

# CONSEQÜÊNCIAS GENÉTICAS DO EFEITO DE GARGALO EM POPULAÇÕES DE *Chorisia speciosa* St. Hil<sup>1</sup>

Lina Maria Farina Ingles de SOUZA<sup>2</sup>  
Paulo Yoshio KAGEYAMA<sup>3</sup>  
Alexandre Magno SEBBENN<sup>4</sup>

## RESUMO

A fragmentação de grandes extensões de florestas em pequenos remanescentes tem levado ao isolamento genético de populações. A redução drástica do número de indivíduos de uma espécie em um certo local é designado de gargalo genético, e contribui para alterações nas freqüências alélicas, perda e fixação de alelos, perda de variação genética e redução do potencial evolutivo. Para investigar possíveis alterações da deriva genética nos índices de diversidade genética, foram simulados diferentes tamanhos de gargalo em uma população natural de *Chorisia speciosa* na Estação Ecológica de Bauru. Os genótipos isoenzimáticos de 53 indivíduos adultos de *C. speciosa* foram revelados para seis sistemas enzimáticos. As análises dos resultados evidenciaram que não houve diferenças significativas nos índices de diversidade genética estimados para cada subpopulação criada. Os efeitos mais evidentes da deriva foram a perda, fixação e oscilações aleatórias de alelos raros.

Palavras-chave: *Chorisia speciosa*; aloenzima, efeito de gargalo; variação genética; deriva genética.

## 1 INTRODUÇÃO

A destruição de habitats e conseqüente fragmentação de populações naturais têm levado muitas espécies à perda de variabilidade genética, podendo reduzir a habilidade das populações em se adaptarem à futuras mudanças ambientais. As predições iniciais sobre as conseqüências genéticas da fragmentação de habitats enfocam o isolamento e o tamanho populacional reduzido (Young *et al.*, 1996). A fragmentação de habitats pode causar perda de variação genética por duas vias: i) a redução do tamanho populacional cria gargalos genéticos, dado que os indivíduos remanescentes contêm apenas uma pequena amostra do conjunto gênico original, e ii) como conseqüência, a pequena população remanescente,

## ABSTRACT

The fragmentation of large extension of forest in small remnants has isolated genetically local populations. The drastic reduction of the individual numbers of species in a given local is known as the bottleneck. This contributes to alteration in allelic frequency distribution in short time and losses of genetic variation in a long time, which reduces the species evolutionary potential. In order to evaluate possible alterations over genetic diversity indexes through genetic drift of several bottlenecks sizes were simulated in natural populations of *Chorisia speciosa* in Bauru Ecological Station. By the method of gel electrophoresis, the genotypes of 53 trees were drawn from six allozymes (nine loci), which were extracted from leave tissues. The results show no significant differences on indexes of genetic diversity estimates among subpopulations simulated. However, loss, fixation and frequency oscillations of rare alleles were observed, reflecting the bottleneck effect.

Key words: *Chorisia speciosa*; allozyme, bottleneck effect; genetic variation; genetic drift.

caso permaneça isolada por muitas gerações, terá contínua perda de alelos devido à deriva genética. O gargalo contribui para a perda de alelos, especialmente os raros, e isto é muito mais efetivo do que a perda de heterozigosidade (Barret & Kohn, 1991; Charlesworth & Charlesworth, 1987). Estes autores, com base no trabalho de Nei *et al.* (1975), salientam que a quantidade da redução da heterozigosidade média por loco não depende apenas do tamanho do gargalo, mas também da taxa de cruzamento e crescimento da população. Caso esta cresça rapidamente a redução da heterozigosidade é mínima, mesmo que o número de fundadores seja pequeno. Em contraste, a perda do número médio de alelos por loco é profundamente afetada pelo tamanho do gargalo.

(1) Aceito para publicação em fevereiro de 2003.

(2) R. Carlos de Campos, 282, Alemães, 13416-395, Piracicaba, SP, Brasil.

(3) ESALQ/USP, Av. Pádua Dias, 11, 13418-900, Piracicaba, SP, Brasil.

(4) Instituto Florestal, Caixa Postal 1322, 01059-970, São Paulo, SP, Brasil.

Quando as populações são pequenas e isoladas umas das outras, a deriva genética terá influência dominante na estrutura genética. Quando as populações tornam-se pequenas (menos de 100 indivíduos) por um período de tempo longo, os efeitos da amostragem são cumulativos e as freqüências gênicas podem sofrer grandes flutuações em diferentes gerações (Barret & Kohn, 1991; Ellstrand & Ellan, 1993; Young *et al.*, 1993).

