

Diversidade genética e sistema de reprodução em população nativa de *Eremanthus erythropappus* (DC.) MacLeish sob exploraçãoGenetic diversity and mating system of *Eremanthus erythropappus* (DC.) Macleish populations under forest loggingSybelle Barreira¹, Alexandre Magno Sebbenn²,
José Roberto Soares Scolforo³, Paulo Yoshio Kageyama⁴**Resumo**

A exploração florestal a partir do corte seletivo de árvores é predita por alterar os níveis de diversidade genética e o sistema de reprodução de populações de espécies arbóreas. Os objetivos deste trabalho foram estudar as conseqüências da exploração florestal sobre os níveis de diversidade genética e o sistema de reprodução de uma espécie arbórea tropical de alta densidade populacional, *Eremanthus erythropappus*, em uma área de 20 ha localizada no Município de Baependi, MG. A análise da distribuição espacial de genótipos detectou forte estrutura genética espacial na população, com árvores próximas entre si em até 180 m. Os níveis de diversidade genética observados na população de *E. erythropappus* ($\hat{A}=2,57$; $\hat{A}_e=1,93$; $\hat{H}_o=0,386$; $\hat{H}_e=0,483$) encontram-se entre os mais altos detectados em espécies arbóreas tropicais. Comparando os níveis de diversidade genética detectados nas sementes antes ($\hat{A}=2,57$; $\hat{A}_e=1,67$; $\hat{H}_o=0,357$; $\hat{H}_e=0,403$) e após a exploração ($\hat{A}=2,57$; $\hat{A}_e=1,73$; $\hat{H}_o=0,423$; $\hat{H}_e=0,425$), observa-se que alguns aumentaram com a exploração, embora as diferenças não sejam significativas. A análise do sistema de reprodução mostra a espécie como predominantemente alógama com alta taxa de cruzamento multiloco tanto antes ($\hat{i}_m=0,963$) como após a exploração ($\hat{i}_m=0,967$). Foi revelada a ocorrência de cruzamentos entre parentes antes ($\hat{i}_s-\hat{i}_m=0,049$) e após a exploração ($\hat{i}_s-\hat{i}_m=0,034$). A estimativa da correlação de paternidade revelou que uma parte considerável dos cruzamentos foram biparentais tanto antes ($\hat{r}_{p(s)}=0,414$) como após a exploração ($\hat{r}_{p(s)}=0,368$) e parte das progênies são irmãos-completos. Em geral, os resultados indicaram que a exploração aumentou a diversidade genética e alterou o sistema de reprodução da espécie, favorecendo cruzamentos mais diversificados.

Palavras-Chave: *Eremanthus erythropappus*, Manejo florestal, Diversidade genética, Sistema de reprodução, Espécie comum

Abstract

Forest logging by selective tree cutting is predicted to change the genetic diversity and mating system of tree species populations. The aims of this work were study the consequences of forest logging on levels of genetic diversity and mating system of a tropical tree species of high population density, *Eremanthus erythropappus*, in an area of 20 ha, located in Baependi town, Minas Gerais State. The analysis of genotypes spatial distribution detected strong spatial genetic structure, with near trees at 180 m. The observed levels of genetic diversity in the *E. erythropappus* population ($\hat{A}=2.57$; $\hat{A}_e=1.93$; $\hat{H}_o=0.386$; $\hat{H}_e=0.483$) find out among the higher detected in tropical tree species. Comparing the levels of genetic diversity detected in the seeds before ($\hat{A}=2.57$; $\hat{A}_e=1.67$; $\hat{H}_o=0.357$; $\hat{H}_e=0.403$) and after ($\hat{A}=2.57$; $\hat{A}_e=1.73$; $\hat{H}_o=0.423$; $\hat{H}_e=0.425$) the logging had been observed that some indexes increasing after logging, although the differences are not significant. The mating system analysis showed that species is predominantly alogamous with high multi-loci outcrossing rate before ($\hat{i}_m=0.963$) and after logging ($\hat{i}_m=0.967$). The estimates of differences between unilocus and multiloci outcrossing rate revealed the mating among relatives before ($\hat{i}_s-\hat{i}_m=0.049$) and after logging ($\hat{i}_s-\hat{i}_m=0.034$). The estimates of paternity correlation revealed that a consider part of the crossing were biparentais before ($\hat{r}_{p(s)}=0.414$) and after logging ($\hat{r}_{p(s)}=0.368$) and part of progenies are full-sibs. In general, the result indicating that the logging increase the genetic diversity and change the mating system, increasing diversity outcrossing.

Keywords: *Eremanthus erythropappus*, Forest management, Genetic diversity, Mating system

¹Doutora pelo Departamento de Ciências Florestais da ESALQ – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” da Universidade de São Paulo – E-mail: sbflo@hotmail.com

²Pesquisador do Instituto Florestal de São Paulo – Caixa Postal 1322 – São Paulo, SP – 01059-970 - E-mail: amsebbenn@bol.com.br

³Professor Titular do Departamento de Ciências Florestais da UFPA – Universidade Federal de Lavras – Caixa Postal 3037 – Lavras, MG – 37200-000 – E-mail: scolforo@ufpa.br

⁴Professor Titular do Departamento de Ciências Florestais da ESALQ – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” da Universidade de São Paulo – Caixa Postal 9 - Piracicaba, SP – 13400-970 – E-mail: kageyama@esalq.usp.br

INTRODUÇÃO

Eremanthus erythropappus (DC.) Macleish (candeia) é uma espécie arbórea neotropical de grande importância econômica e que está sendo o centro de atenção em diversas regiões do Estado de Minas Gerais por seu valor econômico para pequenos e médios agricultores. Sua área de ocorrência é típica de locais montanhosos, pedregosos com solos ruins. A espécie pertencente ao grupo ecológico das pioneiras ou secundárias iniciais é considerada precursora na invasão de campos (CARVALHO, 1994). Seu crescimento é rápido em campos abertos, formando povoamentos mais ou menos puros. A madeira da *E. erythropappus* é dura, resistente e apresenta odor de ácidos valerianos e um óleo essencial cujo princípio ativo é o α -bisabolol, que exibe propriedades anti-inflamatórias, antibacterianas, antimicóticas, dermatológicas e espasmódicas (TEIXEIRA *et al.*, 1996).

E. erythropappus está sob regime de manejo no Estado de Minas Gerais. Contudo, praticamente nada se conhece sobre a magnitude da diversidade genética, distribuição espacial dos genótipos e sistema de reprodução da espécie. Tais informações são de fundamental importância para o delineamento de estratégias para a conservação, melhoramento genético e exploração florestal sustentado de espécies arbóreas, visto que o sistema de reprodução é o elo de ligação genética entre as gerações (SEBBENN, 2002) e a diversidade genética é o fator responsável pela adaptação e sobrevivência de indivíduos diante de mudanças ambientais e ataque de pragas e doenças (RAJORA e PLUHAR, 2003). O sistema de reprodução determina em parte a estrutura genética das populações e a diversidade genética promove a matéria prima para adaptação, evolução e sobrevivência das espécies e indivíduos, especialmente sobre mudanças ambientais e condições de doenças. Reduções na diversidade genética podem predispor as espécies a doenças, reduzir a produtividade e limitar o melhoramento genético. Por seu grande porte e vida longa as espécies arbóreas são normalmente as espécies chave dos ecossistemas florestais e sua diversidade genética pode ser vista como fundamental para a sustentabilidade e estabilidade de tais ecossistemas (RAJORA e PLUHAR, 2003).

