

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO ACRE  
PROGRAMA DE PÓS – GRADUAÇÃO EM CIÊNCIA FLORESTAL**

**SABRINA SILVA DE OLIVEIRA**

**DIVERSIDADE E ESTRUTURA GENÉTICA DE *SWIETENIA MACROPHYLLA*  
KING EM FLORESTA MANEJADA NA AMAZÔNIA SUL-OCIDENTAL**

**RIO BRANCO/AC  
2018**

**SABRINA SILVA DE OLIVEIRA**

**DIVERSIDADE E ESTRUTURA GENÉTICA DE *SWIETENIA MACROPHYLLA*  
KING EM FLORESTA MANEJADA NA AMAZÔNIA SUL-OCIDENTAL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciência Florestal, da Universidade Federal do Acre, como requisito parcial para a obtenção do grau de **Mestre em Ciência Florestal**.

Área de Concentração: Manejo Florestal

Orientador: Dr. Marcus Vinicio Neves d'Oliveira  
Coorientadora: Dr<sup>a</sup>: Tatiana de Campos


**RIO BRANCO/AC  
2018**




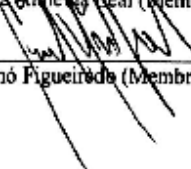
UNIVERSIDADE FEDERAL DO ACRE  
Pró-Reitoria de Pesquisa e Pós-Graduação  
Centro de Ciências Biológicas e da Natureza  
Programa de Pós-Graduação em Ciência Florestal

ATA DE SESSÃO DE DEFESA DE DISSERTAÇÃO DO  
MESTRANDO **SABRINA SILVA DE OLIVEIRA**,  
DISCENTE DO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM  
CIÊNCIA FLORESTAL, REALIZADA NO DIA VINTE E SETE  
DE ABRIL DE 2018.

Às oito horas do dia vinte e sete de abril de 2018, na Sala Ambiente do Mestrado em Ciência, Inovação e Tecnologia para Amazônia –UFAC (CITA), realizou-se a Defesa de Dissertação intitulada: **“Diversidade e Estrutura genética de *Swietenia macrophylla* King em floresta manejada na Amazônia Sul-Occidental”**, discente do Programa de Pós-Graduação em Ciência Florestal, de autoria da mestranda: **Sabrina Silva de Oliveira**, discente do Programa de Pós-Graduação em Ciência Florestal, em nível de Mestrado. A Comissão Examinadora esteve constituída pelos membros: **Dr. Marcus Vinício Neves D’Oliveira** (Presidente/Orientador – EMBRAPA/AC), **Prof. Dr. Glória da Silva Almeida Leal** (Membro Externo-CMULT-UFAC/CZS), **Dr. Evandro Orfanó Figueiredo** (EMBRAPA/AC) e **Prof. Dr. Marcio de Oliveira Martins** (Membro suplente – UFAC). Após a exposição oral, o discente foi arguido pelos examinadores, e ao final da arguição, a sessão foi suspensa e, em sessão secreta, os examinadores atribuíram o resultado. Reaberta a sessão pública para anunciar o resultado, a discente foi considerada **APROVADA** pela Comissão Examinadora. E para constar, foi lavrada a presente ata, que será assinada pelos membros da Comissão.

  
Dr. Marcus Vinício Neves D’Oliveira (Presidente/Orientador – EMBRAPA)

  
Prof. Dr. Glória da Silva Almeida Leal (Membro Externo-CMULT-UFAC/CZS)

  
Dr. Evandro Orfanó Figueiredo (Membro Interno – EMBRAPA/AC)

**SABRINA SILVA DE OLIVEIRA**

**DIVERSIDADE E ESTRUTURA GENÉTICA DE *SWIETENIA MACROPHYLLA*  
KING EM FLORESTA MANEJADA NA AMAZÔNIA SUL-OCIDENTAL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciência Florestal, da Universidade Federal do Acre, como requisito parcial para a obtenção do grau de **Mestre em Ciência Florestal**.

Área de Concentração: Manejo Florestal

**APROVADA: 27 de abril de 2018.**

---

Dr. Marcus Vinício  
Neves d'Oliveira  
Embrapa Acre  
(Orientador)

---

Dr. Evandro Orfanó  
Figueiredo  
Embrapa Acre

---

Dr<sup>a</sup>. Glória da Silva  
Almeida Leal  
Universidade Federal do  
Acre

---

Dr. Marcio de Oliveira  
Martins  
Universidade Federal do  
Acre  
(Suplente)

À memória de meu irmão Luan Pablo  
da Silva Oliveira, dedico.

## AGRADECIMENTOS

Primeiramente a Deus pela vida, força e superação.

Aos meus pais, José da Silva Oliveira e Maria Dias da Silva, por todo apoio, educação e amor oferecido durante toda a vida e por acreditarem nos meus sonhos, e também agradeço aos meus irmãos, Samara da Silva Oliveira, Dionatan da Silva Oliveira, Maicon da Silva Oliveira, Luan Pablo da Silva Oliveira e Ivanei da Silva Oliveira por todo o apoio durante essa trajetória.

Ao Gleisson de Oliveira Nascimento pelo apoio, carinho e companheirismo.

À minha irmã Suzana Praxedes e ao meu sobrinho Caio Praxedes pelo acolhimento na cidade de Rio Branco, obrigada!

Aos colegas do Laboratório de Morfogênese e Biologia Molecular – LabMol da Embrapa Acre, em especial a Susana Melo e Hellen Freire pelos conselhos, incentivo e por sempre estarem dispostas a ajudar quando precisei, incentivando e somando forças na execução dos trabalhos. Obrigada meninas!

À Nathalia Almeida pela força e ajuda no laboratório, foi essencial.

À Auryane Laneska que foi uma pessoa que eu convivi diretamente, pelas boas conservas e risadas.

À Simony Hechenberger por me ajudar na coleta de campo.

À Anelena Carvalho pela elaboração dos mapas.

Aos colegas de campo Aldeci e Airton por me ajudarem na coleta do material vegetal.

Aos funcionários da Floresta Estadual do Antimary onde as populações estavam localizadas, obrigada pela recepção e acolhimento.

Ao meu orientador Dr. Marcus Vinicio Neves d'Oliveira pela oportunidade, ensinamentos e por sempre está disposto a colaborar com a pesquisa. Muito obrigado!

A minha coorientadora Dr<sup>a</sup>. Tatiana de Campos pela atenção, correções e, por todo conhecimento transmitido, indispensável para a conclusão deste trabalho.

Ao Dr. Alexandre Magno Sebbenn pelo auxílio nas análises genéticas e estatísticas.

À Embrapa Acre pelo apoio na realização da pesquisa.

À Universidade Federal do Acre e a todos os docentes do Programa de Pós-Graduação em Ciência Florestal pela oportunidade e conhecimentos transmitidos.

À Capes - Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior pela concessão da bolsa e ao CNPq - Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico pelo apoio ao desenvolvimento científico e tecnológico brasileiro.

E a todos aqueles que direta ou indiretamente ajudaram de alguma forma.

**Deixo os meus sinceros agradecimentos a todos!**

**“A mente que se abre a uma nova ideia  
jamais voltará ao seu tamanho original”.**

**(Albert Einstein)**

## RESUMO

*Swietenia macrophylla* King é uma espécie monoica, alógama, e ameaçada de extinção com alto valor econômico para a indústria madeireira. O objetivo desse estudo foi conhecer a diversidade e estrutura genética de *Swietenia macrophylla* King em floresta manejada na Amazônia Sul-Occidental. Foram coletados material vegetal de 83 indivíduos adultos e 187 juvenis. Foram testados 12 marcadores microssatélites para a caracterização da diversidade e estruturação genética espacial. Foi realizada a análise de parentesco pela determinação dos padrões de fluxo de pólen e distância de dispersão. Foi estimada a taxa efetiva de autofecundação, a taxa de cruzamento de indivíduos aparentados e não aparentados. Foi avaliado o sistema reprodutivo da espécie com base no método numérico Expectativa-Maximização (EM). Um total de 83 alelos foram encontrados nos adultos e 76 nos juvenis. A riqueza alélica ( $R_s$ ) foi maior nos adultos (9,0) que nos juvenis (7,8). As médias de heterozigidade observada ( $H_O$ ) e esperada ( $H_E$ ) para os indivíduos adultos foram de 0,975, 0,823, respectivamente. Para os juvenis os valores foram menores ( $H_O = 0,751$  e  $H_E = 0,823$ ), o que indica a perda da diversidade por deriva genética. O índice médio de fixação ( $F$ ) foi significativo e negativo para os adultos (-0,185), indicando excesso de heterozigotos. Para os indivíduos juvenis, o valor de ( $F$ ) também foi significativo e positivo (0,080) sugerindo a ocorrência de endogamia. A diferenciação genética ( $G_{st}$ ) entre adultos e juvenis foi alta (0,260), o que também reforça a divergência entre as gerações. A análise de estruturação genética espacial para os indivíduos adultos foi significativa até 750 m, ou seja, a distribuição dos adultos não é aleatória e reflete a dispersão das sementes próximas a planta-mãe. A análise do sistema reprodutivo indicou alogamia com alta taxa de fecundação cruzada ( $t_m = 0,995$ ), e a ocorrência de cruzamentos entre indivíduos aparentados ( $t_m - t_s = 0,058$ ). Também foi observada a ocorrência de fluxo gênico entre 42 a 4.749 metros. O estudo indica perda da diversidade, endogamia, alta diferenciação genética entre as gerações e estruturação espacial dos adultos. Assim, estratégias de conservação são de extrema importância para evitar a extinção da espécie.

