

## Efeitos do manejo na estrutura genética de populações de caixeta (*Tabebuia cassinoides*)

### Effects of the management on the genetic structure of caixeta (*Tabebuia cassinoides*) populations

Alexandre Magno Sebbenn  
Carlos Eduardo Sicoli Seoane  
Paulo Yoshio Kageyama  
Roland Vencovsky

---

**ABSTRACT:** This research aims to study the effects of the traditional management of *Tabebuia cassinoides* (Bignoneaceae) on the intrapopulation genetic variability and the mating system of a managed population at the Iguape, SP and a natural population at the Ecological Station of Jureia, Iguape, SP. The sampling in natural and managed populations included 11 and 10 maternal families with 10 individuals per family. The mean fixation index within populations ( $\hat{F}_{IS}$ ) and the fixation index over all populations ( $\hat{F}_{IT}$ ), were positive, high and significant (0.259 and 0.282, respectively), suggesting a relatively high inbreeding in the populations. The genetic divergence between populations ( $\hat{F}_{ST}$ ) was low for the mean over loci (0.031), revealing that approximately 97% of the genetic variability was distributed within populations. The natural population had alleles that were absent in the managed population. For the natural and managed populations the following estimates were obtained: observed heterozygosity ( $H_o$ ), 0.253 (0.041) and 0.174 (0.036); genetic diversity ( $H_e$ ), 0.314 (0.051) and 0.266 (0.049); percentage of polymorphic loci ( $P$ ), 84.6% and 76.9%; fixation index ( $f$ ), 0.192 (0.069) and 0.346 (0.072); multilocus outcrossing rate ( $\hat{t}_m$ ), 0.895 (0.048) and 0.783 (0.104); self-pollinization rate ( $\hat{S}$ ), 0.105 and 0.217, respectively. Results indicated that forestry management in this case lead to a loss of rare alleles, a reduction in heterozygosity, genetic diversity and percentage of polymorphic loci, an increase in the fixation index and a tendency towards an increase in the self-pollinization rate in the managed population. Finally, evaluations of the effective population size indicated that for the management of this forest to be genetically sustainable, at least 60 reproductive individuals should be kept per ha.

**KEYWORDS:** *Tabebuia cassinoides*, Caixeta, Isozymes, Forest management, Mating system, Genetic structure, Genetic conservation

**RESUMO:** O objetivo deste trabalho foi estudar os efeitos do manejo tradicional de *Tabebuia cassinoides* (Bignoneaceae) sobre a variabilidade genética intrapopulacional e o sistema de reprodução da espécie. Para tanto, comparou-se a partir da eletroforese de isoenzimas, a variabilidade genética e o sistema de cruzamento em uma população manejada, no município de Iguape, SP, e uma população natural (não manejada), na Estação Ecológica da Juréia, Iguape, SP. A amostragem na população natural e manejada incluiu 11 e 10 famílias maternas, respectivamente, com 10 indivíduos por família. O índice médio de fixação de alelos dentro de populações ( $\hat{F}_{IS}$ ) e para o conjunto das populações ( $\hat{F}_{IT}$ ), apresentaram valores positivos,

altos e significativos (0,259 e 0,282), sugerindo endogamia alta nas populações. A divergência genética entre populações ( $F_{ST}$ ) foi baixa para a média dos locos (0,031), revelando que aproximadamente 97% da variabilidade genética encontra-se distribuída dentro das populações. Dentro das populações, foram observados os seguintes resultados: a população natural apresentou alelos que estavam ausentes na população manejada. Na população natural e manejada, a heterozigosidade média observada ( $H_o$ ) foi de 0,253 (0,041) e 0,174 (0,036), a diversidade gênica média ( $H_e$ ) de 0,314 (0,051) e 0,266 (0,049), a porcentagem de locos polimórficos ( $P$ ) de 84,6% e 76,9%, o índice de fixação médio ( $f$ ) de 0,192 (0,069) e 0,346 (0,072), a taxa de cruzamento multilocos ( $t_m$ ) de 0,895 (0,048) e 0,783 (0,104) e a taxa de autofecundação ( $\hat{S}$ ) de 0,105 e 0,217, respectivamente. Estes resultados mostram que o manejo florestal utilizado levou a uma perda de alelos raros, redução na heterozigosidade, diversidade gênica e porcentagem de locos polimórficos, aumento no índice de fixação e a tendência em aumento na taxa de autofecundação na população manejada. Finalmente, avaliações do tamanho efetivo populacional indicaram que, para o manejo florestal ser geneticamente sustentável, deve-se manter pelo menos 60 plantas reprodutivas por hectare.

**PALAVRAS-CHAVE:** *Tabebuia cassinoides*, Caixeta, Isoenzimas, Manejo florestal, Taxa de cruzamento, Estrutura genética, Conservação genética

## INTRODUÇÃO

O manejo florestal sustentado é a exploração ordenada das florestas naturais e plantadas, visando a produção contínua de madeira. A sustentabilidade dos programas de manejo tem sido baseada, principalmente, em dados dendrométricos como: incrementos em altura, DAP, área basal e volume, obtidos em inventários florestais contínuos. No entanto, o componente genético, que é o fator responsável pelas diferenças em produtividade, adaptação e reprodução entre indivíduos de uma espécie, não tem sido considerado nos programas de manejo de florestas tropicais. Praticamente, inexistem trabalhos de manejo que considerem o componente genético como um dos fatores primordiais para a real eficiência dos programas, apesar do grande número de espécies submetidas ao manejo em florestas tropicais.

O manejo envolve alterações no tamanho populacional e nos padrões espaciais dos indivíduos dentro das populações (Bawa e Krugman, 1990; Murawsky, 1995), variáveis que, dependendo da forma trabalhada, podem ter efeitos negativos sobre a estrutura genética das populações de uma espécie, como a perda de alelos raros, aumento da endogamia e re-

dução na produtividade e adaptação das gerações subseqüentes. Por exemplo, a redução drástica no tamanho das populações, através do corte seletivo, leva à deriva genética caracterizada pela perda e fixação aleatória de alelos, aumento do parentesco e da endogamia dentro das populações (Mettler e Gregg, 1973; Futuyma, 1992; Ellstrand e Elam, 1993; Alvarez-Buylla et al., 1996; Falconer e Mackay, 1997), colocando em risco o principal objetivo dos programas de manejo que é a produção contínua e sustentada de madeira. Ainda, as alterações na estrutura espacial dos indivíduos de uma população podem levar a mudanças na densidade e no comportamento dos polinizadores, gerando alterações nos níveis de cruzamento, como o aumento da autofecundação e consequentemente da endogamia (Bawa e Krugman, 1990; Murawsky, 1995). Em plantas alógamas, a endogamia origina a depressão por endogamia, que é a expressão dos genes deletérios em estado de homozigose, caracterizada pela redução na produtividade, fertilidade, viabilidade das sementes, vigor e adaptação (Crow e Kimura, 1970; Allard, 1971; Mettler e Gregg, 1973; Geburek, 1986; Falconer e

Mackay, 1997). Estudos sobre a depressão por endogamia em espécies arbóreas têm revelado reduções no crescimento em altura, na ordem de 10 a 80%, variando de acordo com a espécie (Fowler, 1980; Wilcox, 1983; Geburek, 1986; Wu et al., 1998; Koelewijn et al., 1999).

Dentre as muitas espécies florestais sob manejo no Brasil, tem-se a *Tabebuia cassinoides* (LAM.) D.C., conhecida como “caixeta”. A espécie ocorre nos manguezais de Santa Catarina ao Espírito Santo e é muito utilizada como matéria prima para artesanato e lápis, devido à leveza e maleabilidade da madeira (Carvalho, 1994). A *T. cassinoides* é explorada pelo homem há mais de 50 anos, sendo que hoje muitas de suas populações já de-

sapareceram, ou apresentam-se abandonadas devido à baixa produtividade. Assim, este estudo teve como propósito a caracterização genética de uma população natural e uma população manejada de *T. cassinoides*, localizadas no Município de Iguape, SP. Os objetivos mais específicos deste trabalho foram: a) estudar a distribuição da variação genética entre e dentro das populações; b) analisar os possíveis efeitos do manejo na variabilidade genética de uma população natural e uma manejada; c) estudar os efeitos do manejo sobre o sistema de reprodução da espécie e, d) sugerir possíveis diretrizes de manejo e conservação para espécie.