O corte seletivo de árvores tem três principais efeitos sobre as populações de espécies arbóreas: (a) redução no número total de indivíduos; (b) redução no tamanho médio das

populações, quando indivíduos são restritos a pequenos fragmentos florestais e; (c) isolamento espacial das populações remanescentes, em uma matriz intercalando fragmentos e usos de terras para fins não florestais (YOUNG e BOYLE, 2000). Estes efeitos demográficos podem ter efeitos negativos sobre a estrutura genética de populações, como a perda de alelos, redução na heterozigosidade (YOUNG e BOYLE, 2000; SEBBENN *et al.*, 2001a), aumento da divergência genética entre populações por deriva genética (DAYANANDAN *et al.*, 1999; HAMILTON, 1999; YOUNG e BOYLE, 2000), aumento da taxa de autofecundação (MURAWSKI *et al.*, 1994; ALDRICH e HAMRICK, 1998; SEBBENN *et al.*, 2001a; DICK, 2001; OBAYASHI *et al.*, 2002) e ruptura no fluxo de genes via pólen e sementes entre populações (YOUNG *et al.*, 1996; HAMILTON, 1999), alterando a vizinhança genética reprodutiva, o sistema de reprodução (SEOANE *et al.*, 2001; ALDRICH e HAMRICK, 1998) e, conseqüentemente, a endogamia, coancestria e o tamanho efetivo das populações descendentes.

O corte seletivo envolve a extração de uma proporção de indivíduos reprodutivos (MURAWSKI *et al.*, 1994). Essa prática necessariamente reduz a densidade de indivíduos em fase de florescimento o que pode reduzir a densidade de polinizadores (MURAWSKI, 1995). MURAWSKI *et al.* (1994), estudando os efeitos da exploração sobre o sistema de reprodução de *Shorea megistophylla*, uma espécie arbórea tropical de dossel endêmica do Sri Lanka, detectaram maior taxa de autofecundação em uma população explorada (0,290) em comparação a uma não explorada (0,130). Igualmente, Sebbenn *et al.* (2001b) comparando o sistema de reprodução de uma população explorada e uma não explorada de *Tabebuia cassinoides*, detectaram maior taxa de autofecundação (0,217) na população explorada relativamente a não explorada (0,105). Efeitos ainda mais drásticos foram detectados por Obayashi *et al.* (2002), que observaram em *Shorea curtisi*, alta a taxa de autofecundação (0,478) em uma população após a exploração, comparativamente a uma população não explorada (0,037). A causa das maiores taxas de autofecundações em populações exploradas pode estar associada ao fato de que a exploração reduz a densidade de árvores reprodutivamente maduras, podendo afetar o comportamento dos polinizadores de tal forma, que seu movimento tende a ocorrer predominantemente dentro da copa das árvores. Outro aspecto importante

foi detectado por Sebbenn *et al.* (2001b), observando que a correlação de paternidade ou a proporção de progênies de cruzamentos que são irmãos-completos reduziu de 54,7%, na população não explorada para 29,5% na explorada, indicando que os cruzamentos foram mais aleatórios na população explorada do que na não explorada. Isto pode ter sua causa atribuída ao mesmo fator o que favoreceu a maior taxa de autofecundação, ou seja, a redução na densidade populacional poderia ter favorecido a visita de vários polinizadores às copas das árvores devido à escassez de flores ou devido à abertura de espaço pela exploração, favorecendo o movimento dos polinizadores.

Os objetivos do presente trabalho foram estudar os efeitos da exploração florestal sobre os níveis de diversidade genética e sistema de reprodução em uma população natural de *Erythropappus*, submetida à exploração.

MATERIAL E MÉTODOS

Local de estudo

A área de estudo localiza-se na Fazenda Bela Vista, no município de Baependi, Estado de Minas Gerais, nas coordenadas de 21° 58' 23" de latitude sul e 44° 44' 35" de longitude oeste. A altitude varia de 1.350 a 1.700m. O clima, na classificação de Köppen, é mesotérmico úmido do tipo Cwb, tropical de altitude, com verões suaves. A temperatura do mês mais quente é inferior a 22°C, a temperatura média anual varia entre 18° e 19° C e a média anual de precipitação pluviométrica é da ordem de 1.400mm. Os meses mais chuvosos correspondem a dezembro, janeiro e fevereiro, e as menores precipitações ocorrem em junho, julho e agosto. Na região predomina o solo Latossolo Vermelho-Amarelo. A vegetação característica é do tipo Campo cerrado, Mata de Galeria e Floresta Semi-Decídua Montana. A floresta estudada é constituída predominantemente por indivíduos de *Eremanthus erythropappus*, podendo-se encontrar até 400 indivíduos por hectare.

Amostragem

Uma área de aproximadamente 20 ha foi selecionada para o estudo, considerada como uma população natural de *Eremanthus erythropappus*. A amostragem foi executada em dois momentos (pré e pós-exploração florestal) da seguinte forma: a) Coleta de amostras foliares de 213 indivíduos considerados adultos (indivíduos que

apresentarem $DAP \geq 5\text{cm}$), distribuídos aleatoriamente nos 20 ha, antes do manejo ser executado. De cada árvore foram registrados o diâmetro à altura do peito (DAP) e as coordenadas geográficas, usando GPS (Geographical Positional System). A amostragem de árvores adultas teve como finalidade caracterizar os níveis de diversidade genética na população; b) Coleta de sementes em 27 árvores adultas distribuídas nos 20 ha, antes do manejo ser executado; c) Coleta de sementes de 24 árvores adultas distribuídas somente nas parcelas onde o manejo foi executado. As árvores maternas foram amostradas aleatoriamente na população, procurando-se coletar sementes em árvores distantes entre si em pelo menos 100 m, a fim de evitar a coleta em árvores aparentadas. De cada árvore em que foram coletadas sementes foram genotipados 15 descendentes, via eletroforese de isoenzimas.

Eletroforese em gel de amido

As enzimas foram extraídas de tecidos foliares de árvores adultas e plântulas germinadas das sementes, empregando-se aproximadamente 20 mg de tecido de limbo foliar e a solução de extração número 1 de Alfenas (1998). A eletroforese foi conduzida sob temperaturas de 5°C, em sistema horizontal, 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). O tampão de cuba e do gel utilizado foi o Citrato Morfolina (CM pH 6,1 – CLAYTON e TRETIAK, 1972) e os sistemas investigados foram α -EST, ACP, 6PGDH, G6PDH, PGI, PGM, DIA. Estes sistemas permitiram a interpretação de sete zonas de atividade enzimática (*Acp, Est, 6pgdh, Pgm, Pgi, Dia, G6pdh*), sendo que seis (*Acp, Est, 6pgdh, Pgm, Pgi, Dia*) poderão ter sua herança mendeliana e relação de ligação detalhadamente estudada. O estudo da herança indicou que estas zonas estão sob controle genético e podem ser interpretadas como locos de herança mendeliana codominante e o estudo da relação de ligação indicou que estes locos estão em equilíbrio de ligação (locos independentes).

