

## Diversidade e estrutura genética espacial em duas populações de *Eschweilera ovata*

### Diversity and spatial genetic structure in two *Eschweilera ovata* populations

Eduardo Gusson  
Alexandre Magno Sebbenn  
Paulo Yoshio Kageyama

---

**RESUMO:** Marcadores isoenzimáticos foram usados para caracterizar os níveis de diversidade e estrutura genética espacial de uma espécie arbórea de alta densidade populacional, *Eschweilera ovata* (>20 adultos por hectare), em duas populações naturais, Camarugipe e Itaparica, na Floresta Tropical Atlântica do Estado da Bahia-Brasil. Investigando apenas árvores adultas, altos níveis de diversidade genética foram encontrados em ambas as populações (população Camarugipe:  $\hat{P}_{95\%} = 85,7\%$ ,  $\hat{A} = 2,30$ ,  $\hat{H}_e = 0,400$  e  $\hat{H}_o = 0,389$ ; população Itaparica:  $\hat{P}_{95\%} = 85,7\%$ ,  $\hat{A} = 2,10$ ,  $\hat{H}_e = 0,431$  e  $\hat{H}_o = 0,388$ ). Os índices de fixação mostraram excesso de homozigotos em ambas as populações (Camarugipe,  $\hat{f} = 0,027$ ; Itaparica,  $\hat{f} = 0,100$ ), embora não significativamente diferentes de zero ( $P > 0,05$ ). A análise da distribuição espacial dos genótipos por autocorrelação espacial revelou valores para o índice I de Moran positivos e significativos nas classes de distância iniciais (até 65 m). A estimativa do coeficiente de coancestria ( $\hat{\theta}_{xy} = 0,124$ ) até 25 m de distância foi próxima à esperada em indivíduos meios-irmãos (0,125). Isto sugere que o fluxo gênico é restrito em *E. ovata*, provavelmente devido à baixa distância de dispersão de pólen e sementes. Essa estrutura genética espacial é consistente com outros resultados disponíveis sobre o sistema de reprodução da espécie, que mostrou endogamia biparental em ambas as populações.

**PALAVRAS-CHAVE:** Espécies arbóreas tropicais, Estrutura genética, Índice I de Moran, Isoenzimas

**ABSTRACT:** Isozyme markers were used to characterize the level of diversity and spatial genetic structure for a high-density tree species, *Eschweilera ovata* (>20 adult per ha), in two tropical rain forest stands, Camarugipe and Itaparica, growing in Bahia State, Brazil. Only adult trees were investigated, and a high level of genetic diversity was found in both populations (Camarugipe:  $\hat{P}_{95\%} = 85.7\%$ ,  $\hat{A} = 2.30$ ,  $\hat{H}_e = 0.400$  and  $\hat{H}_o = 0.389$ ; Itaparica:  $\hat{P}_{95\%} = 85.7\%$ ,  $\hat{A} = 2.10$ ,  $\hat{H}_e = 0.431$  and  $\hat{H}_o = 0.388$ ). Fixation indexes showed excess homozygosity in both populations (Camarugipe,  $\hat{f} = 0.027$ ; Itaparica,  $\hat{f} = 0.100$ ), but they were non-significant ( $P > 0.05$ ). Autocorrelations analysis of the spatial distribution of genotypes revealed positive and significant I Moran indexes in early distance class (up to 65 m). The estimated coefficient of coancestry up to 25 m of distance ( $\hat{\theta}_{xy} = 0.124$ ) corresponded to that expected in half-sibs (0.125). This suggests that gene flow is restricted in *E. ovata*, probably due to low-distance pollen and seed dispersal. This genetic spatial structure is consistent with other results obtained from studies on the mating system of the species, showing biparental inbreeding in both populations.

**KEYWORDS:** Tropical tree species, Genetic structure, Moran I index, Isoenzymes

## INTRODUÇÃO

O padrão espacial ou a estrutura da diversidade genética dentro de populações é um componente importante dos processos genético-ecológicos e evolucionários de populações naturais de plantas. O conhecimento da estrutura genética espacial pode melhorar a eficiência da amostragem para maximizar a diversidade gênica ou minimizar os cruzamentos endogâmicos (Epperson, 1990).

O agregamento genético espacial é determinado pelos mecanismos de dispersão de pólen e sementes. Espécies arbóreas tropicais são em sua grande maioria polinizadas por animais. Bawa et al. (1985) em estudo na Ilha de Barro Colorado, Panamá, constatou ser a maioria das espécies arbóreas tropicais polinizadas por insetos, morcegos e beija-flores. Estrada e Fleming (1986), apontam para a alta taxa de dispersão zoocórica de sementes nos ambientes tipicamente tropicais. Se os vetores de dispersão de sementes não forem suficientemente eficientes muitas das sementes podem ser dispersas nas vizinhanças das árvores maternas, dando origem à estrutura genética espacial, onde indivíduos próximos tendem a serem mais semelhantes entre si do que indivíduos espacialmente distantes. Isto gera uma distribuição não aleatória de genótipos dentro das populações, caracterizada por manchas onde as frequências de certos alelos é maior do que seria esperado pela casualidade. Estudos sobre a distribuição espacial de genótipos em espécies arbóreas tropicais são poucos, mas alguns vêm detectando estruturação genética (Sebbenn et al., 1998; Chung et al., 1999; Giudice Neto e Kageyama, 2000; Kageyama et al., 2003), com indivíduos espacialmente próximos sendo mais correlacionados entre si do que indivíduos distantes. Adicionalmente, em populações estruturadas, se o comportamento dos vetores de polinização favorecer a reprodução entre indivíduos espacialmente próximos, pode ocorrer o cruzamento entre indivíduos aparentados, gerando endogamia na descendência. Cruzamentos entre indivíduos aparentados têm sido relatados em estudos do sistema de reprodução em populações naturais de diversas espécies arbóreas tropicais (O'Malley et al., 1987; Murawski e Hamrick, 1991; Hall et al., 1995; Boshier et al., 1995; Lee, 2000; Schimidt-Adam et al., 2000; Sebbenn et al., 2000; Seoane et al., 2001; Souza et al., 2003), reforçando a hipótese de estrutura genética espacial e que parte do fluxo gênico é restrito às vizinhanças das árvores maternas. Conseqüentemente, nessas

populações poderá ocorrer endogamia biparental na descendência. A endogamia em uma geração é igual ao coeficiente de coancestria da geração precedente (parentais cruzados), de forma que se indivíduos próximos são parentes e se cruzarem entre si, será gerada endogamia biparental na descendência igual à coancestria existente entre os parentais cruzados (Lindgren et al., 1996). Por exemplo, se um filho cruzar-se com um dos seus pais a endogamia biparental na descendência será igual a 0,5, que corresponde ao coeficiente de coancestria entre pais e filhos de cruzamento.