## MATERIAL E MÉTODOS

### **A espécie *Tabebuia cassinoides* (Lamarck) A.P. de Candolle**

A *T. cassinoides* (Bignoneaceae) é perenifólia, geralmente de pequeno porte, com 3 a 13 m de altura e 10 a 30 cm de DAP. Raramente atinge mais de 20 m de altura ou mais de 50 a 100 cm de DAP nos locais pouco explorados. O tronco é irregular, geralmente tortuoso e apresenta raízes aéreas na base. As flores são hermafroditas, polinizadas principalmente por abelhas e a dispersão é anemocórica. A espécie ocorre entre as latitudes 8° S (PE); 18°30' S (Linhares, ES) a 26° S (Guarua, SC), na faixa litorânea dos Estados da BA, ES, PE, PR, RJ SP e SC. No grupo sucessional é classificada como pioneira, ocorrendo em terrenos permanentemente alagados ou encharcados. Em alguns locais formam-se agrupamentos densos, às vezes, quase puros. Sua frequência é irregular e descontínua, uma vez que tem ocorrência localizada restrita aos locais brejosos próximos ao litoral. Ocorre na vegetação primária alterada e na vegetação secundária, na fase de capoeirão e floresta se-

cundária. *T. cassinoides* é exclusiva da Floresta Ombrófila Densa (Floresta Atlântica), nas formações Terras Baixas e Baixo-Montana e nas Formações Pioneiras de influência pluvial. Nestas formações, ocupa o extrato superior e intermediário. Ocorre, também, na restinga. A espécie apresenta brotação intensa após o corte, podendo ser manejada pelo sistema de talhadia (Carvalho, 1994).

### **Amostragem**

O estudo foi realizado no Município de Iguape, SP, em duas ocorrências naturais de *T. cassinoides*: uma sem influência antrópica (população natural) e outra que sofreu intervenção através de manejo tradicional (população manejada). O manejo tradicional caracteriza-se pelo corte dos indivíduos acima de 15 cm de DAP, com posterior rebrota e/ou regeneração por sementes, vindo o corte a seguir quando os indivíduos regenerados alcançarem novamen-

te o DAP mínimo comercial (15 cm), com idade de aproximadamente 7 anos. Estas ocorrências foram amostradas de forma a representar populações. A população natural está localizada na Estação Ecológica da Juréia, Município de Iguape, SP, de propriedade do Instituto Florestal de São Paulo.

As sementes foram coletadas de 11 árvores (matrizes) na população natural e de 10 na manejada. De cada matriz foram genotipadas 10 plantas, totalizando 110 plantas na população natural e 100 na manejada.

A eletroforese de isoenzimas foi a horizontal, conduzida em meio suporte de gel de 2/3 de amido de milho (penetrose 30) a 13%, combinado com 1/3 de amido de batata (Sigma). As "corridas" foram realizadas no Laboratório de Reprodução e Genética de Espécies Arbóreas (LARGEA), em geladeira com temperatura de 5° C, mantendo-se a corrente constante em 35 miliampères nos eletrodos. As enzimas foram extraídas de tecidos foliares de plântulas com 1 ano de idade, empregando-se aproximadamente 20 mg de tecido de limbo foliar, 10 mg de areia lavada, 7 mg de Polivinil Pirrolidona (PVP 40), 7 mg de Polivinil Pirrolidona (PVP-60) e 200 microlitros de solução de extração número 3 de Soltis e Soltis (1989) para tecidos com alta concentração de compostos secundários. O tampão do eletrodo e do gel utilizado foi o Histidina, pH 6,6. As isoenzimas reveladas foram: Alfa-Esterase (a-EST-E.C. 3.1.1.1), Fosfoglucomutase (PGM-E.C. 2.7.5.1), 6-Fosfogluconato Desidrogenase (6PGDH-E.C. 1.1.1.44), Fosfogluose Isomerase (PGI-E.C. 5.3.1.9), Isocitrato Desidrogenase (IDH-E.C. 1.1.1.42), Malato Desidrogenase (MDH-E.C. 1.1.1.37), Peroxidase (PO-E.C. 1.11.1.7) e Xiquimato Desidrogenase (SKDH-E.C. 1.1.1.25). O protocolo de revalação das isoenzimas é o mesmo apresentado por Alfenas (1998).

### Análise estatística

A diversidade genética intrapopulacional foi caracterizada pelas frequências alélicas, heterozigosidade observada ( $\hat{H}_o$ ), diversidade gênica esperada segundo o equilíbrio de Hardy-Weinberg ( $\hat{H}_e$ ), número médio de alelos por loco ( $\hat{A}$ ), porcentagem de locos polimórficos ( $\hat{p}$ ) e índices de fixação de Wright ( $\hat{f}$ ) - estimativas obtidas a partir do programa BIOSYS-1 (Swofford e Selander, 1989). As frequências alélicas foram estimadas por:  $\hat{p}_{ij} = n_{ij}/n_{.j}$ , onde  $\hat{p}_{ij}$  = frequência do alelo  $i$  na população  $j$ ;  $n_{ij}$  = número de ocorrência do alelo  $i$  na população  $j$ ;  $n_{.j}$  = número total de alelos amostrados na população  $j$ . A  $\hat{H}_o$  para cada loco foi obtida por  $H_o = 1 - \sum P_{ii}$ , onde:  $P_{ii}$  = frequência do homocigoto  $ii$  e  $\hat{H}_e$  por  $H_e = 1 - \sum p_i^2$ , onde:  $p_i$  = frequência alélica estimada do  $i$ -ésimo alelo. A estimativa média sobre os locos de  $\hat{H}_o$  e  $\hat{H}_e$  foi obtida pela média aritmética entre todos os locos analisados (monomórficos mais polimórficos). O valor  $\hat{p}$  foi estimado pela média aritmética do número total de alelos pelo número de locos, sendo que um loco foi considerado polimórfico quando a frequência do alelo mais comum não ultrapassava 95%. O valor  $\hat{A}$  em nível de loco foi obtido pela divisão do número total de alelos pelo número total de locos. O valor  $\hat{f}$  foi estimado em nível de locos e média entre locos para cada população, pelas expressões:

$$\hat{f} = 1 - \frac{\hat{H}_o}{\hat{H}_e} \text{ (nível de loco);}$$

$$\hat{f} = 1 - \frac{\sum \hat{H}_o}{\sum \hat{H}_e} \text{ (média ponderada entre locos).}$$

O índice  $\hat{f}$  é o valor individualizado de  $\hat{F}_{IS}$ . O teste para verificar se o valor de  $\hat{f}$  era esta-

tisticamente diferente de zero, em nível de loco, foi o  $\chi^2 = n \hat{f}^2 (k-1)$ , com  $GL = [k(k-1)]/2$ , onde:  $\hat{f}$  = índice de fixação,  $n$  = número total de indivíduos amostrados e  $k$  é o número de alelos (Li e Horvitz, 1953). Para a média ponderada sobre os locos usou-se o teste  $z = (\hat{f} - 0) / \hat{\sigma}_{\hat{f}}$ , onde:  $\hat{f}$  = média de  $\hat{f}$  entre os locos,  $\hat{\sigma}_{\hat{f}} =$  erro padrão da média de  $\hat{f}$  ( $\hat{\sigma}_{\hat{f}} = \sqrt{\hat{\sigma}_{\hat{f}}^2 / l}$ , sendo  $l$  o número de locos observados), de acordo com Loiselle et al. (1995). O valor  $\hat{\sigma}_{\hat{f}}$  foi obtido pelo método de reamostragem “Jackknife” segundo Sokal e Rohlf (1981). Caso  $z \geq 1,96$  ou  $2,58$ , rejeita-se a hipótese de que  $\hat{f} = 0$ , em nível de 5 e 1% de significância, respectivamente.