Diversidade genética

A diversidade genética foi caracterizada pelos índices número médio de alelos por loco (\hat{A}), heterozigosidade observada (\hat{H}_o) e esperada segundo as proporções do equilíbrio de Hardy-Weinberg (\hat{H}_e) e número efetivo de alelos por loco ($\hat{A}_e = 1/(1-\hat{H}_e)$), estimados com o programa BIOSYS (SWOFFORD e SELANDER, 1981).

Também foi estimado o índice de fixação (\hat{f}), conforme Weir (1996).

A significância estatística do índice \hat{f} médio entre locos foi calculada por 10.000 bootstraps. O índice de fixação e os bootstraps foram calculados, usando-se o programa GDA (LEWIS e ZAYKIN, 2002).

Análise da distribuição espacial dos genótipos

O coeficiente de coancestria (θ_{xy}) entre pares de árvores foi estimado para 12 classes de distância iguais de 50 metros, usando o estimador do coeficiente de coancestria proposto por Loiselle *et al.* (1995). O intervalo de confiança a 95% de probabilidade do coeficiente médio de coancestria estimado, para cada classe de distância, foi construído com base no erro padrão da média das estimativas, obtido por reamostragem *jackknife* entre locos. O coeficiente de coancestria e o erro padrão foram estimados usando o programa SPAGeDi versão 1.1 (HARDY e VEKEMANS, 2003).

Análise do sistema de reprodução

O sistema de reprodução foi analisado com base nos modelos de reprodução mista (RITLAND e JAIN, 1981) e cruzamentos correlacionados (RITLAND, 1989), usando o programa "Multilocos MLTR" (RITLAND, 2004). As pressuposições do modelo misto são dadas em Ritland e Jain (1981). Os parâmetros estimados foram: taxa populacional de cruzamento multiloco (\hat{t}_m); taxa populacional de cruzamento uniloco (\hat{t}_s); taxa de cruzamento entre aparentados ($\hat{t}_m - \hat{t}_s$); correlação multiloco de paternidade ($\hat{r}_{p(m)}$), correlação uniloco de paternidade ($\hat{r}_{p(s)}$), donde se derivam a proporção de irmãos-completos ($\hat{r}_p \hat{t}_m$) e meios-irmãos [$\hat{t}_m(1 - \hat{r}_p)$]. Foram também estimadas as frequências alélicas do pólen e óvulos cruzados. O desvio padrão das estimativas dos parâmetros foi obtido por meio de 500 reamostragens *bootstraps*. O teste de cruzamentos aleatórios foi realizado pelo teste de homogeneidade das frequências alélicas dos óvulos e do pólen, usando a estatística \hat{F}_{ST} (WRIGHT, 1965).

O coeficiente de coancestria ($\hat{\theta}_{xy}$) entre plantas dentro de progênies foi estimado do coeficiente de parentesco (\hat{r}_{xy}) dentro de progênies, conforme derivação de Ritland (1989). O número provável de doadores de pólen (\hat{N}_{ep}) foi estimado da correlação de paternidade por, $\hat{N}_{ep} = 1/\hat{r}_{p(s)}$. Da correlação de paternidade estimou-se também a

divergência genética entre o pólen cruzado ($\hat{\Phi}_{fi}$), a partir da relação, $1/\hat{r}_p = 1/2 \hat{\Phi}_{fi} \hat{\Phi}_{fi} = \hat{r}_p/2$.

Para conhecer a representatividade genética das progênies foi estimado o tamanho efetivo de variância ($\hat{N}_{e(v)}$) de uma progênie com base na variância amostral das frequências alélicas (COCKERHAM, 1969) e utilizando uma população idealizada como referência.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Distribuição espacial de genótipos

A análise da distribuição espacial do genótipo de *E. erythropappus* a partir da estimativa do coeficiente de coancestria entre pares de árvores por classes de distância detectou forte estrutura genética espacial até a distância de aproximadamente 180 m entre as árvores (Figura 1), com valores variando entre o esperado entre primos de primeiro grau ($\hat{\theta}_{xy} = 0,0625$) e irmãos-completos ou entre pais e filhos ($\hat{\theta}_{xy} = 0,25$). A estrutura genética espacial pode ser atribuída à seleção ou dispersão de sementes nas vizinhanças das matrizes. No presente caso, a causa é provavelmente a dispersão de sementes nas vizinhanças das árvores maternas, dando origem a uma distribuição espacial não aleatória de alelos e genótipos na população. De acordo com o correlograma, as sementes de *E. erythropappus* são dispersas até aproximadamente 180 m de distância da árvore matriz. A consequência da estrutura genética espacial é a possibilidade de ocorrerem cruzamentos entre indivíduos parentes, gerando endogamia biparental e conseqüentemente, depressão por endogamia biparental, caso a espécie não apresente mecanismos de auto-incompatibilidade. A estimativa da diferença entre a taxa de cruzamento multiloco e uniloco ($\hat{t}_m - \hat{t}_s$) detectou a ocorrência de cruzamentos entre parentes (antes da exploração: $\hat{t}_m - \hat{t}_s = 0,049$; após a exploração: $\hat{t}_m - \hat{t}_s = 0,034$) e a diferença entre a correlação uniloco e multiloco de paternidade ($\hat{r}_{p(s)} - \hat{r}_{p(m)}$) após a exploração detectou que alguns genitores possam ter grau de parentesco (0,010), indicando que *E. erythropappus* não é auto-incompatível.

Os cruzamentos envolvendo parentes podem ser explicados pela presença de estrutura genética espacial detectada na população. Adicionalmente, observou-se que a taxa de cruzamento entre parentes diminuiu após o manejo, o que poderia ser atribuído ao fato de que parte dos genótipos foi eliminada da população pela exploração e, com esses genótipos, muitas árvores com grau de parentesco mais estreito.

