

Sistema de reprodução em nove populações de
Mimosa scabrella Bentham (Leguminosaceae)Mating system in nine *Mimosa scabrella*
Bentham population (Leguminosaceae)Graciela da Rocha Sobierajski¹, Paulo Yoshio Kageyama², Alexandre Magno Sebbenn³**Resumo**

O sistema de reprodução de nove populações de *Mimosa scabrella* das florestas subtropicais do Brasil foi investigado por análise de isoenzimas, usando o modelo misto de reprodução e o modelo de cruzamentos correlacionados. Em geral, o índice de fixação estimado nas árvores maternas ($0 \leq \hat{F}_m \leq 0,040$) foi menor do que o obtido nas progênies ($-0,022 \leq \hat{F}_p \leq 0,154$), sugerindo seleção contra homozigotos durante o crescimento das plântulas até a fase reprodutiva. Desvios do modelo misto de reprodução ficaram evidentes nas diferenças entre as freqüências alélicas dos óvulos e do pólen. A espécie foi determinada por ser predominantemente de cruzamento ($0,859 \leq \hat{f}_m \leq 1,000$). As diferenças entre a taxa unilocus e multilocus de cruzamento foram positivas e significativas ($0,012 \leq \hat{f}_m - \hat{f}_s \leq 0,105$) indicando endogamia biparental e provável estrutura genética espacial nas populações. A correlação de autofecundação foi baixa, mas significativa nas populações ($0,013 \leq \hat{r}_s \leq 0,310$), sugerindo possível variação na auto-incompatibilidade entre árvores. A correlação de paternidade observada entre populações foi alta e significativa ($0,153 \leq \hat{r}_p \leq 0,694$), indicando alta proporção de irmãos-completos dentro das progênies. As estimativas do coeficiente de coancestria dentro de progênies ($0,145 \leq \hat{\theta}_{xy} \leq 0,220$) foram maiores do que as esperadas em progênies de meios-irmãos (0,125). A estimativa do tamanho efetivo de variância médio das progênies ($2,27 \leq \hat{N}_{e(v)} \leq 3,46$) foi menor do que o esperado em uma população idealizada ($\hat{N}_{e(v)} = 4$), indicando fortes desvios de cruzamentos aleatórios.

Palavras-Chave: Isoenzimas, Endogamia, Coancestria, Sistema misto de reprodução**Abstract**

The mating system in nine *Mimosa scabrella* populations from Brazilian subtropical forest was investigated by allozyme analysis using the multi-locus mixed-mating system and correlated mating models. In general, the fixation index estimates in mother trees ($0 \leq \hat{F}_m \leq 0,040$) was lower than obtained for progeny arrays ($-0,022 \leq \hat{F}_p \leq 0,154$) suggesting selection against selfing progenies at the seed developing stage until the reproductive age. Deviations from the mixed-mating model were detected from differences in pollen and ovule allele frequencies. The species was found to be predominantly outcrossed ($0,859 \leq \hat{f}_m \leq 1,000$). Differences between multiloci and uniloci were positives and significant ($0,012 \leq \hat{f}_m - \hat{f}_s \leq 0,105$) indicating biparental inbreeding and probably spatial genetic structure in the populations. Correlation of selfing was lower, but significant for populations ($0,013 \leq \hat{r}_s \leq 0,310$), suggesting possible variation in auto-incompatibility among trees. High and significant estimates of paternity correlation were observed among populations ($0,153 \leq \hat{r}_p \leq 0,694$), indicating high proportion of full-sibs within families. The estimates of coancestry coefficient within families ($0,145 \leq \hat{\theta}_{xy} \leq 0,220$) were larger than that expected for half-sibs (0,125). The variance effective population size estimates ($2,27 \leq \hat{N}_{e(v)} \leq 3,46$) were lower than the expected in an idealized population ($\hat{N}_{e(v)} = 4$) indicating strong deviations of random matings.

Keywords: Isozymes, Inbreeding, Coancestry, Mixed mating system**INTRODUÇÃO**

Mimosa scabrella Bentham (Leguminosae - Mimosoideae) ou bracatinga é uma espécie arbórea subtropical brasileira que ocorre naturalmente entre as latitudes de 21°30' S (Coronel

Pacheco, MG) a 29°40' S (RS), abrangendo os Estados de Minas Gerais (sul), Rio de Janeiro, São Paulo (leste e sul), Paraná (sul e centro sul), Santa Catarina e Rio Grande do Sul (nordeste), em altitudes preferencialmente entre 400 m a 1.000 m (CARVALHO, 1994). Sua freqüên-

¹Pesquisadora do Centro Avançado de Pesquisa Tecnológica do Agronegócio de Frutas – Instituto Agrônomo de Campinas – Caixa Postal 11 - Jundiá, SP – 13214-820 – E-mail: sobierajski@iac.sp.gov.br

²Professor 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

³Pesquisador do Instituto Florestal de São Paulo – Caixa Postal 1322 – São Paulo, SP – 01059-970 - E-mail: amsebbenn@bol.com.br

cia é descontínua, tornando-se, às vezes, muito abundante, especialmente nas florestas de araucária semi-devastadas e nas condições de vegetação secundária (REITZ *et al.*, 1978). Suas flores são polinizadas principalmente por abelhas do tipo *Apis* e *Trigona* e tem suas sementes dispersas por autocoria. A espécie tem diversos usos, como: lenha, madeira serrada e como planta apícola (CARVALHO, 1994).

O sistema de reprodução é afetado por diversos fatores externos às plantas, tais como: vetores e comportamento de polinização; e, dentro de plantas, por fatores tais como: fenologia e alocação de recursos dentro de frutos (MILLAR *et al.*, 2000). A auto-incompatibilidade, outro mecanismo interno de origem genética, também afeta o sistema de reprodução de plantas. Esses fatores podem gerar variações na taxa de cruzamento e correlação de paternidade entre frutos dentro de plantas, entre plantas dentro de populações e entre populações. O conhecimento da variação no sistema de reprodução em populações de uma espécie é de fundamental importância para o delineamento de estratégias para a conservação e o melhoramento genético (OHASHI *et al.*, 1992), visto que permite a aplicação de métodos amostrais mais efetivos e o uso de modelos matemáticos mais realistas no estudo da herança quantitativa de caracteres de interesse econômico (SEBBENN, 2001).

Espécies arbóreas tropicais geralmente apresentam sistema misto de reprodução, com predomínio de cruzamentos. Segundo Sebbenn (2001) a taxa de cruzamento média em espécies arbóreas folhosas é geralmente alta (0,880), embora parte dos cruzamentos ocorra de forma não aleatória, mas sim entre árvores aparentadas (cruzamentos endogâmicos) e de forma sistemática entre mesmas árvores (cruzamentos biparentais), gerando progênies compostas por misturas de irmãos de autofecundação, irmãos-completos e meios-irmãos (SEBBENN, 2002; 2003). Por isso, o coeficiente de coancestria entre plantas dentro de progênies é esperado ser

maior do que o predito em populações panmíticas (populações de cruzamentos aleatórios). Conseqüentemente, o tamanho efetivo de variância, que mede a representatividade genética na geração das progênies, é menor do que o esperado em uma população idealizada (população infinita de cruzamento aleatório, com gerações discretas, sem endogamia e sem coancestria na geração parental, e sem seleção e mutação), de forma que maior tamanho amostral será necessário para reter a diversidade genética dessas populações para fins de melhoramento, conservação e coleta de sementes para recuperação de áreas degradadas (SEBBENN, 2002; 2003).

O objetivo deste trabalho foi estudar o sistema de reprodução de nove populações de *M. scabrella* usando sete loci isoenzimáticos e o modelo misto de reprodução e de cruzamentos correlacionados.