A distribuição da variabilidade genética entre e dentro das populações foi caracterizada pelas estatísticas  $F$  de Wright, segundo a metodologia de Nei (1977). Esta estatística admite que todos os desvios de panmixia sejam exclusivamente devidos aos efeitos da deriva genética e do sistema reprodutivo. Assim, as estatísticas  $F$  podem ser obtidas a partir dos conceitos de heterozigiosidade observada e esperada, onde:  $\hat{H}_o$  é a heterozigiosidade média observada dentro das populações;  $\hat{H}_s$  é a heterozigiosidade média esperada segundo EHW nas populações e  $\hat{H}_T$  é a heterozigiosidade média esperada segundo EHW para o conjunto das populações. Assim, define-se  $\hat{F}_{IS}$  como:

$$\hat{F}_{IS} = \frac{\hat{H}_s - \hat{H}_o}{\hat{H}_s}, (-1 \leq \hat{F}_{IS} \leq 1),$$

onde:  $\hat{F}_{IS}$  é o desvio da proporção de heterozigotos observados do esperado segundo o EHW dentro das populações, ou o índice médio de fixação de alelos dentro das populações. Este parâmetro corresponde a média do índice  $\hat{f}$  individual de cada populações;

$$\hat{F}_{IT} = \frac{\hat{H}_T - \hat{H}_o}{\hat{H}_T}, (-1 \leq \hat{F}_{IT} \leq 1),$$

onde:  $\hat{F}_{IT}$  é o desvio da proporção de heterozigotos observados dentro das populações do esperado segundo EHW para o conjunto das populações, ou o índice médio de fixação de alelos para o conjunto das populações;

$$\hat{F}_{ST} = \frac{\hat{H}_T - \hat{H}_s}{\hat{H}_T}, (0 \leq \hat{F}_{ST} \leq 1),$$

onde:  $\hat{F}_{ST}$  é o desvio da proporção de heterozigotos esperados segundo o EHW do total das populações, da proporção de heterozigotos esperados segundo o EHW dentro das populações, sendo também uma medida de divergência genética entre populações. Os valores médios de  $\hat{F}_{IS}$ ,  $\hat{F}_{IT}$  e  $\hat{F}_{ST}$  foram obtidos pela média ponderada dos locos. Os testes de significância dos valores de  $\hat{F}_{IS}$  e  $\hat{F}_{IT}$ , em nível de loco e média de locos, foram os mesmos anteriormente apresentados para estimar a significância de  $\hat{f}$ . Para testar a significância de  $\hat{F}_{ST}$ , para cada loco, aplicou-se o  $\chi^2 = 2n \hat{F}_{ST}^2 (k-1)$ ,  $GL = (k-1)(s-1)$ , onde:  $n$  = número médio de indivíduos amostrados nas populações (média aritmética),  $k$  = número de alelos e  $s$  = número de populações (Workman e Niswander, 1970). O erro padrão da média de  $\hat{F}_{IS}$ ,  $\hat{F}_{IT}$  e  $\hat{F}_{ST}$  foi obtido pelo método de reamostragem “Jackknife” (Sokal e Rohlf, 1981). Para verificar se estes valores médios eram significativamente diferentes de zero, utilizou-se o teste  $z$ , conforme descrito anteriormente para a estimativa média de  $\hat{f}$ .

As taxas de cruzamento unilocos e multilocos foram estimadas para as populações pelo programa MLTR (“Multilocos”) de Ritland (1997), baseado no modelo de cruzamento misto de Ritland e Jain (1981). O modelo assume que as plântulas resultam de uma mistura de cruzamentos aleatórios e autofecundação, cujas

pressuposições básicas são: (1) que o conjunto de pólen é homogêneo para os cruzamentos com todos os genótipos maternos; (2) que os alelos de diferentes locos segregam independentemente e (3) que os locos não são afetados pela seleção ou mutação entre o evento reprodutivo e a análise (Ritland e Jain, 1981; Ritland, 1990). Para estimar o erro padrão da taxa de cruzamento unilocos e multilocos, para a população, o programa utilizou o método “bootstrap”, onde a unidade de amostragem foram as plantas dentro das famílias. Utilizaram-se 500 reamostragens dentro das famílias, com base em Ritland (1997). O teste de homogeneidade das frequências alélicas do pólen e óvulos foi realizado através da estimativa de  $\hat{F}_{ST}$  de Wright (1965). A significância de  $\hat{F}_{ST}$  foi dada pelo teste de  $\chi^2$

(Workman e Niswander (1970), conforme já descrito anteriormente para a análise das estatísticas  $F$ .

O tamanho efetivo de populações ( $\hat{N}_e$ ) foi estimado de acordo com Vencovsky (1997), considerando que o parentesco entre indivíduos é baixo em populações naturais. Assim, o valor  $\hat{N}_e$  foi calculado para cada população pela fórmula:  $\hat{N}_e = n/(1 + \hat{f})$ , onde  $n$  é o tamanho amostral e  $\hat{f}$  é o índice de fixação de Wright. A partir da relação  $\hat{N}_e/n$  estimou-se o número de indivíduos que representam um  $\hat{N}_e$  de 20 e 50 plantas de uma população panmítica ideal (população grande de cruzamentos aleatórios). O intervalo de confiança de  $\hat{N}_e$  (95 % de probabilidade) foi obtido do intervalo de confiança do  $\hat{f}$ .

## RESULTADOS

### *Eletrforese de isoenzimas*

A análise de eletrforese de isoenzimas permitiu a obtenção de 17 locos, distribuídos em 8 sistemas isoenzimáticos. Desses 17 locos, 13 apresentaram resolução passível de interpretação, segundo os princípios de segregação mendeliana. A PGI revelou duas zonas de atividade enzimática (locos), uma mais catódica (Pgi-1), desprezada devido à baixa qualidade de resolução, e uma mais anódica (Pgi-2), interpretada como um loco polimórfico de expressão dimérica constituído por três alelos. A PGM também apresentou duas zonas de atividade (Pgm-1 e Pgm-2) interpretadas como dois locos polimórficos de expressão monomérica e constituídos de 3 alelos. O sistema MDH apresentou três zonas de atividade, uma mais catódica (Mdh-1), desprezada da análise devido a problemas de resolução, e duas mais anódicas (Mdh-2 e Mdh-3), analisadas como locos polimórficos de expressão monomérica, constituídos por dois alelos. É interessante chamar a atenção para o fato que na literatura (ver Soltis e Soltis, 1989; Kephart, 1990) a MDH e a PGM,

têm-se mostrado diméricas para a maioria das espécies. A PRX apresentou uma zona de atividade catódica (Prx-1) e uma zona de atividade anódica (Prx-2). Ambos os locos mostraram ter expressão monomérica e foram constituídos por dois alelos. A  $\alpha$ -EST. apresentou quatro zonas de atividade, sendo as duas mais catódicas ( $\alpha$ -Est. 1 e  $\alpha$ -Est. 2) interpretadas como locos polimórficos de expressão monomérica, onde a mais catódica apresentou 4 alelos e a anterior apresentou 3 alelos. As duas zonas mais anódicas ( $\alpha$ -Est. 3 e  $\alpha$ -Est. 4) foram desprezadas da análise devido à baixa resolução. A IDH apresentou uma só zona de atividade (Idh-1), interpretada como um loco polimórfico de expressão dimérica, constituído por dois alelos. A 6PGDH apresentou dois locos, o mais catódico (6Pgdh-1) era polimórfico e de expressão dimérica, com três alelos, e o mais anódico (6Pgdh-2) era monomórfico com um alelo fixado. A SKDH apresentou um só loco (Skdh-1), polimórfico de expressão monomérica com três alelos. A partir desses 13 locos foram feitas as

estimativas das freqüências alélicas e dos diversos parâmetros caracterizadores da estrutura genética intra e interpopulacional e do sistema de reprodução da espécie.