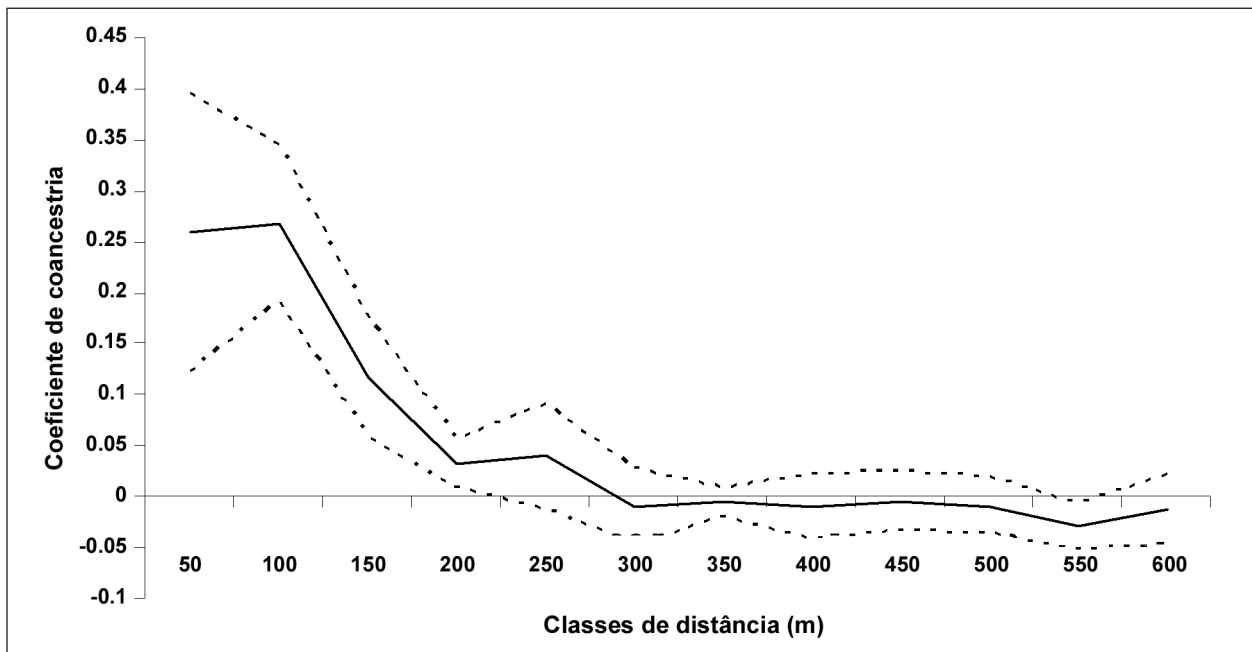


Figura 1. Correlograma plotando o coeficiente de coancestria em diferentes classes de distância entre árvores em uma população de *Eremanthus erythropappus*. (Correlogram plotting the coancestry coefficient in different distance classes among trees in an *Eremanthus erythropappus* population)

A observação da área estudada revela uma marcante presença de regeneração da espécie de forma uniforme por toda a área. Não se pode inferir sobre o sucesso no estabelecimento destas plântulas, mas por se tratar de uma espécie comum, cerca de 400 indivíduos por ha, é provável que haja alta eficiência no estabelecimento. Assim, mesmo com processo de dispersão realizado pelo vento, o que leva a acreditar que as sementes possam ser levadas a longas distâncias, grande quantidade é depositada nas vizinhanças da árvore materna e, a facilidade de germinação em condições naturais, aliada à alta densidade natural da espécie, contradiz a idéia de que não deveria existir estrutura genética espacial. Outros estudos descrevem estrutura genética espacial em espécies arbóreas tropicais de alta densidade. Por exemplo, em *Eschweilera ovata* (GUSSON *et al.*, 2005) uma espécie arbórea tropical de alta densidade populacional da floresta ombrófila densa brasileira, foi observada estruturação até a distância de 70 m. Em *Symphonia globulifera* (DEGEN *et al.*, 2004), uma espécie arbórea de ampla distribuição na floresta Amazônica, foi detectada estrutura genética espacial até 150 m entre as árvores em populações de alta densidade populacional da Guiana Francesa.

A presença de forte estrutura genética espacial e baixa taxa de cruzamento entre parentes, como aqui observado, pode ter três explicações. Primeiro, a dispersão de sementes ocorre a curtas distâncias (~150m) e a dispersão de pólen

ocorre a longas distâncias, de forma que embora exista parentesco, a vizinhança efetivamente reprodutiva é maior que a vizinhança das famílias e os cruzamentos ocorrem entre indivíduos não parentes, localizados a longas distâncias. A segunda diz respeito a forte depressão endogâmica nas fases de fertilização, formação das sementes e germinação, de forma que apenas sementes de indivíduos de cruzamentos poderão ser acessadas nas análises genéticas, resultando em taxas de cruzamentos entre parentes que caracterizam a população descendente após ter ocorrido forte seleção contra endogâmicos. A terceira envolve as duas primeiras, ou seja, a explicação para a forte estrutura genética espacial e baixa taxa de cruzamento entre parentes, é fruto dos efeitos da seleção contra endogâmicos e fluxo de pólen a longas distâncias.

Diversidade genética

A estimativa dos índices de diversidade genética em *Eremanthus erythropappus* (Tabela 1) indicou a existência de altos níveis de diversidade genética na espécie. Comparando os valores do índice, número médio de alelos ($\hat{A}=2,57$), número efetivo de alelos por locos ($\hat{A}_e=1,93$) e heterozigosidade observada ($\hat{H}_o=0,386$) e esperada ($\hat{H}_e=0,483$) obtidos para as árvores adultas, com os apresentados para a média de diferentes espécies ($\hat{A}=2,22$; $\hat{A}_e=1,61$; $\hat{H}_o=0,340$; $\hat{H}_e=0,360$) (BARREIRA, 2005), verifica-se que a população estudada de *E. erythropappus* apresenta maior diversidade.

Tabela 1. Estimativa dos índices de diversidade genética intrapopulacional de *E. erythropappus*. (Estimates of intrapopulational genetic diversity indexes in *E. erythropappus*)

Amostra	<i>n</i>	\hat{A}	\hat{A}_e	\hat{H}_o	\hat{H}_e	\hat{N}_e
Adulto	230	2,57 (0,2)	1,93 (0,19)	0,386 (0,068)	0,483 (0,054)	178,4
Progênie antes	308	2,57 (0,2)	1,67 (0,17)	0,357 (0,067)	0,403 (0,068)	
Progênie após	219	2,57 (0,2)	1,73 (0,16)	0,423 (0,060)	0,425 (0,053)	

(*n* é o tamanho da amostra; \hat{A} é o número médio de alelos por loco; \hat{A}_e é o número efetivo de alelos por locos; \hat{H}_o é a heterozigiosidade observada; \hat{H}_e é a heterozigiosidade esperada; \hat{N}_e é o tamanho efetivo de endogamia). (Entre parênteses está o intervalo de confiança do erro das estimativas a 95% de probabilidade)

Os altos níveis de diversidade genética detectados na espécie, em termos do número médio de alelos por loco, número efetivo de alelos por loco e heterozigiosidade podem ser atribuídos às suas características demográficas como, alta densidade populacional e ocorrência em ambientes extremos (locais montanhosos, terrenos rochosos e solos de baixa qualidade). Populações grandes e ocorrentes em ambientes extremos têm maior probabilidade de incorporarem novos alelos por mutação do que populações pequenas e ocorrentes em ambientes homogêneos.

A heterozigiosidade observada nos adultos e nas progênie antes da exploração foi menor que a esperada, indicando que há mais homozigotos na população do que o esperado pelas proporções de EHW.

O mesmo resultado pode ser observado e confirmado no positivo, alto e significativo índice de fixação (0,201) (Tabela 2). Por outro lado, a heterozigiosidade observada e esperada nas progênie, após o manejo, apresentaram valores muito próximos ($\hat{H}_o=0,423$; $\hat{H}_e=0,425$), indicando que a população está ajustada às proporções do EHW, fato confirmado pelo índice de fixação não significativo próximo e não significativamente diferente de zero (0,05). O índice de fixação mede o excesso ou a deficiência de heterozigotos em relação ao esperado em uma população panmítica, ou seja, quando o valor é igual a zero, a população está ajustada às proporções do Equilíbrio de Hardy-Weinberg e quando os valores são significativamente maiores ou menores que zero, indica que há um excesso de homozigotos ou de heterozigotos, respectivamente.