Dentre as espécies arbóreas ocorrentes na Floresta Atlântica, *Eschweilera ovata* (Cambess.) Miers (Biriba) - Lecythidaceae, é de relevância tanto ecológica quanto sócio-econômica. A espécie é climática, mas atua como pioneira antrópica na ocupação de áreas degradadas e é considerada por Montagnini et al. (1995), como espécie chave em processos de restauração florestal, contribuindo para a reabilitação do solo através do incremento de carbono e nitrogênio. Característica e exclusiva das matas pluviais Atlântica e Amazônica, ela apresenta distribuição disjunta entre o leste da Amazônia e o leste do Brasil (Lorenzi, 1998; Mori e Prance, 1990). A espécie é comum e pode ocorrer em densidades consideravelmente elevadas. Mori e Prance (1983) estimaram 16 indivíduos por ha com DAP  $\geq 10$  cm em estudo realizado no sul da Bahia, enquanto Souza et al. (1996) observaram 39,1 indivíduos por ha na mesma região. Suas flores são hermafroditas e seu principal polinizador são as abelhas do gênero *Xylocopa* (Mori e Prance, 1981; Mori, 1988; Santos, 2003). A dispersão de sementes em *E. ovata* ainda não foi detalhadamente estudada, mas é possível observar que muitas das sementes são depositadas na vizinhança das árvores maternas. Estudos dos vetores de dispersão de sementes em outras Lecythidaceae indicam que essas costumam ser dispersas principalmente por morcegos, aves, pequenos roedores e símios (Prance e Mori, 1978; Mori e Prance, 1990; Stevenson, 2001). A baixa eficiência na dispersão de sementes nos ambientes naturais por esses vetores pode favorecer a formação de estrutura genética espacial dentro das populações, de forma que árvores localizadas espacialmente próximas podem apresentar alguma relação de parentesco, alterando a estrutura genética das populações descendentes pelo aumento dos níveis de endogamia e coancestria, quando ocorre o cruzamento entre estas. Um estudo do sistema de reprodu-

ção realizado em duas populações naturais de *E. ovata* (Gusson et al., 2005) relata a ocorrência de cruzamentos entre indivíduos aparentados e sugere possível estruturação genética espacial nas populações da espécie.

O objetivo deste estudo foi quantificar os níveis de diversidade genética e a distribuição espacial de genótipos de *E. ovata* em duas populações naturais da região da grande Salvador, Estado da Bahia, de modo a disponibilizar informações que subsidiem as ações voltadas à conservação da espécie.

## MATERIAL E MÉTODOS

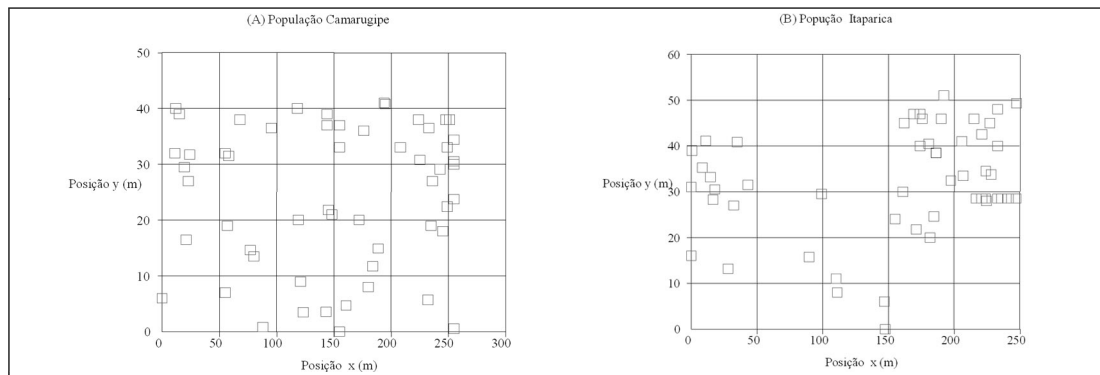
### Áreas de estudo

O estudo da diversidade e estrutura genética espacial de *E. ovata* abrangeu duas populações naturais nos arredores da grande Salvador, Estado da Bahia, sendo estas: Mata de Itaparica e Mata de Camarugipe. A Mata de Camarugipe localiza-se no município de Malhada, BA, próxima à Reserva particular de Sapiroanga. Com cerca de 1.300 ha de floresta contínua, apresenta bom estado de conservação. A segunda área, a Mata de Itaparica, localiza-se no Município de Itaparica, BA, nas proximidades da localidade denominada Tairu. A área está contida em um contínuo florestal bastante extenso, formado por um mosaico de estruturas fisionômicas distintas determinadas em função das diferentes interferências antrópicas sofridas ou ainda atuantes, apresentando desde capoeirões em processo de regeneração, bem como áreas com fisionomias da Floresta Ombrófila Densa secundária. Essa floresta vem, há mais de uma década, sendo utilizada para a extração de caules da espécie *E. ovata* destinados à fabricação de berimbau. A distância da Mata de

Camarugipe com relação a Itaparica é de aproximadamente 95 km. As coordenadas geográficas aproximadas das áreas são: 12° 30' 43" S e 38° 01' 87" W para a população Camarugipe, com altitude média de 91 m, e 13° 01' 90" S e 38° 43' 97" W para a Itaparica, com altitude média de 34 m. As duas áreas apresentam vegetação característica da Floresta Ombrófila Densa de tabuleiros de planícies litorâneas. As áreas apresentam uma estratificação vertical evidente, com dossel variando entre 10 m e 15 m de altura, salvo na ocorrência de algumas espécies emergentes que chegam a alcançar 25 m, sendo esta situação mais comum na Mata de Camarugipe.

### Amostragem

Para amostragem dos indivíduos de *E. ovata* fez-se um transecto, onde todos os indivíduos distantes até 20 m perpendicularmente a esse foram amostrados (Figura 1). A distância do transecto variou em função do sucesso de identificação do número de árvores previamente estabelecido, o qual foi de 60 indivíduos adultos em cada população. Realizou-se o georeferenciamento espacial de alguns indivíduos com o auxílio de um aparelho de GPS. Consideraram-se adultas as árvores que apresentavam DAP de aproximadamente 10 cm (CAP ≥ 30 cm). Nas áreas, os locais utilizados para a amostragem apresentaram demografias muito semelhantes, sendo de 52 e 56 árvores por ha na população de Camarugipe e Itaparica, respectivamente. As amostras de tecidos foliares das árvores foram embaladas em sacos de papel identificados com o número da árvore de origem, acondicionados em ambiente refrigerado por no máximo cinco dias, e transportadas ao laboratório, onde foi realizado o processo de extração das isoenzimas.



**Figura 1**  
Posição das árvores de *E. ovata* amostradas nas populações Camarugipe (A) e Itaparica (B).  
(*E. ovata* tree position sampled in Camarugipe (A) and Itaparica (B) populations)

## Elektroforese de isoenzimas

A extração das isoenzimas foi efetuada usando o tampão de extração número um (1) citado em Alfenas (1998). Após extração, *wicks* (papel whatman n. 3) foram embebidos nos extratos obtidos, colocados em microtubos e armazenados em um freezer (-80°C), onde aguardaram o momento da realização da eletroforese. Foram testados quatro sistemas tampão gel/eletrodo e 28 sistemas enzimáticos. Estes foram avaliados de acordo com a qualidade dos padrões de bandas obtidos nas amostras, nas diferentes condições de corrida. Desses 28 sistemas, foram selecionados seis como melhor padrão de resolução: Isocitrato desidrogenase (IDH – EC 1.1.1.42), Fosfogluco isomerase (PGI - EC 5.3.1.9), Peroxidase (PO - EC 1.11.1.7), Fosfatase ácida (ACP - EC 3.1.3.2), Diaforase (DIA - EC 1.8.1.4), Xiquimato desidrogenase (SKDH - EC 1.1.1.25) e 6-fosfogluconato desidrogenase (6PGDH - EC 1.1.1.44). A eletroforese de isoenzimas foi a horizontal, conduzida em meio suporte de gel horizontal de amido de milho (penetrose) e amido de batata (13% do total de amido). Os sistemas tampões gel/eletrodo usados foram o 08 - citrato-morfolina, pH 7,1/6,1, e o sistema 25 - histidina-HCl/tris-citrato, pH 7,0/7,0. O sistema tampão gel/eletrodo 8 - citrato-morfolina foi usado para a revelação das enzimas PO, SKDH, 6PGDH, IDH e ACP e o sistema histidina para os sistemas enzimáticos PGI, MDH e DIA.