**Palavras-chave:** Conservação *ex situ*; Microssatélites; Sistema de reprodução; Espécie neotropical.



## ABSTRACT

*Swietenia macrophylla* King is a monoecious, allogenic, and endangered species with high economic value for the timber industry. The objective of this study was to study the diversity and genetic structure of *Swietenia macrophylla* King in a managed forest in the South Western Amazon. Plant material was collected from 83 adult individuals and 187 juveniles. Twelve microsatellite markers were used for the characterization of spatial genetic diversity and structuration. It was estimated the effective rate of self-fertilization, the rate of crossing of related and unrelated individuals and cross fertilization. The reproductive system of the species was evaluated based on the numerical Expectation-Maximization (EM) method. A total of 83 alleles were found in adults and 76 in juveniles. Allelic richness ( $R_s$ ) was higher in adults (9.0) than in juveniles (7.8). The observed ( $H_O$ ) and expected ( $H_E$ ) heterozygosity averages for the adult subjects were 0.975, 0.823, respectively. For juveniles, the values were lower ( $H_O = 0.751$  and  $H_E = 0.823$ ), which indicates the loss of diversity due to genetic drift. The mean index of fixation ( $F$ ) was significant and less than zero for adults (-0.185), indicating excess heterozygotes. For juveniles, the value of ( $F$ ) was also significant, but it was higher than zero (0.080) suggesting the occurrence of inbreeding and crossbreeding among related individuals. The standard genetic differentiation ( $G_{st}$ ) between adults and juveniles was significant and high (0.260), which also reinforces the divergence between generations. The analysis of spatial genetic structure for adult individuals was significant up to 750 m, that is, the distribution of adults is not random and reflects the dispersion of seeds close to the mother plant. The analysis of the reproductive system indicated alogamy with high cross - fertilization rate ( $t_m = 0.995$ ), and the occurrence of crosses between parenting individuals ( $t_m - t_s = 0.058$ ). It was also observed the occurrence of gene flow between 42 and 4.749 meters. The study indicates loss of diversity, inbreeding, high genetic differentiation between generations and spatial structuring of adults. Thus, conservation strategies are extremely important to avoid extinction of the species.

**Keywords:** *ex situ* conservation; microsatellite; mixed mating system; neotropical specie.

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1: Floresta Estadual do Antimary no Estado do Acre, Brasil. .... 29
- Figura 2: Distribuição espacial dos indivíduos adultos amostrados de *Swietenia macrophylla* na Floresta Estadual do Antimary, Acre, Amazônia Sul – Ocidental. 30
- Figura 3: Coleta de material vegetal: cambio vascular (A) e tecido foliar (B) de *Swietenia macrophylla* na Floresta Estadual do Antimary, Acre, Amazônia Sul – Ocidental. .... 31
- Figura 4: Quantificação de DNA genômico total extraído de folhas jovens de *Swietenia macrophylla* em gel de agarose 1%, corado com GelRed. Nos três primeiros poços observa-se DNA do fago  $\lambda$  nas concentrações de 50, 100 e 200 ng/ $\mu$ L, respectivamente. Os seis poços seguinte referem-se às amostras de DNA extraído de 6 plântulas de *Swietenia macrophylla*. .... 38
- Figura 5: Perfil do loco sm05 e os alelos encontrados dos 37 indivíduos adultos *Swietenia macrophylla*. .... 39
- Figura 6: Número de indivíduos representando a coleção nuclear de *Swietenia macrophylla* na Floresta Estadual do Antimary, Acre, Amazônia Sul - Ocidental. . 41
- Figura 7: Estrutura genética espacial de indivíduos adultos de *Swietenia macrophylla*. A linha contínua refere-se à estimativa do coeficiente médio de coancestria e as linhas verticais à estimativa do intervalo de confiança ( $p < 0,05$ ) da hipótese de ausência de estrutura genética espacial (10.000 permutações) ( $H_0: \theta_{xy} = 0$ ).. .... 42
- Figura 8: Distância efetiva de dispersão do pólen para os juvenis e a distância geográfica entre indivíduos adultos de *Swietenia macrophylla*. .... 45

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Locos de microssatélites de <i>Swietenia macrophylla</i> com a respectiva temperatura de anelamento (Ta) e sequência de nucleotídeos. ....	32
Tabela 2: Média das estimativas de diversidade genética e índice de fixação ( $F$ ) para ambas as gerações (adultos e juvenis) de <i>Swietenia macrophylla</i> na Florestal Estadual do Antimary, Acre, Amazônia Sul - Ocidental. ....	40
Tabela 3: Resultados da análise de paternidade dos juvenis de <i>Swietenia macrophylla</i> . ....	44
Tabela 4: Estimativas da diversidade genética e índices do Sistema de Cruzamento para cada família de <i>Swietenia macrophylla</i> . ....	47
Tabela 5: Média e intervalo de confiança a 95% (IC a 95%) para os índices do Sistema de Cruzamento de <i>Swietenia macrophylla</i> . ....	48
Tabela 6: Correlação de postos de Spearman ( $\rho$ ) entre o tamanho da amostra ( $n$ ), taxa de cruzamento ( $t_m$ ), número efetivo de doadores de pólen ( $N_{ep}$ ), taxa de autofecundação e cruzamento entre parentes [ $s + (t_m - t_s)$ ], tamanho efetivo da variância dentro das famílias ( $N_e$ ), número total de alelos ( $K$ ), heterozigosidade observada ( $H_o$ ) e índice de fixação ( $F_o$ ).para indivíduos de <i>S. macrophylla</i> . * $p < 0,05$ ; ** $p < 0,01$ . ....	50

## LISTA DE ABREVIATURAS

BSA	Albumina de Soro Bovino
CITES	Convenção sobre o Comércio Internacional das Espécies de Fauna e Flora Selvagens Ameaçadas de Extinção
CNCFLORA	Centro Nacional de Conservação da Flora
CTAB	Brometo de Cetiltrimetilamônio
DAP	Diâmetro a altura do peito
DMC	Diâmetro mínimo de corte
EGE	Estrutura genética espacial
EMBRAPA	Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária
FAO	Organização das Nações Unidas para Alimentação
FEA	Floresta Estadual do Antimary
FUNTAC	Fundação de Tecnologia do Estado do Acre
GPS	Sistema de posicionamento global
HT	Altura total
IN	Instrução normativa
IUCN	União Internacional para Conservação da Natureza e dos Recursos Naturais
MMA	Ministério do Meio Ambiente
PCR	<i>Polimerase Chain Reaction</i>
POA	Plano operacional anual
PMFS	Planos de Manejo Florestal Sustentável
SEMA	Secretaria Estadual do Meio Ambiente
SSR	<i>Simple Sequence Repeat</i>
UPA	Unidade de produção anual

## SUMÁRIO

RESUMO	
ABSTRACT	
LISTA DE FIGURAS	
LISTA DE TABELAS	
LISTA DE ABREVIATURAS	
1 INTRODUÇÃO .....	14
2 OBJETIVOS .....	16
2.1 Geral .....	16
2.2 Específicos.....	16
3 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA .....	17
3.1 Caracterização e Manejo de <i>Swietenia macrophylla</i> King.....	17
3.2 Diversidade genética e conservação de espécies arbóreas .....	20
3.3 Estrutura genética espacial de populações arbóreas .....	22
3.4 Sistema de Reprodução .....	25
3.5 Marcadores Microssatélites – SSR.....	27
3.5.1 Estudos moleculares em <i>Swietenia macrophylla</i> King (Meliaceae).....	27
4 MATERIAL E MÉTODOS .....	28
4.1 Área de Estudo .....	28
4.2 Material vegetal.....	30
4.3 Extração de DNA genômico.....	31
4.4 Análise de Microssatélites .....	32
4.5 Análises Estatísticas .....	34
4.5.1 Diversidade genética e Índice de fixação .....	34
4.5.2 Estrutura genética espacial intrapopulacional.....	35
4.5.3 Análise de paternidade e padrões de dispersão de pólen .....	36
4.5.4 Análise do Sistema de Cruzamento pelo MLTR .....	37
5 RESULTADOS E DISCUSSÃO .....	38
5.1 Extração e quantificação do DNA genômico .....	38
5.2 Caracterização dos marcadores microssatélites.....	38
5.3 Diversidade genética e Índice de fixação .....	39
5.4 Estrutura genética espacial intrapopulacional .....	41
5.5 Estimativas dos padrões de dispersão de pólen .....	43
5.6 Sistema de Cruzamento .....	46
6 CONCLUSÕES .....	51

## 1 INTRODUÇÃO

Nas últimas décadas, observa-se um avanço da fronteira agrícola em áreas de florestas naturais, que juntamente com práticas de manejo dos recursos florestais contribuem para intensificação das mudanças climáticas globais, ocasionando modificações na dinâmica da composição de espécies em florestas tropicais (DAVIDSON et al., 2012).

Adicionalmente, uma forma de minimizar as perdas causadas com a exploração dos recursos florestais é através da gestão múltipla, que visa harmonizar as dimensões econômicas, sociais, institucionais e biofísicas relacionando-as com técnicas de colheita, utilização e comercialização de uma variedade de bens e serviços oferecidos pelos produtos oriundos da floresta (HERRERO-JÁUREGUI et al., 2013).

Além da interferência antrópica, as florestas sofrem perturbações naturais como eventos de seca, focos de incêndios, que dependendo da sua intensidade, alteram a estrutura e dinâmica dos ecossistemas florestais (TRUMBORE et al., 2015). O corte seletivo de árvores com características desejáveis é a estratégia mais comum na maioria das florestas tropicais submetidas à colheita legal (JENNINGS et al., 2001). Esse tipo de atividade pode ser uma estratégia sustentável do manejo florestal quando conduzido de acordo com as técnicas de exploração de impacto reduzido e observando a intensidade de corte fundamentada nas taxas de crescimento da floresta (SNOOK, 2003).