MATERIAL E MÉTODOS

Amostragem

O estudo do sistema de reprodução de *M. scabrella* foi realizado com material amostrado em um teste de populações e progênies instalado em maio de 2003 na Estação Experimental de Itatinga (ESALQ/USP). O teste abrangia nove populações das regiões sudeste e sul do Brasil (Figura 1), sendo oito naturais e uma comercial. Cada população foi constituída por 10 a 20 progênies, sendo que para o estudo do sistema de reprodução foram amostrados tecidos foliares de sete a 12 progênies por população (Tabela 1). O número de plantas amostrado por progênie variou entre três e oito. Ressalta-se que o número de progênies e plantas por progênies usado na amostragem encontra-se aquém do ideal, que é de pelo menos 200 plantas por população (RITLAND, 2002). Contudo, optou-se por uma amostragem mínima de cada população, a fim de se obter um perfil preliminar do comportamento dos parâmetros do sistema de reprodução em populações de *M. scabrella*.

Tabela 1. Número de progênies no ensaio e de plantas amostradas por população de *M. scabrella*, para o estudo do sistema de reprodução. (Number of progeny in the trials and sampled per *M. scabrella* populations, for mating system study)

Populações	Número de progênies	Número de progênies para análise de isoenzimas	Total de plantas amostradas
Itararé – SP	20	10	42
Pirai do Sul – PR	19	7	47
Mandirituba – PR	20	12	41
Lapa – PR	20	9	34
Honório Serpa – PR	20	11	39
Turvo – PR	20	12	44
Caçador – SC	20	9	46
Ituporanga – SC (nativa)	10	10	50
Ituporanga – SC (comercial)	19	9	41

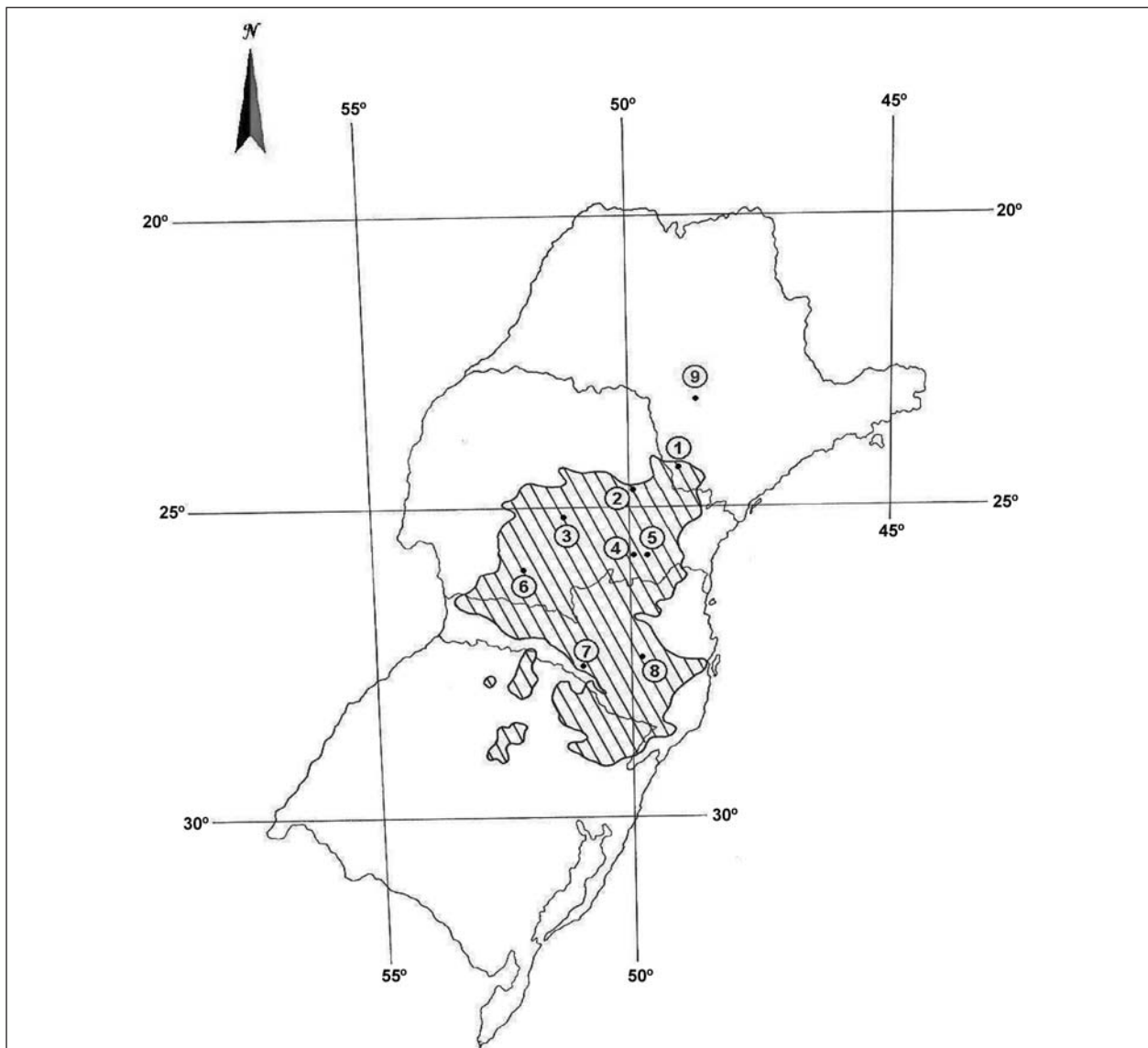


Figura 1. Mapa com a distribuição geográfica da espécie *M. scabrella* (ROTTA e OLIVEIRA, 1981), localização das populações e área de estudo (1. Itararé, SP; 2. Pirai do Sul, PR; 3. Turvo, PR; 4. Lapa, PR; 5. Mandirituba, PR; 6. Honório Serpa, PR; 7. Caçador, SC; 8. Ituporanga, SC; 9. Estação Experimental de Itatinga ESALQ/USP). (Geographic natural range of *M. scabrella* species (ROTTA e OLIVEIRA, 1981), as well the location of studied populations).

Sistemas isoenzimáticos

O protocolo de extração e revelação das isoenzimas foi desenvolvido com base em Alfenas (1998). Para a extração das isoenzimas de tecidos foliares utilizou-se o tampão de extração número um, citado em Alfenas (1998). Para definição dos sistemas isoenzimáticos foram testados três sistemas de tampão gel-eletródo (Morfolina Citrato, Lítio Borato, e Tris Citrato), e 17 sistemas isoenzimáticos. As reações isoenzimáticas foram baseadas em Alfenas (1998).

Análise estatística

O sistema de reprodução de *M. scabrella* foi caracterizado para cada população e para o conjunto das populações, usando os modelos misto de reprodução (RITLAND e JAIN, 1981) e de cruzamentos correlacionados (RITLAND,

1989), utilizando o programa "Multiloci MLTR" (RITLAND, 1997). Os parâmetros estimados dos modelos foram: freqüências alélicas do pólen e dos óvulos, índice de fixação nas árvores maternas (\hat{F}_m) e nas progênies (\hat{F}_p), taxa de cruzamento multilocus (\hat{t}_m), taxa média de cruzamento unilocus (\hat{t}_s), taxa de cruzamento entre parentes ($\hat{t}_m - \hat{t}_s$) correlação de autofecundação (\hat{r}_s) e correlação de paternidade (\hat{r}_p).

O teste de cruzamentos aleatórios foi avaliado comparando a freqüência alélica do pólen e dos óvulos, com base em seu intervalo de confiança a 95% de probabilidade, estimado do erro padrão (σ_p/\sqrt{n}) da média das freqüências do pólen e óvulo por, $IC_{95\%} = 1,96 \sigma_p/\sqrt{n}$, em que σ_p é o desvio padrão da freqüência alélica do pólen e, n é o número de progênies amostradas por população.

Para avaliar a hipótese de segregação independente entre loci de cada população foi usada a medida de desequilíbrio de ligação de Burrows (Δ_{ii}) (WEIR, 1996), estimada através do programa GDA (LEWIS e ZAYKIN, 1999). A medida Δ_{ii} é a mais indicada em espécies onde existe a possibilidade dos gametas terem sido unidos de forma não aleatória (WEIR e COCKERHAM, 1984). A hipótese $H_0: \Delta_{ii} = 0$ foi testada com o teste de qui-quadrado (χ^2) proposto por Weir (1996).