Outra conseqüência do gargalo genético é o excesso de heterozigotos, geralmente apresentado por locos seletivamente neutros, quando o tamanho efetivo de uma população é reduzido (Cornuet & Luikart, 1996). Neste caso, a heterozigosidade computada de amostras de freqüências gênicas é maior do que a heterozigosidade esperada para o número de alelos encontrados na amostra, se a população estiver em equilíbrio de mutação. Este excesso persistirá por apenas um certo número de gerações, até que o novo equilíbrio seja restabelecido (Cornuet & Luikart, 1996).

Este trabalho teve como objetivo estudar as perdas genéticas decorrentes do efeito gargalo. Para tanto, identificou-se uma população natural de *Chorisia speciosa*, onde 53 indivíduos foram mapeados e analisados por eletroforese de isoenzimas; em seguida, foram criadas artificialmente subpopulações, simulando diferentes intensidades de corte e comparadas as estimativas dos parâmetros genéticos entre as populações artificiais e a população original.

## 2 MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1 A Espécie *Chorisia speciosa*

Foi adotada como espécie modelo *Chorisia speciosa* St. Hil (Bombacaceae) que se caracteriza por ocorrer naturalmente em baixa densidade, ser típica das florestas de planalto,

apresentar flores hermafroditas, polinização por animais e dispersão de sementes pelo vento (Lorenzi, 1992; Carvalho, 1994). Por não ter valor comercial, apenas uso ornamental, ocorre mesmo em fragmentos florestais pequenos. Em relação ao grupo ecológico, quanto à sucessão secundária, a espécie é considerada secundária tardia, possuindo crescimento rápido a moderado, se estabelece a pleno sol e tolera sombreamento no estágio de plântula (Carvalho, 1994). Suas populações abrangem principalmente as Florestas Mesófilas Semidecíduas nos Estados de São Paulo, Minas Gerais, Goiás, Mato Grosso do Sul, Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul. É encontrada também na Argentina (Nordeste) e Paraguai (Centro e Leste) (Lorenzi, 1991; Carvalho, 1994).

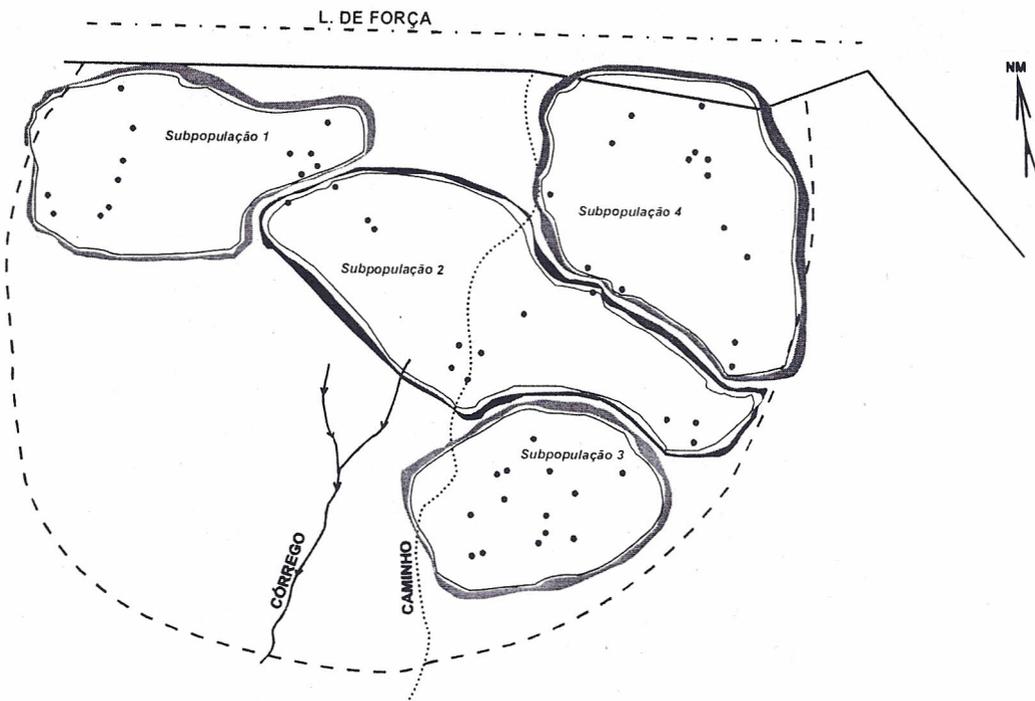
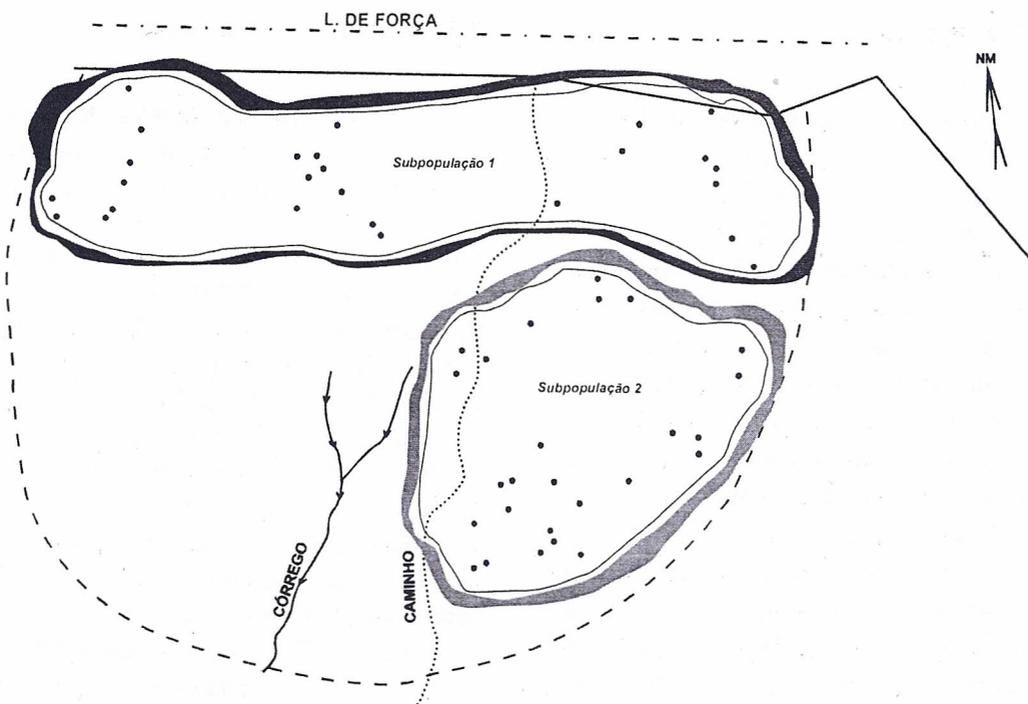
O estudo do efeito do gargalo genético ou da redução drástica no tamanho da população consistiu na simulação de diferentes categorias de tamanho populacional, como segue:

**Categoria I:** simulou-se o corte de 75% das árvores, em que o reagrupamento dos dados resultou em quatro subpopulações, cada uma com 13 ou 14 árvores, ou seja, cada subpopulação representa 25% da população original. Esta categoria foi denominada Fr-25%.

**Categoria II:** simulou-se o corte de 50% das árvores, os dados foram reagrupados formando-se duas subpopulações, com 26 e 27 árvores cada. Esta categoria foi denominada Fr-50%.

**Categoria III:** simulou-se o corte seletivo de árvores com DAP igual ou maior do que 60 cm. Esta categoria denominou-se Cs  $\geq$  60.

A distribuição espacial destas subpopulações artificiais pode ser observada nas FIGURAS 1, 2 e 3.

FIGURA 1 – Distribuição espacial das subpopulações de *C. speciosa* referente à categoria Fr-25%.FIGURA 2 – Distribuição espacial das subpopulações de *C. speciosa* referente à categoria Fr-50%.

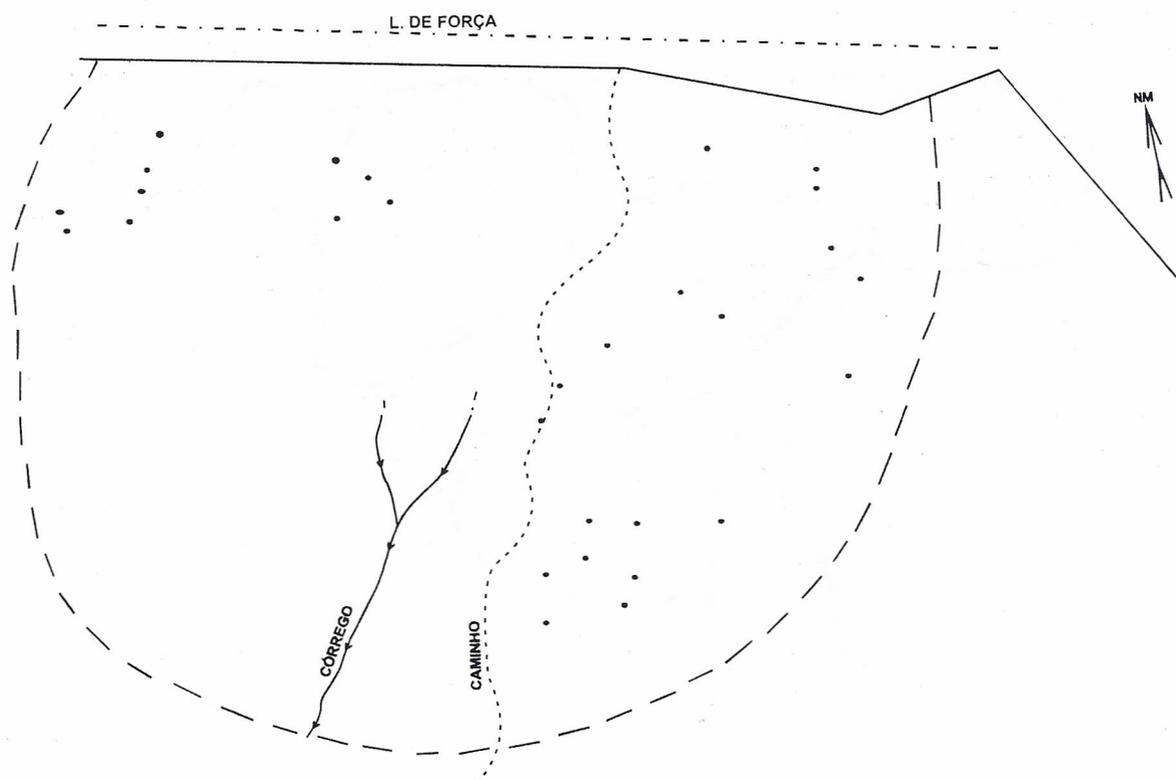


FIGURA 3 – Distribuição espacial das subpopulações de *C. speciosa* referente à categoria  $C_s \geq 60$ .

## 2.2 Local de Estudo

O estudo foi desenvolvido na Estação Ecológica de Bauru, pertencente ao Instituto Florestal, localizada nas coordenadas 22°19'S e 49°04'W e com área de 287,28 ha. A vegetação é caracterizada como Floresta Mesófila Semidescídua e encontra-se atualmente cercada por pastagens. O critério para seleção de tal área considerou o fato de ser uma unidade de conservação, protegida pelo Estado e que há mais de 30 anos não sofre qualquer modalidade de alteração. Em março de 1991 foram contadas as árvores da espécie que floresceram, o que permitiu conhecer o tamanho da população adulta reprodutiva, sendo identificados 92 indivíduos. Considerando este número, a densidade estimada para esta população seria de um indivíduo a cada dois hectares. Das 92 árvores da população, 53 tiveram folhas coletadas para análises de isoenzimas.

## 2.3 Análise de Isoenzimas

A partir de tecidos foliares saudáveis foram extraídas seis enzimas, absorvidas em papel de filtro e inseridas em gel de amido (12,5%) para eletroforese. A solução de extração utilizada consistiu em (para 100 ml de volume): 0,60 g fosfato de sódio bibásico pH 7,5 (0,034 M); 7 g de sacarose; 2,56 g de PVP-40; 50 mg de DTT (3 mM); 100 mg de DIECA (5,8 mM) e 0,2 ml de 2-mercaptoethanol (0,2%). A maceração foi feita com nitrogênio líquido. O tampão de gel e cuba utilizado foi citrato de morfolina, pH 6,1 (Alfenas, 1998). As enzimas utilizadas foram: leucina aminopeptidase (LAP - E.C.3.4.11.1); xiquimato desidrogenase (SKDH - E.C.1.1.1.25); malato desidrogenase (MDH - E.C.1.1.1.37); peroxidase (PO - E.C.1.11.1.7); fosfogluco isomerase (PGI - E.C.5.3.1.9); fosfoglucomutase (PGM - E.C.5.4.2.2). Os procedimentos eletroforéticos completos estão descritos em Souza (1997). Estas enzimas forneceram nove locos, sendo dois monomórficos e sete polimórficos.