### Variabilidade genética entre e dentro de populações

Analisando-se as freqüências alélicas (Tabela 1), verifica-se que a população natural apresentou alelos que estão ausentes na população manejada, por exemplo: o alelo 4 no loco  $\alpha$ -

Est-1; o alelo 3, no loco  $\alpha$ -Est-2 e o alelo 3, no loco 6Pgdh-1. No geral, os alelos que foram mais freqüentes ou raros em um loco, em uma população, também o foram na outra, exceção apenas nos locos  $\alpha$ -Est-1 e  $\alpha$ -Est-2, enquanto na população natural o alelo mais freqüente era o 2 e na manejada era o alelo 3.

O índice médio de fixação dentro de populações ( $\hat{F}_{IS}$ ) apresentou valores positivos altos e significativamente diferentes de zero em seis (Pgi-2, Mdh-2, Prx-1 Prx-2,  $\alpha$ -Est-2 e Skdh-1) dos 12 locos avaliados (Tabela 2). O loco 6Pgdh-

**Tabela 1.** Freqüências alélicas em 13 locos isoenzimáticos em duas populações de *T. cassinoides*.  
(Allele frequencies in 13 isozyme loci in two populations of *T. cassinoides*).

População				População			
Loco	Alelo	Natural	Manejada	Loco	Alelo	Natural	Manejada
<b>Pgi-2</b>	1	0,659	0,712	<b><math>\alpha</math>-Est-2</b>	1	0,388	0,657
	2	0,314	0,242		2	0,573	0,343
	3	0,027	0,045		3	0,039	0,000
<b>Pgm-1</b>	1	0,857	0,948	<b>6Pgd-1</b>	1	0,877	0,974
	2	0,100	0,036		2	0,105	0,026
	3	0,043	0,016		3	0,018	0,000
<b>Pgm-2</b>	1	0,898	0,915	<b>Skdh-1</b>	1	0,868	0,763
	2	0,017	0,032		2	0,127	0,215
	3	0,085	0,053		3	0,005	0,022
<b>Mdh-2</b>	1	0,714	0,753	<b>6Pgd-2</b>	1	1,000	1,000
	2	0,286	0,247				
<b>Mdh-3</b>	1	0,808	0,900	<b>ldh-1</b>	1	0,982	0,970
	2	0,192	0,100		2	0,018	0,030
<b>Prx-1</b>	1	0,545	0,775	<b><math>\alpha</math>-Est-1</b>	1	0,337	0,635
	2	0,455	0,225		2	0,375	0,290
<b>Prx-2</b>	1	0,841	0,719	3	0,269	0,075	
	2	0,159	0,281	4	0,019	0,000	

**Tabela 2.** Estatísticas  $F$  de Wright em duas populações de *T. cassinoidse*.(Wright's  $F$ -Statistics in two populations of *T. cassinoides*).

Locos	$\hat{F}_{IS}$ <sup>a</sup>	$\hat{F}_{IT}$ <sup>a</sup>	$\hat{F}_{ST}$ <sup>b</sup>
Pgi-2	0,306 **	0,310 **	0,005 ns
Pgm-1	-0,103 ns	-0,083 ns	0,018 *
Pgm-2	0,040 ns	0,042 ns	0,002 ns
Mdh-2	0,470 **	0,471 **	0,002 ns
Mdh-3	0,086 ns	0,101 ns	0,017 ns
Prx-1	0,493 **	0,523 **	0,059 **
Prx-2	0,648 **	0,656 **	0,022 ns
$\alpha$ -Est-1	-0,008 ns	0,046 ns	0,054 **
$\alpha$ -Est-2	0,248 *	0,293 **	0,061 **
ldh-1	-0,026 ns	-0,025 ns	0,001 ns
6Pgdh-1	0,108 ns	0,134 ns	0,029 *
Skdh-1	0,283 **	0,294 **	0,016 *
Média <sup>c</sup>	0,259 (0,075)**	0,282 (0,075)**	0,031 (0,009)**

( ) Erro padrão da média; \* significativo a 5% de probabilidade; \*\* significativo a nível de 1% de probabilidade; a: Li & Horvitz (1953); b: Workman e Niswander (1970); c: teste Z.

2 foi excluído desta análise por apresentar um alelo fixado em ambas as populações, o que, não acrescentaria nenhuma informação adicional à análise. Três locos apresentaram valores negativos, porém, não estatisticamente diferentes de zero (Pgm-1,  $\alpha$ -Est-1, ldh-1). O índice de fixação para o conjunto das populações ( $\hat{F}_{IT}$ ) apresentou, em nível de loco, um comportamento muito similar ao  $\hat{F}_{IS}$ , indicando poucas diferenças genéticas entre as populações. Ambos os índices  $\hat{F}_{IS}$  e  $\hat{F}_{IT}$  apresentaram, para a média dos locos, valores positivos, altos e significativos (0,259 e 0,282, respectivamente), com uma pequena superioridade para o  $\hat{F}_{IT}$ , evidenciando endogamia alta devido ao sistema de reprodução e deriva genética. A medida de divergência genética entre populações ( $\hat{F}_{ST}$ ) foi baixa em todos os locos, bem como para a média (0,031). Entretanto, apesar de baixa, foi significativa para os locos Pgm-1, Prx-1,  $\alpha$ -Est-1,  $\alpha$ -

Est-2, 6Pgdh-1, Skdh-1 e para a média dos locos, portanto, não podendo ser negligenciada.

### Variabilidade genética intrapopulacional

A heterozigosidade observada ( $\hat{H}_o$ ) e a diversidade gênica ( $\hat{H}_e$ ) foram altas em quase todos os locos, em ambas as populações (Tabela 3), sendo no entanto, maiores na população natural do que na manejada. O valor médio estimado de  $\hat{H}_o$  sobre os locos para a população natural foi de 0,253 (0,041) e para a manejada de 0,174 (0,036), valores estatisticamente diferentes, de acordo com seus desvios padrões. A  $\hat{H}_e$  média foi de 0,314 (0,051) para a natural e de 0,266 (0,049) para a manejada, valores não estatisticamente diferentes. O erro padrão da média de  $\hat{H}_o$  e  $\hat{H}_e$  mostrou que estas estimativas foram significativamente diferentes entre si na população natural. O número médio de alelos por loco não foi diferente



**Tabela 3.** Tamanho da amostra ( $n$ ), diversidade gênica ( $\hat{H}_e$ ), heterozigosidade observada ( $H_o$ ), índice de fixação ( $\hat{f}$ ), número médio de alelos por loco ( $\hat{A}$ ) e porcentagem de locos polimórficos ( $\hat{p}$ ) para duas populações de *T. cassinoides*.

(Sample size ( $n$ ), gene diversity ( $\hat{H}_e$ ), observed heterozygosity ( $H_o$ ), fixation index ( $\hat{f}$ ), average of number alleles per locus ( $\hat{A}$ ) and percentage of polymorphic loci ( $\hat{p}$ ) per two populations of *T. cassinoides*).