O coeficiente de coancestria entre plantas dentro de progênies ($\hat{\theta}_{xy}$) foi estimado pelo coeficiente de correlação de parentesco (\hat{r}_{xy}) dentro de progênies, conforme derivação de Ritland (1989):

$$\hat{r}_{xy} = 0,25 (1 + \hat{F}_m) [4\hat{s} + (\hat{t}_m + \hat{s}\hat{t}_m\hat{r}_s) (1 + \hat{r}_p)]$$

em que, \hat{F}_m é o coeficiente de endogamia na geração parental, e \hat{s} é a estimativa da taxa de autofecundação ($1 - \hat{t}_m$). Assumindo ausência de parentesco e endogamia na geração parental, o coeficiente de coancestria pode ser estimado através do coeficiente de parentesco:

$$\hat{\theta}_{xy} = \hat{r}_{xy}/2$$

O índice de fixação médio nas progênies (\hat{F}_p) foi estimado com base na fórmula proposta por Weir (1996):

$$\hat{F}_p = \frac{(\hat{H}_e - \hat{H}_o) + 1/2n \hat{H}_o}{\hat{H}_e - 1/2n \hat{H}_o}$$

onde \hat{H}_e é a estimativa da heterozigosidade esperada, e \hat{H}_o é a estimativa da heterozigosidade observada.

Para verificar se o valor médio de \hat{F}_p era diferente de zero, estimou-se o intervalo de confiança a 95% de probabilidade por reamostragem *bootstrap*, utilizando-se 10.000 reamostragens sobre os loci, usando-se o programa GDA (LEWIS e ZAYKIN, 1999). Adicionalmente, estimou-se o coeficiente de endogamia esperado pela autofecundação (\hat{F}_s) e pelo cruzamento entre aparentados ($\hat{F}_{i_m i_s}$):

$$\hat{F}_s = 0,5 \hat{s} (1 + \hat{F}_m)$$

$$\hat{F}_{i_m i_s} = \hat{F}_p - \hat{F}_s$$

O tamanho efetivo de variância médio das progênies foi estimado baseado em Cockerham (1969), assumindo progênies de tamanho infinito:

$$\hat{N}_{e(v)} = 0,5/\hat{\theta}_{xy}$$

A proporção de progênies de autofecundação (\hat{P}_{IA}), irmãos-completos (\hat{P}_{IC}) e meios-irmãos (\hat{P}_{MI}) foi calculada para cada população, respectivamente por: $\hat{P}_{IA} = \hat{s}$; $\hat{P}_{IC} = \hat{t}_m \hat{r}_p$ e $\hat{P}_{MI} = \hat{t}_m (1 - \hat{r}_p)$ (SEBBENN, 2002).

RESULTADOS

As enzimas que apresentaram melhor atividade de resolução e permitiram a interpretação foram: Fosfogluco Isomerase (PGI-EC 5.3.1.9), Glucose-6-Fosfato Desidrogenase (G6PDH-EC 1.1.1.49), Leucina Aminopeptidase (LAP-EC 3.4.11.1), Malato Desidrogenase (MDH-EC 1.1.1.37), Isocitrato Desidrogenase (IDH-EC 1.1.1.42), Menadiona Redutase (MR-EC 1.6.99.2), e a 6-Fosfogluconato Desidrogenase (6PGDH-EC 1.1.1.44). Os protocolos de revelação das isoenzimas foram baseados em Alfenas (1998), porém, com a finalidade de melhorar a resolução da enzima Fosfogluco Isomerase (PGI), optou-se pela alteração na quantidade da enzima Glucose-6-Fosfato Desidrogenase de 6,5 μ l para 7,5 μ l.

O teste de desequilíbrio de ligação detectou poucos indícios de ligação entre os loci isoenzimáticos avaliados em *M. scabrella* (Tabela 2). Dos 189 testes comparando pares de loci foram observados desequilíbrios em apenas oito casos (4,2%). Dos oito pares de loci mostrando desequilíbrio de ligação, apenas em dois casos (G6pdh/Idh1, Itararé; Pgi2/Lap, Lapa), os desequilíbrios foram significativos a 99% de probabilidade. As populações Piraí do Sul, Honório Serpa, Caçador e Ituporanga comercial não apresentaram indícios de desequilíbrio de ligação entre loci.

Diferenças nas freqüências alélicas do pólen e dos óvulos foram observadas em vários alelos e loci, e em todas as populações (Tabela 3). Comparando o intervalo de confiança a 95% de probabilidade das freqüências alélicas de pólen e óvulo verificaram-se desvios de 5 a 18 alelos (populações de Piraí do Sul, e Lapa e Honório Serpa, respectivamente), em um total de 27. A análise conjunta de todas as populações apresentou o maior número de desvios, com desvios em 81% dos alelos. Entre populações, a população Piraí do Sul foi a que apresentou menos desvios (19% dos alelos) e as populações Lapa e Honório Serpa o maior número de desvios (69% dos alelos).

As estimativas da taxa de cruzamento multilocus (\hat{t}_m) variaram de 0,859 a 1,00, sendo que quatro populações apresentaram taxa de cruzamento igual a 1,00 (Piraí do Sul, Mandirituba, Lapa e Ituporanga-nativa) e as demais, apresentaram diferenças significativas da unidade, a julgar pelo intervalo de confiança a 95% de significância. A taxa de cruzamento multilocus para o conjunto das populações foi alta e estatisticamente diferente de um ($0,971 \pm 0,0025$) (Tabela 4). Da mesma forma, as estimativas de taxa de cruza-

mento unilocus (\hat{f}_s) foram altas e estatisticamente diferentes de um. As diferenças entre a taxa de cruzamento multilocus e unilocus ($\hat{f}_m - \hat{f}_s$) variaram entre populações de 0,012 a 0,105, sendo que apenas a população Caçador, SC, não apresentou valor diferente de zero, considerando o intervalo de confiança a 95% de probabilidade.

O índice de fixação nas árvores maternas (\hat{F}_m) não diferiu estatisticamente de zero em seis das nove populações ($0,000 \leq \hat{F}_m \leq 0,004$) (Tabela 4). Nas progênies, o índice de fixação (\hat{F}_p) variou de -0,022 a 0,154, sendo significativo apenas nas populações Caçador (0,108) e Ituporanga comercial (0,154). Em geral, o índice de fixação estimado nas árvores maternas foi menor do que o estimado para as progênies, sugerindo possível seleção contra homozigotos entre a fase de plântula e a fase adulta. Com exceção das populações Itararé e Piraí do Sul, que apresentaram índice de fixação nas progênies menores do que zero (-0,002 e -0,022, respectivamente), nas demais foram detectados menores coeficientes de endogamia em equilíbrio de endogamia do que o calculado nas progênies, sugerindo que apenas parte da endogamia observada nas progênies foi gerada por autofecundação e parte por cruzamentos entre parentes ($\hat{F}_p - \hat{F}_s$).

As estimativas de correlação de autofecundação (\hat{r}_s) foram baixas, mas significativas, variando entre populações de 0,013 a 0,310 (Tabela 4). As estimativas de correlação de paternida-

de (\hat{r}_p), foram significativamente diferentes de zero em todas as populações, variando de baixo (0,153) a alto (0,695). Para o conjunto das populações, a correlação de paternidade foi alta, 0,513. As estimativas do número médio de indivíduos polinizadores ($1/\hat{r}_p$) foram baixas em todas as populações, variando de 1,44 a 6,54 (populações Caçador e Lapa, respectivamente). O coeficiente de coancestria entre plantas dentro de progênies foi maior do que o esperado em progênies de meios-irmãos, variando de 0,145 (Lapa) a 0,440 (Caçador). O tamanho efetivo de variância foi menor do que o esperado em progênies originadas de uma população idealizada (4), com valores variando de 2,27 (Caçador) a 3,46 (Lapa).

