



INSTITUTO DE PESQUISAS E ESTUDOS FLORESTAIS
DEPARTAMENTO DE SILVICULTURA DA E.S.A.L.Q. - USP

SÉRIE TÉCNICA

ISSN – 0100-8137

ENDOGAMIA EM ESPÉCIES FLORESTAIS

PAULO YOSHIO KAGEYAMA

ÍNDICE

1. Introdução

2. Bases Teóricas da Endogamia

2.1. Amostragem e Oscilação Genética

2.1.1. Variância da Frequência Gênica

2.1.2. Fixação das Linhas

2.1.3. Mudanças das Frequências Genotípica

2.2. Endogamia

2.2.1. Coeficiente de Endogamia

2.2.2. Endogamia na População Ideal

2.2.3. Variância da Frequência Gênica, Mudança da Frequência Geotípica e Coeficiente da População

2.2.4. Tamanho Efetivo da População

2.2.5. Populações Genealógicas e Sistemas Regulares de Endogamia

2.3. Efeitos da Endogamia

2.3.1. Depressão Endogâmica

2.3.2. Redistribuição de Variância Genética

2.3.3. Efeito da Endogamia em Caracteres Quantitativos

3. Endogamia em Espécies Florestais

3.1. Ocorrência de Auto-fertilização em Espécies Florestais

3.2. Efeitos da Endogamia em Espécies Florestais

3.3. Endogamia – Implicações no Melhoramento Florestal

4. Conclusões

5. Referências Bibliográficas

ENDOGAMIA EM ESPÉCIES FLORESTAIS

RESUMO

O presente trabalho tem por objetivo levantar os pontos importantes com relação ao problema da endogamia em espécies florestais, considerando o aspecto da redução do tamanho efetivo da população-base, o cruzamento entre indivíduos aparentados e a mudança no sistema reprodutivo da espécie.

A oscilação genética, decorrente do processo de amostragem, é restritiva somente após muitas gerações ou quando o tamanho da população é drasticamente reduzido. O acasalamento entre indivíduos aparentados, devido à sua facilidade de ocorrência, é uma das formas mais importantes de processos endogâmicos em espécies florestais. O aumento da taxa de autofecundação, provocado pelo manejo inadequado das espécies, pode levar as populações a níveis inaceitáveis de endogamia, devendo merecer estudos cuidadosos.

O efeito da endogamia, com reflexos negativos no comportamento das progênes e modificando a estrutura genética das populações, tem sérias implicações na qualidade das florestas e nos programas de melhoramento. Os resultados obtidos com espécies florestais não são conclusivos, porém mostram determinadas tendências, confirmando a importância do problema da endogamia para essas espécies.

INBREEDING IN FOREST SPECIES

SUMMARY

The objective of this paper is to discuss the inbreeding in forest tree species in relation to: reduction of the effective size of base-system of the species.

The genetic drift, due to the sampling process, is a constraint only after several generations or when the population size is drastically reduced. The crossing among related individuals, due to its normal occurrence, is one of the most important form of inbreeding process in tree species. The increase of the self-pollination rate, induced by the inadequate management of the species, can lead to populations to unacceptable level of inbreeding, what justifies careful studies.

The inbreeding effect, with negative reflex on the progenie performance, and modifying the genetic structure of the populations, has serious implications on the forest quality and on the tree breeding programs. The results obtained with tree species are not conclusive but shows a certain trend, indicating the importance of the inbreeding problems in these species.

ENDOGAMIA EM ESPÉCIES FLORESTAIS

Paulo Yoshio Kageyama*

1. INTRODUÇÃO

Em função da exploração irracional das florestas naturais e do baixo rendimento normalmente apresentado pelas mesmas, grande ênfase vem sendo dada à ampliação de florestas, à maneira das plantas agrícolas, para atender aos programas industriais.

Com o acelerado desenvolvimento que se tem verificado na silvicultura, o interesse se concentra nas sementes, para atender as plantações que vem sendo efetuadas. A semente de melhor qualidade é então cada vez mais exigida, o que tem impulsionado o desenvolvimento da pesquisa nesse sentido.

Os métodos de melhoramento que vem sendo aplicados às espécies florestais baseiam-se principalmente na seleção intensiva de árvores fenotipicamente superiores e sua utilização nos denominados "Pomares de Sementes". Paralelamente, testes de progênies com sementes dessas árvores tem sido instalados, visando tanto determinar o valor genotípico dessas árvores selecionadas, como para servir de base para a seleção na geração seguinte.

Dessa forma, dirige-se uma atenção bastante elevada ao processo de seleção, mais do que à aplicação de métodos sofisticados de melhoramento. Isso se justifica, já que se tem uma variabilidade ainda a ser explorada nas populações e, por outro lado, existe o inconveniente do longo período de cada ciclo de seleção nas espécies florestais.

Dentro dessa filosofia, não raro, o melhorista florestal se empenha em aumentar ao máximo a sua intensidade de seleção, visando o maior ganho genético possível por geração, não considerando, às vezes, o problema da redução excessiva do tamanho de uma população e suas conseqüências a curto e longo prazo no programa de melhoramento.

Por outro lado, a endogamia não intencional provocada pelo acasalamento entre indivíduos aparentados, sem o controle do melhorista, pode induzir o aparecimento da depressão endogâmica e restringir o melhoramento.

Os "Pomares de Sementes", onde condições, as mais ideais possíveis, são proporcionadas às árvores para uma maior produção de sementes, possibilitam maior probabilidade para ocorrência de auto-fecundação e, portanto, de endogamia.

A presente monografia visa colocar os pontos importantes levantados pelos diversos autores em relação às populações pequenas e a endogamia em espécies florestais e tentar, dentro dos fundamentos teóricos sobre o assunto, discutir e explicar geneticamente os reais problemas existentes.

2. BASES TEÓRICAS DA ENDOGAMIA

O problema da endogamia deve ser visto sob dois aspectos:

a) Considerando o problema da redução do tamanho efetivo da população base e as conseqüências do processo de amostragem ou a oscilação genética.

* Departamento de Silvicultura da ESALQ-USP

b) Considerando o processo endogâmico devido ao cruzamento de indivíduos aparentados ou à possível mudança no sistema de cruzamento da espécie.

2.1. Amostragem e Oscilação Genética (*FALCONER, 1960; METTLER & GREGG, 1973*)

A oscilação genética resultante do processo de amostragem está bastante associada ao tamanho da população. Em uma população pequena as frequências gênicas estão sujeitas às flutuações ao acaso, já que os gametas levam uma amostra dos genes presentes na população. Se a amostra não é suficientemente grande, as frequências gênicas estão susceptíveis às variações entre uma geração e a seguinte, e que se constitui no processo dispersivo, que tem 3 conseqüências:

- a) Diferenciação entre subpopulações, comum em populações naturais;
- b) Redução da variação genética; dentro de uma população pequena os indivíduos são cada vez mais e mais semelhantes genotipicamente;
- c) Aumento da frequência de homozigotos às expensas dos heterozigotos.

Para o estudo do processo de amostragem, há que se assumir a existência de uma “população ideal” teórica onde as seguintes especificações são consideradas:

- a) O acasalamento está restrito somente aos membros de uma mesma linha;
- b) As gerações são distintas e não se sobrepõem;
- c) O número de indivíduos reprodutivos em cada linha é o mesmo para todas as linhas em todas as gerações;
- d) Dentro de cada linha o acasalamento é aleatório, incluindo a autofecundação também em uma forma aleatória;
- e) Não há seleção, nem ocorrência de mutação.

Essa população ideal, denominada “população base”, será subdividida em grande número de subpopulações denominadas “linhas”. Cada linha constitui, portanto, uma população pequena e todas as linhas a população base. Essa representação é ilustrada no esquema seguinte:

GERAÇÃO		Populações base N
0	————— Gametas	2N 2N 2N 2N 2N 2N 2N 2N
1	Indiv. Reproduct. Gametas	N N N N N N N N 2N 2N 2N 2N 2N 2N 2N 2N
2	Indiv. reproduct.	N N N N N N N N

No processo de amostragem, as populações pequenas sofrem mudanças quando a sua constituição, que podem ser discutidas em termos de variações da frequência gênica e mudança da frequência genotípica.

2.1.1. Variância de Frequência Gênica (FALCONER, 1960; METTLER & GREGG, 1973).

Na população, os gametas carregam apenas uma amostra do reservatório gênico dos genitores e, por isso, estão sujeitos a erros de amostragem quando N é finito. Quanto menor o tamanho de população, e portanto o tamanho da amostra de gametas, maior fica sendo a influência da variação devido à amostragem.

A frequência gênica q pode mudar com o decorrer das gerações. Essa mudança, sua direção e magnitude são fenômenos indeterminados, porém pode-se determinar a probabilidade de q atingir um dado valor ou cair dentro de um certo intervalo, através dos valores de q e $\sigma^2 q$. Assim, a mudança da frequência gênica que resulta da amostragem é aleatória, porém sua magnitude pode ser predita em termos de variância dessa mudança.

Considerando-se a formação das linhas a partir da população base, tem-se:

a) Cada linha se forma de uma amostra de N indivíduo da população base;

b) Cada linha representa uma amostra de 2N genes (2 genes em 1 locus)

c) As frequências nessas linhas terão um valor médio igual ao da população base ou q_0 , e com variância igual a $\frac{P_0 q_0}{N}$.

d) A mudança de frequência (Δq), que resulta da amostragem em uma geração, pode ser colocada em termos de sua variância como:

$$\sigma^2 \Delta q = \frac{P_0 q_0}{2N} \quad \text{Sendo } N = \text{tamanho de amostra}$$

Essa variância de q expressa a magnitude da mudança da frequência gênica resultante do processo dispersivo. Expressa a mudança esperada em qualquer linha ou a variância das frequências gênicas que se encontraria entre as muitas linhas após uma geração. A média das linhas (população total) permanece invariável.

Na geração seguinte o processo de amostragem se repete, mas cada linha começa com uma frequência gênica diferente e a segunda amostragem conduz a uma nova dispersão. O efeito de amostragem continua através de gerações sucessivas. Essas mudanças na frequência gênica, que resultam da amostragem em populações pequenas, são conhecidas como Oscilação Genética.

A variância aumenta à medida que diminui o tamanho N da população. Quanto menor a população, maior a possibilidade de ocorrerem modificações na frequência gênica devido às variações aleatórias de amostragem.

Exemplificando, se $p_0 = q_0 = 0,5$ e $N = 50$, tem-se:

$$\sigma q = \sqrt{\frac{0,5 \times 0,5}{2 \times 50}}$$

Os possíveis valores de q (na geração filial) ocorreriam com frequências que se aproximam de uma distribuição normal, com média 0,5. Se $q = 0,05$; significa que existe uma probabilidade de 32% de q ser menor que 0,45 ou maior que 0,55.