Locos	População natural - Juréia				População manejada - Iguape			
	$n$	$\hat{H}_e$	$H_o$	$\hat{f}^b$	$n$	$\hat{H}_e$	$H_o$	$\hat{f}^b$
Pgi-2	110	0,469	0,300	0,360 **	99	0,434	0,323	0,256 **
Pgm-1	70	0,255	0,286	-0,122 ns	96	0,100	0,104	-0,040ns
Pgm-2	59	0,187	0,203	-0,086 ns	94	0,160	0,128	0,200 *
Mdh-2	110	0,411	0,227	0,447 **	91	0,374	0,187	0,500**
Mdh-3	107	0,311	0,290	0,067 ns	95	0,181	0,158	0,127 ns
Prx-1	110	0,498	0,218	0,562 **	100	0,351	0,210	0,402 **
Prx-2	69	0,270	0,174	0,355 **	32	0,411	0,063	0,847 **
a-Est-1	104	0,677	0,750	-0,108 ns	100	0,510	0,440	0,137 ns
a-Est-2	103	0,522	0,427	0,182 ns	99	0,453	0,303	0,331 **
Idh-1	110	0,036	0,036	-0,014 ns	100	0,058	0,060	-0,026 ns
6Pgdh-1	110	0,220	0,209	0,050 ns	98	0,050	0,031	0,380 **
Skdh-1	110	0,321	0,173	0,253 **	93	0,372	0,258	0,308 **
Média	98,6)	0,314	0,253	0,192 **c	92,1	0,266	0,174	0,346 **c
$\sigma$	(5,2)	(0,051)	(0,041)	(0,069)	(5,1)	(0,049)	(0,036)	(0,072)
$\hat{A}$	2,5(0,2)				2,3(0,2)			
$\hat{p}$	84,6				76,9			

$\sigma$  : desvio padrão; \* e \*\*: significativo a 5 e 1% de probabilidade, respectivamente; a: Um loco foi considerado polimórfico quando a frequência do alelo mais comum não excedeu a 0,95. b: Li e Horvitz (1953); c: teste Z.

entre as populações (2,5 para a população natural e 2,3 para manejada), porém, a porcentagem de locos polimórficos, que mede diversidade genética entre locos, foi consideravelmente maior na população natural (84,6%) relativamente à manejada (76,9%). O índice de fixação ( $\hat{f}$ ) foi significativamente diferente de zero em cinco locos na população natural (Pgi-2, Mdh-2, Prx-1, Prx-2 e Skdh-1) e em oito na população manejada (Pgi-2, Pgm-2, Mdh-2, Prx-1, Prx-2, a-Est-2, 6Pgdh-1 e Skdh-1). A média de  $\hat{f}$  sobre os locos, apesar de positiva e significativa nas duas populações, foi consideravelmente maior na manejada (pop. natural 0,192 [0,069]; pop. manejada 0,346 [0,072]). De acordo com erro padrão destas estimativas, a diferença entre po-

pulações é significativa. Na população natural detectaram-se alguns valores de  $\hat{f}$  negativos e relativamente altos (Pgm-1=-0,122; a-Est-1 = -0,108), contudo, não significativos. Os valores de  $\hat{f}$  significativos sugerem desvios do EHW, portanto também de cruzamentos aleatórios.

### Sistema de cruzamento

O desvio padrão das frequências alélicas dos óvulos e do pólen (Tabela 4) foi baixo para a maioria dos locos, em ambas as populações, indicando suficiência amostral. Um dos pressupostos do modelo de cruzamento misto de Ritland e Jain (1981) é que o pólen seja homo-

**Tabela 4.** Estimativas das frequências alélicas dos óvulos e do pólen em duas populações de *T. cassinoides*.  
(Estimates of the allele frequencies of ovules and pollen for two populations of *T. cassinoides*).

Locus	Alelo	População natural - Juréia			População manejada - Iguape		
		Pólen	Óvulos	$\hat{F}_{ST}$	Pólen	Óvulos	$\hat{F}_{ST}$
Pgi-2	1	0,709 (0,064)	0,632 (0,075)		0,737 (0,051)	0,571 (0,064)	
	2	0,267 (0,064)	0,316 (0,075)	0,005	0,228 (0,047)	0,286 (0,085)	0,021
	3	0,024 (0,012)	0,053 (0,003)	[2]	0,035 (0,021)	0,143 (0,072)	[2]
Pgm-1	1	0,812 (0,052)	0,895 (0,033)		0,925 (0,034)	0,867 (0,046)	
	2	0,099 (0,040)	0,053 (0,033)	0,010	0,039 (0,029)	0,067 (0,044)	0,007
	3	0,089 (0,043)	0,053 (0,003)	[2]	0,037 (0,015)	0,067 (0,002)	[2]
Pgm-2	1	0,908 (0,067)	0,889 (0,045)		0,887 (0,030)	0,857 (0,061)	
	2	0,024 (0,021)	0,056 (0,032)	0,002	0,047 (0,021)	0,071 (0,040)	0,002
	3	0,069 (0,058)	0,056 (0,033)	[2]	0,066 (0,025)	0,071 (0,050)	[2]
Mdh-2	1	0,635 (0,086)	0,778 (0,082)	0,025	0,804 (0,063)	0,714 (0,088)	0,011
	2	0,365 (0,086)	0,222 (0,082)	[1]	0,196 (0,063)	0,286 (0,087)	[1]
Mdh-3	1	0,790 (0,081)	0,833 (0,107)	0,003	0,859 (0,055)	0,933 (0,000)	0,015
	2	0,210 (0,081)	0,167 (0,107)	[1]	0,141 (0,055)	0,067 (0,000)	[1]
Prx-1	1	0,595 (0,099)	0,611 (0,070)	0,000	0,791 (0,058)	0,786 (0,088)	0,000
	2	0,405 (0,099)	0,389 (0,070)	[1]	0,209 (0,058)	0,214 (0,088)	[1]
Prx-2	1	0,829 (0,041)	0,944 (0,035)	0,033	0,000	0,000	
	2	0,171 (0,041)	0,056 (0,035)	[1]	0,000	0,000	
$\alpha$ -Est-1	1	0,347 (0,075)	0,368 (0,127)		0,608 (0,104)	0,114 (0,081)	
	2	0,325 (0,127)	0,421 (0,116)		0,376 (0,103)	0,214 (0,086)	
	3	0,289 (0,117)	0,158 (0,067)	0,009	0,017 (0,002)	0,071 (0,037)	0,021
	4	0,038 (0,024)	0,053 (0,003)	[3]	0,000	0,000	[2]
$\alpha$ -Est-2	1	0,505 (0,091)	0,556 (0,089)		0,589 (0,074)	0,643 (0,090)	
	2	0,492 (0,091)	0,440 (0,089)	0,003	0,411 (0,074)	0,357 (0,090)	0,003
	3	0,003 (0,001)	0,004 (0,001)	[1]	0,000	0,000	[1]
ldh-1	1	0,976 (0,020)	0,947 (0,003)	0,006	0,949 (0,030)	0,933 (0,000)	0,001
	2	0,024 (0,020)	0,053 (0,003)	[1]	0,051 (0,030)	0,067 (0,000)	[1]
6Pgd-1	1	0,852 (0,056)	0,842 (0,057)		0,982 (0,009)	0,929 (0,042)	
	2	0,124 (0,057)	0,105 (0,057)	0,001	0,018 (0,009)	0,071 (0,042)	0,017
	3	0,024 (0,018)	0,053 (0,003)	[2]	0,000	0,000	[1]
Skd-1	1	0,856 (0,045)	0,789 (0,062)		0,733 (0,073)	0,667 (0,085)	
	2	0,132 (0,046)	0,158 (0,062)	0,006	0,195 (0,052)	0,267 (0,085)	0,005
	3	0,012 (0,008)	0,053 (0,002)	[2]	0,072 (0,054)	0,067 (0,000)	[2]

( ) Desvio padrão; [ ] Graus de liberdade entre parênteses.

**Tabela 5.** Taxa de cruzamento multilocos ( $\hat{t}_m$ ), unilocos ( $\hat{t}_s$ ), entre aparentados ( $\hat{t}_m - \hat{t}_s$ ) e autofecundação ( $\hat{S}$ ) em populações de *T. cassinoides*.

(Multilocus outcrossing rate ( $\hat{t}_m$ ), singlelocus rate ( $\hat{t}_s$ ), crossing rate among relatives ( $\hat{t}_m - \hat{t}_s$ ) and self-pollination rate ( $\hat{S}$ ) in populations of *T. cassinoides*).