## Análise estatística

A diversidade genética intrapopulacional foi caracterizada pelas frequências alélicas, número médio de alelos por loco ( $\hat{A}$ ), porcentagem de locos polimórficos ( $\hat{P}$ ), heterozigosidade observada ( $\hat{H}_o$ ), diversidade gênica esperada segundo o modelo de equilíbrio de Hardy-Weinberg ( $\hat{H}_e$ ) e índices de fixação de Wright ( $\hat{f}$ ) - estimativas obtidas a partir do programa BIOSYS1 (Swofford e Selander, 1981). A significância estatística para o índice de fixação foi obtida por 10.000 reamostragens *bootstrap* e usando o programa GDA (Lewis e Zaykin, 2002). A representatividade genética dos indivíduos nas populações, foi avaliada pelo tamanho efetivo de variância ( $\hat{N}_e$ ) de acordo com Li (1976),  $\hat{N}_e = n(1+\hat{f})$ , em que  $n$  é o tamanho amostral e  $\hat{f}$  é o índice de fixação.

A distribuição da variabilidade genética entre e dentro das populações foi caracterizada pelas estatísticas  $F$  de Wright, segundo a metodologia de Weir e Cockerham (1984), utilizando o programa

GDA (Lewis e Zaykin, 2002). Os parâmetros estimados foram: divergência genética entre populações,  $\hat{\theta}_p$ ; índice de fixação total das populações,  $\hat{F}$ ; índice de fixação médio entre populações,  $\hat{f}$ . O teste de significância estatística para essas estimativas foi obtido pelo intervalo de confiança a 95% de probabilidade calculada por meio de 10.000 reamostragens *bootstrap*.

A caracterização da distribuição espacial dos genótipos dentro das populações foi realizada a partir de análise de autocorrelação espacial usando o índice  $I$  de Moran. Para análise de autocorrelação, os dados de cada genótipo foram codificados para suas frequências alélicas, ou seja, quando o genótipo era homocigoto para o alelo sob análise, atribuiu-se o valor 1,0, quando heterocigoto atribuiu-se valor 0,5 e quando homocigoto para outro alelo atribuiu-se o valor 0,0 (Sokal e Oden, 1978). Para locos que tinham mais de dois alelos, a análise foi realizada para todos os alelos, independentemente de sua frequência. Todos os possíveis pares de combinações de árvores foram considerados como um conjunto e foram acessados para uma das 10 classes de distância. Foram utilizadas classes de distâncias equidistantes e calculados os valores do índice  $I$  de Moran (Sokal e Oden, 1978) para cada uma dessas classes, em cada loco e para a média dos locos pela expressão:

$$\hat{I} = \frac{n \sum_i \sum_j w_{ij} Z_i Z_j}{w \sum_i Z_i^2}$$

em que:  $w_{ij} = 1$  para todas as células  $i$  e  $j$  localizadas em uma classe de distância ( $r, r+\Delta r$ ) e, do contrário,  $w_{ij} = 0$ ;  $W$  é a soma de todos os pesos (contagem de todos os pares usados em todos os casos); e  $Z_i$  é o desvio da frequência alélica da  $i$ -ésima célula da média. O valor esperado de  $I = -1/(n-1)$  aproxima-se de zero para grandes valores de  $n$ . Os valores estimados do índice  $I$  de Moran foram usados para testar a significância dos desvios dos valores esperados,  $E(I) = -1/(n-1)$ , sobre a hipótese de nulidade de distribuição aleatória (Cliff e Ord, 1981). A significância total de cada correlograma foi testada usando critérios de Bonferroni (Sakay e Oden, 1983). As análises de autocorrelação espacial e os testes foram realizados utilizando-se o programa SAAP de D. Wartenberg. Usou-se o programa SGS (Degen, 2003) para obter-se o correlograma da média entre locos e os respectivos intervalos de confiança a 95%

de probabilidade. Adicionalmente, estimou-se o coeficiente de coancestria ( $\hat{\theta}_{xy}$ ) com base em Ritland (1996) entre plantas para cada uma das 10 classes de distância pré-estabelecidas, usando o programa SPAGeDi (Hardy e Vekemans, 2002).

## RESULTADOS E DISCUSSÃO

### Freqüências alélicas

Com exceção do loco *Idh-1*, os demais foram polimórficos em ambas as populações (Tabela 1). Nos oito locos avaliados em *E. ovata* foram observados 18 alelos na população Camarugipe e 17 na Itaparica. Apenas um alelo exclusivo foi detectado na população Camarugipe, o alelo 3 (0,038) no loco *Pgi-2*. A presença desse alelo exclusivo pode ser fruto da amostragem ou, mais provavelmente do isolamento das populações, considerando que o tamanho amostral adotado (60 árvores por população) era suficiente para reter alelos raros com freqüência de aproximadamente 0,025, com 95% de probabilidade (Namkoong, 1988), em ambas as amostras das populações, as quais estão separadas por aproximadamente 95 km, o que pode desfavorecer o fluxo gênico contínuo entre elas.

Pequenas alterações nas freqüências alélicas foram observadas entre as populações (Tabela 1), embora em todos os locos o alelo mais comum era o mesmo em ambas as populações, com exceção do loco *Dia-1*, onde o alelo 1 (0,578) é mais comum na população Camarugipe e o alelo 2 (0,524) é o mais comum na população Itaparica. Em geral, as freqüências alélicas não foram muito diferentes entre populações e tendiam a valores intermediários na maioria dos locos ( $1/n_a$ , sendo  $n_a$  o número de alelos nos locos), indicando que a divergência genética deve ser baixa entre estas e a diversidade genética dentro das populações deve ser alta. Frankel et al. (1995) afirmam ser a maior equalitariedade nas freqüências alélicas de uma população um indicador de maior diversidade genética, estando estas populações mais protegidas dos efeitos da deriva genética se comparadas às que têm alelos muito menos freqüentes do que outros.

### Divergência genética entre populações

As estimativas de divergência genética entre as populações, calculada com base no método de Weir e Cockerham (1984), foi de apenas 2,1%, in-

**Tabela 1**

Estimativas de freqüências alélicas, índices de diversidade genética intrapopulacional e relação  $\hat{N}_e/n$  em duas populações de *E. ovata*. (Estimates of allelic frequencies, intrapopulational genetic diversity indexes and  $\hat{N}_e/n$  ratio in two *E. ovata* populations.)

Loco/Índices	Alelo	Camarugipe	Itaparica
Pgi-1	1	0,298	0,079
	2	0,457	0,632
	3	0,245	0,289
Pgi-2	1	0,764	0,658
	2	0,198	0,342
	3	0,038	0,000
Po-1	1	0,302	0,404
	2	0,698	0,596
Acp-1	1	0,074	0,173
	2	0,926	0,827
Idh-1	1	1,000	1,000
	1	0,578	0,476
Dia-1	2	0,422	0,524
	1	0,662	0,500
Skdh-1	2	0,338	0,500
	1	0,362	0,290
6Pgdh-1	2	0,404	0,355
	3	0,234	0,355
	<i>n</i>	60	60
$\hat{P}_{95\%}$		87,5	87,5
$\hat{A}$		2,30 (0,30)	2,10 (0,20)
$\hat{H}_e$		0,400 (0,081)	0,431 (0,072)
$\hat{H}_o$		0,389 (0,083)	0,388 (0,084)
$\hat{f}$		0,027 ns	0,100 ns
$\hat{N}_e/n$		0,97	0,91

dicando que a maior parte da diversidade genética encontra-se distribuída dentro das populações (97,9%). Contudo, apesar dos baixos valores, essa divergência foi significativamente diferente de zero, a 99% de probabilidade, mostrando que, embora baixa, a divergência não ocorreu por acaso. Baixos valores de divergência genética eram esperados, visto que não foram observadas diferenças contrastantes nas freqüências alélicas

entre populações. Segundo Loveless e Hamrick (1984), espécies como *E. ovata* que apresentam sistema misto de reprodução (Gusson et al., 2005), mecanismos eficientes de dispersão de sementes e pólen conduzem a uma maior variação genética dentro de populações do que entre populações.