TABELA 1. Comparação de $\sigma^2 q$ em função de gerações e tamanho das populações, com $p_0 = q_0 = 0,5$.

Número Gerações	Tamanho da População					
	6	10	50	100	500	1000
1	0,02	0,01				
2	0,04	0,02	0,01			
3	0,06	0,04	0,01	0,01		
4	0,07	0,05	0,01	0,01		
5	0,09	0,06	0,01	0,01		
10	0,15	0,10	0,02	0,01		
50	0,25	0,23	0,10	0,06	0,01	
100	0,25	0,25	0,16	0,10	0,05	0,01

FONTE: *METTLER & GREGG, 1973*.

Conforme o processo dispersivo continua, a variância frequência gênica entre as linhas aumenta e, numa geração t qualquer, a $\sigma^2 q$ é dada pela expressão abaixo:

$$\sigma^2 q = p_0 q_0 \left[1 - \left(1 - \frac{1}{2N} \right)^t \right]$$

Já que a média da frequência gênica pra todas as linhas permanece sem mudar ou $q = q_0$, tem-se que $\sigma^2 p = \sigma^2 q$

A dispersão das frequências gênicas em um locus, em muitas linhas, pode igualmente ser descrita referindo-se a vários locos em uma só linha, sempre e quando eles começarem com a mesma frequência gênica inicial e não estiverem ligados.

2.1.2. Fixação das Linhas (*FALCONER, 1960*)

Existem limites para a separação das linhas que se produzem pelo processo dispersivo. A frequência gênica não pode variar além dos limites de 0 e 1, e, cedo ou tarde, cada linha deve alcançar a frequência de 1,0; diz-se que houve **FIXAÇÃO** nessa linha, e quanto atingir a frequência de 0; diz-se que o gene foi **PERDIDO**. Os indivíduos de uma linha fixada são, portanto, geneticamente idênticos e esta é a base da uniformidade genética nas estirpes altamente endogâmicas.

A proporção das linhas na qual os diferentes alelos em um locus se fixam é igual à frequência inicial dos alelos. Assim, se a população base contém 2 alelos A_1 e A_2 , com frequência de p_0 e q_0 , então A_1 se fixará numa proporção p_0 das linhas e A_2 na proporção restante ou q_0 . A variância da frequência gênica entre as linhas é, então, $p_0 q_0$ igualando t a ∞ , isso após a fixação de todas as linhas.

Existem 2 fases no processo dispersivo: durante a fase inicial, as frequências gênicas começam a se separar do valor inicial; esta conduz à fase constante quando as frequências gênicas se estendem uniformemente sobre a amplitude dos 2 limites e todas as frequências gênicas, exceto os 2 limites, são igualmente prováveis.

A proporção de linhas nas quais um gene com frequências gênicas, exceto os 2 limites, são igualmente prováveis.

$$\text{FIXADO} = q_0 - 3 p_0 q_0 P$$

$$\text{PERDIDO} = p_0 - 3 p_0 q_0 P \quad \text{Sendo } P = \left(1 - \frac{1}{2N}\right) t$$

$$\text{RESTO} = 6 p_0 q_0 P$$

2.1.3. Mudanças das Frequências Genotípicas (*FALCONER, 1960*)

As frequências genotípicas em populações pequenas seguem as mudanças das frequências gênicas que resultam do processo dispersivo.

Conforme as linhas se separam ao acaso, quanto às frequências gênicas, também se diferenciam em frequências genotípicas. Mas a diferenciação não é o único aspecto na mudança; a direção geral da mudança é para um aumento dos genótipos homozigotos e uma diminuição dos heterozigotos.

A frequência genotípica na população total pode ser deduzida através da variância da frequência gênica: se um alelo tem uma frequência desses homozigotos na população total será o valor médio de q^2 em todas essas linhas ou $\overline{q^2}$.

O valor de q^2 pode ser obtido da variância das frequências gênicas entre as linhas, notando-se que a variância de um grupo de observações encontra-se deduzindo o quadrado da média da média das observações ao quadrado, ou:

$$\sigma^2 q = (\overline{q^2}) - \bar{q}^2 \text{ e}$$

$$(\overline{q^2}) = \bar{q}^2 + \sigma^2 q$$

Sendo:

$$\sigma^2 q = \text{variância das frequências entre as linhas}$$

$$\bar{q}^2 = \text{quadrado da frequência gênica média}$$

$$(\overline{q^2}) = \text{frequência média dos homozigotos}$$

Posto que a frequência gênica média q é igual à frequência original q_0 deduz-se que $\overline{q^2}$ ou $\overline{q_0^2}$ é a frequência original dos homozigotos na população base.

Dessa forma, na população total, a frequência dos homozigotos de um alelo particular aumenta e está sempre acima da frequência original por uma quantidade igual à variância da frequência gênica entre as linhas. Num sistema de 2 alelos, o mesmo se

aplica para outro alelo e a frequência de heterozigotos se reduz, portanto, correspondentemente.

Se $p = q$, tem-se as seguintes frequências genótípicas para 1 locus com 2 alelos:

Genótipos	Freq. na Pop. Total
$A_1 A_1$	$p_o^2 + \sigma^2 q$
$A_1 A_2$	$2 p_o q_o - 2q$
$A_2 A_2$	$q_o^2 + \sigma^2 q$

A lei de Hardy-Weinberg só ocorre dentro de uma linha e não entre linhas na população total. Isso dificulta a relação entre frequência gênica e genotípica em populações naturais, pois essas populações normalmente se encontram subdivididas em maior ou menor grau, e com relação a isso pouco se conhece.

O que foi dito sobre as frequências genótípicas descreve a situação em termos de um locus em várias linhas e que pode ser extrapolado para muitos loci em uma linha. Portanto, numa linha ou população pequena ocorre um aumento no número de loci, nos quais os indivíduos são homozigotos e uma diminuição correspondente ao número de loci nos quais são heterozigotos. Essa mudança das frequências genótípicas, que resulta do processo dispersivo, é a base genética do fenômeno chamado DEPRESSÃO ENDOGÂMICA.

2.2. Endogamia (*FALCONER, 1960; METTLER & GREGG, 1973*)

Até aqui, o conceito da alteração das frequências gênicas foi apresentado em função das variações de amostragem. O mesmo conceito pode ser visualizado em termos de endogamia. Os acasalamentos em pequenas subpopulações, por serem restritos, resultam na união de indivíduos aparentados entre si.

Endogamia significa o acasalamento de indivíduos que estão aparentados entre si por descendência, e que depende do tamanho da população. Não muitas gerações atrás, o número de indivíduos requeridos para proporcionar diferentes ancestrais para todos os indivíduos presentes chega a ser maior do que qualquer população real pode contar. Dessa forma, os indivíduos que se acasalam ao acaso estão mais estreitamente aparentados entre si em uma população grande. Essa é a razão pela qual as propriedades das populações pequenas podem ser tratadas como uma das conseqüências de endogamia.

A conseqüência essencial de que os indivíduos tenham um ancestral comum é que ambos podem levar réplicas de um dos genes presentes no ancestral, e com o acasalamento, podem passar à sua descendência.

Dois genes serão iguais em estado se forem iguais em seus efeitos fenotípicos. Um indivíduo que carrega um par de tais genes é homozigoto no sentido ordinário. Se dois genes se originaram da réplica de um gene e uma geração prévia, pode-se dizer que são idênticos por descendência e o indivíduo homozigoto idêntico. Os genes não idênticos por descendência são chamados independentes, iguais em estado ou alelos diferentes e tais indivíduos chamados homozigotos independentes.

2.2.1. Coeficiente de Endogamia (*METTLER & GREGG, 1973*)

A medida do processo dispersivo através do grau de parentesco entre os acasalamentos é o coeficiente de endogamia, que é a probabilidade de que 2 genes em um locus qualquer num indivíduo sejam idênticos por descendência. Expressa o grau de parentesco entre os progenitores de um indivíduo.

O grau de endogamia geralmente é medido pelo coeficiente “f” de endogamia de Wright, o qual expressa a quantidade de heterozigose dissipada. O coeficiente de endogamia não expressa apenas a endogamia média de todos os membros de uma população numa dada geração, expressa também a probabilidade de um indivíduo ter alelos idênticos num dado locus.

O “f” só tem sentido se for especificado o tempo atrás no qual todos os genes presentes na população têm que ser considerados com independentes, ou não idênticos por descendência. Esse ponto é a população base e por definição tem um $f = 0$.

Tratando-se do coeficiente de endogamia em uma população que tenha se subdividido em linhas, a comparação do parentesco se realiza entre os indivíduos tomados ao acaso da população total. A população base é hipotética e dela foram derivadas todas as linhas.

2.2.2. Endogamia na População Ideal (FALCONER, 1960)

Considerando-se uma população base e suas progênes constituindo a geração 1, pode-se verificar que existem N indivíduos, cada um produzindo igual número de gametas que se unem ao acaso. Assim, na população base existem 2N desses diferentes gametas, em quantidades iguais, que levam os genes A_1, A_2, A_3 , etc., no locus A.

Os gametas de qualquer classe levam genes idênticos e aqueles de diferentes classes levam genes de origens independentes. A probabilidade de que um par de gametas tomados ao acaso levam genes idênticos é expressa pelo coeficiente de endogamia da geração 1 ou f_1 .

Qualquer gameta tem uma probabilidade igual a $1/2N$ de unir-se a outro da mesma classe. Dessa maneira, $1/2N$ é a probabilidade de que gametas que se unem levem genes idênticos e constituem, dessa forma, o coeficiente de endogamia da progênie,

$$\text{ou: } f_1 = \frac{1}{2N}.$$

Considerando agora a segunda geração, verifica-se que existem duas maneiras por meio das quais se pode produzir homozigotos idênticos: uma derivada da nova réplica de genes e a outra derivada da réplica anterior.

A probabilidade de que genes recentemente replicados se unam em um zigoto é novamente $1/2N$. A proporção restante $(1 - 1/2N)$ de zigotos levam genes que são independentes em sua origem da geração 1, mas podem ser idênticos em sua origem 0.

Dessa maneira, a probabilidade total de homozigotos idênticos na geração 2 é:

$$f_2 = \frac{1}{2N} + \left(1 - \frac{1}{2N}\right) f_1$$

Onde:

f_1 e f_2 são os coeficientes de endogamia das gerações 1 e 2.

O coeficiente de endogamia da geração t seria:

$$f_t = \frac{1}{2N} + \left(1 - \frac{1}{2N}\right) f_{t-1}$$

Dessa forma, o f_t é constituído de 2 partes: um incremento $\frac{1}{2N}$ que se atribui à endogamia nova e um remanescente que se atribui à endogamia prévia e que tem o f da geração prévia.