## 2.4 Análise dos Dados

A diversidade genética foi medida pelos índices: número médio de alelos por loco ( $\hat{A}$ ), porcentagem de locos polimórficos ( $\hat{P}$ ), heterozigosidade observada ( $\hat{H}_o$ ) e heterozigosidade esperada em Equilíbrio de Hardy-Weinberg ( $\hat{H}_c$ ) e índice de fixação intrapopulacional ( $\hat{F}$ ). Também foram estimadas as freqüências alélicas nas populações. As estimativas dos índices de diversidade e as freqüências alélicas foram obtidas com o auxílio do programa BIOSYS (Swofford & Selander, 1989). O índice de fixação médio dentro das subpopulações ( $\hat{f}$ ) e para o conjunto total das subpopulações ( $\hat{F}$ ), bem como a distribuição da

diversidade genética entre subpopulações ( $\hat{\theta}_p$ ) foram estimados com base em Weir (1996), utilizando o programa GDA de Lewis & Zaykin (1999). O programa também estimou a significância dos valores médios dos índices de fixação ( $\hat{f}$  e  $\hat{F}$ ) e do coeficiente de coancestria ( $\hat{\theta}_p$ ), por reamostragem *bootstrap*.

## 3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

Os índices de diversidade genética estimados para as três categorias de gargalo genético são Fr-25%, Fr-50% e Cs  $\geq$  60, conforme descrito no item 2.4 (TABELA 1). Os valores entre parênteses correspondem aos desvios padrões.

TABELA 1 – Tamanho da amostra ( $n$ ), número médio de alelos por loco ( $\hat{A}$ ), porcentagem de locos polimórficos a 95% de probabilidade ( $\hat{P}$ ), heterozigosidade observada ( $\hat{H}_o$ ), heterozigosidade esperada ( $\hat{H}_c$ ), número total de alelos ( $na$ ) e índice de fixação ( $\hat{F}$ ), para população (PO) e subpopulações fragmentadas (Subp.), em *C. speciosa*.

	PO	Fr-25%				Fr-50%		Cs $\geq$ 60
		Subp.-1	Subp.-2	Subp.-3	Subp.-4	Subp.-5	Subp.-6	Subp.-7
$n$	52	13	13	14	13	26	27	29
$\hat{A}$	2,22 (0,32)	1,78 (0,32)	2,22 (0,32)	2,00 (0,29)	2,11 (0,31)	2,22 (0,32)	2,22 (0,32)	2,11 (0,31)
$\hat{P}$	77,78	55,56	77,78	77,78	77,78	77,78	77,78	77,78
$\hat{H}_o$	0,244 (0,068)	0,226 (0,103)	0,263 (0,070)	0,243 (0,061)	0,240 (0,079)	0,253 (0,070)	0,248 (0,066)	0,236 (0,067)
$\hat{H}_c$	0,284 (0,074)	0,227 (0,093)	0,321 (0,076)	0,265 (0,075)	0,296 (0,070)	0,278 (0,070)	0,294 (0,074)	0,294 (0,075)
$na$	20	16	20	18	19	19	20	19
$\hat{F}$	0,140*	0,003 <sup>ns</sup>	0,188 <sup>ns</sup>	0,087 <sup>ns</sup>	0,199 <sup>ns</sup>	0,089 <sup>ns</sup>	0,156 <sup>ns</sup>	0,197 <sup>ns</sup>

(\*)  $P < 0,05$ .

( ) Desvio padrão.

(ns) Não significativo.

Não foram detectadas diferenças significativas entre os valores estimados entre as subpopulações fragmentadas, a julgar pelo desvio padrão das estimativas. A grande magnitude dos erros está associada ao pequeno tamanho amostral; aparentemente a Subp.-1 mostrou os menores valores para os índices  $\hat{A}$  (1,78),  $\hat{P}$  (55,6%),  $\hat{H}_o$  (0,226) e  $\hat{H}_c$  (0,227), sugerindo que esta subpopulação deve comportar menores níveis de diversidade genética comparada às outras. Em contraste, a Subp.-2 apresentou os maiores valores de  $\hat{H}_o$  e  $\hat{H}_c$ , respectivamente: 0,263; 0,321 e manteve os 20 alelos observados na PO, indicando que este remanescente conservou a diversidade genética original.

O índice de fixação ( $\hat{F}$ ) flutuou entre as diferentes categorias de gargalo, porém, apenas a população original apresentou endogamia significativa. A ausência de significância para os altos valores de  $\hat{F}$  na Subp.-2, Subp.-4, Subp.-6 e Subp.-7, provavelmente, esteja associada ao pequeno tamanho amostral (< 30 indivíduos). Por outro lado, em uma situação real, seria esperado o aumento da endogamia com o passar das gerações, devido ao acúmulo de endogamia entre diferentes gerações e aumento do parentesco interno nas subpopulações, ainda mais considerando que *C. speciosa* pode apresentar sobreposição de gerações, devido à sua natureza perene.