### Diversidade genética dentro de populações

A Tabela 1 apresenta os índices de diversidade genética intrapopulacional e relação  $\hat{N}_e/n$  estimados para ambas as populações de *E. ovata*. A porcentagem de locos polimórficos ( $\hat{P}$ ) foi de 87,5% para ambas as populações, o número médio de alelos por locos ( $\hat{A}$ ) foi de 2,30 para a população Camarugipe e de 2,10 para a população Itaparica, a heterozigiosidade esperada segundo as expectativas do EHW ( $\hat{H}_e$ ) foi de 0,400 na população Camarugipe e de 0,431 para a Itaparica e a heterozigiosidade observada ( $\hat{H}_o$ ) foi de 0,389 e 0,388, respectivamente. A julgar pelo erro padrão da média a 95% de probabilidade, nenhum desses índices diferiu entre as duas populações, embora em ambas as populações a heterozigiosidade observada foi menor do que a esperada em EHW, sugerindo excesso de homocigotos em relação ao esperado pelas proporções do EHW. O mesmo resultado é observado nos valores do índice de fixação ( $\hat{f}$ : Camarugipe=0,027 e Itaparica = 0,100). Nas duas populações os valores do índice  $\hat{f}$  foram positivos, demonstrando excesso de homocigotos em relação ao esperado pelas proporções de EHW, embora estes valores não sejam estatisticamente diferentes de zero, a julgar pelo intervalo de confiança do erro a 95% de probabilidade.

Comparando os níveis de diversidade genética detectados nas populações de *E. ovata*, com os observados por Hamrick e Godt (1989) para o número médio de alelos por locos (2,19), a porcentagem de locos polimórficos (64,7%) e heterozigiosidade esperada (0,177) em espécies arbóreas, verifica-se que *E. ovata* apresenta níveis bem superiores a estes. A baixa ocorrência de alelos raros e frequências alélicas equitariamente distribuídas contribuíram para a alta diversidade. Outro fator que provavelmente contribuiu para esta alta diversidade foi a alta densidade populacional apresentada pela espécie. Espécies que mantêm populações com alta densidade demográfica apresentam maiores níveis de diversidade genética do que as de baixa densidade, aumentando a probabilidade de ocorrerem mutações e a incorporação de novos alelos nas populações. Hamrick e Murawski (1991) compararam a diversidade genética em espécies arbóreas tropicais comuns e raras e observaram a tendência de que espécies comuns apresentem maiores níveis de diversidade relativamente às espécies raras. Adicionalmente as mutações, a maior densidade de indivíduos pode

permitir maior número de recombinações e múltiplas paternidades nas progênes, favorecendo o aumento dos níveis de diversidade genética.

### Estrutura genética espacial

A avaliação da distribuição espacial das árvores sugere agregação em ambas as populações (Figura 1), especialmente na população Itaparica. Tal agregação foi provavelmente causada pela dispersão de sementes nas vizinhanças das árvores maternas e pode estar associada à agregação genética espacial (estruturação genética espacial), de forma que exista um padrão espacial nas frequências alélicas dentro das populações. Usou-se a análise de autocorrelação espacial, baseada no índice *I* de Moran (Tabelas 2 e 3; Figuras 2 e 3), para testar esta hipótese.

As estimativas das probabilidades (*P*) do índice *I* de Moran para as 10 classes de distâncias, obtidas pela correlação de Bonferroni, demonstraram que 15,3% dos alelos apresentam valores significativos na população Camarugipe (Tabela 2) e 46,1% na população Itaparica (Tabela 3), sugerindo indícios de estruturação genética espacial em ambas populações, em especial na população de Itaparica. Na população Camarugipe o alelo 1 do loco Skdh-1 foi o que apresentou os mais fortes indícios de estruturação espacial, com valores significativos em cinco das 10 classes estabelecidas. Na população Itaparica, o alelo 1 do loco Pgi-2 foi o que apresentou maiores indícios, com valores significativos em todas a classes de distância.

Em especial nesses dois casos, o padrão espacial é evidenciado pelos valores positivos nas menores classes de distância e negativos nas últimas classes de distância. Este padrão pode também ser observado em outros alelos de outros locos, como no caso dos alelos do loco Pgi-1 e alelo 2 no loco Pgi-2. Observando os valores médios entre locos apresentados nas Figuras 2 e 3 para as populações Camarugipe e Itaparica, respectivamente, o padrão espacial fica ainda mais evidente. Nota-se que na população Camarugipe o índice *I* de Moran é positivo significativo a 95% de probabilidade até aproximadamente a metade da classe de distância três (raio de aproximadamente 65 m), e negativo e significativo a partir do início da classe quatro. Na população Itaparica o padrão foi semelhante, com valores positivos e significativos para o índice *I* de Moran até a terceira classe (raio de 60 m) e valores negativos e significativos a partir dos 150 m de raio. Isto sugere que árvores de *E. ovata*, localizadas até 65 m distantes entre si, possam apresentar algum grau de parentesco e a partir dessa distância as árvores passam a apresentar um padrão aleatório e divergente em termos de frequências alélicas.

**Tabela 2**

Coefficientes de autocorrelação espacial (Índice *I* de Moran) obtidos para 13 alelos de sete locos polimórficos, em 10 classes de distâncias na população de Camarugipe de *E. ovata*.  
(Coefficient of spatial autocorrelation (*I* Moran index) obtained to 13 alleles in seven polymorphic loci form 10 distance classes in Camarugipe population of *E. ovata*)

Loco/alelo	Limite de distância/Número de pares de comparações										P
	26 m	51m	77m	103m	128m	154m	180m	205m	231m	257m	
Pgi11	0,01	0,11**	-0,10	-0,09	-0,12	-0,04	-0,07	0,23**	-0,00	-0,03	0,051
Pgi12	-0,01	-0,09	0,02	-0,07	0,03	0,09	-0,12	0,20*	-0,27**	0,10	0,097
Pgi13	0,03	-0,05	0,03	0,05	-0,07	-0,09	0,08	-0,12	-0,01	-0,12	1,000
Pgi21	0,04	-0,10	-0,04	-0,01	0,03	-0,07	-0,03	0,18*	-0,03	-0,03	0,211
Pgi22	0,14**	-0,10	-0,08	0,00	-0,00	-0,18*	-0,05	0,26**	0,00	-0,02	0,021
Pgi23	0,04	0,05	0,03	0,05	-0,02	-0,14*	-0,07	-0,14	-0,18	-0,14	0,418
Po11	-0,04	-0,04	-0,05	0,02	0,02	-0,04	-0,04	0,07	0,01	-0,03	1,000
Acp11	-0,03	-0,04	-0,05	0,01	-0,02	0,01	-0,01	-0,02	-0,01	0,04	1,000
Dia11	-0,03	0,00	-0,03	-0,05	-0,08	0,03	0,06	-0,01	0,06	-0,10	1,000
Skdh11	0,12*	0,12**	-0,02	-0,08	-0,03	-0,04	0,13*	-0,18*	-0,16	-0,57**	0,000
6Pgdh11	-0,03	-0,02	0,00	0,00	0,06	-0,16*	0,03	-0,09	0,16*	-0,13	0,334
6Pgdh12	0,08	-0,06	-0,05	-0,00	0,09	-0,04	-0,19*	-0,03	-0,01	0,01	0,183
6Pgdh13	-0,07	0,00	-0,01	-0,06	-0,06	0,10	-0,05	0,00	0,03	0,01	0,697

P: Significância total do correlograma (aproximação de Bonferroni);

\*\* : P<0,01; \* P<0,05.