Se não há endogamia nova, como sucede se o tamanho da população é aumentada repentinamente, a endogamia velha não desaparece e sim permanece tal como encontrada antes do aumento da população.

2.2.3. Variância da Frequência Gênica, Mudança da Frequência Genotípica e Coeficiente de Endogamia (FALCONER, 1960).

A variância da mudança da frequência gênica em uma geração seria:

$$\sigma^2 q = \frac{p_e q_e}{2N} = p_o q_o f$$

Considerando, em seguida, as frequências genotípicas expressas em termos de variância da frequência gênica, pode-se escrever, em termos de coeficiente de endogamia:

$$(\bar{q}^2) = q_o^2 + T \sigma^2 q = q_o^2 + p_o q_o f$$

Como já explicado, essa fórmula mostra como os homozigotos aumentam às expensas dos heterozigotos.

TABELA 2. Frequências genotípicas para um lócus com 2 alelos expressos em termos de f .

Genótipos	Frequência Original	Mudança Devido à Endogamia	Origem			
			Independente	Identica		
$A_1 A_1$	p_o^2	+	$p_o q_o f$	$p_o^2 (1 - f)$	+	$p_o f$
$A_1 A_2$	$2 p_o p_o$	+	$2 p_o q_o f$	$2 p_o q_o (1 - f)$		
$A_2 A_2$	q_o^2	+	$p_o q_o f$	$q_o^2 (1 - f)$	+	$q_o f$

Pode-se, assim, distinguir duas classes de homozigotos, idênticos e independentes, entre os genótipos $A_1 A_2$ e $A_2 A_2$. Assim, $p_o \times f$ é a frequência de homozigotos idênticos $A_1 A_1$ e $q_o \times f$ a de homozigotos idênticos $A_2 A_2$.

Os genótipos restantes, homozigotos e heterozigotos, levam genes que são independentes em origem e são, portanto, os equivalentes de pares de gametas

tomados ao acaso da população total. Suas frequências são, portanto, as frequências de Hardy-Weinberg.

Dessa forma, do ponto de vista de endogamia, chegou-se às frequências genóticas apresentadas na tabela anterior (lado direito), mostrando como os homocigotos se dividiram em aqueles de origem independentes e aqueles de origem idêntica.

O termo heterocigocidade frequentemente é usado para expressar a frequência de heterocigotos em qualquer momento em relação à sua frequência na população base. A heterocigocidade é o mesmo que o índice panmítico (P).

2.2.4. Tamanho Efetivo da População (*FALCONER, 1960*)

Se as condições da população em estudo não estão de acordo com as especificações da população ideal, pode-se avaliar o processo dispersivo em termos de variância das frequências gênicas ou da taxa de endogamia. A maneira mais conveniente de tratar o assunto é enfocando a situação em termos de tamanho efetivo da população. Dessa forma, pode-se converter o número real N para o número efetivo N_e , e aplicá-lo às fórmulas já apresentadas.

A taxa de endogamia, por exemplo, seria:

$$f = \frac{1}{2N_e}$$

Desse modo, tem-se diversas situações fora das condições da população ideal, em que se pode estimar a taxa de endogamia através do tamanho efetivo da população:

a) Organismos bissexuais:

Nesse caso o número efetivo (N_e) e a taxa de endogamia (f) seriam:

$$N_e = N + \frac{1}{2N_e}$$

$$f = \frac{1}{2N + 1}$$

b) Números diferentes de machos e fêmeas

$$\frac{1}{N_e} = \frac{1}{4N_m} + \frac{1}{4N_f}$$

$$f = \frac{1}{8N_m} + \frac{1}{8N_f} \quad (\text{aproximado})$$

c) Números diferentes em gerações sucessivas

Nesse caso, o número efetivo (N_e) é a média harmônica dos números de indivíduos em cada geração ($N_1, N_2, N_3, \text{etc.}$) seria:

$$\frac{1}{N_e} = \frac{1}{t} \left(\frac{1}{N_1} + \frac{1}{N_2} + \frac{1}{N_3} + \dots + \frac{1}{N_t} \right)$$

Dessa forma, as gerações com números menores terão maior efeito. Pode-se ver isso facilmente considerando a endogamia nova e endogamia velha já vistas. A expansão dos números não afeta a endogamia prévia, simplesmente reduz a quantidade de endogamia nova.

2.2.5. Populações Genealógicas e Sistemas Regulares de Endogamia (*FALCONER, 1960; METTLER & GREGG, 1973; CROW & KIMURA, 1970*).

O coeficiente de endogamia de um indivíduo é a probabilidade de que um par de alelos levados pelos gametas que o produziram seja idêntico por descendência. No caso das populações genealógicas, o cálculo do coeficiente de endogamia requer uma investigação retrospectiva da genealogia até os ancestrais comuns do pais do indivíduo e a determinação das probabilidades em cada segregação.

A expressão geral para o coeficiente de endogamia de um indivíduo é:

$$f_x = \left(\frac{1}{2} \right)^{n_1+n_2+1} \cdot (1 + f_A)$$

Sendo: A o ancestral comum e n_1, n_2 o número de gerações dos dois pais até o ancestral comum.

Os sistemas regulares de endogamia, primeiramente estudados por *WRIGHT*, tem sido bastante estudados e sob diferentes métodos os coeficientes de endogamia podem ser estimados. Serão colocados aqui os tipos mais comuns de acasalamento entre indivíduos aparentados e as fórmulas para determinação do coeficiente de endogamia para cada caso.

a) Auto-fecundação

Para a forma mais drástica de endogamia, que é a auto-fecundação, valor de f pode ser determinado por:

$$f_t = \frac{1}{2} (1 + f_{t-1})$$

Nesse caso, a taxa de endogamia é constante desde o princípio, com $f = 0,5$.

b) Acasalamento entre irmão germanos

Nesse caso, o valor de f pode ser determinado por:

$$f_t = \frac{1}{4}(1 - 2f_{t-1} + f_{t-2})$$

c) Acasalamento entre meios-irmãos

Nesse caso, quando os indivíduos machos e fêmeas são meios-irmãos entre si, o valor de f pode ser determinado por:

$$f_t = \frac{1}{4}(1 + 6f_{t-1} + f_{t-2})$$

d) Retrocruzamentos repetidos

$$f_t = \frac{1}{4}(1 + f_A + 2f_{t-1})$$

e) Auto-fecundação Parcial

É a situação em que uma certa fração de cada geração é auto-fecundada e o restante é cruzada ao acaso; situação encontrada em muitas espécies de plantas.

Supondo que S é a fração da população que é produzida por auto-fecundação, então, tem-se que $(1 - S)$ é a fração produzida por acasalamento ao acaso. O valor de f é obtido por:

$$f_t = \frac{S}{2}(1 + f_{t-1})$$

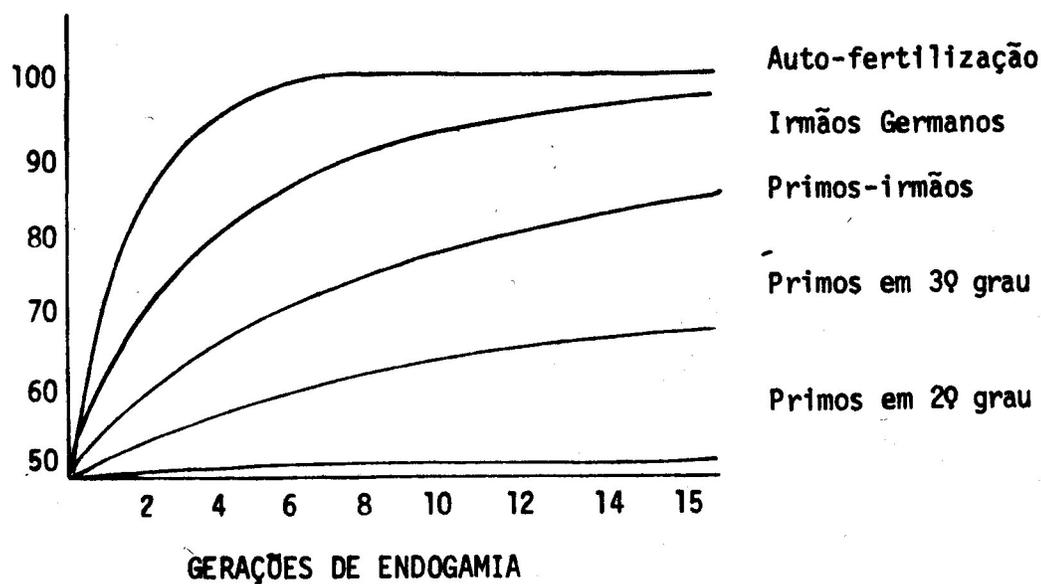
Nesse caso, a maioria do efeito ocorre na primeira geração. Nas gerações seguintes, o valor de Δf é pouco significativo.

Os valores de f para os diferentes sistemas regulares de endogamia em função do número de geração são ilustrados na tabela a seguir.

TABELA 3. Coeficiente de endogamia sob vários sistemas de endogamia em função das gerações

Geração	Auto-Fedundação	Irmão Germanos	Meios-Irmãos	Retrocruzamento Repetido
0	0	0	0	0
1	0,500	0,250	0,125	0,250
2	0,750	0,375	0,219	0,2=375
3	0,875	0,500	0,305	0,438
4	0,938	0,594	0,381	0,469
5	0,969	0,672	0,449	0,484
6	0,984	0,734	0,509	0,492
7	0,992	0,785	0,563	0,496
8	0,996	0,826	0,661	0,498
9	0,998	0,859	0,654	0,499
10	0,999	0,886	0,691	
11		0,908	0,725	
12		0,926	0,755	
13		0,940	0,782	
14		0,951	0,806	
15		0,961	0,827	
16		0,968	0,846	
17		0,974	0,853	
18		0,979	0,878	
19		0,983	0,891	
20		0,986	0,903	

FONTE: *FALCONER, 1960*



FONTE: *METTLER & GREGG, 1973*

FIGURA 1. Porcentagem de descendentes homozigóticos em acasalamento sistemáticos, com diferentes graus de endogamia.

2.3. Efeitos da Endogamia

O efeito prejudicial da endogamia sobre a taxa reprodutiva e o vigor geral é bem conhecido e é um dos fenômenos genéticos básicos que mostram os caracteres métricos ou quantitativos.

Serão colocados, a seguir, os efeitos da endogamia nas características das populações, principalmente relacionados aos caracteres quantitativos.