As progênies de polinização livre de todas as populações foram constituídas por misturas de, no mínimo, meios-irmãos e irmãos-completos (populações Piraí do Sul, Mandiruba, Lapa e Ituporanga nativa). A população Lapa apresentou características reprodutivas mais próximas às esperadas pelo modelo de cruzamentos aleatórios, com 15,3% de irmãos-completos e 84,7% de meios-irmãos; e a população Caçador apresentou os maiores desvios no sistema de reprodução com 5,5% de irmãos de autofecundação, 65,6% de irmãos-completos e 28,9% de meios-irmãos. Na maioria das populações, aproximadamente a metade das progênies constituía-se de meios-irmãos e a outra metade irmãos-completos (Figura 2).

Tabela 2. Probabilidades de desequilíbrio ligação entre sete loci isoenzimáticos em nove procedências de *M. scabrella*. (Probabilities of disequilibrium between isozyme loci in nine *M. scabrella* populations)

Loci	Procedências								
	Itararé	Piraí do Sul	Mandirituba	Lapa	Honório Serpa	Turvo	Caçador	Ituporanga nativa	Ituporanga comercial
Mr1/G6pdh1	0,859	0,020*	0,867	0,734	0,426	0,570	0,677	0,299	0,060
Mr1/Pgi2	0,031*	0,312	0,385	0,883	0,477	0,924	0,816	0,933	0,048*
Mr1/Mdh4	0,348	0,717	0,601	0,225	0,535	0,438	0,535	0,407	0,515
Mr1/Lap1	0,402	0,241	0,098	0,055	0,199	0,023*	0,999	0,201	0,569
Mr1/6pgdh2	0,828	0,366	0,336	0,382	0,978	0,729	0,387	0,662	0,621
Mr1/ldh1	0,638	0,697	0,643	0,531	0,057	0,845	0,304	0,465	0,153
G6pdh1/Pgi2	0,747	0,708	0,996	0,092	0,521	0,689	0,655	0,832	0,330
G6pdh1/Mdh4	0,828	0,870	0,742	0,509	0,802	0,079	0,833	0,198	0,415
G6pdh1/Lap	0,493	0,527	0,190	0,355	0,496	0,080	0,116	0,702	0,209
G6pdh1/6pgdh2	0,922	0,058	0,134	0,460	0,540	0,038*	0,518	0,717	0,483
G6pdh1/ldh1	0,002**	0,522	0,033*	0,703	0,962	0,951	0,249	0,428	0,159
Pgi2/Mdh4	0,725	0,857	0,370	0,811	0,886	0,258	0,055	0,954	0,157
Pgi2/Lap1	0,719	0,838	0,726	0,001**	0,995	0,353	0,467	0,875	0,951
Pgi2/6pgdh2	0,785	0,433	0,187	0,300	0,549	0,412	0,168	0,416	0,953
Pgi2/ldh1	0,055	0,367	0,426	0,402	0,696	0,265	0,130	0,237	0,780
Mdh4/Lap1	0,982	0,094	0,150	0,455	0,681	0,281	0,762	0,376	0,972
Mdh4/6pgdh2	0,056	0,123	0,937	0,097	0,446	0,538	0,621	0,887	0,308
Mdh4/ldh1	0,395	0,071	0,571	0,540	0,376	0,078	0,196	0,146	0,781
Lap1/6pgdh2	0,553	0,617	0,693	0,570	0,694	0,239	0,122	0,789	0,782
Lap1/ldh1	0,220	0,083	0,147	0,808	0,639	0,129	0,389	0,409	0,615
6pgdh2/ldh1	0,442	0,243	0,560	0,209	0,339	0,780	0,318	0,102	0,389

* $P < 0,05$ e ** $< 0,01$.

Tabela 3 - continuação. Frequência do pólen e do óvulo para cada alelo, em nove procedências e média para a espécie *M. scabrella*, com seus respectivos intervalos de confiança. (Allelic ovule and pollen pool frequencies in nine *M. scabrella* populations and average values with their confidence limit)

Locí	Alelo	Procedências																			
		Itararé		Pirai do Sul		Mandirituba		Lapa		Honório Serpa		Turvo		Caçador		Itaporanga nativa		Itaporanga comercial		Espécie	
		Pólen	Óvulo	Pólen	Óvulo	Pólen	Óvulo	Pólen	Óvulo	Pólen	Óvulo	Pólen	Óvulo	Pólen	Óvulo	Pólen	Óvulo	Pólen	Óvulo	Pólen	Óvulo
Lap	1	0,025 (0,001)	0,047 (0,019)	0,046 (0,019)	0,066 (0,006)	0,027 (0,010)	0,042 (0,017)	0,028 (0)	0,050 (0,003)	0,085 (0,032)	0,042 (0,001)	0,033 (0,011)	0,040 (0,001)	0,030 (0,013)	0,053 (0,003)	0,045 (0,015)	0,045 (0,002)	0,030 (0,013)	0,050 (0,003)	0,036 (0,002)	0,006 (0,001)
	2	0,094 (0,001)	0,524 (0,090)	0,375 (0,093)	0,267 (0,050)	0,709 (0,050)	0,042 (0,016)	0,686 (0,032)	0,050 (0,003)	0,768 (0,036)	0,042 (0,001)	0,591 (0,053)	0,040 (0,001)	0,478 (0,050)	0,053 (0,021)	0,191 (0,042)	0,409 (0,075)	0,415 (0,033)	0,050 (0,003)	0,543 (0,007)	0,101 (0,004)
	3	0,730 (0,034)	0,381 (0,038)	0,488 (0,075)	0,600 (0,095)	0,236 (0,048)	0,833 (0,029)	0,257 (0,035)	0,850 (0,026)	0,118 (0,029)	0,833 (0,028)	0,343 (0,052)	0,880 (0,023)	0,397 (0,054)	0,736 (0,042)	0,696 (0,044)	0,500 (0,075)	0,426 (0,035)	0,700 (0,047)	0,341 (0,006)	0,837 (0,005)
	4	0,151 (0,034)	0,048 (0,002)	0,091 (0,028)	0,067 (0,030)	0,028 (0,010)	0,083 (0,023)	0,029 (0,014)	0,050 (0,023)	0,029 (0,001)	0,083 (0,027)	0,033 (0,001)	0,040 (0,023)	0,095 (0,030)	0,158 (0,042)	0,068 (0,019)	0,046 (0,002)	0,129 (0,024)	0,200 (0,045)	0,080 (0,003)	0,056 (0,005)
6Fgdh	1	0,031 (0,017)	0,048 (0,027)	0,089 (0,034)	0,063 (0,005)	0,024 (0,000)	0,040 (0,001)	0,036 (0,023)	0,053 (0,020)	0,062 (0,021)	0,091 (0,029)	0,144 (0,030)	0,050 (0,024)	0,148 (0,040)	0,053 (0,024)	0,148 (0,030)	0,050 (0,024)	0,148 (0,040)	0,053 (0,024)	0,057 (0,002)	0,039 (0,003)
	2	0,825 (0,038)	0,524 (0,041)	0,735 (0,041)	0,374 (0,046)	0,772 (0,065)	0,760 (0,087)	0,671 (0,047)	0,841 (0,033)	0,746 (0,030)	0,727 (0,061)	0,734 (0,036)	0,750 (0,064)	0,509 (0,045)	0,722 (0,056)	0,796 (0,025)	0,600 (0,043)	0,551 (0,068)	0,789 (0,040)	0,603 (0,008)	0,809 (0,008)
	3	0,029 (0,001)	0,380 (0,040)	0,087 (0,057)	0,500 (0,046)	0,155 (0,066)	0,160 (0,088)	0,257 (0,036)	0,053 (0,003)	0,134 (0,034)	0,091 (0,037)	0,145 (0,035)	0,083 (0,033)	0,290 (0,050)	0,222 (0,061)	0,020 (0,001)	0,300 (0,046)	0,242 (0,061)	0,105 (0,036)	0,238 (0,008)	0,118 (0,008)
	4	0,115 (0,025)	0,048 (0,002)	0,089 (0,024)	0,063 (0,005)	0,049 (0,014)	0,040 (0,016)	0,036 (0,027)	0,053 (0,025)	0,058 (0,025)	0,091 (0,030)	0,121 (0,029)	0,167 (0,044)	0,201 (0,053)	0,056 (0,037)	0,040 (0,014)	0,050 (0,019)	0,059 (0,027)	0,053 (0,007)	0,102 (0,004)	0,034 (0,004)
Idh	1	0,028 (0,012)	0,200 (0,047)	0,187 (0,064)	0,200 (0,079)	0,215 (0,047)	0,250 (0,053)	0,163 (0,050)	0,111 (0,039)	0,236 (0,034)	0,042 (0,001)	0,240 (0,045)	0,080 (0,027)	0,167 (0,023)	0,167 (0,046)	0,094 (0,025)	0,150 (0,042)	0,090 (0,027)	0,056 (0,021)	0,188 (0,005)	0,090 (0,005)
	2	0,936 (0,019)	0,550 (0,064)	0,749 (0,061)	0,733 (0,080)	0,595 (0,045)	0,708 (0,054)	0,738 (0,057)	0,833 (0,046)	0,659 (0,034)	0,916 (0,002)	0,700 (0,044)	0,880 (0,027)	0,923 (0,023)	0,833 (0,046)	0,800 (0,017)	0,800 (0,042)	0,732 (0,060)	0,722 (0,067)	0,716 (0,007)	0,843 (0,006)
	3	0,036 (0,015)	0,250 (0,049)	0,064 (0,021)	0,067 (0,006)	0,190 (0,039)	0,042 (0,024)	0,099 (0,046)	0,056 (0,028)	0,105 (0,025)	0,042 (0,001)	0,060 (0,020)	0,040 (0,002)	0,106 (0,021)	0,178 (0,062)	0,106 (0,016)	0,050 (0,016)	0,178 (0,062)	0,222 (0,069)	0,096 (0,004)	0,067 (0,004)
Alelos com desvios	14	5	13	18	18	17	15	11	16	22											
Porcentagem	54%	19%	48%	69%	69%	68%	62%	42%	61%	81%											