População	$\hat{t}_m$	$\hat{t}_s$	$\hat{t}_m - \hat{t}_s$	$\hat{S}$
Natural - Juréia	0,895 (0,048)	0,720 (0,062)	0,175 (0,040)	0,105
Manejada - Iguape	0,783 (0,104)	0,690 (0,090)	0,092 (0,048)	0,217

( ) Erro padrão da média.

gêneo para todos os cruzamentos na população. A divergência genética entre óvulos e pólen ( $\hat{F}_{ST}$ ) foi baixa e não significativa para todos os locos, em ambas as populações, evidenciando que o pólen foi homogêneo para os cruzamentos individuais das árvores maternas. A taxa de cruzamento multilocos (Tabela 5) foi de 0,895 (0,048) para a população natural e de 0,783 (0,104) para a manejada, revelando que a *T. cassinoides* apresenta um sistema misto de reprodução, com alogamia preferencial, isto é, combina cruzamentos com autofecundação. Observando-se o erro padrão da média  $\hat{t}_m$ , verifica-se que estes são diferentes de 1,0, portanto a taxa de autofecundação é significativa em ambas as populações. As diferenças entre  $\hat{t}_m - \hat{t}_s$  foram significativas na população natural, revelando cruzamento entre indivíduos aparentados. A julgar pelo erro padrão da média de  $\hat{t}_m$  entre populações, pode se considerar que não há diferenças significativas entre estas estimativas.

### Tamanho efetivo de populações

A estimativa do tamanho efetivo populacional ( $\hat{N}_e$ ) foi obtida, supondo-se que as populações são grandes (>100 indivíduos) e o parentesco entre indivíduos dentro das populações é baixo (próximo a zero), logo não existem clones dentro das populações. A presença de parentesco nas populações leva a redução no  $\hat{N}_e$ , portanto as estimativas apresentadas na Tabela 6, são “otimistas” quando à

representatividade genética das populações. Os resultados (Tabela 6) evidenciaram altos valores para o  $\hat{N}_e$  e para a relação  $\hat{N}_e/n$ , em especial para a população natural. Na população natural a representatividade genética da amostra foi de 84% e na manejada de 74%. A maior representatividade genética na população natural foi devido ao seu menor coeficiente de endogamia (0,192). As estimativas do  $\hat{N}_e$  para 20 e 50 plantas mostraram que para a população natural é necessário a preservação, em média, de 24 e 59 porta-sementes, respectivamente. Na população manejada estes valores foram de 27 e 76 porta-sementes. A grande amplitude no intervalo de confiança da estimativa de  $\hat{N}_e$ , para ambas as populações, está associada ao desvio padrão da média de  $\hat{f}$  nas populações.

**Tabela 6.** Tamanho efetivo populacional ( $\hat{N}_e$ ), relação entre tamanho efetivo e tamanho da amostra ( $\hat{N}_e/n$ ) e tamanho efetivo considerando amostras de 20 e 50 plantas ( $\hat{N}_{e(20)}$ ) em populações de *T. cassinoides*.

(Effective population size ( $\hat{N}_e$ ), ratio between effective size and sampling size ( $\hat{N}_e/n$ ) and effective size considering samples of 20 and 50 plants ( $\hat{N}_{e(20)}$ ) in *T. cassinoides*).

População	$\hat{N}_e$	$\hat{N}_e/n$	$\hat{N}_{e(20)}^1$	$\hat{N}_{e(50)}^1$
Natural	92,3	0,84	23,8 ± 3,1	59,0 ± 7,6
Manejada	74,3	0,74	26,9 ± 3,2	75,2 ± 7,9

1. Intervalo de confiança a 95 % de probabilidade.

## DISCUSSÃO

A distribuição da variabilidade genética entre e dentro de populações revelou que 96,9% da variabilidade encontra-se distribuída dentro das populações e 2,9% entre populações. Este padrão de estrutura genética está de acordo com as predições da literatura que mostram que as espécies arbóreas tropicais que se reproduzem por alogamia ou por sistema misto (combinam alogamia e autogamia) e que têm dispersão de sementes e pólen a longas distâncias, mantêm a maior proporção de sua variabilidade genética dentro das populações (Hamrick e Godt, 1990). Reis (1996), estudando populações de uma espécie arbórea tropical comum, *Euterpe edulis*, encontrou em progênies de quatro populações, localizadas na região de Iguape, que 98% da variabilidade genética estava distribuída dentro das populações. Moraes (1993), estudando progênies de *Myracrodouon urundeuva* em duas populações, uma em floresta natural e outra secundária, detectou que 97,9% da variabilidade encontrava-se dentro das populações. A baixa diferenciação entre a população natural e a manejada indica que a intervenção, até este momento, não causou grandes mudanças na estrutura genética das populações. O que ocorreu foi a perda de alguns alelos de baixa frequência (raros), os quais são de grande importância evolutiva para a espécie, mas contribuem pouco na estimativa da divergência genética entre populações ( $\hat{F}_{ST}$ ). Em um estudo de seleção de clones de *Eucalyptus grandis*, Mori (1993) detectou a perda de alelos de frequência inferior a 5%, usando uma intensidade de seleção de 40% e de alelos com frequência inferior a 17%, quando a intensidade de seleção foi de 17%. De forma semelhante, Hamrick (1991), comparando 16 populações naturais de *Pinus taeda* com 2 pomares de sementes melhorados, observou a perda de, aproximadamente, 40% dos alelos com a seleção. Apesar de se tratarem de trabalhos de seleção artificial, estes, assim como

o presente estudo, mostram que a redução do tamanho das populações leva à perda de alelos de baixa frequência, sendo tanto maior a perda quanto maior for a redução do tamanho da população.

Os níveis de diversidade gênica ( $\hat{H}_e$ ) apresentados pelas populações de *T. cassinoides* (Tabela 3) podem ser considerados altos se comparados com outras espécies arbóreas tropicais. Hamrick e Godt (1990) estimaram em 0,157 a  $\hat{H}_e$  de espécies de polinização entomofílica e dispersão de sementes anemocórica. Loveless e Hamrick (1987), estudando 8 espécies arbóreas tropicais, estimaram a  $\hat{H}_e$  média em 0,241. Já Murawski e Hamrick (1991) obtiveram, para espécies arbóreas tropicais comuns, uma  $\hat{H}_e$  média de 0,146 e para as espécies raras de 0,136. Estes resultados comparados com os aqui obtidos deixam perfeitamente claro os altos níveis de variabilidade genética apresentados pela espécie, o que possivelmente decorre de suas características, tais como: ser uma espécie comum, de alta densidade espacial e apresentar eficientes mecanismos de dispersão de genes (pólen e sementes), permitindo assim, uma intensa troca gênica entre e dentro de populações. Altos níveis de variabilidade genética possibilitam a ocorrência de um grande número de novas combinações genotípicas, aumentando o potencial evolutivo das espécies, pela maior capacidade de adaptação às possíveis mudanças ambientais.

Os resultados mostraram que a variabilidade genética foi menor na população manejada (Tabela 3) devido à perda de alelos raros e à heterogeneidade nas frequências alélicas dos locos Pgi-2, Pgm-1, Mdh-2, Mdh-3, Prx-1,  $\alpha$ -Est-1,  $\alpha$ -Est-2 e 6Pgdh-1. Tal resultado era esperado, dado que o corte seletivo leva à exclusão de muitos genótipos e conseqüentemente à perda de alelos, como já discutido anteriormente. Entretanto, como a *T. cassinoides* se rege-

nera por rebrota, após o corte, os genótipos não são efetivamente eliminados das populações, pelo manejo, mas sim excluídos dos eventos reprodutivos, entre a fase de corte e a fase em que a regeneração entra novamente em reprodução. A redução da população reprodutiva, pelo manejo, causa um efeito conhecido como gargalo genético, que é o afunilamento da base genética da população, tendo como consequências a deriva genética, caracterizada pela perda de alelos de baixa frequência, o aumento do grau de parentesco e dos níveis de endogamia dentro das populações (Ellstrand e Elam; 1993). Na população manejada, estas consequências já foram detectadas, como a perda de alelos raros (três alelos), aumento da autofecundação (0,217) e de endogamia ( $\hat{f} = 0,346$ ). A tendência destes efeitos é diminuir gradualmente da fase em que as rebrotas tornam-se reprodutivas e passam, mesmo que em menor proporção, a contribuir para as frequências gênicas das gerações subseqüentes, até a fase em que as plantas atingem novamente o DAP de 15 cm, quando são novamente exploradas. Este quadro deixa claro que as frequências alélicas das próximas gerações sempre serão dominadas pelas frequências alélicas das porta-sementes, devido a estas produzirem maior quantidade de pólen e óvulos. Para tanto, a determinação do número de porta-sementes a serem mantidos por hectare é de fundamental importância e deve ser baseado em dados genéticos a fim de minimizar os efeitos adversos da deriva genética.