2.3.1. Depressão Endogâmica (*FALCONER, 1960*)

A conseqüência observada mais surpreendentemente da endogamia é a redução do valor fenotípico médio mostrada por caracteres correlacionados com a capacidade reprodutiva ou com a eficiência fisiológica, fenômeno conhecido como depressão endogâmica.

Quando se diz que certo caráter mostra depressão endogâmica faz-se referência à mudança média do valor médio em várias linhas. As linhas em separado diferem em maior ou menor grau, como é esperado, em conseqüência da oscilação das freqüências gênicas.

São mostrados a seguir os três genótipos de 1 locus com 2 alelos com suas freqüências genotípicas na população total, quando se considera uma população subdividida em muitas linhas com um coeficiente de endogamia f .

Genótipo	Frequência	Valor	Frequência X Valor
$A_1 A_1$	$\bar{p}^2 + \bar{p}q F$	+a	$\bar{p}^2 a + \bar{p}q a F$
$A_1 A_2$	$2 \bar{p}q - 2 \bar{p}q F$	d	$2 \bar{p}q d - 2 \bar{p}q d F$
$A_2 A_2$	$\bar{q}^2 + \bar{p}q F$	-a	$-\bar{q}^2 a - \bar{p}q a F$

$$\begin{aligned} \text{Soma} &= a(\bar{p} - \bar{q}) + 2d \bar{p}q - ad \bar{p}q F \\ &= a(\bar{p} - \bar{q}) + 2d \bar{p}q (1 - F) \end{aligned}$$

Portanto, num locus simples, uma população com coeficiente de endogamia f tem um valor genotípico de:

$$M_F = a(\bar{p} - \bar{q}) + 2d \bar{p}q (1 - F)$$

$$M_F = M_0 - 2d \bar{p}q F$$

Onde M_0 é a média da população antes da endogamia. A mudança da média resultante da endogamia é, portanto, $2 d \bar{p}q F$. Isso mostra que um locus contribuirá com a mudança do valor médio sob endogamia unicamente se d não for 0 ou, em outras palavras, se o valor do heterozigoto difere do valor médio dos homozigotos.

Uma alteração do valor médio sob endogamia é consequência da dominância nos loci envolvidos no caráter e a direção da mudança é até o valor dos alelos mais recessivos. A dominância pode ser parcial ou completa ou pode ser sobredominância; o necessário para que um locus participe na mudança da média é que o heterozigoto não deve ser exatamente intermediário entre os 2 homozigotos. A magnitude de mudança da média depende das frequências gênicas e é máxima quando o produto $p q$ é máximo ou $p = 1/2$. Os genes com frequências intermediárias, portanto, participam mais na mudança da média que os genes com frequências baixas, todos os demais sendo iguais.

Considerando agora o efeito combinado de todos os loci que afetam o caráter, se os valores genotípicos se combinam aditivamente, a média da população será dada pela soma das contribuições dos loci em separado, dessa forma:

$$\begin{aligned} MF &= a(\bar{p} - \bar{q}) - 2(d \bar{p}q)(1 - F) \\ &= M_0 - 2F d \bar{p}q \end{aligned}$$

$$\text{e a mudança da média sob endogamia é: } -2F d \bar{p}q$$

Essas equações mostram as circunstâncias sob as quais um caráter métrico revelará uma mudança do valor da média sob endogamia. O principal é verificar se

a endogamia resultará numa redução da média da população, isto é, uma mudança na direção dos alelos mais recessivos.

Se a endogamia reduz a aptidão e a mudança ocorre em direção aos alelos mais recessivos, tem-se que o alelos deletérios tenderão a ser recessivos. Por outro lado, quando os loci se combinam aditivamente, a mudança da média sob endogamia deve ser diretamente proporcional ao coeficiente de endogamia.

2.3.2. Redistribuição da Variância Genética (FALCONER, 1960)

Neste caso, também haverá a necessidade de se supor a população total com muitas linhas. Sob o efeito da endogamia, a oscilação genética as frequências gênicas nas linhas em separado, tendem aos valores extremos de 0 a 1, e assim as linhas chegam a diferenciar-se na frequência gênica.

A consequência geral da endogamia reflete em uma redistribuição da variância genética; o componente que aparece entre as médias das linhas diminui. Em outras palavras, a endogamia conduz à diferenciação genética entre as linhas e à uniformidade genética dentro delas.

Será considerado primeiro o caso dos genes aditivos e, em seguida, as conclusões a que se chega para genes dominantes.

a) Sem Dominância – o que se segue se refere à variância de vida a genes aditivos; não se aplica a variância aditiva a genes com dominância. As conclusões se aplicam, portanto, unicamente aos caracteres que não mostrem variância não aditiva. Essas conclusões servem sem dúvida, para indicar o efeito geral da endogamia sobre a variância, e podem tornar-se uma boa aproximação do que se esperaria de caracteres que mostram pouca variância genética não aditivada.

Considerando um só locus e quando não há dominância, a variância genotípica na produção base será dada por:

$$V_G = V_A + V_D = 2 pq a + d (p - q)^2 + 2 pqd^2$$

$$V_G = 2 p_0 q_0 a^2$$

A variância dentro de qualquer linha será:

$$V_G = 2 pq a^2$$

Onde p e q são as frequências genéticas nessa linha. A variância média dentro das linhas será então:

$$V_G (d) = 2(\overline{pq}) a^2$$

Onde \overline{pq} é o valor médio de pq para todas as linhas.

Agora, $2(\overline{pq})$ é a frequência total de heterozigotos na população total, a qual é igual a $2 p_0 q_0 (1 - F)$, sendo F o coeficiente de endogamia. Portanto:

$$V_{G(d)} = 2 p_0 q_0 a^2 (1 - F)$$

$$= V_G (1 - F)$$

Dessa forma, a variância dentro de linhas é $(1 - F)$ vezes a variância original, e conforme F se aproximad de 1, a variância dentro das linhas se aproxima de 0.

Considerando agora a variância entre linhas, para um só lócus, sem dominância, o valor genotípico médio de uma linha com freqüência gênica p e q será:

$$M = a (p - q) + dpq$$

$$M = a (p - q)$$

$$M = a (1 - 2p)$$

Se a é constante de linha para linha e não tem variância, então:

$$\sigma^2 M = \sigma^2 (2 aq), \text{ ou}$$

$$\sigma^2 M = 4 a^2 p_0 q_0 F$$

$$\sigma^2 M = 2 F V_G$$

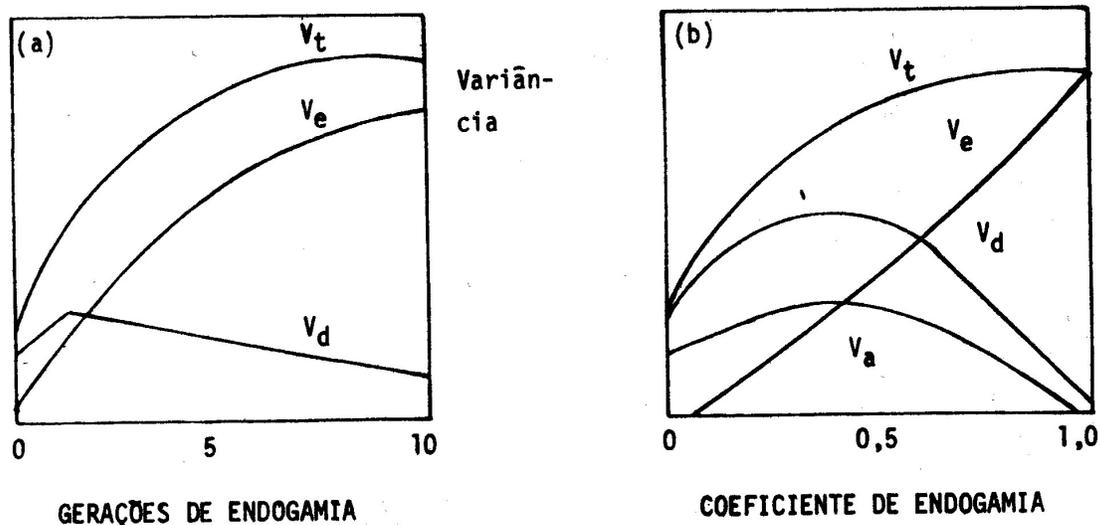
Isso tam'bem permanece certo quando se somam os efeitos de todos os loci. Dessa forma, a variância genética entre linhas é $2F$ vezes a variância genética da população base.

TABELA 4. Participação da variância devido a genes aditivos em uma população com um coeficiente de Endogamia F , quando a variância devido a genes aditivos na população base é V_G .

Entre linhas	$2 F V_G$
Dentro linhas	$(1 - F) V_G$
TOTAL	$(1 + F) V_G$

A variância genética total na população é a soma dos componentes dentro de linhas e entre linhas, e é igual a $(1 + F)$ vezes a variância genética na população total dobra e toda ela aparece como a componente entre linhas.

b) Com Dominância – Será visto que os componentes da variância devido a genes aditivos são independentes das freqüências gênicas da população base Quando são considerados genes com qualquer grau de dominância, as mudanças da variância sob endogamia dependem das freqüências gênicas presentes na população base. A situação mais provável de se aplicar a variação na aptidão produzida por genes deletérios recessivos é o caso de genes totalmente dominantes e quando o alelo recessivo se encontra com uma baixa freqüência gênica.



FONTE: FALCONER, 1960

FIGURA 2. Redistribuição da variância devida a genes recessivos com uma frequência de $q = 0,1$ na população base.

(a) refere-se ao acasalamento entre irmãos germanos com uma só família em cada linha, e (b) refere-se a endogamia lenta.

Sendo $q = 0,1$; (a) acasalamento entre irmãos germanos; (b) com endogamia lenta; V_t = Variância genética total; V_e = Componente entre linhas; V_d = Componente dentro de linhas; V_a = Variância genética aditiva dentro de linhas.

Uma característica surpreendente das conclusões é que a variância dentro das linhas aumenta a princípio, alcançando um máximo quando o coeficiente de endogamia está um pouco abaixo de 0,5 e permanece a um nível bastante alto até que o coeficiente de endogamia se aproxime do valor 1.

2.3.3. Efeito da Endogamia em Caracteres Quantitativos (CROW & KIMURA, 1970)

Considere-se primeiro um modelo teórico que é aplicável a qualquer carácter mensurável tal como: Altura, Peso, Produção, Sobrevivência ou Fertilidade.

Para simplificar, assumir-se-á um locus com 2 alelos. O modelo será representado por:

GENÓTIPO	$A_1 A_1$	$A_1 A_2$	$A_2 A_2$
FREQUÊNCIA	$p_1^2 (1 - F) + p_1 f$	$2 p_1 p_2 (1 - F)$	$p_2^2 (1 - f) + p_2 f$
FENÓTIPO	$y - A$	$y + D$	$y + A$

Nesse modelo, y é o fenótipo residual onde o locus A não é considerado. O genótipo $A_2 A_2$ soma uma quantidade A do fenótipo, e $A_1 A_1$ subtrai uma quantidade igual.