() Intervalo de confiança a 95% de probabilidade.

Tabela 4. Estimativa de parâmetros do sistema de reprodução em populações de *M. scabrella*. (Mating system parameters in *M. scabrella* populations)

Parâmetros	Itararé	Pirai do Sul	Mandirituba	Lapa	Honório Serpa	Turvo	Caçador	Ituporanga nativa	Ituporanga comercial	Espécie
\hat{f}_m	0,949 (0,002)	1,000 (0)	1,000 (0)	1,000 (0)	0,979 (0,014)	0,859 (0,032)	0,945 (0,044)	1,000 (0,010)	0,958 (0,025)	0,971 (0,002)
\hat{f}_s	0,877 (0,003)	0,985 (0,003)	0,923 (0,013)	0,913 (0,014)	0,917 (0,021)	0,801 (0,029)	0,933 (0,031)	0,926 (0,013)	0,853 (0,036)	0,895 (0,003)
$\hat{f}_m - \hat{f}_s$	0,072 (0,018)	0,015 (0,003)	0,077 (0,013)	0,087 (0,014)	0,062 (0,014)	0,058 (0,015)	0,012 (0,024)	0,074 (0,016)	0,105 (0,029)	0,076 (0,002)
\hat{r}_s	0,026 (0,005)	0,109 (0)	0,109 (0)	0,113 (0)	0,095 (0,015)	0,013 (0,006)	0,310 (0,095)	0,107 (0,006)	0,052 (0,013)	0,091 (0,005)
\hat{r}_p	0,521 (0,059)	0,449 (0,076)	0,477 (0,063)	0,153 (0,074)	0,244 (0,087)	0,476 (0,069)	0,694 (0,078)	0,495 (0,043)	0,529 (0,072)	0,513 (0,007)
$1/\hat{r}_p$	1,92	2,23	2,10	6,54	4,10	2,10	1,44	2,02	1,89	1,95
\hat{F}_m	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0,004 (0,001)	0,004 (0)	0 (0)	0 (0)	0,004 (0,001)	0 (0)	0,012 (0,001)
\hat{F}_p	-0,002	-0,022	0,026	0,042	0,078	0,138	0,108	0,034	0,154	0,080
\hat{F}_s	0,026	0	0	0	0,011	0,071	0,028	0	0,021	0,015
$\hat{F}_m - \hat{F}_s$	0	0	0,026	0,042	0,067	0,068	0,081	0,034	0,133	0,065
$\hat{\theta}_{xy}$	0,197	0,181	0,185	0,145	0,160	0,207	0,220	0,188	0,197	0,196
$\hat{N}_{e(v)}$	2,54	2,76	2,71	3,46	3,12	2,42	2,27	2,66	2,54	2,56
$\hat{P}_{IA} = \hat{s}$	0,051	0	0	0	0,021	0,141	0,055	0	0,042	0,029
$\hat{P}_{IC} = \hat{f}_m \hat{r}_p$	0,494	0,449	0,477	0,153	0,239	0,409	0,656	0,495	0,507	0,498
$\hat{P}_{MI} = \hat{f}_m (1 - \hat{r}_p)$	0,455	0,551	0,523	0,847	0,740	0,450	0,289	0,505	0,451	0,473

\hat{f}_m - Taxa de cruzamento multilocus; \hat{f}_s - Taxa de cruzamento unilocus; $\hat{f}_m - \hat{f}_s$ - Diferença entre a taxa de cruzamento multilocus e unilocus; \hat{r}_s - Correlação de autofecundação; \hat{r}_p - Correlação de paternidade; $1/\hat{r}_p$ - Número médio de indivíduos polinizadores; \hat{F}_m - Índice de fixação nas árvores maternas; \hat{F}_p - Índice de fixação nas progênes; \hat{F}_s - Coeficiente de endogamia esperado pela autofecundação; $\hat{F}_m - \hat{F}_s$ - Coeficiente de endogamia esperado pelo cruzamento entre indivíduos aparentados; $\hat{\theta}_{xy}$ - Coeficiente médio de coancestria entre plantas dentro de progênes; $\hat{N}_{e(v)}$ - Tamanho efetivo de variância; $\hat{P}_{IA} = \hat{s}$ - Proporção de irmão de autofecundação; \hat{P}_{IC} - Proporção de irmãos-completos; \hat{P}_{MI} - Proporção de meios-irmãos.