A análise do sistema de reprodução sugere que a *T. cassinoides* se reproduz preferencialmente por cruzamento, porém gerando naturalmente uma certa proporção de sementes por autofecundação e cruzamentos entre aparentados. Esta última forma de reprodução gera endogamia de uma forma menos drástica que a autofecundação efetiva. Os níveis de endogamia detectados pelo índice  $\hat{f}$ , apesar de serem altos para as duas populações (natu-

ral = 0,192; manejada = 0,346), foram muito superiores para a população manejada. Em um estudo similar, comparando populações naturais e exploração de *Shorea megistophylla* no Sri Lanka, Murawski et al. (1994) encontraram diferenças nos níveis de endogamia entre as populações e alterações no comportamento reprodutivo das populações manejadas, como o aumento da autofecundação. A endogamia pode ser causada por autofecundação, cruzamento entre aparentados, ou mais raramente por seleção contra heterozigotos. No caso da população manejada de *T. cassinoides*, os níveis de endogamia podem ser explicados principalmente pelo aumento na taxa de autofecundação e, em menor proporção, pelos cruzamentos entre aparentados, contrariamente à população natural, onde a autofecundação foi menos pronunciada mas os cruzamentos entre aparentados foram maiores. Tendo em vista que o manejo elimina dos eventos reprodutivos um grande número de indivíduos, deixando apenas as 20 árvores de maior diâmetro por hectare, como porta-sementes e plantas com DAP abaixo de 15 cm, que produzem uma menor quantidade de óvulos e pólen do que as plantas de maior desenvolvimento, menor é a probabilidade de indivíduos aparentados participarem do evento reprodutivo na população. Por isso também se reduzem as chances de serem geradas plantas por cruzamentos entre aparentados, mas aumenta a probabilidade de ocorrer autofecundação, devido à maior distância entre as plantas remanescentes. Possivelmente o manejo também cause alterações no comportamento dos polinizadores, aumentando a probabilidade de autofecundação (Murawski, 1995). Na população natural, como não existe a retirada de indivíduos e a densidade populacional é alta, maior é a probabilidade dos indivíduos espacialmente próximos serem aparentados.

Levando em conta que a espécie combina reprodução sexuada com assexuada (propaga-

ção vegetativa), e caso não existam mecanismos de auto-incompatibilidade na espécie, uma certa proporção da taxa de autofecundação detectada certamente é decorrente de “cruzamento” entre clones idênticos. É possível que uma parte dos indivíduos que apresentam níveis altos de endogamia não venham a se estabelecer efetivamente ou se tornem reprodutivos nas populações, sendo eliminados pela seleção natural durante seu desenvolvimento. Todavia, a persistência ou o aumento drástico dos níveis de endogamia por deriva genética, autofecundação e cruzamento entre aparentados, poderá levar à redução na produtividade e capacidade reprodutiva (perda de vigor, capacidade adaptativa, redução no crescimento, geração de plantas estéreis etc.) e por fim, à erosão genética nas populações, tornando-a propensa à extinção. Caso isto se estenda a todas as populações a sobrevivência da espécie poderá ficar comprometida.

A alta taxa de cruzamento na população natural (0,895) e a grande quantidade de sementes produzidas anualmente pela espécie sugere que a reprodução assexuada

(vegetativa) é apenas um mecanismo de manutenção dos níveis de variabilidade genética após o processo de colonização e sobrevivência de indivíduos, em caso de danos mecânicos (quebra, tombamento, raios etc), caso contrário, a espécie não despenderia tanta energia para realizar a reprodução sexuada. Os cruzamentos ampliam a variabilidade genética, portanto, a reprodução sexuada é um mecanismo muito importante para perpetuação e evolução da espécie.

A eliminação total das porta-sementes e a redução do DAP mínimo de corte para 12 cm, que é a proposta atual dos manejadores, poderá, com o passar das gerações, levar à degradação genética e a reduções na produtividade das populações sob manejo, dado que, nos primeiros anos, após a exploração, muitas plantas não participarão dos eventos reprodutivos (não estarão reprodutivamente maduras) e a produção de sementes será muito reduzida nas áreas manejadas, colocando a *T. cassinoides* em risco de extinção, como ocorreu com tantas outras espécies florestais tropicais.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Tendo em vista que as estimativas do  $\hat{N}_e$  foram obtidas considerando que o parentesco entre plantas é baixo em condições naturais, seria mais seguro tomar-se o  $\hat{N}_e$  de 50 como referência para a determinação do número mínimo de porta-sementes por hectare a serem mantidos pelo manejo. Dessa forma, aumentar-se-ia o número de porta-sementes de 20 para aproximadamente 60 árvores por hectare, o que corresponde a um  $\hat{N}_e$  de 50 plantas não aparentadas de uma população panmítica ideal (pop. grande de cruzamentos aleatórios). Assim, em cada hectare manejado, preservar-se-ia o  $\hat{N}_e$  mínimo (50) aceitável para a conservação de uma espécie no curto prazo, para que não ocorra a perda de alelos raros por deriva genética (Frankel e Soulé, 1981). Considerando-se os apontamen-

tos de Marquesini (dados não publicados), que observou a existência de aproximadamente 324 árvores por ha com DAP acima de 15 cm, a preservação de 60 porta-sementes por ha representaria a preservação de 18,5% do total de plantas com DAP maior que 15 cm, garantindo a exploração de aproximadamente 80,0% do restante de indivíduos. Como pode ser verificado, a intensidade de exploração seria alta (80% dos indivíduos), garantindo uma boa produção para os manejadores. Entretanto, atenta-se para o fato de que as plantas preservadas como porta-sementes devem estar em plena fase reprodutiva e distribuídas uniformemente por toda a área dos caixetais, a fim de otimizar os cruzamentos e reduzir a probabilidade de selecionar clones idênticos e indivíduos aparentados. Sugere-se, tam-

bém, que as porta-sementes sejam selecionadas para melhor forma do fuste (mais reto), dado que este carácter, na maioria das espécies arbóreas, tanto temperadas como tropicais, apresentam herdabilidade média ( $\hat{h}_i^2 \cong 0,5$ ), permitindo bons progressos genéticos através da seleção massal. Ainda, o aumento no número de matrizes melhoraria o aspecto da distribuição espacial dos indivíduos, bem como, possivelmente, o comportamento dos polinizadores, reduzindo a autofecundação, melhorando a probabilidade de cruzamentos, pela menor distância entre as plantas e, principalmente, aumentando o número de indivíduos contribuintes para as frequências alélicas das próximas gerações, reduzindo as-

sim as chances de perda de alelos por deriva genética.

Finalmente, considerando que a maior parte da variabilidade genética encontra-se dentro das populações de *T. cassinoides*, para reduzir os danos do manejo sobre as populações da espécie, seria importante conservar *in situ* algumas populações com altos níveis de variabilidade genética, servindo estas como fonte de variabilidade para que a espécie siga seu curso evolutivo natural e ainda, como populações base para futuros programas de melhoramento genético com a espécie.

## CONCLUSÕES

A distribuição da variabilidade genética entre e dentro de populações revelou que 96,9% da variabilidade encontra-se distribuída dentro das populações e 2,9% entre populações. A divergência genética entre a população manejada e a natural, apesar de baixa, foi estatisticamente significativa.

O manejo tradicional causou a perda de alelos raros, redução na heterozigosidade, diversidade gênica, porcentagem de locos

polimórfico e aumento no coeficiente de endogamia. Também foi detectada a tendência de aumento na taxa de autofecundação na população manejada, em comparação à natural.

Os resultados gerais sugerem que, para se obter um manejo sustentável do ponto de vista genético, seria necessário aumentar o número de indivíduos mantidos como porta sementes de 20 para 60 plantas por hectare.