No entanto, este modelo de exploração pode contribuir para ocasionar impactos negativos diretamente no tamanho das populações das espécies manejadas (TAMBARUSSI et al., 2015), reduzindo o número e aumentando a distância entre os indivíduos reprodutivos. Como consequência, promove o isolamento espacial das populações e contribui para o aumento da endogamia (GHAZOUL, 2005; ANDRÉ et al., 2008; SEBBENN et al., 2008; BEM et al., 2015; LEWIS, 2015). Em populações naturais de espécies arbóreas polinizadas por insetos, a endogamia pode resultar da

visitação de polinizadores na mesma árvore (autofecundação) ou em árvores vizinhas que mostram estrutura genética espacial intrapopulacional (EGE), em geral, resultante da dispersão de sementes limitadas (BITTENCOURT; SEBBENN, 2007).

Dependendo do sistema de troca de informações genéticas das espécies, o fluxo gênico entre as populações pode ser bastante restrito, favorecendo a diferenciação por processos de seleção natural ou deriva genética (SUJII et al., 2015). O conhecimento da estrutura genética espacial, sistema reprodutivo, fluxo gênico e níveis de diversidade genética é importante para compreender os efeitos do corte seletivo e sua influência sobre a dinâmica populacional, o que pode contribuir para implementação de diretrizes em atividades de manejo florestal e programas de melhoramento genético de espécies arbóreas com algum valor agregado (PIOTTI et al. 2013; LEITE et al., 2014).

*Swietenia macrophylla* King (mogno) é uma espécie de árvore Neotropical que apresenta madeira economicamente valiosa (GROGAN; GALVÃO, 2006), devido as suas características estéticas, físicas e mecânicas (NETO et al., 2004). É uma espécie que historicamente sofreu uma sobre-exploração acelerada, reduzindo drasticamente o seu *habitat* natural por apresentar um recurso natural de alta qualidade (TRUJILLO-SIERRA et al., 2013).

Em decorrência da intensa exploração para fins madeireiro, a espécie foi incluída em 2002 na CITES (Convenção sobre o Comércio Internacional das Espécies de Fauna e Flora Selvagens Ameaçadas de Extinção, anexo II) exigindo que os países exportadores verificassem os critérios de legalidade da exploração e os devidos cuidados para que a intensidade não fosse prejudicial para a sobrevivência e restabelecimento da espécie em seu ecossistema.

Devido à pressão de exploração, a avaliação do nível de conservação têm sido um assunto de relevante interesse e crescente preocupação. Aspectos relacionados ao manejo inadequado de *S. macrophylla* pode acarretar consequências na sua diversidade genética e na estrutura de suas populações (LEMES et al., 2011). Por outro lado, estudos sobre os efeitos do manejo florestal relacionados aos parâmetros genéticos ainda são escassos para populações naturais de *S. macrophylla* (LEMES et al., 2003; ANDRÉ et al., 2008), especialmente para a América do Sul que abriga a maior parte das populações dessa espécie (LEMES et al., 2003).

Assim, visando avaliar e mitigar os efeitos genéticos do manejo seletivo, estudos sobre os parâmetros genéticos em populações de árvores tropicais são

fundamentais. Além disso, avaliar o corte seletivo através dos parâmetros genéticos pode ajudar na definição de estratégias de manejo adequadas para cada espécie, o que permitirá uma melhor combinação de práticas de uso e conservação de espécies tropicais (LEMES et al., 2003; SEBBENN, 2006). O estudo de fatores que moldam o padrão de fluxo gênico e que, conseqüentemente, explicam a diferenciação e a diversidade genética intrapopulacional é essencial para a definição de tratamentos silviculturais que auxiliem na sustentabilidade da exploração comercial (SEBBENN, 2006; NAVARRO et al., 2010).

O sistema reprodutivo e o fluxo gênico são os principais fatores que influenciam a dinâmica e a evolução das espécies (DUMINIL et al., 2016). O conhecimento desses fatores é importante para a conservação e melhoramento genético, uma vez que os padrões de dispersão de pólen determinam o parentesco e endogamia das próximas gerações (SEBBENN, 2006). Tais fatores geralmente não são caracterizados em espécies de árvores tropicais, mas constituem informações básicas que devem ser consideradas para implementar práticas de manejo sustentável.

## **2 OBJETIVOS**

### **2.1 Geral**

Avaliar a diversidade e estrutura genética de *Swietenia macrophylla* King em floresta manejada na Amazônia Sul-Occidental visando compreender os mecanismos associados ao fluxo gênico da espécie.

### **2.2 Específicos**

- ✓ Investigar a diversidade genética entre as gerações (adultos e juvenis) de *Swietenia macrophylla* para verificar a proporção de indivíduos heterozigotos;
- ✓ Avaliar a estruturação genética espacial de árvores adultas para determinar a distância que ocorrem cruzamento aparentado;
- ✓ Verificar o fluxo gênico entre matrizes através de parentesco de suas progênes para averiguar o comportamento do polinizador da espécie;
- ✓ Identificar a paternidade dos indivíduos juvenis de uma população;



- ✓ Determinar a taxa de fecundação cruzada para conhecer o sistema reprodutivo da espécie.

### 3 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

#### 3.1 Caracterização e Manejo de *Swietenia macrophylla* King

Estimativas revelam que os ecossistemas tropicais comportam cerca de 70% de um total de 60.000-80.000 espécies de árvores existentes em todo planeta, tornando-se vitais para a manutenção da biodiversidade (MANOEL et al., 2017), e que muitas dessas espécies estão ameaçadas por um elevado índice de desmatamento (DUMINIL et al., 2006; SLIK et al., 2015). As florestas que comportam algum tipo de alteração antrópica, atualmente, formam componentes dominantes em ecossistemas tropicais, cobrindo uma área maior do que as florestas primárias (FAO, 2017).

Na Amazônia brasileira a cobertura florestal compreende aproximadamente 321 milhões de hectares, sendo que desta área, cerca de 19% já foram alterados por alguma atividade de exploração, seja madeireira, pecuária, agricultura, mineração ou urbanização (COSTA et al., 2014). Neste sentido, uma potencial ameaça para a degradação de florestas tropicais é a extração seletiva para a obtenção de madeira, lenha e carvão vegetal (RIST et al., 2012). Esta prática consiste no manejo seletivo de árvores com as melhores características econômicas e não envolve medidas mitigadoras com relação aos efeitos dos impactos negativos aos parâmetros genéticos das espécies vegetais (ORTIZ-COLÍN et al., 2017).

Em comparação com outros tipos de uso e ocupação do solo, como a conversão da floresta para produção agropecuária, a extração seletiva tem um impacto consideravelmente menor na diversidade de espécies nas florestas tropicais (CARREÑO-ROCABADO et al., 2012). No entanto, os impactos da exploração seletiva tradicional na regeneração de diferentes florestas tropicais são mal compreendidos tendo em vista a particularidade das relações ecológicas frente às diferentes formas de utilização dos recursos em cada ecossistema (SILVA et al., 2016). Uma forma de amenizar situações dessa natureza é por meio do conhecimento das espécies com algum interesse associado que compõem determinados ecossistemas florestais (SILVA et al., 2014).

*Swietenia macrophylla* King é uma das três espécies do gênero *Swietenia*, pertencente à família Meliaceae, que possui 50 gêneros e 1.400 espécies e ocorre naturalmente em todas as regiões tropicais das Américas (MOGHADAMTOUSI et al., 2013). Em particular, inclui populações distribuídas no sudeste do México ao longo da costa atlântica da América Central e do norte da América do Sul, ocupando um grande arco geográfico ao sul da Amazônia, entre o Brasil, Colômbia, Peru e Bolívia; e Malásia no sudeste asiático (MOGHADAMTOUSI et al., 2013; RODRÍGUEZ; CÓRDOBA, 2013).

Também chamada de "fruta do céu" devido à tendência ascendente de seus frutos para o céu, apresenta crescimento lento a moderado. É uma espécie monoica, polinizada por pequenos insetos (abelhas e mariposas) (STYLES, 1972; GILLIES et al., 1999; LOWE et al., 2003). As sementes dispersadas pelo vento com distância média de dispersão de 30 m (GROGAN; GALVAO, 2006; GOMES et al., 2015), e possui um sistema de reprodução predominantemente cruzado (LEMES et al., 2007). Decídua durante a estação seca quando os frutos amadurecem, apresentando baixa densidade populacional, com aproximadamente, uma árvore reprodutiva por hectare (PENNINGTON 1981; ÁLCALA et al., 2014a).

Este padrão de distribuição está provavelmente relacionado ao seu modo de regeneração que exige áreas expostas à luz (GULLISON et al., 1996; SNOOK et al., 2005). *S. macrophylla* regenera-se em áreas abertas principalmente após grandes distúrbios, como mudanças nos cursos de rio, furacões, fogo e em áreas de exploração florestal (estradas, trilhas e clareiras) (SNOOK, 1996; GULLISON et al., 1996).

*S. macrophylla* foi explorada em todas as regiões de ocorrência natural desde o início do século XX (LAMB, 1966; RODAN et al., 1992). Nas últimas décadas, com o esgotamento das populações naturais na América Central, a maior parte da extração voltou-se para as populações da América do Sul, especialmente na Amazônia brasileira, o que tornou o Brasil o principal exportador do mundo na década de 70. De 1971 a 1992, o Brasil exportou mais de três milhões de metros cúbicos de *S. macrophylla*, 40% dos quais foram exportados para os Estados Unidos e 35% para o Reino Unido (FUNATURA, 1993).