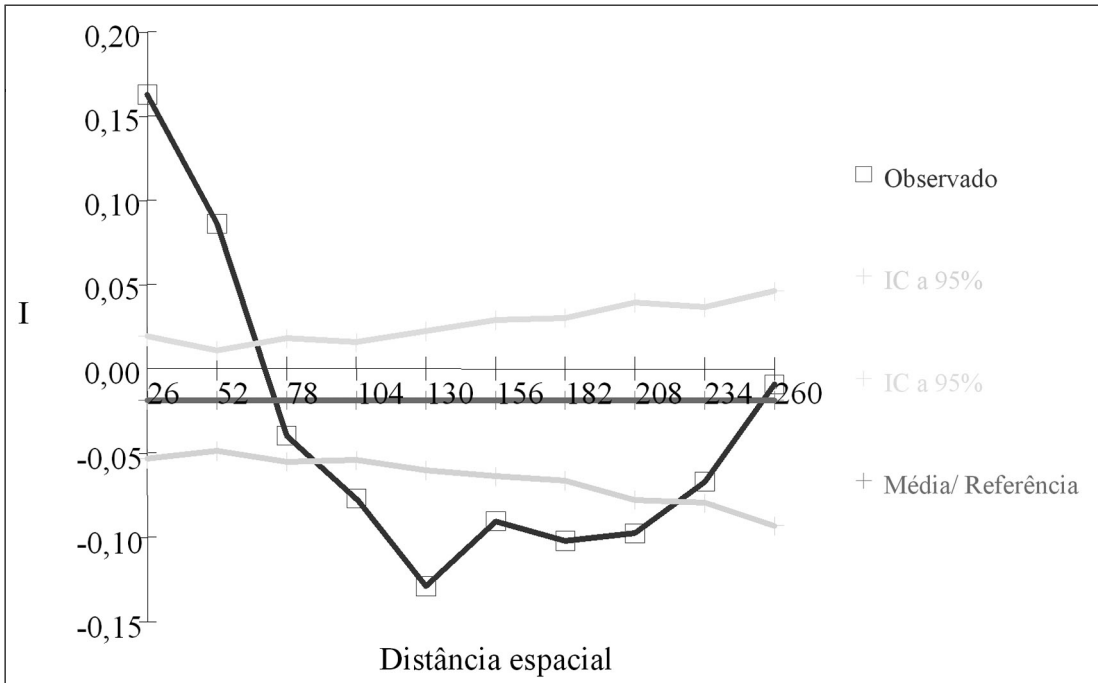
**Tabela 3**

Coefficientes de autocorrelação espacial (Índice *I* de Moran) obtidos para 13 alelos de sete locos polimórficos, em 10 classes de distâncias na população de Itaparica de *E. ovata*.  
(Coefficient of spatial autocorrelation (*I* Moran index) obtained to 13 alleles in seven polymorphic loci form 10 distance classes in Itaparica population of *E. ovata*)

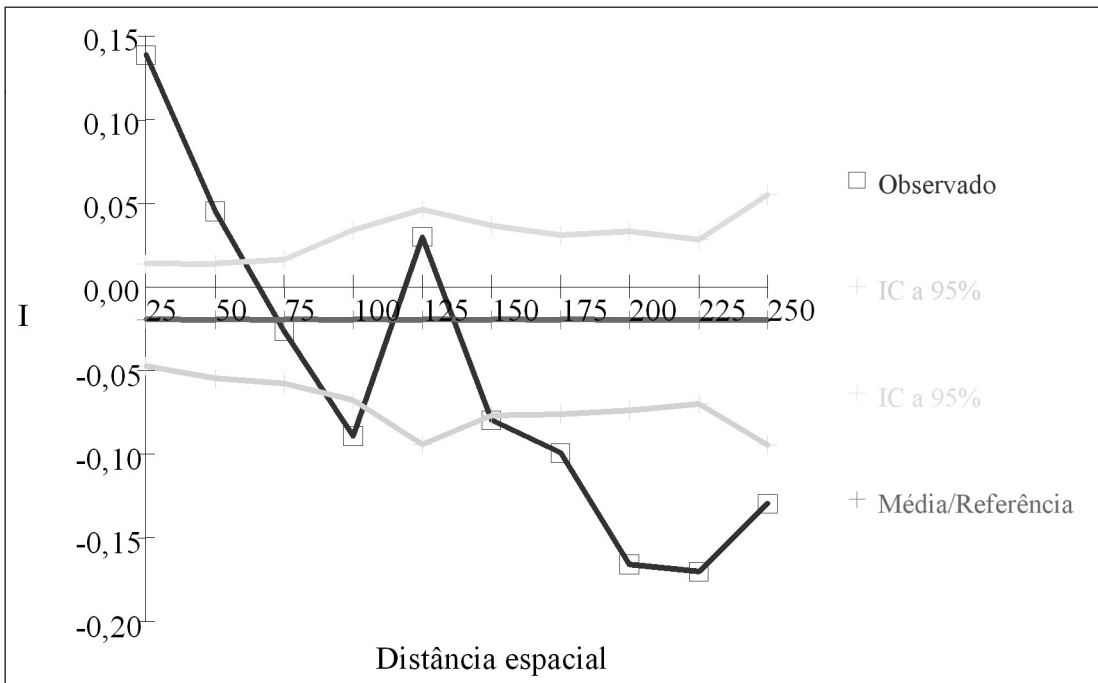
Loco/alelo	Limite de distância/Número de pares de comparações										P
	25m	50m	75m	100m	125m	150m	175m	200m	225m	250m	
Pgi11	0,07**	0,01	0,03	0,00	-0,02	0,02	-0,12*	-0,10	-0,11*	-0,32**	0,001
Pgi12	0,34**	0,20**	0,03	0,07	-0,01	-0,09	-0,06	-0,53**	-0,67**	-0,62**	0,000
Pgi13	0,09**	-0,02	0,10*	-0,11	-0,07	-0,23**	-0,07	-0,24**	-0,03	0,10	0,046
Pgi21	0,48**	0,23**	0,16**	0,14*	-0,31**	-0,33**	-0,32**	-0,71**	-0,71**	-0,54**	0,000
Pgi22	0,11**	-0,00	-0,01	0,11	0,03	-0,07	-0,03	0,04	-0,37**	-0,31**	0,000
Pgi23	-0,05	-0,04	0,06	-0,06	-0,01	-0,10	0,07	-0,09	0,09	-0,10	0,655
Po11	-0,03	0,03	-0,07	0,04	0,01	-0,08	0,07	0,12	-0,10	-0,23*	0,258
Acp11	0,06*	-0,04	0,02	-0,01	-0,05	0,01	-0,15	-0,21*	-0,01	0,00	0,159
Dia11	0,09*	-0,13*	-0,16**	0,08	0,19*	-0,11	0,10	0,18*	-0,19*	-0,07	0,097
Skdh11	-0,08	0,00	-0,06	0,07	0,01	-0,02	0,03	-0,06	-0,06	0,15	0,599
6Pgdh11	0,05	0,07*	-0,03	0,04	-0,16	-0,14	-0,19*	0,03	-0,04	-0,19	0,236
6Pgdh12	0,06*	-0,04	-0,14*	-0,10	-0,24*	0,10	0,10	-0,00	0,17**	-0,27*	0,084
6Pgdh13	0,23**	-0,13*	-0,33**	0,06	0,06	-0,11	0,05	0,09	-0,05	0,02	0,000

P: Significância total do correlograma (aproximação de Bonferroni);

\*\* : P<0,01; \* P<0,05.