Se não ocorre dominância, o fenótipo $A_1 A_2$ poderia ser y . Nessas circunstâncias, a quantidade que o fenótipo é mudado pela substituição de A_2 por A_1 é sempre A , que poderia ser denominado de efeito aditivo do locus A . D é a medida de Dominância.

O fenótipo médio, após transformações, será:

$$\bar{y} = y + A (p_2 - p_1) + 2 p_1 p_2 D - 2 p_1 p_2 Df$$

$$y = G - Hf, \quad \text{onde}$$

$$G = y - A (p_2 - p_1) + 2 p_1 p_2 D \quad \text{e} \quad H = 2 p_1 p_2 D$$

G é o fenótipo médio com acasalamento ao acaso, e $G - H$ é a média com homozigidade completa ($f = 1$). Nota-se que H é positivo se D for positivo.

A equação traz à luz 2 importantes fatos sobre as conseqüências da endogamia. O primeiro é que na Ausência de Dominância ($D = 0$) não há mudança média com a endogamia. O segundo fato é que a equação é uma função linear de f . Isso significa que, qualquer que seja o nível de dominância medido por D , a mudança com a endogamia é proporcional ao coeficiente de endogamia.

Existem duas possíveis causas do declínio da endogamia que é assim observada:

- 1) Genes favoráveis tendem a se Dominantes ou parcialmente Dominantes ($0 < D \leq A$), e
- 2) O heterozigoto tem um fenótipo maior do que qualquer homozigoto ($0 < A < D$).

Nota-se que a observação de um declínio linear em um caráter quantitativo não pode discriminar entre essas duas possibilidades, pois isso seria esperado com qualquer tipo de ação gênica, ou qualquer mistura dos dois.

Considerando agora um modelo com 2 loci, cada 1 com 2 alelos, e tomando-se A como sendo o efeito aditivo do locus A e B para o locus B , se não há interação entre os loci A e B , o modelo será o seguinte:

GENÓTIPO	FREQÜÊNCIA			
	$p_1^2 (1 - f) - p_1 f$	$A_1 A_1$	$A_1 A_2$	$A_2 A_2$
$B_1 B_1$	$r_1 (1 - f) + r_1 f$	$Y - A - B$	$Y + D_A - B$	$Y + A - B$
$B_1 B_2$	$2r_1 r_2 (1 - f)$	$Y - A + D_B$	$Y + D_A + D_B$	$Y + A + D_B$
$B_2 B_2$	$r_2^2 (1 - f) - r_2 f$	$Y - A + B$	$Y + D_A + B$	$Y + A + B$

Se os loci A e B são independentes e estão em equilíbrio na fase gamética, a freqüência de qualquer das 9 classes na tabela é dada pelo produto da freqüência nas laterais.

Tomando-se o fenótipo médio como antes, multiplicando-se cada valor fenotípico dentro da tabela pela sua freqüência e soma dos nove produtos, e após a simplificação, tem-se que:

$$\bar{y} = y + A (p_2 - p_1) + 2p_1p_2D_A + B (r_2 - r_1) + 2r_1r_2D_B - 2 (p_1p_2D_A + r_1r_2D_B) f$$

Como antes, existe uma relação linear para o coeficiente de endogamia (a menos que $D_a = D_B = 0$).

Com a interação entre 2 loci, e assumindo termos de interação de cada valor, tem-se:

GENÓTIPOS	A ₁ A ₁	A ₁ A ₂	A ₂ A ₂
B ₁ B ₁	Y - A - B + I	Y + D _A - B - L	Y + A - B - I
B ₁ B ₂	Y - A + D _B - K	Y + D _A + D _B + J	Y + A + D _B + K
B ₂ B ₂	Y - A + B - I	Y + D _A + B + L	Y + A + B + I

Nesse caso existem 9 parâmetros: Y, A, B, D_A, D_B, I, J, K e L que correspondem aos 9 fenótipos. Assim, existe uma especificação completa dos fenótipos onde os parâmetros são dados e vice-versa.

A fórmula para \bar{y} pode então ser escrita da seguinte forma:

$$\bar{y} = G - Hf + Mf^2$$

Onde:

$$G = y + H (p_2 - p_1) + B (r_2 - r_1) + 2D_A p_1 p_2 + 2D_B r_1 r_2 + I (r_1 - r_2) (p_1 - p_2) + 2K r_1 r_2 (p_2 - p_1) + 2L p_1 p_2 (r_2 - r_1) + 4J p_1 p_2 r_1 r_2$$

$$M = 4 p_1 p_2 r_1 r_2$$

$$H = 2 p_1 p_2 D_A + r_1 r_2 D_B + p_1 p_2 (r_2 - r_1) + r_1 r_2 (p_2 - p_1) K + 4 p_1 p_2 r_1 r_2$$

Nesse modelo, A e B representam os efeitos aditivos dos 2 loci, D_A e D_B os efeitos dominantes, como já mencionados, I é o efeito do epistasia pura sem dominância ou o efeito do locus A na dominância do locus A. Outro modo de se dizer isso é que L é a interação do efeito aditivo do locus B com o efeito de dominância do A. Finalmente, J é o efeito epistático das duas dominâncias, ou seja, é a interação de dominância no locus A com dominância no locus B.

Vê-se que, se todos os termos envolvendo efeitos de dominância: D^A, D^B, J, K e L = 0, não há efeito de endogamia desde que o valor dos coeficientes de f e f₂ seja 0. Portanto, a epistasia sozinha, sem Dominância no locus B.

Se J = 0, a mudança de endogamia é linear em f. Para que o coeficiente de f² seja diferente de 0, é necessário que haja interação entre os dois efeitos de dominância.

Se A, B, D_A, D_B, K e L são todos positivos, então os genes com índice dois estão associados ao aumento na performance (produção, adaptação, etc.). Isso geralmente também significa que os alelos com índice 2 são mais frequentes do que os com índice 1. Se J é positivo, haverá uma diminuição da epistasia durante a endogamia. Contrariamente, se J é negativo (assumindo H > 0) a epistasia é reforçada, ou o efeito deletério dos 2 loci é mais do que cumulativo.

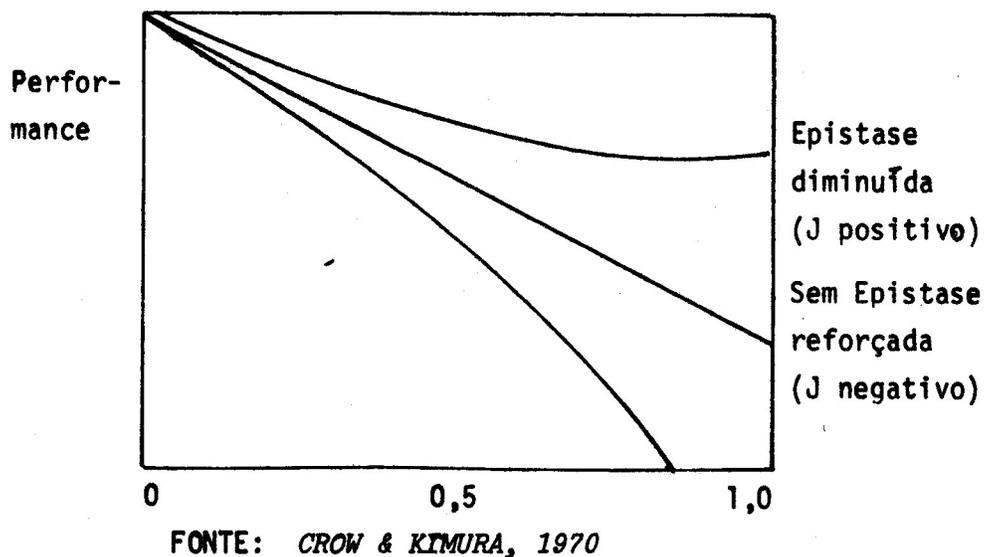


FIGURA 3. Declínio na performance (ou outra característica) com endogamia sob epistase diminuída e epistase reforçada.

O efeito da endogamia em caracteres quantitativos pode ser assim resumido:

a) Se não há Dominância, não existe meio de mudança no fenótipo com a endogamia em função da quantidade de Epistasia, (Modelos 1 e 2). Se D_A , D_B , J , K e $L = 0$, y não é uma função de f .

b) Se ocorre Dominância mas não Epistasia, o efeito de endogamia no fenótipo é linear em f . Usualmente a endogamia leva a uma mudança nas medidas quantitativas e, se não existe Epistasia, essa mudança é proporcional a f (Modelos 3 e 4). Se $I = J = K = L = 0$, o termo em f^2 é eliminado.

c) Se existem ambos, Dominância e Epistasia, o efeito de endogamia pode ser quadrática em f (ou de maior ordem se mais de 2 loci estão envolvidos). Com epistasia reforçada, o efeito de endogamia é maior do que se os loci fossem ativos. Com a epistasia diminuída, o efeito é menor (Modelos 5 e 6). Entretanto, a mudança no fenótipo médio com a endogamia não é necessariamente quadrática (Modelos 7 e 8). Até que $J = 0$, o efeito de endogamia é linear.

O exemplo citado em milho pode ilustrar bem o assunto. A produção foi medida para linhas endogâmicas, cruzamentos e polinização livre.

TABELA 5. Produção de cruzamento ao acaso em milho derivado de híbridos entre linhas endogâmicas. A produção esperada foi baseada na não ocorrência da Epistase.

Cruzamentos	Média do Híbrido	Média da Endogamia	f	Polinização ao Acaso	
				Produção esperada	Produção observada
Nº híbridos / Linhagem	f = 0 (G)	f = 1 (G - H)	f	(G - Hf)	
10 híbridos de 2	62,8	23,7	0,500	43,3	44,2
4 híbridos de 3	63,2	23,8	0,375	49,1	49,3
10 híbridos de 4	64,1	25,0	0,250	54,3	54,0

FONTE: CROW & KIMURA, 1970

Três tipos de cruzamentos foram testados: híbridos de 2 linhagens (A x B); entre 3 linhagens (A x B) x C e entre 4 linhagens (A x B) x (C x D).

Se um campo de híbridos entre 2 linhagens é seguido de polinização ao acaso, a probabilidade de que 2 alelos tenham vindo da mesma linhagem endogâmica pai é 1/2. Então a progênie de polinização ao acaso tem um $f = 0,5$. Para um cruzamento de 4 linhagens, a probabilidade de 2 alelos serem da mesma linha é 1/4. Igualmente para o de 3 linhagens a probabilidade é de 3/8.