O tronco é espesso, com sulcos profundos e casca quase preta, o que proporciona uma excelente resistência ao fogo (LAMB, 1966; CHUDNOFF, 1979). É uma espécie extremamente apreciada na fabricação de móveis, decoração e no uso paisagístico (LORENZI, 1992; GOMES et al., 2015).

O cultivo de *S. macrophylla* está estabelecido em mais de 40 países, principalmente nas áreas úmidas e subúmidas dos trópicos no sul e sudeste da Ásia, nas ilhas do Pacífico, no Caribe e na África tropical (CABI, 2005). Em 1980 havia cerca de 55.000 hectares de plantios de *S. macrophylla* no mundo (PANDEY, 1983). Já em 1995, as plantações da espécie cobriram aproximadamente 151 mil hectares (PANDEY, 1997). Na Indonésia há mais de 55 mil hectares plantados (COSSALTER; NAIR, 2000) e nas Ilhas Fiji aproximadamente 26 mil hectares (KAMATH et al., 1996), suficiente para serem considerados os países com maior área plantada. No Brasil, não há dados sobre o número exato de plantios com alguns relatos de cultivo no Norte do país, principalmente no Pará e no Centro-Oeste e Sudeste, sobretudo Goiás, Minas Gerais e São Paulo (CARVALHO, 2007).

Sua madeira é extremamente valorizada e com alta demanda para exportação. O seu preço no mercado é de R\$ 5 mil por m<sup>3</sup>, e a madeira extraída ilegalmente é vendida por R\$ 125 por m<sup>3</sup>, o que levou a uma sobre-exploração da espécie que chegou nos últimos 10 anos a 4 milhões de m<sup>3</sup> (CARVALHO, 2007). Na década de 90, o Brasil contribuiu com cerca de 60% do volume comercializado, seguido da Bolívia com 27,6% (FUNATURA, 1993).

*S. macrophylla* apresenta uma madeira economicamente valiosa por apresentar características apreciáveis à indústria nacional e internacional, como aspectos físicos e mecânicos de alta qualidade (LEMES et al., 2002; GROGAN; GALVÃO, 2006; GOMES et al., 2015). Em contra partida, grandes áreas de florestas naturais com populações de *S. macrophylla* foram convertidas para outros usos, e são poucas as florestas remanescentes (LEMES et al., 2011). O esgotamento das populações de *S. macrophylla* levou à preocupação sobre seu comércio e o futuro da espécie (MOGHADAMTOUSI et al., 2013).

Devido ao intenso comércio, restrições à regeneração natural e ao plantio sustentável algumas ações de conservação estão sendo implementadas. A espécie foi classificada como uma espécie vulnerável (Convenção sobre o Comércio Internacional das Espécies de Fauna e Flora Selvagens Ameaçadas de Extinção – CITES, anexo II, 2002). Também foi incluída na Lista vermelha de espécies ameaçadas de extinção pela União Internacional para Conservação da Natureza e dos Recursos Naturais – IUCN (World Conservation Monitoring Centre, 1998).

Além das ações internacionais, em 1992, *S. macrophylla*, por meio da Portaria nº 06-N e 37-N, foi reconhecida como espécie ameaçada de extinção (BRASIL, 1992).

Em 1998, através do Decreto nº 2.687, a exploração da espécie foi suspensa na região Amazônica, pelo período de dois anos (BRASIL, 1998). Em 2003, a exploração foi novamente suspensa no território nacional pelo período de 150 dias, por meio do Decreto 4.593 até que fossem estabelecidos pelos órgãos competentes critérios para manejo sustentável da espécie (BRASIL, 2003). O assunto foi novamente retomado por meio do Decreto nº 4.722 de 2003 que institui que a exploração da espécie somente seria permitida mediante práticas de manejo florestal sustentável (BRASIL, 2003).

O Ministério do Meio Ambiente – MMA, por meio da Instrução Normativa Nº 06, incluiu *S. macrophylla* na Lista Oficial das Espécies da Flora Brasileira Ameaçadas de Extinção (BRASIL, 2008), a partir da avaliação conduzida pelo Centro Nacional de Conservação da Flora (CNCFLORA). A Instrução Normativa Nº 17 e a Portaria Nº 443 estabeleceram que espécies consideradas vulneráveis como *S. macrophylla* estavam suspensas de coleta, corte, transporte, armazenamento, manejo, beneficiamento e comercialização (IBAMA, 2001; BRASIL, 2014).

Porém, a Instrução Normativa Nº 1 permitiu a aprovação de Planos de Manejo Florestal Sustentável (PMFS) e seus Planos Operacionais Anuais (POA) quando envolver a exploração de espécies constantes na Lista Nacional de Espécies da Flora Ameaçadas de Extinção classificadas na categoria vulnerável, no bioma amazônico (BRASIL, 2015). Nesta IN, os seguintes critérios foram estabelecidos: manutenção de pelo menos 15% do número de árvores por espécie na área de exploração da Unidade de Produção Anual (UPA), respeitando o limite mínimo de manutenção de quatro árvores por espécie por 100 hectares e, manutenção de todas as árvores das espécies cuja abundância de indivíduos com DAP superior ao diâmetro mínimo de corte (DMC) fosse igual ou inferior a quatro árvores por 100 ha (BRASIL, 2015).

### **3.2 Diversidade genética e conservação de espécies arbóreas**

Conservar a diversidade genética das espécies arbóreas é de fundamental importância, pois este parâmetro genético é o componente principal para garantir a sobrevivência e a evolução a longo prazo, permitindo gerar estratégias de conservação e manejo adequadas para cada espécie (FRANKHAM et al., 2002; ARAÚJO et al., 2017). Estudos sobre os parâmetros genéticos em espécies ameaçadas de extinção utilizando marcadores moleculares aumentaram nas últimas décadas devido à sua

importância central no planejamento dos esforços da conservação *in situ* e *ex situ* (ÁNDRE et al., 2008).

As práticas florestais que mantêm a diversidade genética a longo prazo são necessárias como componente integral do manejo florestal sustentável (FAO, 2017). O monitoramento da diversidade genética é relevante para orientar as melhores práticas no manejo florestal, ajudando a manter as populações geneticamente viáveis de espécies valor agregado (NOVELLO et al., 2018).

O aumento nas taxas de desmatamento e a consequente fragmentação de florestas naturais podem levar a perdas da variação genética, causando a extinção das populações adaptadas localmente, bem como a redução do tamanho efetivo da população e interrupção dos movimentos do fluxo gênico, deixando os indivíduos espacialmente distantes (SCHABERG et al., 2008). A prática seletiva também ameaça a diversidade genética causando a seleção disgênica devido à exploração contínua de indivíduos com características desejáveis e aumento do nível de endogamia devido à redução na densidade populacional (ANDRÉ et al., 2008).

Nesse sentido, os aspectos relacionados à diversidade genética podem auxiliar na definição de técnicas que possam minimizar os impactos negativos do desmatamento e corte seletivo de espécies arbóreas (ANDRÉ et al., 2008). Diversidade genética é a variedade de genótipos e alelos presentes em uma população que se reflete em diferentes caracteres morfológicos, fisiológicos, bioquímicos e comportamentais (FRANKHAM et al., 2008), ocorrendo em diferentes níveis: dentro da população e entre as populações. Os ecossistemas têm uma "habilidade interna" para adaptar-se a mudanças bióticas e abióticas devido à variação genética em genes adaptativos dentro do genoma de cada organismo vivo (PAFFETTI et al., 2012).

A densidade populacional é uma variável importante no contexto da sustentabilidade dos recursos arbóreos sob práticas seletivas de exploração madeireira. O manejo implica, entre outros efeitos, na redução da densidade populacional com potenciais consequências prejudiciais para a reprodução, regeneração e diversidade genética (DEGEN et al., 2004, 2006; SEBBENN et al., 2008; WERNSDÖRFER et al., 2011; LACERDA et al., 2013).

A reprodução das plantas e, em particular, a extensão do fluxo gênico depende do sistema reprodutivo e dos padrões de dispersão de pólen e semente (LEVIN et al., 2003; DUMINIL et al., 2009). Uma redução da densidade populacional pode limitar a quantidade de pólen disponível para o cruzamento

externo, o que poderia reduzir a produção de sementes em espécies de cruzamento obrigatório (NAITO et al., 2008).

Além disso, em várias espécies vegetais, a redução da densidade populacional mostrou-se contrabalançada por uma mudança no comportamento do polinizador que permite uma maior distância de dispersão (HARDY et al., 2006; CARNEIRO et al., 2011). O efeito da redução da densidade populacional sobre a biologia reprodutiva e a diversidade genética das espécies arbóreas tem sido particularmente abordado através do estudo do impacto do manejo florestal (ANDRÉ et al., 2008; CARNEIRO et al., 2011; SILVA et al., 2014).

O corte seletivo de espécies arbóreas pode afetar, de forma indireta, outras espécies não manejadas que são protegidas por lei, favorecendo a biologia reprodutiva através das mudanças no padrão de distribuição espacial e estrutura populacional da população, por exemplo, aberturas do dossel pode afetar o movimento do vento e o tamanho ou comportamento dos polinizadores ou favorecer a regeneração de espécies que exigem luz (DUMINIL et al., 2016).

### **3.3 Estrutura genética espacial de populações arbóreas**

O manejo florestal executado sem a observância de critérios técnicos tem o potencial de alterar a estrutura genética das populações e os níveis de diversidade genética, em que dependem a produtividade, a estabilidade do ecossistema, a sobrevivência a longo prazo e a adaptação das espécies (HAWLEY et al., 2005). Como resultado ocorrem mudanças na frequência alélica dos indivíduos remanescentes ou interrupções do sistema de cruzamento em populações com baixa densidade (RAJORA et al., 2000; HAWLEY et al., 2005), e perda de alelos (RAJORA et al., 2000; KETTLE et al., 2007; ORTEGO et al., 2010), ainda que muitos estudos não conseguiram detectar efeitos significativos (CARNEIRO et al., 2011; ARRUDA et al., 2015). Mudanças no padrão de distribuição espacial e estrutura populacional podem alterar a organização espacial da variação genética, mesmo quando os níveis globais de variação são mantidos (PIOTTI et al., 2013; SJÖLUND e JUMP, 2015).