Os índices de diversidade estimados para todas as subpopulações refletiram pouco as perdas genéticas comparadas à população original (PO). Segundo Futuyma (1992) e Barret & Kohn (1991), a perda efetiva de alelos concentra-se naqueles de caráter mais raro e que contribuem com pouco peso para estimar as heterozigosidades. Por exemplo, considere um caso hipotético de um loco qualquer com três alelos em duas populações. Na primeira, suponha que existem três alelos, sendo dois comuns com frequência de 0,5 e 0,45 e um raro com frequência igual a 0,05. Neste caso a heterozigosidade esperada em condições de Equilíbrio de Hardy-Weinberg seria igual a 0,545 [ $H_c = 1 - (0,5^2 + 0,45^2 + 0,05^2)$ ]. Na segunda, suponha que o alelo raro foi perdido e os demais têm frequência similar, por exemplo, 0,5.

Neste caso a heterozigosidade esperada seria igual a 0,500 [ $\hat{H}_c = 1 - (0,5^2 + 0,5^2)$ ]. Verifica-se assim, que a perda do alelo raro contribuiu pouco para a estimativa da heterozigosidade esperada, confirmando as previsões teóricas. Por sua vez, Maruyama & Fuerst (1985) afirmam que as populações que sofrem restrição repentina de seu tamanho populacional, apresentam perda de alelos raros mais rapidamente que a perda da heterozigosidade.

Para melhor caracterizar a diferença entre as populações, foi construída a TABELA 2, que fornece as frequências alélicas, número de alelos perdidos e locos fixados para cada subpopulação, para as três categorias, conforme descrito no item 2.4. Os alelos comuns sofreram pequenas oscilações em suas frequências entre as diferentes subpopulações. As maiores oscilações de frequências alélicas são observadas para os alelos de baixa frequência, por exemplo, alelo 2 no loco Skdh-1, alelo 4 no loco Pgi-1, alelo 3 no loco Pgm-1. Isto indica uma maior susceptibilidade à perda destes tipos de alelos. Foram perdidos alelos em todas as subpopulações simuladas, exceto nas Subp.-2 e Subp.-6. Nas subpopulações: Subp.-1, Subp.-3 e Subp.-4 perderam-se respectivamente quatro, dois e três alelos; na Subp.-5 e na Subp.-7 perdeu-se um alelo. Os alelos perdidos pertencem a classe de alelos raros (Mdh-3, alelo 3) ou medianamente raros (Skdh-1, alelo 2). Estudos em espécies arbóreas, avaliando alterações nas frequências alélicas por intervenção antrópica, também têm detectado a perda de alelos com a restrição nos tamanhos populacionais. Mori (1993), estudando diferentes intensidades de seleção em clones de *Eucalyptus grandis*, observou a perda de alelos de frequência inferior a 5%, quando a intensidade de seleção era de 40% e de alelos com frequência inferior a 17%, quando a intensidade de seleção utilizada era de 17%. Hamrick (1991), comparando 16 populações naturais de *Pinus taeda* com 2 pomares de sementes melhoradas, observou a perda de aproximadamente 40% dos alelos raros com a seleção. Sebbenn *et al.* (2000), estudando os efeitos do manejo em populações de *Tabebuia cassinoides*, observaram que a redução no tamanho populacional levava a perda de alelos raros (< 5%). Tais resultados mostram que a perda de alelos de baixa frequência é tanto maior quanto maior for a redução do tamanho populacional.

TABELA 2 – Frequências alélicas, número de alelos perdidos e número de alelos fixados nas populações de *C. speciosa* agrupadas em 3 categorias de fragmentação (Fr).