**Figura 2**

Correlograma para o índice I de Moran por classes de distância na população Camarugipe, em *E. ovata* (Correlogram to I Moran index per distance classes in Camarugipe population of *E. ovata*)

**Figura 3**

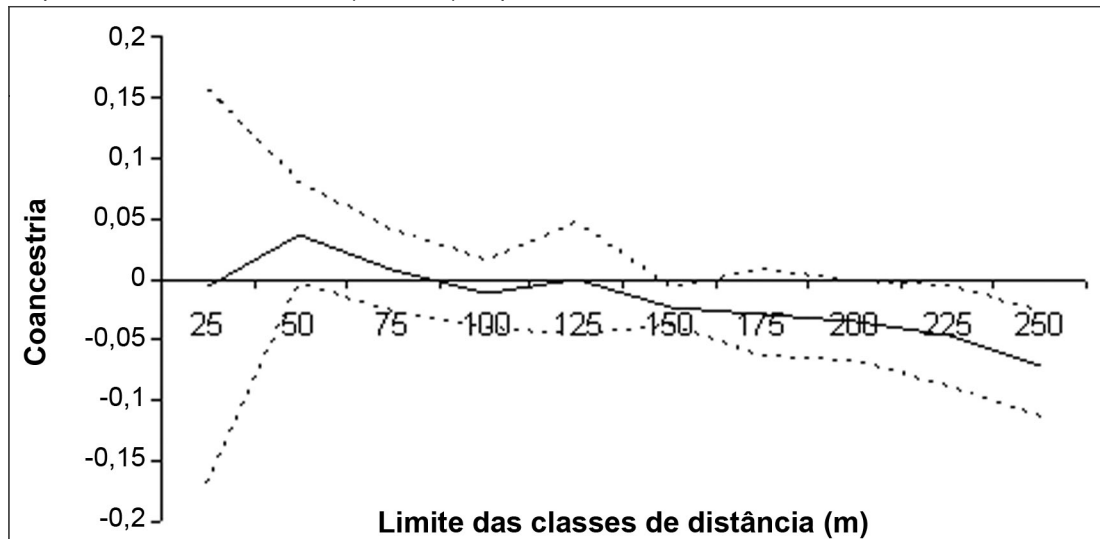
Correlograma para o índice I de Moran por classes de distância na população de Itaparica de *E. ovata*. Correlogram to I Moran index per distance classes in Itaparica population of *E. ovata*)



A estimativa do coeficiente de coancestria de Ritland (1996) entre pares de indivíduos dentro das classes de distância (Figura 4 e 5) apresentaram comportamento, em parte, semelhante ao obtido pelo índice I de Moran, com valores tendendo a positivos nas primeiras classes de distância e negativos nas demais.

O coeficiente de coancestria ( $\hat{\theta}_{xy}$ ) estimado na primeira classe de distância (até 25 m) na po-

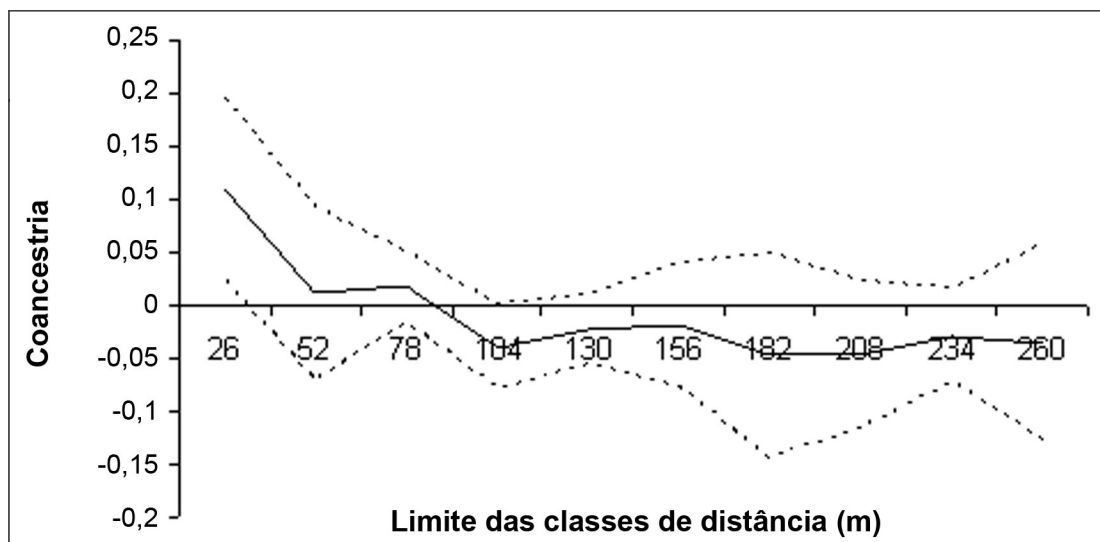
pulação Itaparica foi positivo, alto e significativo ( $\hat{\theta}_{xy}=0,124$ ;  $P=0,019$ ), com valor sugerindo que a coancestria está próxima à esperada entre indivíduos meios-irmãos (0,125). Na população Camarugipe a estimativa obtida para a classe que compreende a distância 26 m a 52 m foi positiva e altamente significativa ( $\hat{\theta}_{xy}=0,037$ ;  $P<0,00$ ), indicando que a coancestria está próxima à esperada entre indivíduos primos de segundo grau (0,031).



**Figura 4**

Correlograma para o coeficiente de coancestria estimado por classes de distância na população Camarugipe de *E. ovata*. (— Coancestria; ----- Intervalo de confiança a 95% de probabilidade).

(Correlogram to coefficient of coancestry per distance classes in Camarugipe population of *E. ovata*. (— Coancestry; ----- Interval of confidence at 95% of probability))



**Figura 5**

Correlograma para o coeficiente de coancestria estimado por classes de distância na população de Itaparica de *E. ovata*. (— Coancestria; ----- Intervalo de confiança a 95% de probabilidade).

(Correlogram to coefficient of coancestry per distance classes in Itaparica population of *E. ovata*) (— Coancestry; ----- Interval of confidence at 95% of probability))

Estimativas acuradas de coancestrias e parentesco são difíceis de serem obtidas, quando o pedigree do material é desconhecido, pois requerem grande número de locos polimórficos, com grande número de alelos, como no caso de marcadores microssatélites. Estimativas obtidas a partir de dados de isoenzimas são menos precisas devido ao menor polimorfismo e número médio de alelos por locos, reduzindo a acurácia das estimativas.

Ainda, estimativas de coancestria são definidas como probabilidades de identidade por descendência entre alelos (Ritland, 1996), mas estimadores baseados em dados de marcadores genéticos atualmente estimam uma “coancestria relativa” que pode ser definida como a razão de diferenças de probabilidades de identidade por estado e sua equalização com probabilidades de identidade por descendência não é, em geral, verdadeira (Rousset, 2002). Assim, as estimativas de coancestria aqui obtidas devem ser interpretadas com cautela, embora suportem, em parte, os resultados obtidos pelo índice *I* de Moran, ou seja, de que árvores espacialmente próximas são mais aparentadas entre si do que árvores localizadas espacialmente distantes.

A distribuição não aleatória de genótipos pode ocorrer em resposta a diferentes fatores, tanto seletivos como aleatórios (Sokal e Oden, 1978). Os gradientes de variação das frequências alélicas ao longo de uma distância geográfica ocorrem frequentemente em resposta a gradientes ambientais, podendo a ação aleatória da deriva provocar o isolamento por distância, sem que haja envolvimento de qualquer fator seletivo no processo.