A estrutura genética espacial (EGE) é definida como a distribuição espacial dos genótipos no espaço e no tempo dentro da população, resultantes de processos ecológicos e fatores evolutivos, como seleção natural, fluxo gênico, tamanho da população, alterações demográficas, heterogeneidade ambiental, sistema reprodutivo

e distribuição geográfica (HAMRICK, 1983; SJÖLUND; JUMP, 2015; PÁDUA et al., 2016) O conhecimento desses fatores dependem diretamente de estudos ecológicos e genéticos SJÖLUND; JUMP, 2015; SPOLADORE et al., 2017).

Uma importante variável dentro da genética espacial é o fluxo gênico, que compreende a dispersão de pólen e sementes dentro e entre populações (GODOY et al., 2001; SMOUSE et al., 2004; ARAÚJO et al., 2017). Os gametas masculinos são dispersos com pólen e os embriões que trazem contribuições genéticas de ambos os pais são dispersos por sementes (HAMRICK et al., 1993). Tal mecanismo funciona como força evolutiva que homogeneiza a diversidade genética e influencia significativamente a estrutura genética e o tamanho efetivo da população (DOW et al., 1998; ARAÚJO et al., 2017). O estudo desse mecanismo de migração em escalas locais e como as mudanças nos ecossistemas alteram o fluxo gênico são questões importantes para a conservação das espécies (MARTINS et al., 2016). Uma interrupção do fluxo gênico das matrizes pode, portanto, ter um efeito negativo sobre o vigor e a sobrevivência das progênes (DUMINIL et al., 2016).

Níveis elevados de fluxo gênico permitem a manutenção da coesão genética entre as populações, enquanto baixos níveis resultam na diferenciação genética através da seleção natural (BITTENCOURT; SEBBENN, 2007). Estudos fundamentados em marcadores genéticos mostraram que o pólen pode ser disperso em longas distâncias em espécies de árvores polinizadas por animais (MANOEL et al., 2012; DEGEN et al., 2014), evitando possíveis efeitos da deriva genética, como perda de alelos, redução da heterozigosidade, aumento da endogamia e diminuição efetiva no tamanho da população (BURCZYK et al., 2004).

O sistema reprodutivo e os padrões de fluxo gênico determinam a dinâmica da recombinação genética de árvores reprodutivas dentro da população para uma população descendente, afetando a diversidade e estrutura genética espacial de uma espécie, devido aos cruzamentos entre aparentados (MORAES et al., 2012; MANOEL et al., 2012; MEDINA-MACEDO et al., 2016). O estudo desses fatores ecológicos são importantes em espécies arbóreas, pois pode contribuir para definição de estratégias de manejo, o que, permitirá uma melhor combinação de práticas de uso e conservação (MANOEL et al., 2012). Ademais, o fluxo gênico é um dos principais fatores que contribui na manutenção dos altos níveis de diversidade genética encontrados nas populações de espécies arbóreas e na determinação da estrutura genética populacional (LACERDA et al., 2008).

Além disso, em populações de espécies arbóreas, o mecanismo de dispersão (pólen e sementes) influenciam fortemente a extensão e a magnitude da estrutura genética espacial de uma espécie (VEKEMANS; HARDY, 2004; FORTI et al., 2014; BESSEGA et al., 2016, 2017; GONZÁLEZ-DÍAZ et al., 2017). Quando ambos são restritos, isso resultará em endogamia e aumento de EGE (CHYBICKI et al., 2011; FORTI et al., 2014). A endogamia leva a reduções na heterozigosidade e vigor reprodutivo, com a principal consequência de que os homozigotos de alelos recessivos deletérios sejam mais frequentes, em comparação com populações com padrões de cruzamento aleatório (FORTI et al., 2014).

Todavia, quando o movimento do fluxo gênico por pólen ocorre a longas distâncias (como na dispersão por anemocoria), a estrutura genética espacial é determinada pela dispersão de sementes restrita, o que pode resultar no agrupamento de irmãos perto da árvore-mãe (BITTENCOURT; SEBBENN, 2007). Por exemplo, as plantas no qual os agentes dispersores são os animais (zoocoria), geralmente apresentam maiores EGE do que aquelas com dispersão pelo vento (anemocoria) (VEKEMANS; HARDY, 2004). Outro fator determinante é a densidade individual que, geralmente, está inversamente correlacionada com EGE (VEKEMANS; HARDY, 2004; GONZÁLEZ-DÍAZ et al., 2017).

Nas populações de espécies arbóreas, os genótipos não estão distribuídos aleatoriamente (GONZÁLEZ-DÍAZ et al., 2017). Normalmente, os indivíduos são geneticamente mais distintos à medida que a distância entre eles aumenta (VEKEMANS; HARDY, 2004; JUMP; PEÑUELAS, 2007; PAFFETTI et al., 2012). Em populações espacialmente estruturadas, a probabilidade de cruzamento entre indivíduos dentro da população é determinada em parte pela distância entre eles (JUMP; PEÑUELAS, 2007).

Os fatores ecológicos da EGE (recrutamento, densidade, distância de dispersão) são comumente modificados por práticas de manejo florestal (GONZÁLEZ-DÍAZ, 2017). As mudanças consequentes na EGE podem alterar padrões de cruzamento locais e a distribuição da diversidade genética nas gerações subsequentes. Diferentes práticas de manejo florestal afetarão a seleção de indivíduos e o estabelecimento de plântulas podendo refletir nos aspectos genéticos (PAFFETTI et al., 2012; PIOTTI et al., 2013; SJÖLUND; JUMP, 2015).

Portanto, o conhecimento do sistema de cruzamento, dos padrões de fluxo gênico através de pólen e sementes, endogamia, tamanho efetivo populacional e da



estrutura genética espacial são fatores indispensáveis para traçar estratégias de conservação para cada espécie (ARRUDA et al., 2015; ÁLVARES-CARVALHO et al., 2016; MELO; FRANCESCHINELLI, 2016; BESSEGA et al., 2016, 2017; GIUSTINA et al., 2018).

Os marcadores genéticos têm sido empregados de forma eficiente para investigar os parâmetros supracitados em populações naturais de espécies arbóreas (LEMES et al., 2002, 2003; 2011; LACERDA et al., 2008; SEBBENN et al., 2011; BESSEGA et al., 2012, 2016, 2017; MARCHELLI et al., 2012; MELO et al., 2015; DUMINIL et al., 2016; ROSER et al., 2017). Eles permitem também a detecção de uma maior relação genética entre vizinhos próximos do que entre indivíduos distantes que fornecem informações de EGE (VEKEMAN; HARDY, 2004; BITTENCOURT; SEBBENN, 2008; BESSEGA et al., 2016; DUMINIL et al., 2016; ROSER et al., 2017). Portanto, a conservação genética das espécies tornou-se uma prioridade que deve ser apoiada por estudos de diversidade e estrutura genética, bem como padrões de fluxo gênico e sistema reprodutivo (MEDINA-MACEDO et al., 2015).

### **3.4 Sistema de Reprodução**

A compreensão dos sistemas de cruzamento das espécies diz respeito à sua composição e à estrutura genética de suas populações (LUNA et al., 2005). O sistema reprodutivo é o modo como as espécies recombina sua variabilidade genética em cada geração (SEBBENN et al., 2011; GIUSTINA et al., 2017). O conhecimento de tal sistema é relevante para o manejo da conservação genética das populações, para o melhoramento genético e planos de reflorestamento ambiental (SEBBENN, 2006). No geral, as espécies podem ser classificadas por sistema de cruzamento: i) autogâmico, quando o cruzamento é  $\leq 0,2$ ; ii) *outcross*, quando é  $\geq 0,8$  e iii) sistemas combinados de cruzamento, quando o cruzamento é entre 0,2 e 0,8 (GOODWILLE et al., 2005).

Os tipos de reprodução podem ser por cruzamentos aleatórios, cruzamentos biparentais, por autofecundação, por apomixia e suas combinações (GUSSON et al., 2005). Os cruzamentos biparentais podem ser chamados de cruzamentos correlacionados, onde sementes da mesma matriz podem ser geradas pelos mesmos pais (RITLAND, 1989; HARDY et al., 2004). Esse tipo de cruzamento é expresso pela proporção de irmãos-completos e é calculado através da correlação de paternidade

(RITLAND, 1989). Geralmente esse tipo de cruzamento ocorre onde existem cruzamentos entre vizinhos próximos ou onde o número de doadores de pólen é baixo (SURLES et al., 1990).

O sistema de reprodução pode ser afetado por diversos fatores, como genéticos e ambientais. Os genéticos, como sistema sexual, autoincompatibilidade, heterose, depressão endogâmica; bem como os ambientais que afetam o comportamento dos vetores de dispersão, como densidade, isolamento espacial dos indivíduos, condições edafoclimáticas. Atividades antrópicas, como o manejo seletivo, executado sem a observância de critérios técnicos, também pode afetar o sistema de cruzamento das espécies reduzindo a densidade populacional e aumentando a distância entre as cospecíficas (ARRUDA et al., 2015; WADT et al., 2015).