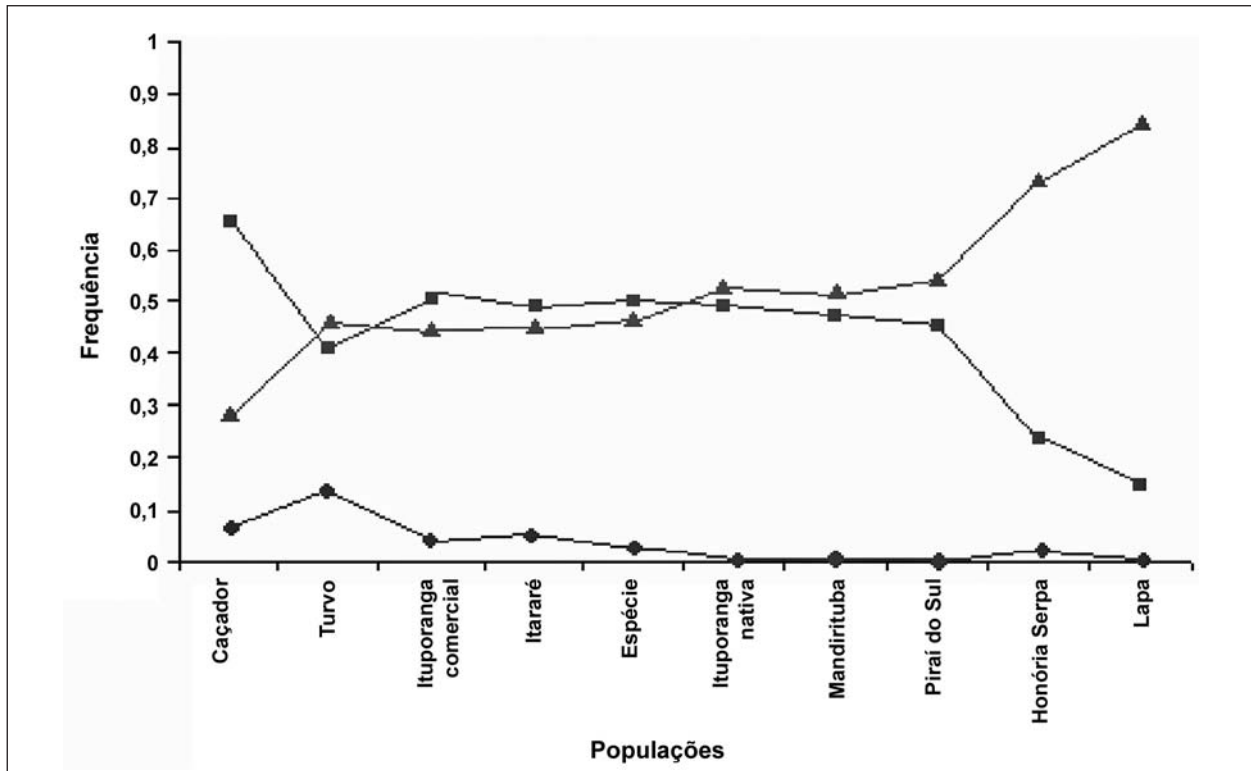


Figura 2. Distribuição da proporção de irmãos de autofecundação - \hat{P}_{IA} (◆), irmãos-completos - \hat{P}_{IC} (■), e meios-irmãos - \hat{P}_{MI} (▲), em nove populações e média para a espécie *M. scabrella*. (Distribution of selfing-sibs - \hat{P}_{IA} (◆), full-sibs - \hat{P}_{IC} (■), and half-sibs - \hat{P}_{MI} (▲), proportions in progenies of nine *M. scabrella* populations and average values)

DISCUSSÃO

Uma das pressuposições básicas do modelo misto de reprodução é a ausência de associação ou ligação entre alelos de diferentes loci. A presença de desequilíbrio de ligação enviesada a estimativa de parâmetros do sistema de reprodução por incluir nas análises informações tendenciosas. O teste de desequilíbrio de ligação (Tabela 2) detectou poucos indícios de ligação entre os loci isoenzimáticos avaliados em *M. scabrella*, sendo que na maioria das vezes, os desvios foram fracos, de forma que se acredita que tais desvios causem poucos efeitos nas estimativas multilocus de cruzamento. Assim, para o estudo do sistema de reprodução não foi excluído nenhum dos loci avaliados em *M. scabrella*.

Foram detectadas diferenças significativas nas frequências de pólen e óvulo em todas as populações (Tabela 3). O modelo misto assume que as progênies resultam de uma mistura de autofecundação e cruzamento e o modelo de cruzamentos correlacionados assume que a parte originada de cruzamentos foi gerada parte por cruzamentos aleatórios e parte por cruzamentos biparentais. O modelo de reprodução misto de Ritland e Jain (1981) pressupõe quatro condições: i) a probabilidade de um indivíduo qualquer da população cruzar independe de seu genótipo; ii) que os alelos de diferentes loci segregam independentemente; iii) que o conjunto de pólen é homogêneo para o cruzamento com qualquer genótipo da população; vi) ausência de seleção entre o período de fertilização e a avaliação da isoenzimas. Desvios nas frequências alélicas do pólen e dos óvulos em espécies monóicas como *M. scabrella* podem ser causados pela imigração de pólen de fora da população, assincronismo no florescimento, comportamento dos polinizadores visitando árvores de forma não aleatória, cruzamentos entre indivíduos aparentados e autofecundações. Embora a homogeneidade nas frequências alélicas do pólen e dos óvulos seja uma das pressuposições básicas do modelo de cruzamentos mistos de Ritland e Jain (1981), desvios neste sentido, abrem a oportunidade de se estudar outras facetas do sistema de reprodução, como cruzamentos biparentais e endogâmicos. Ainda segundo Ritland e Jain (1981), desvios na pressuposição da homogeneidade nas frequências alélicas do pólen e dos óvulos têm poucos efeitos nas estimativas da taxa de cruzamento multilocus.

De acordo com as estimativas da taxa de

cruzamento multilocus (\hat{t}_m), *M. scabrella* é uma espécie de sistema misto, com predomínio de cruzamentos (Tabela 4). As estimativas da taxa de cruzamento multilocus variaram entre populações de 0,859 a 1,00, sendo que, conforme o intervalo de confiança a 95% de probabilidade, quatro populações apresentaram taxa de cruzamento igual a 1,00 (Piraí do Sul, Mandirituba, Lapa e Ituporanga nativa) e cinco populações apresentaram taxa de cruzamento significativamente diferente da unidade. A taxa de cruzamento médio para a espécie foi igualmente alta ($0,971 \pm 0,0025$), mas estatisticamente diferente de um. Comparando estes resultados com a estimativa média da taxa de cruzamento multilocus calculado por Sebbenn (2001) para 49 espécies arbóreas tropicais (0,880), verifica-se que *M. scabrella* se reproduz com maior taxa de cruzamento que a média das espécies arbóreas tropicais.

Altas taxas de cruzamento favorecem a recombinação e a redução da endogamia. Contudo, é possível que a taxa de cruzamento estimada para as populações de *M. scabrella* esteja superestimada, devido à possível ocorrência de seleção contra homozigotos entre a fase de fertilização e a fase de avaliação das progênies, reduzindo a estimativa da taxa de autofecundação e, conseqüentemente, aumentando a estimativa da taxa de cruzamento multilocus. Como as progênies avaliadas tinham mais de seis meses de idade e passaram por diferentes condições ambientais (viveiro e plantio no campo) é possível que parte das progênies com endogamia possa ter morrido ou tenha sido eliminada durante o preparo das mudas e plantio, de forma que o material avaliado possa ter sido originado predominantemente de cruzamento, gerando maiores estimativas da taxa de cruzamento.

A taxa de cruzamento entre indivíduos aparentados ($\hat{t}_m - \hat{t}_s$) variou entre populações de 0,012 a 0,105, sendo que apenas a estimativa obtida para a população Caçador não difere estatisticamente de zero. Tais resultados indicam que ocorreram cruzamentos entre indivíduos parentes dentro das populações, e existe possível estrutura genética espacial. A espécie dispersa suas sementes por autocoria (CARVALHO, 1994), portanto, grande parte das sementes é depositada nas vizinhanças da árvore materna, favorecendo a formação de estrutura genética espacial. A estrutura genética espacial pode, por sua vez, favorecer a ocorrência de cruzamentos entre parentes, gerando endogamia biparental

na descendência (progênes). Comparando o coeficiente de endogamia obtido da taxa de autofecundação (\hat{F}_s) com o obtido do cruzamento entre parentes ($\hat{F}_{\hat{f}_m - \hat{f}_s}$), verifica-se que na maioria das populações, a maior parte da endogamia observada nas progênes foi gerada pelo cruzamento entre parentes. Como o coeficiente de endogamia em uma geração corresponde ao coeficiente de coancestria da precedente geração (LINDGREN *et al.*, 1997), observada a magnitude do coeficiente de endogamia gerado pelo cruzamento entre parentes, pode-se pressupor que a coancestria na população Itaporanga comercial está próxima da esperada em progênes de meios-irmãos, ou seja, que o plantio foi realizado a partir de sementes de poucas árvores. Nas populações Lapa, Honório Serpa, Turvo, Caçador e Itaporanga comercial a magnitude do coeficiente de endogamia sugere que a coancestria encontra-se entre primos de segundo grau (0,031) e primos de primeiro grau (0,0625). O estudo detalhado da estrutura genética espacial das populações de *M. scabrella*, usando análise de autocorrelação genética espacial e marcadores genéticos, pode desvendar essa hipótese.