Os dados da tabela anterior mostram a concordância com os valores esperados. Desde que o efeito de endogamia é próximo linearmente do coeficiente de endogamia, isso implica que a Epístase não é muito importante no milho.

3. ENDOGAMIA EM ESPÉCIES FLORESTAIS

Após colocados os aspectos básicos da endogamia e de seus efeitos, serão discutidos a seguir os aspectos da endogamia em espécies florestais, suas possíveis conseqüências e de como poderá se evitar ou amenizar tais problemas.

3.1. Ocorrência de Autofertilização em Espécies Florestais

A ocorrência de autofertilização em espécies florestais tem sido estudada principalmente nas Ginospermas, destacando-se os estudos efetuados nos gêneros *Pinus*, *Picea*, *Larix* e *Pseudotsuga* (FRANKLIN, 1969). Nas Angiospermas os estudos se baseiam principalmente no gênero *Eucalyptus* (ELDRIDGE, 1976).

A detecção da ocorrência de autofertilização nas espécies florestais tem sido feita a partir de estudos de avaliação de progênies, com genes marcadores (albinismos, cor de cotilédones, nanismo, etc.), através de frequência de óvulos abortados e, mais atualmente, através de análise de isoenzimas (FOWLER, 1965; FRANKLIN, 1969; SORENSEN, 1973; HADDERS & KOSKI, 1975).

Em função da importância dos gêneros *Pinus* e *Eucalyptus* para as nossas condições, serão enfocados principalmente esses dois gêneros. Deve-se salientar que a maioria dos trabalhos da literatura se refere aos *Pinus*, devendo a discussão se basear mais nesse gênero.

Franklin (1968), citado por SORENSEN (1973), encontrou uma porcentagem de mudas de autofertilização, em *Pinus taeda*, de 2,4% e 1,1%, respectivamente, para 2 anos consecutivos. SQUILLACE & KRAUS (1963), em observações de progênies de 219 plantas de *Pinus elliottii*, encontraram que a autofertilização natural variou de 0 a 27%, com média de 7%. FOWLER (1965) estimou em 10 a 20% a ocorrência de autofertilização natural variou de 0 a 27%, com média de 7%. FOWLER (1965) estimou em 10 a 20% a ocorrência de autofertilização natural em *Pinus resinosa*. Johnson (1972), citado por HADDERS (1971), estimou que 95,9% dos óvulos tinham tido fertilização cruzada a 4,1% autofertilização, em *Pinus sylvestris*.

Sarvas (1962), citado por SORENSEN (1973), estimou que cerca de 7% de toda semente cheia de *Pinus sylvestris* era resultado de autofertilização; que a autopolinização no terço superior da copa era 60% menos freqüente do que nos 2 terços inferiores e que, em povoamentos abertos, a auto-fecundação poderia atingir de 10 a 20% da produção total de semente.

FOWLER (1965), estudando autofertilização em 3 árvores de *Pinus banksiana*, encontrou que 12,8% das sementes obtidas da parte superior e 25,9% da parte inferior da copa dessas árvores eram resultantes da autofertilização.

TABALE 6. Porcentagem estimada de autofecundação em *Pinus banksiana*

Árvore nº	Posição	Nº Plântulas	% Autofertilização
1	Superior	367	5,1
	Inferior	310	16,7
2	Superior	278	16,2
	Inferior	307	25,8
3	Superior	345	17,2
	Inferior	282	35,1
Média	Superior	-	12,8
	Inferior	-	25,9

FONTE: FOWLER, 1965

RUDIN (1973), usando análise de isoenzimas, encontrou que o número de polinização cruzadas era 11,2% maior em material da parte superior da copa em relação à parte inferior. HADDERS & KOSKI (1975) encontraram em clones de *Pinus sylvestris* uma freqüência de 15,1% e 33,7% de sementes vazias na parte superior e inferior da copa, respectivamente, um determinado ano, e 10,3% e 20,8% no ano seguinte, confirmando a ocorrência de maior freqüência de autofecundação na parte inferior da copa relativamente à parte superior.

A concentração das flores femininas na parte superior da copa e maior abundância das flores masculinas na parte inferior, em plantas do gênero *Pinus*, explicam os resultados obtidos (FOWLER, 1965).

Segundo FOWLER (1965), os principais fatores que afetam a autofecundação natural nos *Pinus* podem ser resumidos em:

- a) presença ou ausência de indivíduos unissexuais na população;

- b) posição dos estróbilos (flores) masculinos e femininos na copa, dessincronização da época de florescimento;
- c) dispersão do pólen e receptividade do estróbilo feminino numa mesma árvore;
- d) fertilização seletiva.

A presença de uma alta proporção de árvores funcionalmente masculinas e a posição relativa de flores masculinas e femininas na copa das árvores parecem ser de considerável importância.

Segundo *SORENSEN (1973)*, a frequência de autofecundação pode ser alta se as flores masculinas e femininas se abrem ao mesmo tempo dentro de uma árvore e se as plantas vizinhas diferem na época de florescimento; também se uma árvore produz uma carga pesada de pólen em talhão muito aberto ou em talhões mistos com poucas árvores da espécie considerada. A autofecundação por si pode não resultar em plântulas mutantes, como no caso de alto grau de auto-esterilidade. Nesse caso, a autofecundação pode ser evidenciada só pelo número de sementes produzidas.

Estudando outros gêneros, *SORENSEN (1973)* estimou para *Pseudotsuga menziesii* uma taxa de autofecundação de 7%, em média, com uma amplitude de 0 a 27,5%. *CRAM (1960)* estimou uma frequência de 16% de autofertilização em *Picea*.

A maioria dos mutantes utilizados nos estudos de detecção de autofertilização apresentavam características controladas por um simples gene recessivo, com uma relação de 3 plântulas normais para cada mutante.

FRANKLIN (1969), em progênies de autofecundação e de polinização cruzada de *Pinus taeda*, descreveu 22 formas mutantes em 30 das famílias S₁, concluindo que deve haver um grande número de alelos mutantes nas populações da primeira e 10% da segunda espécie foram resultantes de autofertilização.

Segundo *ELDRIDGE (1976)*, o *Eucalyptus* é considerado bissexual, sendo que a protandria tem sido observada em algumas espécies, com exemplos de auto-incompatibilidade e macho-esterilidade. A alogamia pode ser considerada como predominante em *Eucalyptus*. Embora ocorra a protandria, isso não elimina a possibilidade de autofecundação, já que o florescimento da copa toda demora vários dias mais do que o período em que uma flor é receptível. Em *E. deglupta*, verificou-se que o período de florescimento dentro da copa variou de 1 mês a 3 meses.

Vários autores, usando genes marcadores para investigar a proporção de sementes resultantes de autofertilização, encontraram as seguintes estimativas: *krug & Alves (1949)*, 23% em 9 árvores de *E. alba*; *Florence (1969)*, 100% em 1 árvore de *E. pilularis*; *Eldridge (1970)*, 8 a 28% em 1 árvore de *E. regnans* e *Hodgson (1974)*, 10 a 38% em diversas árvores de *E. grandis*, todos citados por *ELDRIDGE (1976)*.

Em *Eucalyptus obliqua*, *BROWN, MATHESON & ELDRIDGE (1975)* estimaram que 24% das sementes viáveis eram derivadas de autofecundação.

Conforme pode-se verificar, os resultados obtidos quanto à autofertilização natural em espécies florestais são bastante variáveis, porém a frequência não tem sido alta ao ponto de ser considerada de muita importância. No geral, segundo relatam os diversos autores, a estimativa do grau de autofertilização tem variado de 5 a 10% em espécies florestais. Esse nível de autofertilização determina, após uma geração, um coeficiente de endogamia em torno de 0,025 a 0,05.

O coeficiente de endogamia não se afastará muito desse intervalo no decorrer das gerações, já que o efeito de parcial autofecundação ocorre mais drasticamente na primeira geração do fenômeno, conforme sublinham *CROW & KIMURA (1970)*.

Em função do valor do coeficiente de endogamia que poderia resultar a partir da ocorrência de uma baixa frequência de autofertilização natural, provavelmente o mesmo representa pouca importância como fenômeno indutor de endogamia em espécies florestais.

Em casos particulares onde a frequência de autofertilização atinge valores altos, como as observadas para *E. grandis*, por exemplo, com 38% em uma árvore, o coeficiente de endogamia observado pode ser relevante ao ponto de induzir alguma depressão.

De particular importância em espécies florestais é a possibilidade de uma indução do aumento da taxa normal de autofecundação devido a que, ao visar a máxima produção de sementes, impõem-se condições para o aumento da taxa de autofertilização. Esse aspecto será discutido em item posterior.

3.2. Efeitos da Endogamia em Espécies Florestais

Sendo as espécies florestais basicamente alógamas, e normalmente com baixa frequência de autofertilização natural, pode-se considerar que as populações dessas espécies contêm um baixo coeficiente de endogamia.

Dadas as dificuldades da avaliação do efeito da endogamia em espécies florestais, principalmente devido à difícil manipulação de autofecundação ou cruzamentos controlados entre indivíduos relacionados, e ao longo ciclo das espécies florestais, poucos trabalhos conclusivos são citados na literatura. Assim, procurar-se-á, em função dos trabalhos existentes, discutir tendências que vêm sendo notadas em relação ao efeito da endogamia nessas espécies.

O experimento mais antigo de efeito de endogamia em floresta refere-se a *Picea abies*, onde *Eriksson et alii (1973)*, citados por *HADDERS & KOSKI (1975)*, obtiveram volumes médios de madeira de 450 dm³ e 195 dm³ para progênies de polinização livre e autofecundação, respectivamente, aos 61 anos de idade. O pequeno número de indivíduos utilizados não permite conclusões muito confiáveis, tendo somente valor histórico.

Apesar dessa experimentação bastante antiga, a maioria dos trabalhos citados na literatura refere-se aos efeitos da endogamia, principalmente em relação à produção de sementes. Poucos trabalhos são conclusivos quanto aos seus efeitos na produção de madeira à idade adulta.

Em relação às coníferas, *Kranklin (1968)*, citado por *BARKER & LIBBY (1974)*, revisando 113 trabalhos com *Pinus*, *Picea*, *Larix* e *Pseudotsuga* encontrou, em média, que a autofecundação (expressa como % da performance dos cruzamentos) produziu só 54% de sementes cheias, 88% de sementes cheias germinadas, 136% das plântulas germinadas mortas e a sobrevivência foi somente de 88% durante o período de pós-germinação. Os autores enfatizam que as falhas reprodutivas nos períodos pré-germinativo e pós-germinativo resultam em pouca ou nenhuma plântula em algumas famílias, tornando a autofecundação de limitado valor para programas de melhoramento.