Geralmente, as populações naturais de espécies arbóreas apresentam baixa densidade populacional e exibem um sistema misto de reprodução (mistura de autofecundação e cruzamento) com predomínio de cruzamentos (DEGEN; SEBBENN, 2014). Taxas de cruzamento, cruzamento entre indivíduos aparentados podem variar entre populações, bem como entre eventos reprodutivos (FERES et al., 2012), gerando uma prole com misturas de irmãos completos, meios-irmãos e irmão de autofecundação (SEBBENN, 2003; DEGEN; SEBBENN, 2014).

A análise de parentesco é um método direto para inferir o fluxo gênico contemporâneo mediado por pólen e sementes, permitindo estimar a imigração de pólen e sementes, a distância de dispersão, área vizinha de polinização e a taxa de cruzamento em uma população, entre outros parâmetros (BURCZYK et al., 2004; LEONARDUZZI et al., 2012; ELLSTRAND et al., 2014).

O sistema de reprodução em árvores tem sido em geral, estudado com base no modelo de sistema reprodutivo misto (RITLAND; JAIN, 1981) e no modelo de cruzamentos correlacionados (RITLAND, 1989). Em *S. macrophylla* alguns estudos foram realizados avaliando o sistema reprodutivo da espécie ( $t_m = 0,958$ ,  $t_m = 0,938$ , LEMES et al., 2000, 2007), o que indica que a espécie é predominantemente cruzada, porém uma taxa considerável contribui para a autofecundação.

### 3.5 Marcadores Microsatélites – SSR

Os marcadores moleculares mostraram-se promissores para avaliar a diversidade, estrutura genética, e padrões de fluxo gênico das espécies arbóreas devido seu elevado poder discriminatório (GILLIES et al., 1999; NOVICK et al., 2003; CÉSPEDES et al., 2003; ALCALÁ et al., 2014a; ZONG et al., 2015).

Entre as tecnologias de marcadores moleculares desenvolvidas para estudos com fragmentos de DNA, destacam-se os SSRs (*Simple Sequence Repeat*) ou microsatélites. Os SSRs estão amplamente presentes em genomas eucarióticos (SHARMA et al., 2007; ZONG et al., 2015) e, possuem elevado conteúdo informativo (IKHSAN et al., 2016). São abundantes, codominante e sua expressão independe do meio ambiente, e não estão relacionados com características específicas de tecido (ZONG et al., 2015). Possuem multialelismo, alta reprodutibilidade, elevada resolução e transferibilidade entre espécies relacionadas (MIAN et al., 2005; KALIA et al., 2011; ZONG et al., 2015; IKHSAN et al., 2016; PALIWAL et al., 2016; FORTES et al., 2016).

O polimorfismo dos microsatélites é revelado pela técnica de PCR (*Polymerase Chain Reaction*). No entanto, a desvantagem do uso desses marcadores é o tempo necessário para o desenvolvimento de *primers* específicos para as espécies de interesse (BORÉM; CAIXETA et al., 2016; GUPTA et al., 2016). Todavia, representam baixo custo em estudos de diversidade genética e sistema reprodutivo das espécies quando os *primers* já estão disponíveis, como em *S. macrophylla* (LEMES, 2000). Lemes et al. (2002, 2011) desenvolveram 12 microsatélites para a espécie, o que facilita estudos futuros abordando os tais parâmetros.

#### 3.5.1 Estudos moleculares em *Swietenia macrophylla* King (Meliaceae)

Conhecimentos ecológicos adicionados a estudos de genética populacional com base em marcadores moleculares são cada vez mais relatados para espécies neotropicais e são ferramentas essenciais nas estratégias de conservação *in situ* e *ex situ* dos recursos florestais (LEMES et al., 2002, 2003, 2007, 2011; CARNEIRO et al., 2011; RAPOSO et al., 2007; SEBBENN et al., 2008, 2011; 2012; ANDRÉ et al., 2008; ALCALÁ et al., 2014a, 2015; SILVA et al., 2014; SCHROEDER et al., 2014; ARRUDA, 2015; SUJII et al., 2015).

A diversidade genética inter e intraespecífica em populações de *S. macrophylla* vem sendo bastante estudada. GILLIES et al. (1999) avaliaram populações de mogno (*S. macrophylla*) e mostraram que as estimativas de diversidade genética foram mantidas dentro das populações e que a auto correlação entre a distância genética e geográfica indicou que as semelhanças entre populações aumentaram com o aumento da distância geográfica.

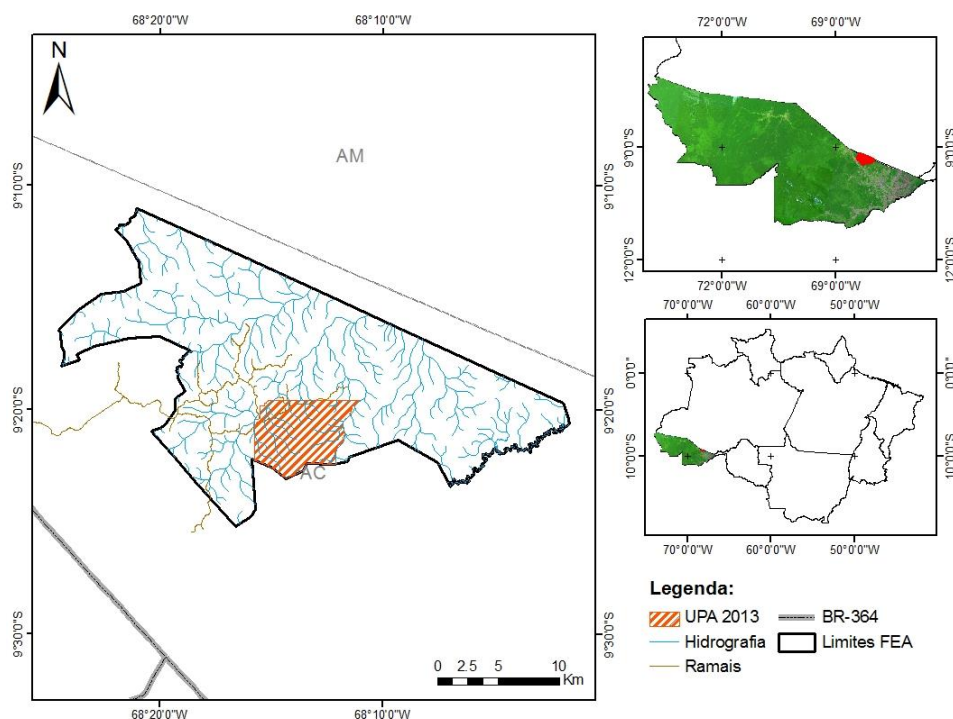
Um estudo realizado numa população natural da espécie *Swietenia humilis* Zucc. (Meliaceae) usando marcadores microssatélites com o objetivo de verificar os níveis de diversidade genética, utilizando 10 loco microssatélites observaram níveis elevados de polimorfismo (WHITE et al., 1997).

Populações naturais de *S. macrophylla* localizadas na Amazônia brasileira e América Central tem apresentado níveis elevados de diversidade genética (LEMES et al., 2003; 2007, 2011; DEGEN et al., 2013). Microssatélites de cloroplastos (cpDNA) também foram eficientes para compreender os níveis de diversidade e padrões da estruturação genética da espécie (LEMES et al., 2010), indicam que as populações da Amazônia são fortemente diferenciadas, porém observaram uma diversidade genética relativamente baixa ( $H_E = 0,176$ ), o inverso foi encontrado para as populações da América Central. Esses resultados sugere que os cpSSRs podem ser usados para certificação local de madeira.

## 4 MATERIAL E MÉTODOS

### 4.1 Área de Estudo

As amostras de cambio vascular e tecido foliar de *Swietenia macrophylla* foram coletadas na Floresta Estadual do Antimary – FEA, localizada no sudoeste da Amazônia brasileira, possui uma área de 76.832 ha e abrange os municípios de Bujari e Sena Madureira, no estado do Acre, Brasil (Figura 1).



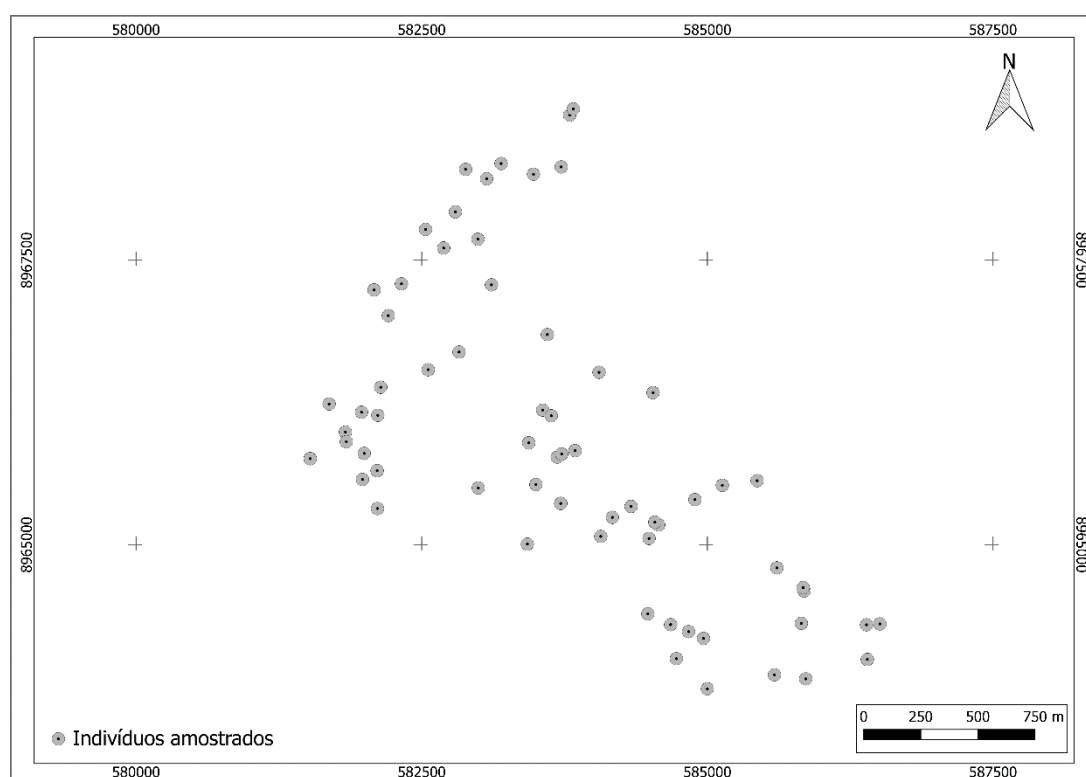
**Figura 1.** Floresta Estadual do Antimary no Estado do Acre, Brasil.