A estimativa de correlação de autofecundação foi baixa ($0,013 \leq \hat{r}_s \leq 0,310$), porém significativa, indicando que, em algumas populações, existe a tendência de algumas progênes deixarem mais descendentes por autofecundação do que outras, possivelmente devido à variação na auto-incompatibilidade entre árvores dentro das populações. Aparentemente, a população Caçador apresenta maior variação entre árvores na auto-incompatibilidade ($\hat{r}_s = 0,310$).

A estimativa de correlação de paternidade (\hat{r}_p) variou de média ($0,153 \pm 0,074$ na população Lapa, PR), a alta ($0,694 \pm 0,078$ na população Caçador, SC), evidenciando que grande proporção das progênes foram geradas por cruzamentos biparentais e são parentes no grau de irmãos completos. A proporção estimada de irmãos-completos variou entre populações de 0,153 (Lapa) a 0,656 (Caçador). Tais resultados também revelam que o número efetivo médio de árvores polinizando é restrito. O número médio de indivíduos polinizadores ($1/\hat{r}_s$) variou de 1,44 a 6,54 (populações Caçador e Lapa, respectivamente). De forma geral, esses resultados são melhor observados na Figura 2, onde são dadas as proporções de irmãos de autofecundação (PIA), de irmãos completos (PIC), e de meios-irmão (PMI). A população que apresentou menor número de parentais envolvidos nos

cruzamentos (Caçador, SC) também foi a que obteve maior proporção de irmãos-completos. Por outro lado, a população de Lapa (PR), além de não apresentar irmãos por autofecundação, tem a menor porcentagem de irmãos-completos e o maior número efetivo de polinizadores (6,54). Assim, não é possível assumir que progênes coletadas de polinização aberta de populações de *M. scabrella* sejam verdadeiros meios-irmãos. Conseqüentemente, o uso do modelo aleatório de reprodução, que assume que progênes de polinização aberta são meios-irmãos, para estimativa de parâmetros genéticos e coleta de sementes para programas de melhoramento, conservação genética e recuperação ambiental, pode gerar fortes superestimativas na variância genética aditiva e parâmetros afins, como herdabilidades, valores genéticos e ganhos na seleção, bem como requer maior tamanho amostral do que seria necessário coletar de populações de espécies que se reproduzem com características próximas às espécies panmíticas.

Em espécies arbóreas tropicais, estudos do sistema de reprodução baseados em marcadores genéticos e nos modelos misto de reprodução e cruzamentos correlacionados vêm revelando que a ocorrência de cruzamentos não aleatórios são, aparentemente, comuns em tais espécies. Por exemplo, em *Eucalyptus marginata* (MILLAR *et al.*, 2000) a estimativa da correlação de paternidade variou entre populações de 0,53 a 0,92; em *Cariniana legalis* (Mart.) Ktze (SEBBENN *et al.*, 2000), variou de 0,212 a 0,324; em *Dryolobos aromatica* Gaertn. (LEE, 2000), variou de 0,107 a 0,428; em *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh (BUTCHER e WILLIAMS, 2002), variou de 0,079 a 0,365; em *Enterolobium cyclocarpum* Jacq. (ROCHA e AGUILAR, 2001), variou de 0,174 a 0,462; em *Caryocar brasiliense* Camb. (Dougl. ex Forbes) (COLLEVATTI *et al.*, 2001) variou de 0,042 a 0,205; e, em *Pachira quinata* (Jacq.) Alverson (FUCHS *et al.*, 2003), variou de 0,470 a 0,777. Portanto, a coleta de sementes de polinização aberta de espécies arbóreas tropicais para fins de melhoramento e conservação genética e para reflorestamentos ambientais deve levar em conta a existência de mistura de diversos tipos de parentesco dentro das progênes.

Os índices de fixação nas árvores maternas (\hat{F}_m) não diferiram estatisticamente de zero em seis das nove populações estudadas. Nas demais populações os valores são considerados baixos (máximo 0,012). Por sua vez, com exceção das populações Itararé e Pirai do Sul, que apresenta-

ram índices de fixação nas progênes negativas, mas não significativos, as demais populações apresentaram índice de fixação maior do que o estimado para as árvores adultas (variando de 0,026 a 0,154), sugerindo a existência de seleção contra homozigotos entre a fase de plântulas e a fase adulta. Este fenômeno tem sido relatado em diversos estudos comparando diferentes gerações em espécies arbóreas tropicais (LEE et al., 2000; SEBBENN et al., 2000; SEBBENN, 2001; SEOANE et al., 2001; SOUZA et al., 2003; ALVES et al., 2003)

O coeficiente médio de coancestria entre plantas dentro de progênes ($\hat{\theta}_{xy}$), apresentou valores acima do esperado em progênes de meios-irmãos (0,125) em todas as populações avaliadas, com valores variando de 0,145 (Lapa) a 0,220 (Caçador). Portanto, as coancestrias estimadas foram de 14% a 43% superiores as esperadas em progênes de meios-irmãos. Na maioria das populações o valor encontrado estava mais próximo do esperado para progênes de irmãos-completos (0,250). Comparando o coeficiente de coancestria estimado para o conjunto das populações (0,196), com o estimado para a média de 24 espécies folhosas polinizadas por animais, assumindo ausência de endogamia e parentesco na geração parental, $0,204 \pm 0,009$ (SEBBENN, 2002), verifica-se que a coancestria de *M. scabrella* se encontra dentro do padrão observado para outras espécies arbóreas, reforçando a hipótese de que progênes de polinização aberta de tais espécies divergem do modelo aleatório de reprodução.

O coeficiente de coancestria entre plantas, dentro de progênes, é um parâmetro importante a ser conhecido em programas de melhoramento genético. A avaliação da herança de caracteres quantitativos em progênes de polinização aberta de espécies com coeficiente de coancestria maior do que o esperado em progênes de meios-irmãos requer modelos específicos como, por exemplo, o descrito por Ritland (1989). A variância genética entre progênes de meios-irmãos de populações sem endogamia e parentesco estima $1/4$ de variância genética aditiva ($\sigma_p^2 = 1/4 \sigma_A^2$) (NAMKOONG, 1966; SQUILLACE, 1974). O termo $1/4$ (0,25) corresponde ao coeficiente de parentesco entre plantas dentro de progênes (\hat{r}_{xy}), que em espécies diplóides corresponde ao dobro do coeficiente de coancestria ($\hat{r}_{xy} = 2\hat{\theta}_{xy}$). Assim, pode-se estimar a variância genética aditiva entre progênes diretamente do coeficiente de coancestria, $\hat{\sigma}_A^2 = \sigma_p^2 / 2\hat{\theta}_{xy}$. Portanto, consideran-

do o conjunto das populações de *M. scabrella*, a variância genética aditiva deve ser estimada por $\hat{\sigma}_A^2 = \sigma_p^2 / 0,394$, e não por $\hat{\sigma}_A^2 = \sigma_p^2 / 0,250$.

O tamanho efetivo de variância mede a representatividade genética de uma população a partir de suas progênes e é uma medida de grande valor para o monitoramento do potencial evolutivo de populações em programas de melhoramento e conservação genética. O tamanho efetivo de variância de uma população idealizada (tamanho infinito, cruzamentos aleatórios, ausência de seleção, mutação e migração) corresponde a quatro ($\hat{N}_{e(v)} = 4$). Contudo, desvios das pressuposições que caracterizam a população idealizada causam reduções no tamanho efetivo de variância. Nas populações de *M. scabrella*, o tamanho efetivo de variância foi sempre inferior ao esperado em progênes da população idealizada, com valores variando de 2,27 a 3,46, ou seja, o tamanho efetivo de variância atingiu valores de 43% a 14% inferior ao esperado em populações panmíticas. Isto implica que maiores tamanhos amostrais serão necessários para a manutenção da variabilidade genética em programas de melhoramento e conservação genética.