Tem sido apontada como bastante difícil a obtenção de famílias autofecundadas em plantas florestais. Por exemplo, o *P. resinosa* parece ser autocompatível

em relação à produção de sementes; em outras espécies tais como *Pseudotsuga menziesii* e *P. radiata*, algumas árvores são autocompatíveis e outras produzem muito pouco ou nenhuma semente. Outras espécies tais como *Pinus ponderosa*, *Bétula verrucosa* e *Bétula pubescens* apresentam restrições na produção de sementes, porém não tão severas para causar sérios problemas (BARKER & LIBBY, 1974).

SORENSEN (1971), estudando 35 árvores de *Pseudotsuga menziesii* de 5 locais, comparou a autofecundação com fecundação cruzada. A autofertilidade foi avaliada através da produção de sementes cheias. As árvores produziram em média 11,3% de sementes cheias após a autofecundação em relação à polinização cruzada. A baixa germinação e mortalidade de pós-germinação nas famílias S₁ aumentou relativamente pouco a perda descrita acima.

O efeito da autofecundação em comparação com polinização cruzada foi examinado em 55 árvores de *Pinus resinosa*, para as características de estróbilo feminino, cone, semente e plântulas, por FOWLER (1965). Das 55 árvores autofecundadas, 46 produziram plântulas que foram avaliadas como normais ou mutantes. Uma progênie segregou para plântulas cloróticas homozigóticas. O autor concluiu que essa espécie é homozigota para um grande número de alelos, autofértil e autocompatível e que plântulas de autopolinização exibem pouca ou nenhuma depressão endogâmica, sugerindo que elas diferem das populações de outras espécies de *Pinus* citadas na literatura.

ORR-EWING (1965) relata que a endogamia em *Pseudotsuga menziesii* reduziu tanto o tamanho do estróbilo masculino como o número de esporângios. A análise citológica do pólen revelou, no geral, maior tamanho para famílias endogâmicas relativamente às de polinização livre ou cruzada. Os cones das famílias endogâmicas foram reduzidos. A produção de sementes por famílias endogâmicas foram reduzidos. A produção de sementes por famílias S₁ foi drasticamente reduzida comparada aos cruzamentos, porém as plântulas S₁ não foram visivelmente menos desenvolvidas. O autor acredita que não existem dificuldades em produzir plantas por autofecundação na espécie e sugere que um programa de endogamia em Douglas-fir deveria ser iniciado pelo estabelecimento de famílias de autofecundação das árvores selecionadas e estabelecidas nos Pomares de Sementes.

A autopolinização em *P. banksiana*, segundo FOWLER (1965), produziu resultados inferiores à polinização cruzada nas 5 árvores estudadas, sendo que os efeitos foram expressados em diferentes características (menor produção de sementes cheias, germinação anormal, baixa sobrevivência das plântulas, hipocótilo curto e mutações visíveis). O autor sugere que a auto-esterilidade em *P. banksiana*, *P. strobus* e *P. resinosa* seja governada por um sistema de genes relativamente primitivo do tipo letal-semi-letal, ou invés de um sistema de genes de incompatibilidade encontrado em gêneros mais avançados. Esse sistema provavelmente seja válido também para outras coníferas.

A frequência de sementes vazias após autopolinização, polinização cruzada e polinização aberta em Pomar de Semente de *P. sylvestris* com 30 clones foram de 85,6%; 18,6% e 21,4%, respectivamente, segundo relato de Johnsson (1972), citado por HADDERS & KOSKI (1975).

Langner (1956), citado por SORENSEN (1973), relata que para diversas espécies de plantas um aumento no coeficiente de endogamia de 0,10 é acompanhado por uma redução no crescimento de cerca de 5%. No caso de coeficiente de endogamia em torno de 0,025 a 0,05, obtidos para frequências de autofertilização natural de 5 a 10%, conforme citados na literatura, poder-se-ia estimar uma redução no crescimento em altura

da ordem de 1,25 a 2,5%. Se o diâmetro sofrer a mesma redução no crescimento, ter-se-á uma redução do volume equivalente a 3 a 5%, o que não seria um valor muito expressivo.

A autofecundação tem sido efetuada há muito tempo (desde 1934) com o gênero *Larix*, segundo relata *KEIDING (1968)*. Foram obtidas progênies S₁ e S₂ e cruzamentos entre plantas endogâmicas de diferentes procedências. O autor ressalta que muitas árvores sofrem muito pouco ou nada com a endogamia na primeira e mesmo na segunda geração e a variação dentro de progênies autofecundadas é da mesma magnitude do que aquela de progênies de polinização aberta. A endogamia, por outro lado, tem afetado a fertilidade dos indivíduos, havendo dificuldade de se obter plântulas principalmente S₃.

O cruzamento entre indivíduos com e sem endogamia, originadas do Japão e da Europa, não tem mostrado heterose, muito embora poucos indivíduos tenham sido utilizados em com poucos cruzamentos efetuados.

Em relação aos *Eucalyptus*, *HODGSON (1974)*, examinando 10 clones de *E. grandis* e um Pomar de Sementes, estimou uma redução no crescimento das plântulas de - 49%, aos 18 meses, quando comparou a autofecundação com cruzamentos. A redução foi de 2 – 26% quando o autor comparou a polinização aberta com cruzamentos, concluindo que a espécie é predominantemente alogâmica, havendo perda do vigor com a autofecundação.

A frequência de aborto do embrião com a autofertilização foi estimada em torno de 90% para *Pseudotsuga*, *Picea* e *Pinus*, por *HADDERS & KOSKI (1975)*. Os autores sugerem que devem existir diversos loci independentes carregando genes letais. O número estimado pelos autores variou de 3,1 a 9,6. *SORENSEN (1971)*, em estudo semelhante para *Pseudotsuga menziesii*, e assumindo que os genes eram letais recessivos e independentes, estimou um número de 8,7 letais por árvore.

Os resultados de efeitos de endogamia relatados por *SNYDER (1972)*, em *Pinus elliotii*, são os mais expressivos da literatura. O autor, comparando famílias de autofecundação e de polinização livre de 35 árvores, obteve uma redução média de 21% em altura para as primeiras relativamente às segundas, aos 12 meses de idade. Após 5 anos de idade, no campo, essa diferença foi aumentada para 34%. Uma família mostrou uma redução de somente 6% no crescimento das plantas no viveiro (12 meses) e de 30% aos 5 anos no campo, mostrando a possibilidade de que plântulas de autofecundação não sejam desbastadas no viveiro, vindo a se deteriorar no campo.

O autor encontrou ainda uma divisão nas plantas em: autocompatíveis, onde a autofecundação e polinização aberta mostraram a mesma porcentagem de sobrevivência e auto-incompatibilidade, onde a sobrevivência foi bastante reduzida para as famílias de autofecundação comparativamente às de polinização pelo vento.

3.3. Endogamia – Implicações no Melhoramento Florestal

A endogamia tem sido sugerida como um método de testar progênies, como um método de produção de populações bases e como um meio de estimar componentes de variância genética (*FRANKLIN, 1969*).

Resultados empíricos de endogamia controlada em 4 gêneros de coníferas comercialmente importantes, em geral, indicam que a endogamia tem potencial limitado como um meio direto de melhoramento de árvores.

Uma das razões mais importantes para isso é a grande quantidade de mortalidade pré-germinativa resultante da autofertilização. A mortalidade pós-germinativa, atrofiamento e baixo vigor, são mais freqüentes entre famílias autofertilizadas do que entre famílias comparáveis de fertilização cruzada (*FRANKLIN, 1969*). No melhoramento de árvores, os longos intervalos de gerações, baixa produção de sementes com endogamia e os altos custos de cruzamentos controlados são os fatores que depõem favoravelmente ao uso de cruzamentos em relação à endogamia. Por outro lado, nos testes de progênies, muitas árvores candidatas à árvores superiores não podem ser testadas por autofecundação, quando falham consistentemente em produzir sementes viáveis por autofertilização. A fecundação cruzada parece ser um método muito mais seguro e eficiente para o teste de progênies.

Os ganhos genéticos por seleção e nosso conhecimento da genética florestal dependem em parte da obtenção de estimativas não tendenciosas de variâncias genéticas, sendo necessário um grande número de indivíduos na população e de sementes de cada indivíduo.

Devido às dificuldades e alto custo de obtenção de cruzamentos controlados em florestas, outras técnicas tem sido preconizadas. O uso de plântulas para obtenção de variâncias genéticas ainda é a mais desejável, desde que a endogamia seja evitada. A semente de polinização livre, devido a seu baixo custo e facilidade de obtenção, tem sido o método mais utilizado.

A autofecundação natural e sua potencial conseqüência, a depressão endogâmica, é uma preocupação devido ao erro que pode ocasionar na estimativa de variância genética aditiva baseada em semente de autofecundação (*NAMKOONG, 1966*).

A utilização de talhões sem controle de origem das sementes para seleção e melhoramento tem levado à endogamia, através de cruzamentos de indivíduos aparentados. Isso tem ocorrido freqüentemente em eucalipto, onde a produção de sementes por árvore atinge quantidades muito altas, possibilitando a plantação de enormes áreas a partir de sementes de poucas árvores e, às vezes, de uma só árvore.

Foi também já enfatizado que a indução de autofecundação em “Pomares de Sementes”, onde os espaçamentos entre árvores são bastante ampliados (até 100 m² por planta), tem sido um dos problemas bastante levantados no melhoramento florestal. Isso tem sido citado como importante, principalmente nas espécies polinizadas por insetos, tais como os eucaliptos. Nesse caso, haveria tendência para uma menor movimentação dos insetos entre árvores, aumentando a probabilidade de autofecundação.

ELDRIDGE (1976) argumenta que, embora ocorra a protandria numa flor de eucalipto, isso não elimina a possibilidade de autofecundação, já que o florescimento da copa toda demora maior período de tempo do que o período em que uma flor é receptível.

FOWLER (1965) conclui que a autofecundação em “Pomares de Sementes” convencionais pode ser bem acima dos níveis aceitáveis e normais, e que deve ser considerado como um problema. O autor levanta que nos “Pomares de Sementes” de *Pinus* a separação dos estróbilos masculinos e femininos não é bem distinta nas copas, comparadas às árvores em talhões fechados onde há uma separação nítida dos sexos.

O mesmo autor coloca ainda que, para facilitar a colheita nos “Pomares de Sementes”, tem-se sugerido a poda ou decapitação das árvores. Isso seria indesejável do ponto de vista de autofertilização, já que sua ocorrência é maior na parte inferior do que na superior da copa.