A cobertura vegetal da região é representada por três tipologias florestais: floresta densa, floresta aberta com palmeiras e floresta aberta com bambu, conhecida como “tabocal”. O clima predominante na região, segundo a classificação de Köppen, é do tipo Aw1, com temperatura média anual de 25 °C e com uma precipitação anual cerca de 2000 mm (ALVARES et al., 2014). Ocorrem ainda duas estações distintas, uma seca (junho a setembro) e uma chuvosa (outubro a maio), durante a qual a precipitação mensal é >100 mm. A área tem topografia suavemente inclinada, com um alcance altitudinal de aproximadamente 300 m. Os solos predominantes são Argissolo, plentossolo e cambissolo (FUNTAC, 1989).

A FEA é administrada pelo governo estadual do Acre através de Plano de Manejo Florestal para produção de madeira sustentável. Nas áreas designadas de manejo florestal, a extração de madeira tem sido contínua desde 1999. Em 2004, foi adotado um sistema de concessão florestal para regular a execução das operações florestais por empresas madeireiras e beneficiar os habitantes da FEA (d'OLIVEIRA et al., 2013).

A Unidade de Produção Anual 03 (UPA 3) de 2011, localizada dentro dos limites da Floresta Estadual do Antimary – Sena Madureira, Acre, Brasil, sob detenção da Secretaria Estadual do Meio Ambiente – SEMA, explorada em 2013, tem 3.970 ha

de área total, área de efetiva exploração de 2.596 ha. Durante o inventário florestal pré-exploratório, todos os indivíduos com DAP (diâmetro a altura do peito) >40 cm foram medidos e identificados. Foram mensuradas 17.198 árvores, totalizando potencial produtivo de 104.932,890 m<sup>3</sup> de madeira identificadas. Três espécies foram consideradas proibidas de corte: castanheira (*Bertholletia excelsa*), mogno (*Swietenia macrophylla* King) e seringueira (*Hevea brasiliensis* L). Os dados de DAP (<1,30 m do solo), HT (altura total) e coordenadas geográficas (Figura 2) mapeadas por meio do *Global Positioning System* (GPS Garmin 76sc) da espécie *S. macrophylla* King foram disponibilizados para o presente estudo.

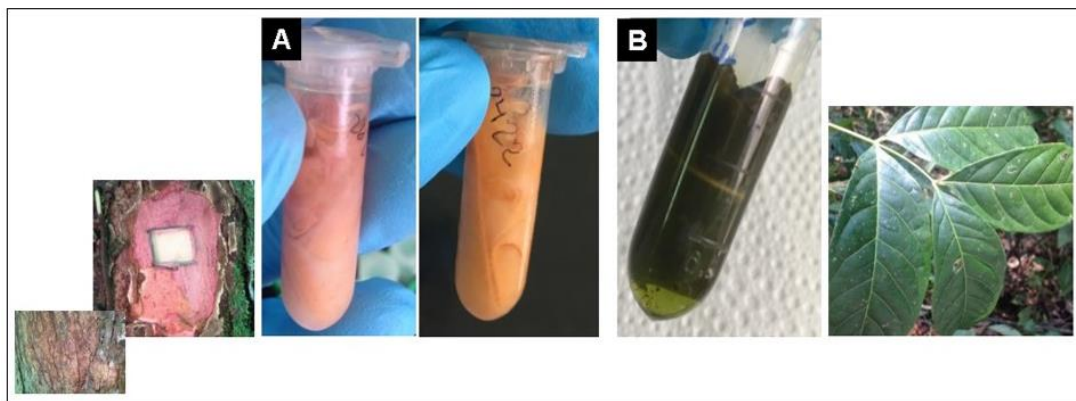


**Figura 2.** Distribuição espacial dos indivíduos adultos amostrados de *Swietenia macrophylla* King na Florestal Estadual do Antimary, Acre, Amazônia Sul – Ocidental.

#### 4.2 Material vegetal

De forma aleatória, o câmbio vascular dos indivíduos adultos (N = 83) (DAP > 40 cm) foram coletados em setembro de 2016. (Figura 3). Em um raio de 20 metros, foram coletadas amostras de tecido foliar (duas a três folhas) (Figura 3) de todos os indivíduos juvenis (N = 187) da área. O número de regenerantes variou com a

disponibilidade da regeneração natural local, uma vez que nem todas as matrizes apresentavam regeneração em torno da árvore-mãe para extração de DNA genômico e análise genética. Sob esta condição, do total de 83 indivíduos adultos, 17 árvores-matrizes foram selecionadas para a obtenção de juvenis e formação das famílias.



**Figura 3.** Coleta de material vegetal: cambio vascular (A) e tecido foliar (B) de *Swietenia macrophylla* King na Floresta Estadual do Antimary, Acre, Amazônia Sul – Ocidental.

As amostras de tecido foliar e câmbio vascular foram, imediatamente, acondicionadas em microtubos contendo tampão de transporte (300  $\mu$ L de CTAB 2%; 700  $\mu$ L de etanol absoluto). Após a coleta, as amostras foram mantidas em gelo até o armazenamento em freezer a  $-20^{\circ}\text{C}$ .

#### 4.3 Extração de DNA genômico

A obtenção dos dados moleculares foi realizada no Laboratório de Morfogênese e Biologia Molecular, localizado na Embrapa Acre, Rio Branco – Acre. A extração foi realizada seguindo o protocolo CTAB 2% de extração de material vegetal (DOYLE; DOYLE, 1990), com as seguintes etapas: 1. O material vegetal foi cortado em pedaços pequenos e colocados em microtubos de 2 mL contendo 700  $\mu$ L de CTAB 2% (brometo de cetiltrimetilamônio) e 2  $\mu$ L de b-mercaptoetanol, e macerados em equipamento de disruptor de células e tecidos (Tissue Lyser® - Qiagen) por dois minutos na frequência de 30 Hertz; 2. Em seguida, os microtubos foram incubados em banho-maria a  $65^{\circ}\text{C}$  por 60 minutos, agitando a cada 10 minutos; 3. Foram adicionados 600  $\mu$ L de CIA (clorofórmio-álcool isoamílico) em cada tubo, agitados até homogeneização e centrifugados a 13.000 rpm durante 15 minutos; 4. A

solução aquosa (superior) foi transferida para um novo microtubo de 1,5 mL; 5. Foram adicionados 400 µL de Isopropanol gelado, e centrifugados a 13.000 rpm por 15 minutos; 6. O Isopropanol (sobrenadante) foi descartado e adicionado 300 µL de etanol 70% frio e centrifugados por 5 minutos para possibilitar a retirada do *pellet* de DNA do fundo do microtubo; 7. O DNA foi lavado com 300 µL de etanol absoluto e centrifugado por cinco minutos a 13.000 rpm; 8. O precipitado foi ressuspendido em 30 µL de solução em uso de TE (10 mM de Tris-HCl, 1 mM de EDTA, pH 8,0) e agitado gentilmente até sua dissolução; 9. A solução contendo DNA genômico de *S. macrophylla* foi incubada a 37 °C em estufa durante 1 hora, e armazenada em freezer -20°C.

O DNA genômico foi quantificado por meio de análise comparativa de cada amostra com amostras de DNA de concentração conhecida (DNA λ) submetidos à eletroforese horizontal durante 60 minutos em gel de agarose a 1% em TBE 0,5X (Tris base; ácido bórico; 0,5 mM EDTA, pH 8,0), corado com GelRed e visualizados em transluminador. Posteriormente, foram diluídos em água MiliQ a concentração de 5,0 ng/ µL.

#### 4.4 Análise de Microssatélites

As análises genéticas com base na amplificação por PCR (*Polymerase Chain Reaction*) foram realizadas com 12 marcadores microssatélites (sm05, sm07, sm08, sm12, sm18, sm20, sm28, sm36, sm39, sm43, sm48 e sm49) desenvolvidos por Lemes et al. (2011) para a espécie *S. macrophylla* (Tabela 1).

**Tabela 1** - Locos de microssatélites de *Swietenia macrophylla* King com a respectiva temperatura de anelamento ( $T_a$ ) e sequência de nucleotídeos.