O número efetivo de alelos por locos e a heterozigiosidade esperada nas progênie antes e após a exploração foi menor do que a observada nas árvores adultas, indicando que o tamanho reprodutivo da população era menor do que o tamanho genético da população adulta amostrada. A grande área abrangida pelas amostras das árvores adultas (20 ha) e o restrito número de árvores que tiveram suas sementes coletadas (máximo 27) podem explicar este resultado. Em outros termos, este resultado indica a ocorrência de deriva genética no processo de reprodução.

Comparando os índice de diversidade genética nas progênie antes e após a exploração,

verifica-se que os índices \hat{A}_e , \hat{H}_o e \hat{H}_e aumentaram após a exploração, embora eles não sejam estatisticamente diferentes entre si. Isto também sugere que o tamanho reprodutivo da população aumentou com a exploração, embora ele aparentemente seja menor do que o potencial da população adulta, como anteriormente comentado. O aumento no tamanho reprodutivo da população pode ter ocorrido devido à exploração reduzir a densidade vegetal, favorecendo assim, provavelmente, o movimento dos polinizadores, resultando em maior diversidade genética nas sementes após a exploração. Existem algumas evidências de que certas taxas de exploração possam alterar o comportamento dos polinizadores e, portanto, o sistema de reprodução. WHITE *et al.* (2002) detectaram na espécie arbórea tropical *Swietenia humillis*, que alguns fragmentos recebiam grande contribuição de pólen vindo de mais de 4,5 km de distância, interpretando estes resultados como um fator positivo da fragmentação que teria favorecido a longa distância de polinização pela abertura de espaço, favorecendo o vôo dos polinizadores. Aldrich e Hamrick (1998) observaram que muitas das sementes produzidas dentro de fragmentos de *Symphonia globulifera* na Costa Rica eram o resultado da contribuição de pólen de árvores isoladas e localizadas em pastagens a centenas de metros dos fragmentos, embora também detectaram que muitas sementes produzidas nos fragmentos foram resultantes da contribuição polínica de poucas árvores polinizadoras, o que reflete a presença de deriva genética no processo de reprodução como um resultado da fragmentação da paisagem. Em suma, o aumento do tamanho reprodutivo da população não obrigatoriamente reflete um grande tamanho de vizinhança genética.

Sistema de reprodução

A estimativa da taxa de cruzamento multiloco foi alta e não significativamente diferente da unidade antes da exploração ($\hat{t}_m=0,963\pm 0,042$) e alta e significativamente diferente da unidade após a exploração ($\hat{t}_m=0,967\pm 0,017$) (Tabela 2). A estimativa da taxa de cruzamento uniloco foi igualmente alta e significativamente diferente da unidade tanto antes ($\hat{t}_s=0,914\pm 0,026$) como após a exploração ($\hat{t}_s=0,933\pm 0,017$). As esti-

mativas das diferenças entre as taxas de cruzamento multiloco e uniloco ($\hat{t}_m - \hat{t}_s$) foram baixas, mas estatisticamente diferentes de zero antes ($\hat{t}_m - \hat{t}_s = 0,049 \pm 0,022$) e após ($\hat{t}_m - \hat{t}_s = 0,034 \pm 0,011$) a exploração, indicando que ocorreram cruzamentos entre parentes na população. As estimativas da correlação multiloco de paternidade ($\hat{r}_{p(m)}$) foram altas e significativamente diferente de zero antes (0,394, $P < 0,05$) e após (0,357, $P < 0,05$) a exploração. Igualmente, as estimativas da correlação uniloco de paternidade ($\hat{r}_{p(s)}$) foram altas e significativamente diferente de zero antes (0,414, $P < 0,05$) e após (0,368, $P < 0,05$) a exploração. Contudo, a diferença entre as correlações uniloco e multiloco de paternidade ($\hat{r}_{p(s)} - \hat{r}_{p(m)}$) só foi significativamente diferente de zero após a exploração (0,010 \pm 0,009), sugerindo que as árvores que polinizaram as árvores maternas eram parentes entre si. A estimativa do número médio de árvores que polinizaram as árvores maternas indicou que, aproximadamente cinco árvores em média polinizaram cada matriz e a estimativa das diferentes proporções de progênies e do coeficiente de coancestria ($\hat{\theta}_{xy}$) indicam que as progênies são compostas por misturas de diferentes tipos de parentesco. A estimativa do número médio de árvores que polinizaram as árvores maternas, as diferentes proporções de progênies, o coeficiente de coancestria e o tamanho efetivo de variância ($\hat{N}_{e(v)}$) foram semelhantes antes e após a exploração.

A estimativa da divergência genética entre o pólen cruzado ($\hat{\theta}_{ft}$) foi de 0,207 antes da explo-

ração e de 0,184 após a exploração, sugerindo que a exploração favoreceu a homogeneidade no pólen cruzado.

Índice de fixação

A população adulta apresenta altos e significativos níveis de endogamia ($\hat{F}_a = 0,202$; $P < 0,01$), adicionalmente à forte estrutura genética espacial. A endogamia e o parentesco reduzem o tamanho efetivo populacional e geram endogamia na descendência. A endogamia em uma geração é igual à coancestria na geração precedente ou parental. A geração descendente antes da exploração revelou alto nível de fixação de alelos, o qual poderia ter sido gerado pelo cruzamento entre árvores parentes entre o grau de meios-irmãos, embora este valor não tenha sido detectado como significativamente diferente de zero ($\hat{F}_p = 0,112$; $P > 0,05$). Por outro lado, após a exploração não foi detectada endogamia ($\hat{F}_p = 0,005$; $P > 0,05$), sugerindo que a exploração alterou a estrutura genética espacial da população, reduzindo o parentesco entre as árvores e, conseqüentemente, o cruzamento entre parentes e a endogamia na descendência. A taxa de cruzamento entre parentes foi menor após a exploração (3,5%), comparativa àquela antes da exploração (4,9%), embora ambas não sejam estatisticamente diferentes entre si. A despeito da falta de diferenças nas estimativas da taxa de cruzamento entre parentes antes e após a exploração, esses resultados revelam um aspecto positivo da exploração, a redução do parentesco intrapopulacional.

