1989. p. 46-75

YUYAMA, K.; CHÁVEZ, W. B. Comportamento de progênies de meios-irmãos de pupunheira (*Bactris gasipaes*, Kunth). **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 18, n. 1, p. 93-98.