Outro problema que tem sido levantado está relacionado ao número ideal de clones num “Pomar de Sementes”. *LINDGREN (1976)* mostra que, conforme se diminui o

número de clones no Pomar e aumenta-se a intensidade de seleção, o ganho genético será maior, porém com maior probabilidade de ocorrência de autofecundação, já que plantas do mesmo clone poderão ocorrer mais próximas.

Segundo *HADDERS & KOSKI (1975)*, o grau de autopolinização em Pomares depende de fatores externos que podem ser assim relacionados: tamanho e idade do Pomar, número de clones e delineamento, intensidade e distribuição de flores masculinas e femininas na copa, sincronização das flores de diferentes sexos dentro e entre clones, isolamento do Pomar, condições de vento no período de polinização, etc.. O autor conclui que, entre os fatores que afetam o grau de endogamia em Pomares de Sementes, dois são dominantes: a carga de genes recessivos letais de cada clone e a sincronização da antese e gínesis em diferentes clones.

Os problemas de endogamia relacionados às populações pequenas, através da oscilação genética, não tem sido enfocados pelos autores como importantes nas espécies florestais. Isso se poderia justificar pelo fato de que tais problemas, nessas espécies, só ocorrem com o decorrer de várias gerações, conforme já discutido na parte inicial desse trabalho. Como o período de cada geração é bastante longo em florescimento, esse problema só se evidenciará após um período de tempo bastante longo.

Nos Estados Unidos, segundo *WEIR (1976)*, os “Pomares de Sementes” de segunda geração estão sendo estabelecidos usando seleção a partir de testes de progênies de primeira geração. O autor levanta que os efeitos prejudiciais da endogamia devem ser evitados usando só indivíduos com pedigree conhecido e não relacionados.

A posição do melhoramento florestal em relação à endogamia é colocada por *BURROWS (1969)*, quando assinala os seguintes pontos:

1. Há uma grande necessidade de estudos a respeito do potencial da depressão endogâmica no melhoramento de populações florestais, tendo em vista que podem ser definidos limites toleráveis de endogamia.

2. Um balanço cuidadoso é requerido entre o controle de co-ancestralidade, entendido como um contorno da depressão endogâmica, com o sacrifício da intensidade de seleção.

3. Nos planos de cruzamento onde o controle dos 2 pais sobre todos os indivíduos é praticado, a separação física do processo de produção de semente da população de cruzamento confere a vantagem de que a eliminação da depressão endogâmica na floresta pode ser praticada sem sérios sacrifícios da intensidade de seleção nas gerações iniciais de um programa de seleção recorrente.

4. Nos planos de melhoramento onde o pedigree completo não pode ser mantido, mas as gerações progredem de acordo com um sistema regular de cruzamentos, o contorno da depressão endogâmica pode ser conseguido por manipulação do tamanho da população e procedimentos de cruzamentos.

4. CONCLUSÕES

1. A oscilação genética decorrente do processo de amostragem e que leva a um aumento da frequência de homocigotos às expensas dos heterocigotos, à redução da variação genética e à depressão endogâmica na população são altamente restritivas ao melhoramento de espécies florestais, principalmente a longo prazo (inúmeras gerações), ou mesmo quando o número efetivo de indivíduos da população é drasticamente reduzido.

2. O aumento do tamanho da população, a partir de uma população-base de número efetivamente restrito de indivíduos, não contorna o problema, já que a endogamia remanescente permanece na mesma. Isso se torna de alta importância quando se trabalha com populações de origens desconhecidas, o que pode ocorrer normalmente em espécies florestais.

3. A parcial autofecundação que tem um efeito realçado basicamente na primeira geração, aparentemente não deve causar sérios problemas de depressão endogâmica em espécies florestais, já que as taxas de autofecundação natural relatadas não são de grande magnitude.

Nas coníferas, os autores concluem que a taxa de autofecundação, em média de 5 m- 10%, não é tão alta que possa provocar maiores problemas. Nos eucaliptos a taxa estimada de autofecundação tem sido maior, atingindo, às vezes, níveis elevados. Porém, devido ao pequeno número de indivíduos utilizados na maioria dos trabalhos, deve-se tomar com cautela esses resultados. Em função da alta importância do gênero *Eucalyptus* no Brasil, sugere-se que a ocorrência de autofecundação seja mais bem estudada nessas espécies.

4. O efeito da endogamia, reduzindo a aptidão e a performance das progênes, e que é consequência da dominância ou sobre-dominância nos loci envolvidos, tem sérias implicações na qualidade das florestas. A restrição da variância das populações com a endogamia não possibilita a obtenção dos ganhos genéticos esperados com o melhoramento.

5. O acasalamento entre indivíduos aparentados, principalmente irmãos germanos e meios-irmãos, é de fácil ocorrência em espécies florestais, já que grande áreas podem ser plantadas com pequenas quantidades de sementes. Essas sementes podem provir de pequeno número de árvores ou mesmo de uma única árvore, implicando em cruzamentos endogâmicos.

O difícil controle das populações antigas já existentes torna as mesmas de utilização duvidosa no melhoramento, já que não há possibilidade de se conhecer o grau de parentesco entre os indivíduos que as compõem.

6. As deduções teóricas dos efeitos da endogamia em caracteres quantitativos são confirmadas pela experimentação existente, mostrando o caráter altamente heterozigoto das populações e da importância da dominância e sobre-dominância nos loci para essas características.

7. O efeito da endogamia nos gêneros *Pinus* e *Eucalyptus*, os mais importantes para o nosso meio, foram mais bem estudados em termos de aborto das sementes.

Os poucos resultados conclusivos quanto ao comportamento no campo demonstram que o mecanismo tem alta importância como restrição ao melhoramento florestal.

8. Nos Pomares de Sementes onde o espaçamento é bastante ampliado, visando o máximo de produção de sementes, a ocorrência de autofecundação pode ser bem

acima dos níveis aceitáveis, devendo ser considerada problemática e merecendo estudos mais cuidadosos.

9. A utilização do método endogamia seguida da hibridação tem relativamente pequena aplicação em florestas no estágio atual. A dificuldade de obtenção das progênes endogâmicas e principalmente devido ao longo ciclo de cada geração tornam esse método bastante restrito em espécies florestais.

10. As dúvidas levantadas pelos diversos autores quanto à extensão dos problemas de endogamia em espécies florestais mostram o estágio da pesquisa nessas espécies e, sobretudo, a importância que deverá ainda ter com o decorrer dos programas de melhoramento.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BARKER, J.E. & LIBBY, W.J. – The use of selfing in selection of Forest trees. Journal of genetics, Hyderabad, 61: 152-68, 1974.

BROWN, A.H.; MATHESON, A.C. & ELDRIGE, K.G. – Estimate of the mating system of *Eucalyptus oblique* by using allozyme polymer phisms. Australian journal of botany, Canberra, 23: 931-49, 1975.

BURROWS, P.M. – Coancestry control on forest tree breeding plans. Silvae genetica, Frankfurt, 18(5/6): 195, set./dez.1969.

CRAM, J.F. & KIMURA, M. – An introduction to population genetics theory, New York, Harper et Row. 591p.

ELDRIDGE, K.G. – Breeding, variation and genetic improvement of tropical eucalipts. In: BURLEY, J. & STYLES, B.T. – Tropical trees. London, Press, 1960. 365p.

FALCONER, D.S. – Introduction to quantitative genetics. New York, Ronald Press, 1960. 365p.

FOWLER, D.P. – Effects of inbreeding in red pine, *Pinus resinosa*: 1, 2 e 3. Silvae genetica, Frankfurt, 14: 12-23, 37-46, 76-81, 1965.

FOWLER, D.P. – Natural self fertilization in tree jack pines and its implications in seed orchard management. Forest science, Washington, 11: 55-9, 1965.

FRANKLIN, E.C. – Inbreeding depression effects and their influences on selection programs. Silvae genetica, Frankfurt, 18: 194, 1969.

FRANKLIN, E.C. – Mutant forms found by self-pollination in loblolly pine. Journal of heredity, Baltimore, 60: 315-20, 1969.

- HADDERS, G. & KOSKI, K. – Probability of inbreeding in seed orchards. In: FAULKNER, R. – Seed orchards. London, Her Majesty's Stationery Office, 1975. p.108-17.
- HODGSON, L.N. – Some aspects of flowering and reproductive in *Eucalyptus grandis* at J.D.M. Keet Forest Research Station. South African Forest Journal. Johannesburg, (98): 32-43, 1974.
- KEIDING, H. – Preliminary investigation of inbreeding and outcrossing in larch. Silvae genetica, Frankfurt, 17: 159-65, 1968.
- LINDGREN, D. – Aspects of suitable number of clones in a seed orchard. Royal forestry, Estocolmo, 15: 293-305, 1976.
- METTLER, L.E. & GREGG, T.G. – Genética de populações e evolução. São Paulo, Polígono/EDUSP, 1973. 262p.
- NAMKOONG, H.L. – Inbreeding effects on estimation of genetic additive variance. Forest science, Washington, 12: 8-13, 1966.
- ORR-EWING, H.L. – Inbreeding and single crossing in douglas-fir. Forest science, Washington, 11: 279-80, 1965
- SNYDER, E.B. – Five year performance of self-pollinated slash pines. Forest science, Washington, 18: 246, 1972.
- SORENSEN, F. – Estimate of self-fertility in coastal douglas-fir for inbreeding studies. Silvae genetica, Frankfurt, 20: 115-20, 1971.
- SORENSEN, F. – Frequency of seedling from natural self-fertilization in coastal douglas-fir. Silvae genetica, Frankfurt, 22: 20-4, 1973.
- SQUILLACE, A.F. & KRAUS, J.F. – The degree of natural selfing in slash pine as estimated from albing frequencies. Silvae genetica, Frankfurt, 12: 46-50, 1963.
- WEIR, R.J. – A breeding and selection program for second generation improvement. Raleigh, School of Forest Resources, 1976. p.69-78.

Esta publicação é editada pelo Instituto de Pesquisas e Estudos Florestais, convênio Departamento de Silvicultura da Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” da Universidade de São Paulo.

É proibida a reprodução total ou parcial dos artigos contidos nesta publicação, sem autorização da comissão editorial.

Periodicidade – irregular

Permuta com publicações florestais

Endereço

IPEF – Biblioteca
ESALQ-USP
Caixa Postal, 9
Fone: 33-2080
13.400 – Piracicaba – SP
Brasil

Comissão Editorial

Marialice Metzker Poggiani – Bibliotecária
José Elidney Pinto Jr.
Comissão de Pesquisa do Departamento de Silvicultura – ESALQ-USP
Prof. Luiz Ernesto Geroge Barrichelo
Prof. Fábio Poggiani
Prof. Mário Ferreira

Diretoria do IPEF:

Diretor Científico – Prof. João Walter Simões

Divulgação e Integração – IPEF

José Elidney Pinto Junior