Futuyma (1992) comenta que como em uma população existem limitações físicas que não permitem o cruzamento de todos com todos, ou seja, cruzamentos aleatórios, deve haver maior probabilidade de cruzamentos entre indivíduos próximos, o que gera a redução dos heterozigotos e formação dos grupos, estruturando a população. Adicionalmente, o arranjo espacial dos genótipos em estruturação de famílias pode ser causado por alguns fatores ecológicos como a restrita dispersão do pólen e sementes. O fluxo gênico e a dispersão de sementes, contrariamente à sua natureza homogeneizadora, podem operar como uma fonte importante de heterogeneidade local em curtas distâncias (Barrett e Kohn, 1991). Dentro deste contexto, nas áreas estudadas foram observadas sementes germinadas próximas às árvores mães. Não é possível inferir sobre o sucesso de estabelecimento destas plântulas no local, porém, sendo a espécie bastante comum, cerca de 200

indivíduos por hectare, desde plântula a adulto (Assis e Picollo, 2000) e havendo na amostragem dos indivíduos adultos representantes de várias gerações, é provável que essa eficiência de estabelecimento seja alta.

Cruzamentos entre parentes foram detectados na análise do sistema de reprodução de ambas as populações aqui estudadas, sendo esta maior na população de Itaparica (Gusson et al, 2005). O índice de fixação nas árvores adultas também se apresentou maior nesta última população (0,100). Estes fatos reforçam a hipótese de estruturação genética espacial nas populações, com maior expressão desta na população de Itaparica. A causa da estruturação espacial é provavelmente o mecanismo de dispersão de sementes próximas as árvores maternas. Outros fatores que poderiam ter contribuído podem estar associados à históricos de interferências antrópicas, causando distúrbios ambientais no local.

### Conservação genética

O reconhecimento da existência de um certo nível de estruturação genética espacial nas populações da espécie auxilia no estabelecimento de medidas de conservação genética, indicando formas de maximizar a diversidade genética na coleta de sementes para programas conservação *ex situ*, melhoramento genético, recuperação de áreas degradadas, bem como inferir sobre tamanhos mínimos de área para a sua conservação *in situ*.

Por exemplo, com base nos presentes resultados, a coleta de sementes não deve ser realizada em árvores localizadas dentro de distâncias inferiores a 65 m, a fim de evitar amostrar sementes de árvores parentes, o que reduziria o tamanho efetivo de variância (tamanho efetivo na população descendente). Contudo, é importante ter-se em mente que mesmo utilizando esta estratégia, as sementes coletadas podem reter algum grau de endogamia biparental, se os cruzamentos ocorrerem dentro das vizinhanças das árvores maternas conforme observado por Gusson et al. (2005). Em termos de manejo, os resultados indicam que a retirada de exemplares deve ocorrer preferencialmente reduzindo a vizinhança espacial, ou seja, dever-se-ia inicialmente selecionar um número mínimo de árvores por hectare que não afetasse de forma drástica o sistema de reprodução da espécie (isolamento expressivo das árvores), e após, retirar árvores que estivessem próximas a essa. Assim, provavelmente o sistema de reprodução não seria drasticamente afetado e a endogamia biparental seria minimizada ou evitada.

O tamanho efetivo de variância ( $\hat{N}_e$ ) foi próximo ao número de indivíduos amostrados. A maior diferença foi observada na população de Itaparica, com uma relação entre o tamanho efetivo e o número senso ( $\hat{N}_e/n$ ) de 0,91. Este resultado pode ser um indicativo dos efeitos das ações antrópicas ocorridas nesta área. Na população de Camarugipe, o valor dessa relação foi de 0,97. Tomando estes valores e considerando a alta densidade demográfica da espécie e o tamanho das áreas estudadas, quando combinada com as altas heterozigosidades, número médio de alelos por locos e porcentagem de locos polimórficos, pode-se afirmar que as populações estudadas apresentam alto valor para a conservação genética *in situ* de *E. ovata*.

## CONCLUSÕES

- As populações estudadas de *E. ovata* apresentam altos níveis de diversidade genética dentro e baixos entre populações. Os níveis de diversidade genética dentro das populações são superiores aos relatados para a média das espécies arbóreas tropicais;
- A despeito da alta diversidade genética detectada nas duas populações de *E. ovata* estudadas, essa se encontra espacialmente estruturada dentro das populações, sendo que quanto mais próximas às árvores, maior é a probabilidade delas serem aparentadas, o que explica prévios resultados obtidos indicando a ocorrência de cruzamentos entre parentes em *E. ovata*;
- As populações estudadas de *E. ovata* têm alto potencial para a conservação genética *in situ* bem como para a coleta de germoplasma visando sua conservação *ex situ* e coleta de sementes, seja para a formação de mudas destinadas à restauração de áreas degradadas bem como para o melhoramento florestal.

## AUTORES E AGRADECIMENTOS

EDUARDO GUSSON é Engenheiro Florestal, Mestre pela Esalq/USP. E-mail: egusson@esalq.usp.br

ALEXANDRE MAGNO SEBBENN é Pesquisador do Instituto Florestal de São Paulo - Caixa Postal 1322 - São Paulo, SP - 01059-970 – E-mail: amsebbenn@bol.com.br

PAULO YOSHIO KAGEYAMA é Professor Titular do Departamento de Ciências Florestais da ESALQ/USP - Av. Pádua Dias, 11 - Piracicaba, SP - 13418-900 – E-mail: kageyama@esalq.usp.br

Os autores agradecem à CAPES pela concessão da Bolsa de Mestrado, para o primeiro autor. A Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pelo financiamento da pesquisa. Ao Biólogo Leonardo Marques Pacheco pela colaboração nos trabalhos de campo.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALFENAS, S.A. **Eletroforese de isoenzimas e proteínas afins: fundamentos e aplicações em plantas e microrganismos**. Viçosa: UFV, 1998. 574p.

ASSIS, M.A.; PICCOLO, P.R. Estruturas populacionais de *Eschwehlera ovata* (Cambess.) Miers (Lecythydaceae) submetidas à ação de cortes seletivos. In: SIMPÓSIO DE ECOSSISTEMAS BRASILEIROS, 5, Vitória, 2000. **Resumos**. Vitória: ACIESP, 2000. p.152

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

BAWA, K.S.; PERRY, D.R.; BEACH, J.H. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees: 1- sexual systems and incompatibility mechanisms. **American journal of botany**, v.72, n.3, p.331-345, 1985.

BOSHIER, D.H.; CHASE, M.R.; BAWA, K.S. Population genetic of *Cordia alliodora* (Boraginaceae), a neotropical tree: 3- gene flow, neighborhood and population substructure. **American journal of botany**, v.82, n.4, p.484-490, 1995.

CLIFF, A.D.; ORD, J.K. **Spatial processes methods and applications**. London: Pion, 1981. 389p.

CHUNG, M.G.; CHUNG, J.M.; EPPERSON, B.K. Spatial structure of allozyme polymorphisms within populations of *Rhus trichocarpa* (Anacardiaceae). **Silvae genetica**, v.48, n.5, p.223-227, 1999.

DEGEN, B. Spatial genetic software (SGS): version 1.0d. **Silvolab Guyane**. Cedex: INRA Station de Recherches Forestières, 2003. Disponível em: <<http://korov.cirad.fr/genetique>>. Acesso em; 12 abr. 2004

EPPERSON, B.K. Spatial patterns of genetic variation within plant populations. In: BROWN, A.H.D.; CLEGG, M.T.; KAHLER, A.L.; WEIR, B.S., ed. **Plant population genetics, breeding and genetic resources**. Sunderland: Sinauer, 1990. p.229-253

ESTRADA, A.; FLEMING, T.H. Frugivores and seed dispersal. **The Hague**. W. JUNK, 1986. 346p.

FRANKEL, O.H.; BROWN, A.H.D.; BURDON, J.J. **The conservation of plant biodiversity**. Cambridge: Cambridge University Press, 1995. 320p.