Tabela 2. Estimativas de parâmetros demográficos, de endogamia, sistema de reprodução e fluxo gênico em *E. erythropappus*. (Estimates of demographic, endogamy, mating system and gene flow parameters intrapopulational genetic diversity indexes in *E. erythropappus*)

Parâmetro	Antes	Após
Número total de árvores matrizes (m)	27	24
Número total de progênies (n)	405	289
Índice de fixação na população adulta (n=213): F_a	0,201**	---
Índice de fixação nas progênies: F_p	0,112	0,005
Taxa de cruzamento multiloco: \hat{t}_m	0,963 (0,042)	0,967 (0,017)
Taxa de cruzamento uniloco: \hat{t}_s	0,914 (0,026)	0,933 (0,017)
Taxa de cruzamento entre parentes: $\hat{t}_m - \hat{t}_s$	0,049 (0,022)	0,034 (0,011)
Correlação de autofecundação: \hat{r}_s	0,188 (0,056)	0,179 (0,037)
Correlação multiloco de paternidade: $\hat{r}_{p(m)}$	0,394 (0,036)	0,357 (0,027)
Correlação uniloco de paternidade: $\hat{r}_{p(s)}$	0,414 (0,045)	0,368 (0,030)
Cruzamentos envolvendo árvores polinizadoras parentes: $\hat{r}_{p(s)} - \hat{r}_{p(m)}$	0,020 (0,025)	0,010 (0,009)
Número médio de árvores polinizadoras: $\hat{N}_{ep} = 1/\hat{r}_{p(s)}$	2,42	2,72
Proporção de irmãos-completos: $\hat{P}_{IC} = \hat{r}_p \hat{t}_m$	0,399	0,355
Proporção de meios-irmãos: $\hat{P}_{MI} = \hat{t}_m (1 - \hat{r}_p)$	0,564	0,611
Proporção de irmãos de autofecundação: $\hat{P}_{IA} = 1 - \hat{t}_m$	0,037	0,034
Coancestria média dentro de progênies: $\hat{\theta}_{xy}$	0,229	0,222
Tamanho efetivo de variância: $N_{e(v)}$	1,99	2,08
Tamanho efetivo de variância total: $N_{e(v)t}$	53,73	49,92
Divergência genética do pólen cruzado entre matrizes: θ_{ft}	0,207	0,184
Número de árvores (m) para reter o tamanho efetivo de 100	51	49

(Entre parênteses está o intervalo de confiança do erro das estimativas a 95% de probabilidade)

Taxa de cruzamento

A estimativa da taxa de cruzamento multiloco foi alta, tanto antes ($\hat{f}_m=0,963$) como após a exploração ($\hat{f}_m=0,967$), embora após a exploração a estimativa tenha sido significativamente diferente da unidade. As altas taxas de cruzamento detectadas antes e após a exploração indicam que a espécie é alógama. Espécies arbóreas tropicais, em geral apresentam alta taxa de cruzamento, como valores geralmente superiores a 0,8. Outras espécies arbóreas tropicais de alta densidade populacional como *E. erythropappus* têm apresentado alta taxa de cruzamento. Seoane *et al.* (2001), estudando o sistema de reprodução de *Esenbeckia leiocarpa*, uma espécie de alta densidade populacional (>10 indivíduo por hectare) nas florestas brasileiras, detectaram taxa de cruzamento multiloco alta (mínimo $\hat{f}_m=0,925$) e não significativamente diferente da unidade. Degen *et al.* (2004), estudando o sistema de reprodução de *S. globulifera*, uma espécie arbórea de alta densidade populacional nas florestas da Guiana Francesa, observaram taxa de cruzamento alta ($\hat{f}_m=0,92\pm 0,017$). Gusson *et al.* (2005) estimaram para *E. ovata*, uma espécie arbórea tropical também de alta densidade populacional de ocorrência na floresta ombrófila densa, valores para taxa de cruzamento multiloco de 0,999 em uma população natural e 0,985 em uma explorada. Assim, a taxa de cruzamento estimada para *E. erythropappus* encontra-se dentro do padrão observado para outras espécies arbóreas tropicais de alta densidade populacional. A alta densidade populacional pode favorecer altos níveis de cruzamentos pela menor distância entre coespecíficos e grande número de indivíduos em fase reprodutiva nas vizinhanças reprodutivas.

A diferença significativa entre a taxa de cruzamento multiloco e a unidade, observada após a exploração pode ser uma consequência dela. Como a exploração envolve alterações na densidade populacional, reduzindo o número de indivíduos reprodutivos e a distância entre coespecíficos, é possível que isto favoreça de alguma forma as autofecundações. A ruptura do processo natural de polinização pelo corte seletivo de árvores pode resultar na redução da fecundidade da plantas hospedeiras devido à limitação do fluxo de pólen e erosão genética devido à deriva (YOUNG *et al.*, 1996), se as árvores se tornarem reprodutivamente isoladas (DICK, 2001). Por exemplo, Nason e Hamrick (1997) detectaram que pequenas populações fragmentadas da es-

pécie arbórea tropical *Spondias mombim* sofriram significativa redução na taxa de germinação e produção de frutos relativa a grandes fragmentos e populações localizadas em florestas contínuas. Igualmente, estudos comparando o sistema de reprodução em árvores isoladas em campos e pastagens detectaram maior taxa de autofecundação em árvores isoladas, relativamente às árvores localizadas em fragmentos e áreas contínuas (ALDRICH e HAMRICK, 1998; DICK, 2001). Por exemplo, Dick (2001), comparando a reprodução em árvores da tropical *Dinizia excelsa*, isoladas em pastagens e em fragmentos, observou que estas árvores espacialmente isoladas não estavam reprodutivamente isoladas, embora tenham apresentado a tendência de se reproduzirem com maior taxa de autofecundação do que árvores localizadas em fragmentos. O autor também observou que os vetores naturais de polinização foram substancialmente substituídos por abelhas exóticas (*Apis mellifera scutellata*) e que a produção de sementes em árvores localizadas em fragmentos foi mais de três vezes maior do que em árvores localizadas em florestas contínuas.

Cruzamentos correlacionados

As estimativas da correlação de autofecundação (\hat{r}_s), ou a probabilidade de encontrar um indivíduo gerado por autofecundação onde foi encontrado outro indivíduo de autofecundação foram relativamente baixas, mas significativamente diferentes de zero nas amostras antes e após a exploração (0,188 e 0,179), sugerindo que existe variação na taxa de cruzamento entre plantas individuais. Portanto, embora a taxa de cruzamento multilocos tenha sido alta e próxima à unidade, se existir auto-incompatibilidade na espécie, existe variação genética para auto-incompatibilidade na população e algumas plantas podem se autofecundar com maior taxa do que outras.

A correlação de paternidade ($\hat{r}_{p(s)}$) mede a proporção de indivíduos de cruzamentos que foram gerados por cruzamentos biparentais (são parentes no grau de irmãos-completos). As estimativas foram relativamente altas e significativamente diferentes de zero antes (0,414) e após (0,368) a exploração. Os valores estimados de $\hat{r}_{p(s)}$ foram significativamente diferentes de zero e levemente superiores à estimativa de $\hat{r}_{p(m)}$, sugerindo que uma parte das progênes geradas por cruzamentos biparentais tinham árvores polinizadoras parentes entre si. Este resultado demonstra que os

cruzamentos não ocorreram de forma aleatória nem antes nem após a exploração e explicam em parte as diferenças observadas nas frequências alélicas do pólen e dos óvulos. Alta correlação de paternidade também tem sido observada em outras espécies arbóreas tropicais de alta densidade populacional, como *E. erythropappus*. Gusson *et al.* (2005) encontraram correlação de paternidade de no mínimo 0,423 em *E. ovata* e Seoane *et al.* (2001) encontraram valores de 0,925 para *E. leiocarpa*, ambas espécies arbóreas tropicais de alta densidade populacional.