Por exemplo, com base em Sebbenn (2002; 2003) é possível estimar o número de progênes necessárias para a conservação genética ou início de um programa de melhoramento genético, ou ainda, o número de árvores matrizes que devem ter suas sementes coletadas para programas de reflorestamento ambiental. No caso de se iniciar um programa de melhoramento genético de longo prazo para *M. scabrella*, usando uma população base com tamanho efetivo de 150, o número de árvores para a coleta de sementes ou o número de progênes necessárias para iniciar o programa seria obtido substituindo o valor do tamanho efetivo requerido (150) e o tamanho efetivo médio de variância estimado para o conjunto das populações na expressão $\hat{m} = N_{e(\text{referência})} / \hat{N}_{e(v)}$ (SEBBENN, 2002, 2003), resultando em 59. Portanto esse seria o número de árvores matrizes necessárias para se coletar sementes, ou seja, iniciar o programa de melhoramento com pelo menos 59 progênes.

CONCLUSÕES

- *M. scabrella* reproduz-se por sistema misto de reprodução, com predomínio de cruzamentos;
- Parte dos cruzamentos nas populações de *M. scabrella* ocorre entre indivíduos aparentados;

- Progenies de polinização aberta de *M. scabrella* podem ser compostas por misturas de irmãos de autofecundação, meios-irmãos e irmãos-completos;
- A avaliação da herança de caracteres quantitativos em testes de progenies de *M. scabrella* baseados em progenies de polinização aberta deve ser realizada utilizando modelos que acomodem desvios da pressuposição de cruzamentos aleatórios;
- Aparentemente, existe forte seleção contra indivíduos endogâmicos entre a fase de plântulas e a fase adulta.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem ao CNPq pela concessão de bolsa de Mestrado à primeira autora; aos técnicos da Estação Experimental de Itatinga pelo auxílio na implantação do ensaio e coleta dos dados de campo; a bióloga Elza Martins Ferraz, e as estagiárias Maria Andréia Moreno e Gabriela Rocha Defavari pelo auxílio na realização das análises de eletroforese de isoenzimas; e ao Prof. Dr. Mário Luiz Teixeira de Moraes pelas valiosas contribuições.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

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

ALVES, R.M.; SEBBENN, A.M.; FIGUEIRA, A. Mating system in natural population of *Theobroma grandiflorum* (Willd ex Spreng) Shumm. **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v.79, n. 2, p.20-31, 2003.

BUTCHER, P.A.; WILLIAMS, E.R. Variation in outcrossing rates and grown in *Eucalyptus camaldulensis* from the Petford Region, Queensland: evidence of outbreeding depression. **Silvae Genetica**, Frankfurt, v.51, p.65-72, 2002.

CARVALHO, P.E.R. **Espécies florestais brasileiras: recomendações silviculturais, potencialidades e uso da madeira.** Colombo: EMBRAPA-CNPq; Brasília: EMBRAPA-SPI, 1994. 640p.

COCKERHAM, C.C. Variance of gene frequencies. **Evolution**, London, v.23, p.72-84, 1969.

COLLEVATTI, R.G.; GRATTAPPAGLIA, D.; HAY, J.D. High resolution microsatellite based analysis of the mating system allows the detection of significant biparental inbreeding in *Caryocar brasiliensis*, and endangered tropical tree species. **Heredity**, London, v.86, p.60-67, 2001.

FUCHS, E.J.; LOBO, J.A.; QUESADA, M. Effects of forest fragmentation and flowering phenology on the reproductive success and mating patterns of the tropical dry forest tree *Pachira quinata*. **Conservation Biology**, Arlington, v.17, n.1, p.149-157, 2003.

LEE, S.W. Mating system parameters of *Dryobalanops aromatica* Gaertn. F. (Dipterocarpaceae) in three different forest types and a seed orchard. **Heredity**, London, v.32, p.338-345, 2000.

LEE, S.W.; WICKNESWARI, R.; MAHANI, M.C.; ZAKRI, A.H. Mating system parameters in a tropical tree species *Shorea leprosula* Miq. (Dipterocarpaceae), from Malaysian lowland dipterocarp forest. **Biotropica**, Lawrence, v.32, p.693-702, 2000.

LEWIS, P.O.; ZAYKIN, D. **GDA - Genetic date analysis: Version 1.1 for Windows 95/NT.** 1999. Disponível em: <http://lewis.eeb.uconn.edu/lewishome>. Acesso em: 25/09/2003

LINDGREN, D.; LUIGI, D.G.; JEFFERSON, P.A. Status number for measuring genetic diversity. **Forest Genetics**, Frankfurt, v.4, p.69-76, 1997.

MILLAR, M.A.; BYRNE, M.; COATES, D.J.; STUKELY, M.J.C.; McCOM, J.A. Mating system studies in jarrah, *Eucalyptus marginata* (Myrtaceae). **Australian Journal of Botany**, Collingwood, v.48, p.475-479, 2000.

NAMKOONG, G. Inbreed effects on estimation of genetic additive variance. **Forest Science**, Bethesda, v.12, p.8-13, 1966.

OHASHI, S.T.; KAGEYAMA, P.Y.; COSTA, L.G.S. Variação genética entre populações de *Euterpe oleracea* Mart do estuário amazônico. In: CONGRESSO NACIONAL SOBRE ESSÊNCIAS FLORESTAIS, 2, Curitiba, 1992. **Anais**. Curitiba: SBS, 1992. p.1246-1251.

REITZ, R.; KLEIN, R.M.; REIS, A. Projeto madeira de Santa Catarina. **Sellowia**, Itajaí, n.28/30, p.3-320, 1978.

- RITLAND, K. Correlated matings in the partial selfer *Mimulus guttatus*. **Evolution**, Tempe, v.43, n.4, p.848-859, 1989.
- RITLAND, K. Extensions of models for the estimation of mating systems using independent loci. **Heredity**, London, v.88, p.221-228, 2002.
- RITLAND, K. **Multiloci mating system program MLTR: version 1.1**. 1997. Disponível em: <http://genetics.forestry.ubc.ca/ritland/programs.html>. Acesso em: 30/01/2004
- 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.
- ROCHA, O.J.R.; AGUILAR, G. Variation in the breeding behavior of the dry forest tree *Enterolobium cyclocarpum* (Guanacaste) in Costa Rica. **American Journal of Botany**, St. Louis, v.89, p.1600-1606, 2001.
- ROTTA, E.; OLIVEIRA, Y.M.M. Área de distribuição natural da bracatinga (*Mimosa scabrella* Bentham). In.: SEMINÁRIO SOBRE ATUALIDADES E PERSPECTIVAS FLORESTAIS. "BRACATINGA: UMA ALTERNATIVA PARA O REFLORESTAMENTO", 4, Curitiba, 1981. **Anais**. Curitiba: s. ed., 1981. p.1-23.
- SEBBENN, A.M. **Estrutura genética de populações de jequitibá-rosa (*Cariniana legalis* (Mart.) O. Ktze.) por caracteres quantitativos e isoenzimáticos**. 2001. 210p. Tese (Doutorado) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz" - Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2001.
- 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. Tamanho amostral para conservação ex situ de espécies arbóreas com sistema misto de reprodução. **Revista do Instituto Florestal**, São Paulo, v.15, n.2, p.109-124, 2003.
- SEBBENN, A.M.; KAGEYAMA, P.Y.; SIQUEIRA, A.C.M.F.; ZANATTO, A.C. Taxa de cruzamento em populações de *C. legalis* (Mart.) O. Ktze. **Scientia Forestalis**, Piracicaba, n.58, p.25-40, 2000
- 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.
- SOUZA, L.M.I.; SEBBENN, A.M.; KAGEYAMA, P.Y. Sistema de reprodução em *Chorisia speciosa*. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v.26, n.113-121, 2003.
- SQUILLACE, A.E. Average genetic correlations among offspring from open-pollinated forest trees. **Silvae Genetica**, Frankfurt, v.23, p.149-156, 1974.
- WEIR, B.S. **Genetic data analysis: 2- methods for discrete population genetic data**. Sunderland: Sinauer, 1996. 445p.
- WEIR, B.S.; COCKERHAM, C.C. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. **Evolution**, London, v.38, p.1358-1370, 1984.

Recebido em 30/08/2004

Aceito para publicação em 20/04/2006