## AUTORES E AGRADECIMENTOS

ALEXANDRE MAGNO SEBBENN é Pesquisador do Instituto Florestal de São Paulo. Caixa Postal 1322 – 010590970 - São Paulo, SP. E-mail: amsebben@carpa.ciagri.usp.br

CARLOS EDUARDO SÍCOLI SEOANE é Doutorando da Unicamp, Campinas, SP. E-mail: eduardoseoane@hotmail.com

PAULO YOSHIO KAGEYAMA é Professor Titular do Departamento de Ciências Florestais da ESALQ/USP. Caixa Postal 9 - 13400-970 - Piracicaba, SP. E-mail: kageyama@carpa.ciagri.usp.br

ROLAND VENCOVSKY é Professor Aposentado do Departamento de Ciências Biológicas da ESALQ/USP. Caixa Postal 9 - 13400-970 - Piracicaba, SP.

Os autores são gratos à Engenheira Florestal Ms. Cristina M. B. Lacerda pelo auxílio na coleta de campo e nas eletroforeses, aos técnicos Elza M. Ferraz e Gelson D. Fernandes pelo apoio técnico no Laboratório de Eletroforese de Isoenzimas do Departamento de Ciências Florestais da ESALQ/USP e à FAPESP pelo financiamento do projeto (processo nº 95/04638-0).

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALFENAS, S.A. **Eletroforese de isoenzimas e proteínas afins: fundamentos e aplicações em plantas e microrganismos**. Viçosa: UFV, 1998. 574p.
- ALLARD, R.W. **Princípios do melhoramento genético das plantas**. São Paulo: Edgard Blucher, 1971. 381p.
- ALVAREZ-BUYLLA, E.R.; GARCÍA-BARRIOS, R.; LARAMORENO, C.; MARTÍNEZ-RAMOS, M. Demographic and genetic models in conservation biology: applications and perspectives for tropical rain forest tree species. **Annual review ecology systematics**, v.27, p.387-421, 1996.
- BAWA, K.S.; KRUGMAN, S.L. Reproductive biology and benefits of tropical trees in relation to conservation and management. In: GOMES-POMPA, A.; WHITMORE, T. C.; HADLEY, M. **Rain forest regeneration and management**. Paris: UNESCO, 1990. p.119-136
- CARVALHO, P.E.R. **Espécies florestais brasileiras: recomendações silviculturais, potencialidades e uso de madeira**. Brasília: EMBRAPA-CNPQ, 1994. 640p.
- CROW, J.F.; KIMURA, M.A. **An introduction to population genetics theory**. New York: Harper and Row, 1970. 591p.
- ELLSTRAND, N.; ELAM, D.R. Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. **Annual review on ecological systems**, v.24, p.217-242, 1993.
- FALCONER, D.S.; MACKAY, T.F. **Introduction to quantitative genetics**. London: Longman, 1996. 464p.
- FOWLER, D.P. Hybridization of Black Spruce and Serbian Spruce. **Information M-X-112**, p.1-30, 1980.
- FRANKEL, O.H.; SOULÉ, M.S. **Conservation and evolution**. Cambridge: Cambridge University Press, 1981. 327p.
- FUTUYMA, D.J. **Biologia evolutiva**. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética, 1992. 646p.
- GEBUREK, T. Some results of inbreeding depression in serbian spruce (*Picea omorica* (Panc.) Purk.). **Silvae genetica**, v.35, n.4, p.169-172, 1986.
- HAMRICK, J.L. Allozyme diversity of natural stands versus seed orchard loblolly pine. In: MEETING OF THE CANADIAN TREE IMPROVEMENT ASSOCIATION, 23, Ottawa, 1991. **Proceedings**. Ottawa, 1991. p.1-21
- HAMRICK, J.L.; GODT, M.J.W. 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 genetic resources**. Sunderland: Sinauer, 1990. p.43-63.
- KEPHART, S.R. Starch gel electrophoresis of plant isozymes: a comparative analysis of techniques. **American journal of botany**, v.77, n.5, p.693-712, 1990.
- KOELEWIJN, H.P.; KOSKI, V.; SAVOLAINEN, O. Magnitude and timing of inbreeding depression in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). **Evolution**, v.53, n.3, p.758-768, 1999.
- LI, C.C.; HORVITZ, D.G. Some methods of estimating the inbreeding coefficient. **American journal of human genetics**, v.5, p.107-117, 1953.
- LOISELLE, B.A.; SORK, V.L.; NASON, J.; GRAHAM, C. Spatial genetic structure of a tropical understory shrub, *Psychotria officinalis* (Rubiaceae). **American journal of botany**, v.82, n.11, p.1420-1425, 1995.
- LOVELESS, M.D.; HAMRICK, J.L. Distribución de la variación en especies de árboles tropicales. **Revista biología tropicales**, v.35, n.1, p.165-175, 1987.
- METTLER, L.E.; GREGG, T.G. **Genética de populações e evolução**. São Paulo: Polígono / EDUSP, 1973. 262p.
- MORAES, M.L.T. **Variabilidade genética por isoenzimas e caracteres quantitativos em duas populações naturais de aroeira *Myracrodruon urundeuva* F.F. & M. F. Allemão - Anacardiaceae [Syn: *Astronium urundeuva* (Fr. Allemão) Engler]**. Piracicaba, 1992. 139p. Tese (Doutorado) – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz. Universidade de São Paulo.
- MORI, E.S. **Variabilidade genética isoenzimática em uma população de *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden submetida a diferentes intensidades de seleção**. Piracicaba, 1993. 118p. Tese (Doutorado) – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz. Universidade de São Paulo.
- MURAWSKI, D.A. Reproductive biology and genetics of tropical trees from canopy perspective. In: LOWMAN, M.D.; NADKARNI, N.M., ed. **Forest canopies**. New York: Academic Press, 1995. p.457-493.
- MURAWSKI, D.A.; DAYANANDAN, B.; BAWA, K.S. Outcrossing rates of two endemic *Shorea* species from Sri Lankan tropical rain forest. **Biotropica**, v.26, n.1, p.23-29, 1994.



- 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.
- NEI, M. *F*-statistics and analysis of gene diversity in subdivided populations. **Annual of human genetics**, v.41, p.225-233, 1977.
- REIS, M.S. **Distribuição e dinâmica da variabilidade genética em populações naturais de palmeiro (*Euterpe edulis* M.)**. Piracicaba, 1996. 210p. Tese (Doutorado) – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz. Universidade de São Paulo.
- RITLAND, K. **Multilocus mating system program MLTR: version 1.1**. Toronto: University of Toronto, 1997. (não publicado).
- RITLAND, K. Series of FORTRAN computer programs for estimating plant mating systems. **Journal of heredity**, v.81, p.235-237, 1990.
- RITLAND, K.; JAIN, S. A model for the estimation of outcrossing rate and gene frequencies using independent loci. **Heredity**, v.47, p.35-52, 1981.
- SOKAL, R.R.; ROHLF, F.J. **Biometry: the principles and practice of statistics in biological research**. 2.ed. San Francisco: W.H. Freeman, 1981. 859p.
- SOLTIS, D.E.; SOLTIS, P.S. **Isozymes in plant biology**. Portland: Dioscorides Press, 1989. p.46-67.
- SWOFFORD, D.L.; SELANDER, RB. 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, 1989.
- WILKOX, M.D. Inbreeding depression and genetic variances estimated from self- and cross-pollinated families of *Pinus radiata*. **Silvae genetica**, v.32, p.89-96, 1983.
- WORKMAN, P.; NISWANDER, J.L. Population studies on southwestern Indian tribes: 2- local genetic differentiation in the Papago. **American journal human genetic**, v.22, p.24-49, 1970.
- WRIGHT, S. The interpretation of population structure by *F*-statistics with special regard to systems of mating. **Evolution**, v.19, p.395-420, 1965.
- WU, H.X.; MATHESON, A.C.; SPANCER, D. Inbreeding in *Pinus radiata*: 1- the effect of inbreeding on growth, survival and variance. **Theoretical applied genetics**, v.97, p.1256-1268, 1998.