A partir da correlação de paternidade, é possível estimar o número médio de indivíduos que efetivamente polinizaram as árvores maternas, ou seja, a média do número provável de indivíduos que contribuíram com pólen no evento de reprodução de uma árvore-mãe. As estimativas para a população foram baixas, em torno de dois a três polinizadores por árvore. Estudos semelhantes do sistema de reprodução, em espécies arbóreas tropicais, corroboram com este resultado. Alves *et al.* (2003), estudando uma população de *Teobroma grandiflorum*, encontraram que o número médio de polinizadores era de um a dois indivíduos. Moraes *et al.* (2004), estudando duas populações de *Myracrodouon urundeuva* no sudeste do Brasil, revelaram de dois a três polinizadores efetivos. Ribeiro e Lovato (2004), estudando os sistemas de reprodução de duas populações naturais de *Senna multijuga* detectaram que aproximadamente quatro árvores polinizaram cada árvore materna. Gusson *et al.* (2005) detectaram que apenas uma a duas árvores efetivamente polinizou as árvores de *E. ovata*. Tais resultados vêm de encontro com a teoria geral de que a polinização em espécies arbóreas é realizada a partir de grande número de plantas.

É possível conhecer a proporção dos diferentes tipos de progênies na descendência da população, combinando-se a estimativa da correlação de paternidade com a taxa de cruzamento multiloco. Antes da exploração a proporção de irmãos-completos foi de 39,9%, a de meios-irmãos 56,4% e de irmãos de autofecundação 3,7%. Após a exploração a proporção de irmãos-completos reduziu para 35,5%, a de meios-irmãos aumentou para 61,1% e a de irmãos de autofecundação manteve-se mais ou menos constante (3,4%). Isto demonstra que a exploração alterou a estrutura genética da geração descendente no sentido de aumentar a diversidade genética, isto é, aumentou a proporção de des-

cententes advindos de diferentes parentais polinizadores (meios-irmãos). A abertura de espaço na floresta após a exploração pode ser a causa, favorecendo o movimento dos polinizadores e a contribuição de um número maior de árvores polinizadoras para a descendência.

Coefficiente de coancestria e tamanho efetivo de variância

Os valores estimados para o coeficiente médio de coancestria dentro das progênies antes ($\hat{\theta}_{xy}=0,229$) e após ($\hat{\theta}_{xy}=0,222$) a exploração foram superiores em 45,4% e 43,7%, respectivamente, ao esperado em progênies de meios-irmãos (0,125). Tal resultado indica que, a cada evento reprodutivo, são dispersas sementes com alto grau de parentesco entre si, o que explica a alta coancestria estimada na classe de distância de zero a 180 m, ou seja, explica a forte estrutura genética espacial existente na população sob consideração.

O tamanho efetivo de variância ($N_{e(v)}$) mede a representatividade genética de uma população, em função de alterações nas frequências alélicas entre gerações devido a efeitos de deriva genética no processo de reprodução. Os valores estimados para o tamanho efetivo de variância foram de 1,99 e 2,08 para população, antes e após o manejo, respectivamente; estes valores são basicamente a metade do valor teórico máximo esperado (aproximadamente 4) em uma progênie de uma população referencial ideal, ou seja, de tamanho infinito praticando cruzamentos aleatórios, sem seleção, mutação e migração. O valor estimado está próximo ao esperado em progênies de irmãos-completos ($N_{e(v)}=2$).

A estimativa do tamanho efetivo de variância é particularmente importante quando se pensa na coleta de germoplasma para a conservação genética *ex situ*, início de um programa de melhoramento e coleta de sementes para a recuperação ambiental (SEBBENN, 2002). Diante de tais situações deseja-se reter um determinado tamanho efetivo que permita a manutenção da diversidade genética por um certo período de tempo ou vários ciclos de seleção recorrente. Por exemplo, para a conservação de espécies arbóreas, por suas características de vida longa e sobreposição de gerações, deve-se procurar reter um tamanho efetivo de pelo menos 100. Assim, dividindo o tamanho efetivo alvo do programa (conservação, melhoramento ou coleta de sementes para recuperação ambiental) pelo tamanho efetivo de variância de uma simples progê-

nie, é possível determinar o número de árvores necessárias para a coleta de sementes. Neste caso a coleta de sementes entre 49 (100/2,08) a 51 (100/1,99) árvores garantiria a retenção do tamanho efetivo alvo de 100 desde que o número de sementes de cada genitor tenda ao infinito.

Conservação genética *in situ*

A estimativa do tamanho efetivo de endogamia (178,4) foi menor do que o número senso (213), resultando na relação \hat{N}_e/n de 0,78. Ressalta-se, contudo, que embora o tamanho efetivo de endogamia seja menor do que o número senso ele indica que a população em estudo apresenta alto potencial genético para a conservação genética e manutenção dos níveis de diversidade genética por pelo menos 10 gerações ($\hat{N}_e \gg 50$). A menor representatividade genética dos indivíduos em relação ao tamanho senso da população foi compensada pelo grande tamanho da população.

Conseqüências da exploração

Os resultados da diversidade genética e do sistema de reprodução, associados às características demográficas da população estudada de *E. erythropappus* como alta densidade populacional, permitem supor que a mesma tem potencial para a exploração florestal e que, se a intensidade de exploração não for muito drástica, a população poderá aparentemente ser explorada de forma sustentada em termos genéticos. Contudo, são necessários estudos sobre a sustentabilidade volumétrica para determinar qual a intensidade e o tamanho dos ciclos de exploração e estudos genéticos baseados em modelagem e simulação de longo prazo para se fazer afirmações mais fortes sobre a sustentabilidade genética da exploração.

CONCLUSÃO

- A população apresenta altos níveis de diversidade genética, quando comparadas com outras espécies arbóreas tropicais;
- A reprodução na população estudada de *E. erythropappus* ocorre predominantemente por cruzamentos;
- A comparação de parâmetros de diversidade genética e sistema de reprodução antes e após a exploração indicam que a exploração alterou a estrutura genética da espécie, mas no sentido de aumentar os níveis de diversidade genética e favorecer a reprodução entre um maior número de indivíduos;

- Para conservação *ex situ*, início de um programa de melhoramento florestal e coleta de sementes para recuperação ambiental, a amostragem de sementes, em aproximadamente 50 indivíduos, seria suficiente para reter o tamanho efetivo de 100.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALDRICH, P.R.; HAMRICK, J.L. Reproductive dominance of pasture trees in a fragmented tropical forest mosaic. *Science*, Washington, v.281, p.103-105, 1998.
- ALFENAS, S.A. *Eletroforese de isoenzimas e proteínas afins: fundamentos e aplicações em plantas e microorganismos*. Viçosa: UFV, 1998. 574p.
- ALVES, R.M.; ARTERO, A.S.; SEBBENN, A.M.; FIGUEIRA, A. Mating system in natural population of *Theobroma grandiflorum* (Willd ex Spreng) Shumm. *Genetics and Molecular Biology*, Ribeirão Preto, v.26, n.3, p.373-379, 2003.
- BARREIRA, S. *Diversidade genética em população natural de *Eremanthus erythropappus* (DC.) MacLeish como base para o manejo florestal*. 2005. 61p. Tese (Doutorado) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2005.
- CARVALHO, P.E.R. *Espécies florestais brasileiras: recomendações silviculturais, potencialidades e uso da madeira*. Colombo: Embrapa Florestas, 1994. 640p.
- CLAYTON, J.; TRETIAK, D. Amine-citrate buffers for pH control in starch gel electrophoresis. *Journal Fisheries Research Board Canadian*, v.29, p.1169-1172, 1972.
- COCKERHAM, C.C. Variance of gene frequencies. *Evolution*, Lancaster, v.23, p.72-84, 1969.
- DAYANANDAN, S.; DOLE, J.; BAWA, K.; KESSELL, R. Population structure delineated with microsatellite markers in fragmented populations of a tropical tree, *Carapa guianensis* (Meliaceae). *Molecular Ecology*, London, v.8, p.1585-1592, 1999.
- DEGEN, B.; BANDOUE, E.; CARON, H. Limited pollen dispersal and biparental inbreeding in *Symphonia globulifera* in French Guiana. *Heredity*, London, v.93, p.585-591, 2004.