Loco	Alelo	PO	Fr - 25%				Fr - 50%		Cs $\geq$ 60
			Subp.-1	Subp.-2	Subp.-3	Subp.-4	Subp.-5	Subp.-6	Subp.-7
Skdh-1	1	0,845	1,000	0,750	0,909	0,727	0,795	0,900	0,761
	2	0,155	–	0,250	0,091	0,273	0,200	0,100	0,239
Pgi-1	1	0,490	0,462	0,500	0,462	0,550	0,500	0,480	0,538
	2	0,281	0,231	0,292	0,346	0,250	0,239	0,320	0,250
	3	0,156	0,154	0,167	0,154	0,150	0,152	0,160	0,135
	4	0,073	0,154	0,042	0,038	0,050	0,109	0,040	0,077
Pgm-1	1	0,837	0,923	0,708	0,893	0,808	0,846	0,827	0,804
	2	0,096	0,077	0,167	0,107	0,038	0,058	0,135	0,107
	3	0,067	–	0,125	–	0,154	0,096	0,038	0,089
Mdh-3	1	0,872	0,917	0,885	0,857	0,813	0,875	0,870	0,904
	2	0,117	0,083	0,077	0,143	0,188	0,125	0,111	0,060
	3	0,011	–	0,038	–	–	–	0,019	–
Per-1	1	0,660	0,538	0,542	0,731	0,833	0,740	0,580	0,635
	2	0,340	0,462	0,458	0,269	0,167	0,260	0,420	0,365
Per-2	1	0,429	0,583	0,250	0,542	0,346	0,440	0,417	0,420
	2	0,571	0,417	0,750	0,458	0,654	0,560	0,583	0,580
Lap-1	1	0,091	–	0,125	0,083	0,100	0,100	0,083	0,118
	2	0,909	1,000	0,875	0,917	0,900	0,900	0,917	0,882
Alelos perdidos			4	0	2	1	1	0	1
Alelos fixados			2	0	0	0	0	0	0

Essa perda poderia ser entendida como significativa, quando se constata que em uma das subpopulações perdeu-se 20% dos alelos (Subp.-1). A perda drástica de variação genética também pode ser evidenciada na fixação de locos. Observa-se que na Subp.-1 dois locos tiveram seus alelos fixados (Skdh-1 e Lap-1), além daqueles já fixados na população original (Mdh-1 e Mdh-2). Nei *et al.* (1975) discutem que a quantidade de perda de

heterozigosidade devido ao efeito de gargalo depende não somente do tamanho do gargalo, mas também das taxas de crescimento populacional após este evento, enquanto a perda de alelos depende largamente do tamanho do gargalo. Os dados de *C. speciosa* mostram que as maiores perdas de alelos ocorreram quando se eliminou 75% da população, ou seja, quando a população foi drasticamente reduzida, em concordância com as predições teóricas.

A estimativa do índice de fixação para o total das subpopulações ( $\hat{F}$ ) confirma o valor do índice de fixação da população (TABELA 3), em torno de 0,140. As diferenças encontradas devem-se às aproximações intrínsecas no cálculo de cada categoria. A subdivisão não provocou diferença significativa entre as subpopulações para as duas categorias de fragmentação ( $\hat{\theta}_p$ ). A redução no tamanho populacional levou à perda de alelos de baixa frequência, e como estes contribuem pouco para a medida de divergência

genética entre subpopulações, a deriva genética não teve expressão nesta estimativa. Contudo, a maior divergência genética entre subpopulações foi observada quando a população foi fragmentada em 25% ( $\hat{\theta}_p = 0,014$ ), mostrando que a redução de 1/4 do tamanho populacional causou divergência entre populações por deriva genética. Quando a população foi fragmentada em 50% o índice  $\hat{\theta}_p$  assumiu valor negativo, demonstrando ausência de diferenciação entre subpopulações.

TABELA 3 – Índice de fixação para a média das subpopulações ( $\hat{f}$ ), total das subpopulações ( $\hat{F}$ ) e divergência genética entre subpopulações ( $\hat{\theta}_p$ ) de *C. speciosa* agrupadas em duas categorias de fragmentação.

Locos	Fr-25%			Fr-50%		
	$\hat{f}$	$\hat{F}$	$\hat{\theta}_p$	$\hat{f}$	$\hat{F}$	$\hat{\theta}_p$
Skdh-1	-0,057	0,030	0,083	-0,008	-0,027	-0,019
Pgi-1	0,011	-0,020	-0,032	-0,032	-0,051	-0,018
Pgm-1	0,122	0,141	0,021	0,347	0,335	-0,018
Mdh-3	-0,107	-0,128	-0,020	-0,083	-0,083	0,005
Per-1	0,178	0,216	0,046	0,189	0,191	0,002
Per-2	0,405	0,431	0,044	0,405	0,388	-0,028
Lap-1	0,311	0,270	-0,059	0,542	0,519	-0,049
Média	0,130*	0,143*	-0,014 <sup>ns</sup>	0,178*	0,164*	-0,017*

(\*)  $P < 0,05$ .

(ns) Não significativo pelo teste de qui-quadrado.

#### 4 CONCLUSÕES

1. A simulação de diferentes tamanhos de gargalo genético em população de *Chorisia speciosa* mostrou perda, fixação e oscilação nas frequências de alelos raros.
2. A simulação de diferentes tamanhos de gargalo teve pouco efeito na medida de divergência genética entre subpopulações, sugerindo que a perda de alelos raros tem pouco efeito na diferenciação entre subpopulações.
3. A perda de alelos raros por deriva genética não se refletiu nos índices, porcentagem de locos polimórficos, heterozigosidade observada e heterozigosidade esperada em Equilíbrio de Hardy-Weinberg.

#### REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALFENAS, A. C. **Eletroforese de isoenzimas e proteínas afins**: fundamentos e aplicações em plantas e microrganismos. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa, 1998. 574 p.
- BARRET, S. C. H.; KOHN, J. R. Genetic and evolutionary consequences of small population size in plants: implications for conservation. In: FALK, D. A.; HOLSINGER, K. E. (Ed.). **Genetics and conservation of rare plants**. Oxford: Oxford University Press, 1991. p. 3-30.
- CARVALHO, P. E. R. **Espécies florestais brasileiras: recomendações silviculturais, potencialidades e uso da madeira**. Colombo: EMBRAPA/CNPQ; Brasília, DF: EMBRAPA-SPI, 1994. 640 p.

CAVASSAN, O. **Levantamento fitossociológico da vegetação arbórea da mata da Reserva Estadual de Bauru utilizando o método dos Quadrantes**. 1982. 102 f. Dissertação (Mestrado em Ciências) - Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.

CHARLESWORTH, D.; CHARLESWORTH, B. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. **Annu. Rev. Ecol. Syst.**, Davis, v. 18, p. 237-68, 1987.

CORNUET, J. M.; LUIKART, G. Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data. **Genetics**, Baltimore, n. 144, p. 2001-2014, 1996.

ELLSTRAND, N. C.; ELLAN, D. R. Population genetic consequences of small population size: implication for plant conservation. **Annu. Rev. Ecol. Syst.**, Davis, v. 24, p. 217-42, 1993.

FUTUYMA, D. J. **Biologia evolutiva**. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética, 1992. 631 p.

HAMRICK, J. L. Allozyme diversity of natural stands versus seed orchard Loblolly Pine. In: TWENTY THIRD MEETING AND ACTIVITY REPORTS OF THE CANADIAN TREE IMPROVEMENT ASSOCIATION, 1991, Ottawa. **Proceedings...** 21 p.

SOUZA, L. M. I. **Estrutura genética de populações naturais de *Chorisia speciosa* St Hil. em fragmentos florestais na região de Bauru (SP) - Brasil**. 1997. 84 f. Dissertação (Mestrado em Ciências) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba.

LEWIS, P. O.; ZAYKIN, D. **Genetic date analysis**: computer program for the analysis of allelic date. Ver. 1.0 for Windows 3.1. Albuquerque: University of New Mexico. Disponível em: <<http://alleyn.eeb.uconn.edu/gda/>>. Acesso em: 15 ago. 1999.

LORENZI, H. **Árvores brasileiras**: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Nova Odessa: Plantarum, 1992. 352 p.

MARUYAMA, T.; FUERST, P. A. Population bottlenecks and nonequilibrium models in population genetics. II number of alleles in a small population that was formed by a recent bottleneck. **Genetics**, Baltimore, v. 111, p. 675-689, 1985.

MORI, E. S. **Variabilidade genética isoenzimática em uma população de *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden submetida a diferentes intensidades de seleção**. 1993. 118 f. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba.

NEI, M.; MARUYAMA, T.; CHAKRABORTY, R. The bottleneck effect and genetic variability in population. **Evolution**, Lawrence, v. 29, p. 1-10, 1975.

SEBBENN, A. M. *et al.* Efeitos do manejo florestal sobre a estrutura genética de Caixeta - *Tabebuia cassinoides*, no Vale do Ribeira. SP. **Scientia Forestalis**, Piracicaba, n. 58, p. 127-143, 2000.

SWOFFORD, D. L.; SELANDER, R. B. BIOSYS-1. A FORTRAN computer program for the analysis of allelic variation in population genetics and biochemical systematics. **Journal of Heredity**, Cary, v. 72, p. 282-283, 1989.

WEIR, B. S. **Genetic data analysis II. Methods for discrete population genetic data**. Sunderland: North Caroline State University, Sinauer Associates, 1996. 445 p.

YOUNG, A.; BOYLE, T.; BROWN, A. D. H. The population genetics consequences of habitat fragmentation for plants. **Tree**, Victoria, v. 11, n. 10, p. 413-18, 1996.

YOUNG, A. G.; MERRIAN, H. G.; WARWICK, S. I. The effects of forest fragmentation on genetic variation in *Acer saccharum* Marsh. (sugar maple) population. **Heredity**, Oxford, n. 71, p. 277-289, 1993.