FUTUYMA, D.J. **Biologia evolutiva**. 2.ed. Ribeirão Preto: SBG/CNPq, 1992. 646p.

- GIUDICE NETO, J.D.; KAGEYAMA, P.Y. Estrutura genética espacial em populações naturais de *Machaerium villosum* Vog. (Leguminosae) na região de Moji-Guaçu, SP, Brasil. **Revista brasileira de botânica**, v.23, n.2, p.207-215, 2000.
- GUSSON, E.; SEBBENN, A.M.; KAGEYAMA, P.Y. Sistema de reprodução em populações de *Eschweilera ovata* (Cambess) Miers. **Revista árvore**, 2005. (submetido)
- HALL, P.; WALKER, S.; BAWA, K.S. Effect of forest fragmentation on genetic diversity and mating system in a tropical tree, *Pithecellobium elegans*. **Conservation biology**, v.10, n.3, p. 57-768, 1995.
- HAMRICK, J.L.; GODT, M.J. Allozyme diversity in plant species. In: BROWN, A.H.D.; CLEGG, M.T.; KAHLER, A.L.; WEIR, B.S., ed. **Plant population genetics, breeding and germplasm resources**. Sunderland: Sinauer, 1989. p.43-63
- HAMRICK, J.L.; MURAWSKI, E.D.A. Levels of allozyme diversity in populations of uncommon neotropical tree species. **Journal of tropical ecology**, v.7, p.395-399, 1991.
- HARDY, O.; VEKEMANS, X. **SPAGeDI 1.0: a program for spatial pattern analysis of genetic diversity**. Version for Windows 95. 2002.
- KAGEYAMA, P.Y.; CUNHA, G.C.; BARRETO, K.D.; GANDARA, F.B.; CAMARGO, F.R.A.; SEBBENN, A.M. Diversidade e autocorrelação genética espacial em populações de *Ocotea odorifera* (Lauraceae). **Scientia forestalis**, v.64, p.108-119, 2003.
- LEE, S.L. Mating system parameters of *Dryobalanops aromatica* Gaertn. F. (Dipterocarpaceae) in three different forest types and a seed orchard. **Heredity**, v.85, p.338-345, 2000.
- LEWIS, P.O.; ZAYKIN, D. **Genetic data analysis: version 1.1 to Windows 95/NT**. 2002. Disponível em: <<http://lewis.eeb.uconn.edu/lewishome/>>. Acesso em: 11 mai.2004
- LI, C.C. **First course in population genetics**. San Francisco: The Boxwood Press, 1976. 631p.
- LINDGREN, D.; GEA, L.; JEFFERSON, P. Loss of genetic diversity by status number. **Silvae genética**, v.45, p.52-59, 1996.
- LORENZI, H. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. Nova Odessa: Plantarum, 1998. 340p.
- LOVELESS, M.D.; HAMRICK, J.L. Ecological determinants of genetic structure in plant populations. **Annual review of ecology and systematics**, v.15, p.65-95, 1984.
- MONTAGNINI F.; FANZERES, A.; DA VINHA, S.G. The potentials of 20 indigenous tree species for soil rehabilitation in the Atlantic forest region of Bahia, Brazil. **Journal of applied ecology**, v.32, p.841-856, 1995.
- MORI, S.A. Biologia da polinização em Lecythidaceae. **Acta botânica brasileira**, v.1, n.2, p.121-124, 1988.
- MORI, S.A.; PRANCE, G.T. **Flora neotropical: Lecythidaceae**. New York: Botanical Garden, 1990. 376p. (Monograph 21).
- MORI, S. A.; PRANCE, G.T. **Lecitidáceas: família da castanha-do-pará**. Ilhéus: CEPLAC, 1983. 35p. (Boletim técnico, 116)
- MORI, S.A.; PRANCE, G.T. Relações entre a classificação genérica de Lecythidaceae do novo mundo e seus polinizadores e dispersadores. **Revista brasileira de botânica**, v.4, p.31-37, 1981.
- MURAWSKI, D.A.; HAMRICK, J.L. The effect of the density of flowering individuals on the mating systems of nine tropical tree species. **Heredity**, v.67, p.167-174, 1991.
- NAMKOONG, G. Sampling for germoplasm collection. **Hortscience**, v.23, p.79-81, 1988.
- O'MALLEY, D.M.; BAWA, K.S. Mating system of a tropical rain forest tree species. **American journal of botany**, v.74, n.8, p.1143-1149, 1987.
- PRANCE, G.T.; MORI, S.A. Observations on the fruits and seeds of neotropical Lecythidaceae. **Brittonia**, v.30, p.21-33, 1978.
- RITLAND, K. Estimators for pairwise relatedness and individual inbreeding coefficients. **Genetics resources**, v.67, p.175-185, 1996.
- ROUSSET, F. Inbreeding and relatedness coefficients: what do they measure? **Heredity**, v.88, p.371-380, 2002.
- SAKAY, A.K.; ODEN, N.L. Spatial pattern of sex expression in silver maple (*Acer saccharum* L.): Morista's index and spatial autocorrelation. **American naturalist**, v.122, p.489-508, 1983.
- SANTOS, M.S.S. **Relação abelha-flor em comunidade de restinga tropical: sistemas polinizadores de flores melitófilas especializadas**. Salvador, 2003. 150p. Dissertação (Mestrado). Instituto de Biologia. Universidade Federal da Bahia
- SCHIMIDT-ADAMS, G.; YOUNG, A.G.; MURRAY, B.G. Low outcrossing rates and shift in pollinators in New Zealand Pohutukawa (*Matrosideros excelsa*; Myrtaceae). **American journal of botany**, v.87, n.9, p.1265-1267, 2000.

- SEBBENN, A.M.; KAGEYAMA, P.Y.; SIQUEIRA, A.C.M.F.; ZANATTO, A.C.E. Taxa de cruzamento em populações de *Cariniana legalis* (Mart.) O. Ktze.: implicações para a conservação e o melhoramento genético. **Scientia forestalis**, n. 58, p. 25-40, 2000.
- SEBBENN, A.M.; KAGEYAMA, P.Y.; VENCOSKY, R. Variabilidade genética, sistema de reprodução e estrutura genética espacial em *Genipa americana* L. através de marcadores isoenzimáticos. **Scientia forestalis**, v.53, p.15-30, 1998.
- SEOANE, C.E.C; SEBBENN, A.M.; KAGEYAMA, P.Y. Sistema reprodutivo em populações de *Esenbeckia leiocarpa*. **Revista do Instituto Florestal**, v.13, n.1, p.19-26, 2001.
- SOKAL, R.R.; ODEN, N.L. Spatial autocorrelation in biology: 1- methodology. **Biological journal of the Linneum Society**, v.10, p.199-228, 1978.
- SOUZA, A.L.; MEIRA-NETO, J.A.A.; SCHETTINO, S. **Avaliação fitossociológica**. Viçosa: Sociedade de Investigação Florestais/ Bahia Sul Celulose S.A., 1996. 1v. (Relatório final)
- SOUZA, L.M.F.I.; KAGEYAMA, P.Y.; SEBBENN, A.M. Sistema de reprodução em população de *Chorisia speciosa* A. St.-Hil (Bombacaceae). **Revista brasileira de botânica**, v.26, n.1, p.113-121, 2003.
- STEVENSON, P.R. The relationship between fruit production and primate abundance in neotropical communities. **Biological journal of the Linneum Society**, n.72, p.161-178, 2001.
- SWOFFORD, D.L.; SELANDER, R.B. Biosys-1: a FORTRAN computer program for the analysis of allelic variation in population genetics and biochemical systematics. **Journal of heredity**, v.72, p.282-283, 1981.
- WEIR, B.S.; COCKERHAM, C.C. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. **Evolution**, v.38, p.1358-1370, 1984.