- DICK, C.W. Genetic rescue of remnant tropical trees by an alien pollinator. **Proceedings of the Royal Society of London B**, London, v.268, p.2391-2396, 2001.
- GUSSON, E.; SEBBENN, A.M.; KAGEYAMA, P.Y. Estudo da diversidade e estrutura genética espacial em duas populações de *Eschweilera ovata* para conservação genética. **Scientia Forestalis**, Piracicaba, n.67, p. 123-135, 2005a.
- HAMILTON, M.B. Tropical tree gene flow and seed dispersal. **Nature**, London, v.401, p.129-30, 1999.
- HARDY, O.; VEKEMANS, X. **SPAGeDI 1.1: a program for spatial pattern analysis of genetic diversity**. Version for Windows 95. Bruxelles, 2003. Disponível em: <http://www.ulb.ac.be/sciences/ecoevol/software.html>. Acesso em: 15 fevereiro 2004
- LEWIS, P.O.; ZAYKIN, D. **GDA - Genetic Data Analysis: version 1.1 for Windows 95/NT**. Storrs, 2002. Disponível em: <http://www.lewis.eeb.uconn.edu/lewishome/>. Acesso em: 15 fevereiro 2004.
- 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**, St. Louis, v.82, n.11, p.1420-1425, 1995.
- MORAES, M.L.T.; KAGEYAMA, P.Y.; SEBBENN, A.M. Correlated mating in dioecious tropical tree species, *Myracrodruon urundeuva* Fr. All. **Forest Genetics**, v.11, n.1, p.53-59, 2004.
- 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.; GUNATILLEKE, I.A.U.N.; BAWA, K.S. The effects of selective logging on inbreeding in *Shorea megistophylla* (Dipterocarpaceae) from Sri Lanka. **Conservation Biology**, Cambridge, v.8, p.997-1002, 1994.
- NASON, J.D.; HAMRICK, J.L. Reproductive and genetic consequences of forest fragmentation: two case studies of neotropical canopy trees. **Journal of Heredity**, Washington, v.88, p.264-276, 1997.
- OBAYASHI, K.; TSUMARA, Y.; IHARA-UNINO, T.; NIYYAMA, K.; TANOUCI, H.; SYYAMA, Y.; WASHITANI, I., LEE, C.; LEE, S.L.; MUHAMMAD, N. Genetic diversity and outcrossing rate between undisturbed and selective logged forest of *Shorea curtissi* using microsatellite DNA analysis. **International Journal of Plant Science**, Chicago, v.163, n.1, p.151-158, 2002.
- RAJORA, O.P.; PLUHAR, S.A. Genetic diversity impacts of forest fire, forest harvesting, and alternative reforestation practices in black spruce (*Picea mariana*). **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v.106, p.1203-1212, 2003.
- RIBEIRO, R.A.; LOVATO, M.B. Mating system in a neotropical tree species, *Senna multijuga* (Fabaceae). **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v.27, p.418-424, 2004.
- RITLAND, K. Correlated matings in the partial selfer *Mimulus guttatus*. **Evolution**, Lancaster, v.43, n.4, p.848-859, 1989.
- RITLAND, K. **Multilocus mating system program MLTR Version 3.1**. Vancouver: University of British Columbia, 2004. Disponível em: kritland@interchange.ubc.ca. Acesso em 15 março 2004.
- RITLAND, K.; JAIN, S. A model for the estimation of outcrossing rate and gene frequencies using independent loci. **Heredity**, London, v.47, p.35-52, 1981.
- SEBBENN, A.M. Número de árvores matrizes e conceitos genéticos na coleta de sementes para reflorestamentos com espécies nativas. **Revista do Instituto Florestal**, São Paulo, v.14, n.2, p.115-132, 2002.
- SEBBENN, A.M.; SEOANE, C.E.S.; KAGEYAMA, P.Y.; LACERDA, C.M.B. Estrutura genética em populações de *Tabebuia cassinoides*: implicações para o manejo florestal e a conservação genética. **Revista do Instituto Florestal**, São Paulo, v.13, n.2, p.93-113, 2001a.
- SEBBENN, A.M.; KAGEYAMA, P.Y.; ZANATTO, A.C.S. Estrutura genética de populações de Jequitibá-Rosa (*Cariniana legalis*) por caracteres quantitativos e isoenzimas. **Revista do Instituto Florestal**, São Paulo, v.13, n.2, p.121-134, 2001b.

- SEOANE, C.E.C.; SEBBENN, A.M.; KAGEYAMA, P.Y. Sistema reprodutivo em populações de *Esenbeckia leiocarpa*. *Revista do Instituto Florestal*, São Paulo, v.13, n.1, p.19-26, 2001.
- SWOFFORD, D.L.; SELANDER, R.B. **BIOSYS-1: a computer program for the analysis of allelic variation in population genetics and biochemical systematics**. Realese 1.7. Chicago: Illinois Natural History Survey, 1981. 43 p.
- TEIXEIRA, M.C.B.; NUNES, Y.R.F.; MAIA, K.M.P. ; RIBEIRO, R.N. Influência da luz na germinação de sementes de candeia (*Vanillosmopsis erythropappa* Schult. Bit). In: ENCONTRO REGIONAL DE BOTÂNICOS, 18, Belo Horizonte, 1996. *Anais...* Belo Horizonte: Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais, 1996. p.23-24.
- WEIR, B.S. **Genetic data analysis: 2- methods for discrete population genetic data**. Suderland: Sinauer, 1996. 445p.
- WHITE, G.M.; BOSHIER, D.H.; POWELL, W. Increased pollen flow counteracts fragmentation in tropical dry forest: an example from *Swietenia humilis* Zuccarini. *Proceedings of the National Academy of Science*, Palo Alto, v.99, p.2038-2042, 2002.
- WRIGHT, S. The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating. *Evolution*, Lancaster, v.19, p.395-420, 1965.
- YOUNG, A.G.; BOYLE, T.T. Forest fragmentation. In: YOUNG, A.G.; BOSHIER, D.; BOYLE, T.J. (Ed.) **Forest Conservation Genetics**. Oxford, CABI, 2000. p.123-133.
- YOUNG, A.G.; BOYLE, T.T.; BROWN, T. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plant. *Tree*, v.11, n.10, p.100-106, 1996.