Locos	Sequência de nucleotídeos	$T_a$ (°C)	Tamanho alélico (bp)
sm05	F: GCATGAGCTTGAGAGAATC	55	240 – 262
	R: CAGAGGACTGAAGTAGCTGA		
sm07	F: GATAGCGGAGCCGGTGATT	55	240 – 250
	R: GGATGGAAGGCTCAAGATTCG		
sm08	F: TTCCTCTTCCTTGACCGCTC	55	238 – 262
	R: CGTACGGTTATGATCAGCGAC		



Locos	Sequência de nucleotídeos	T <sub>a</sub> (°C)	Tamanho alélico (bp)
sm12	F: AGAGTGTTCGAGAGCCTCAA R: AGAGCCGAATTCACCGAT	56	196 – 224
sm18	F: CTGTCATGCATATCGTTGGA R: GGGCAGATAAAGAGGAACAAG	56	196 – 232
sm20	F: CAACTCGTGAGGAATTTACC R: TGGGATTTGTGTTACCTT	56	158 – 200
sm28	F: GCTCGGTGGTGTACAGTT R: CAGTATGACAGTATCAAGGGGA	56	126 – 166
sm36	F: CGTGGTTGCTACCTATATGC R: TATACCGACCGCGTTAAGT	56	200 – 238
sm39	F: CAGTCATGGAGCGTAGCTAA R: TGCAGTTTCAGAACCTGAATC	56	154 – 202
sm43	F: TAGGAACCAACCACCAAC R: GTTCTCCTGCTCTCTTTGA	56	210 – 238
sm48	F: TCAGGAATGGAAGGTACAGG R: CAGTCATGGAGCGTAGCTAA	56	264 – 310
sm49	F: GAACTGGCAATGTGCTGACT R: TCGGCAATAGCAAGACATTC	64	136 – 174

Nota: F\_: forward; R\_: reverse.

A amplificação por PCR foi realizada considerando o volume final de 13 µL para cada reação, contendo: 0,5 U de *Taq polymerase*, 0,25 µM de dNTP, tampão para PCR 1X (10 mM de Tris-HCl, 1,5 mM de MgCl<sub>2</sub>, 50 mM de KCl, pH 8,3), BSA (Albumina de Soro Bovino - 2,5 mg/mL), 0,9 µM de cada *primer*, 5 ng de DNA genômico e água ultrapura.

As amplificações foram realizadas em termociclador (Analytik Jena). Para verificar a temperatura de anelamento específica de cada loco, foi realizada à amplificação com 12 gradientes de temperatura (45,0 °C, 45,8 °C, 46,8 °C, 48,2 °C, 50,2 °C, 52,1, 53,6, 55,4 °C, 57,3 °C, 58,5 °C, 59,4 °C e 60 °C). Após identificar a temperatura de anelamento específica para cada *primer*, as reações foram submetidas as seguintes etapas de amplificação: desnaturação inicial a 94 °C durante um minuto seguida de 30 ciclos a 94 °C durante um minuto, temperatura específica de anelamento de cada loco durante um minuto e uma extensão final a 72 °C durante cinco minutos.

Os produtos de amplificação foram submetidos à eletroforese horizontal e visualizados em gel de agarose a 3%, em tampão TBE 0,5X (Tris-borato, EDTA, pH 8,3) com padrão molecular 1 kb “Ladder” (Gibco, MD). Os fragmentos amplificados foram separados em gel desnaturante de poliacrilamida a 5%, em cuba vertical, contendo tampão TBE 1X sob 1600 V e 40 mA. A corrida eletroforética ocorreu por duas horas e trinta minutos. Para coloração dos géis, utilizou-se o nitrato de prata (CRESTE et al., 2001). A determinação do tamanho dos alelos foi realizada por meio de comparação com marcador de peso molecular padrão (10 pb “Ladder” - Invitrogen®).

## 4.5 Análises Estatísticas

### 4.5.1 Diversidade genética e Índice de fixação

A diversidade genética para ambas as gerações (adultos e juvenis) foi estimada por meio dos seguintes parâmetros: número total de alelos ( $k$ ), riqueza alélica ( $R_s$ ), heterozigosidade esperada ( $H_E$ ) e observada ( $H_O$ ) sob os pressupostos do equilíbrio de Hardy-Weinberg (HWE), utilizando-se o *software* FSTAT (GOUDETTE, 2002). Para calcular a heterozigosidade esperada ( $H_E$ ) e observada ( $H_O$ ), segundo Nei (1987), foram utilizadas as seguintes fórmulas:

$$H_E = 1 - \sum_{i=1}^n f_i^2 \qquad H_O = \frac{n_{ij}}{N}$$

Onde:

$f_i$  é a estimativa da frequência do  $i$ -ésimo alelo;

$n_{ij}$  é o número de indivíduos heterozigotos e  $N$  é o número total de indivíduos.

Foi estimado o índice de fixação médio ( $\hat{F}$ ), e sua significância estatística foi calculada pela permutação de alelos entre os indivíduos (600 randomizações). No entanto, como a estimativa para os juvenis pode ser tendenciosa devido à superestimação das frequências gênicas de alelos maternos (cada juvenil dentro de

uma família recebe pelo menos um alelo materno), esse índice foi estimado como descrito em Manoel et al. (2015). Para testar se os índices estimados eram significativamente diferentes entre as gerações (adultos e juvenis), foi utilizado o método de reamostragem *Jackknife*. A diferenciação genética padrão ( $G'_{st}$ ) entre adultos e juvenis foi estimada com base em Hedrick (2005). A consistência desses parâmetros foi fundamentada no método de reamostragens *bootstrap*, utilizando 1000 reamostragens sobre os locos com o intervalo de confiança de 95%.

Foi estimado o índice de fixação total ( $\hat{F}$ ) das gerações como um indicador dos níveis de endogamia que pode variar de -1 a 1, sendo os valores negativos indicativos de excesso de heterozigosidade e valores positivos deficiência de heterozigosidade (HARDY et al., 2004; WEIR, 1984), conforme a fórmula:

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

Em que  $n$  é o tamanho da amostra.

O índice de fixação dos indivíduos juvenis foram obtidos utilizando-se como referência a frequência alélica das árvores adultas, através do programa SPAGeDi 1.3 (HARDY; VEKEMANS, 2002). As consistências das estimativas foram realizadas por meio de 10.000 reamostragens *bootstrap*.

O programa Corefinder 1.0 (POLICRITI; SGARRO, 2011) foi utilizado para calcular o número mínimo de indivíduos que representa toda a diversidade genética da população (coleção nuclear) de *S. macrophylla*.

#### **4.5.2 Estrutura genética espacial intrapopulacional**

A estrutura genética espacial intrapopulacional (EGE) foi analisada para os 83 indivíduos adultos. A caracterização da distribuição espacial dos genótipos dentro da amostragem foi realizada usando o coeficiente médio de coancestria ( $\theta_{xy}$ ) entre cada par de genótipos dentro de classes de distância determinadas, descrita por Loiselle et al. (1995):

$$\hat{\theta}_{xy} = \left[ \frac{\sum_{i=1}^k (p_i - p_k)(p_j - p_k)}{\sum_{k=1}^k p_k (1 - p_k)} \right] + \left[ \sum \frac{1}{(2n - 1)} \right]$$

Em que  $p_i$  e  $p_j$  são as frequências do alelo  $k$  no indivíduo  $x$  e  $y$ ;  $p_k$  é a frequência média dos alelos na população parental; e  $n$  é o tamanho da amostra.

Nesta análise foi utilizado o estimador de coancestria de J. Nason, que não pressupõe equilíbrio de Hardy-Weinberg (LOISELLE et al., 1995). Foram definidas classes de distância geográfica de forma a uniformizar o número de pares de observações por classe. O correlograma entre o coeficiente de coancestria ( $\hat{\theta}$ ) e as classes de distância foi construído para visualizar a estrutura genética espacial para todos os indivíduos adultos. Para verificar se houve EGE significativa, o intervalo de confiança a 95% foi calculado para cada classe de distância com base em 10.000 permutações, para a hipótese nula de ausência de parentesco. Os coeficientes de coancestria e IC a 95% foram calculados usando o programa SPAGeDi, versão 1.3 (HARDY; VEKEMANS, 2002).

#### 4.5.3 Análise de paternidade e padrões de dispersão de pólen

O fluxo de pólen e a distância de dispersão foram calculados usando o programa CERVUS 3.0 (KALINOWSKI et al., 2007). A partir dos genótipos de todos os indivíduos adultos e dos juvenis, associado ao conhecimento da posição geográfica de cada indivíduo da população, foram estimadas as distâncias de dispersão de pólen.

Os valores do fluxo gênico crítico foram estimados conforme descrito por Dow e Ashley (1996). As análises de paternidade foram baseadas no método de exclusão única entre juvenis e indivíduos adultos (mães-pai). Os juvenis que não receberam nenhum dos pais na população foram determinados como originários da imigração de pólen. Os indivíduos juvenis que receberam o mesmo indivíduo pai, tanto para a designação materna quanto paterna, foram identificados como resultantes de autofecundação.

Foram estimados a taxa efetiva de autofecundação ( $s$ ) e a taxa de cruzamento de indivíduos não aparentados ( $t_u$ ) e de aparentados ( $t_r$ ) com base na genotipagem dos juvenis do teste de procedência. A taxa de fecundação cruzada ( $t = 1 - s$ ) foi estimada.

Os indivíduos oriundos de cruzamento foram classificados como originários do cruzamento entre pais não aparentados ( $t_u$ ) ou aparentados ( $t_r$ ). Juvenis de  $t_r$  foram determinados usando a estimativa do coeficiente de coancestria ( $\theta_{xy}$ ) entre pais designados usando o programa SPAGEDI 1.3.

Segundo Ismail et al. (2014), se  $\theta_{xy} \geq 0,1$  entre os pais candidatos, foi assumido que os juvenis foram endogâmicos devido ao cruzamento entre indivíduos aparentados. O valor de  $t_u$  foi calculado como  $t_u = n_u/n_I$ , e para os pais aparentados  $t_r = n_r/n_I$ , onde  $n_u$  e  $n_r$  é o número de indivíduos originários de pais não aparentados e aparentados, respectivamente. Para confirmar os resultados da análise de parentesco, estimou-se a média de  $\theta_{xy}$  entre os juvenis e seus pais candidatos. Foi estimada a média, o desvio padrão e o mínimo e máximo de  $\theta_{xy}$  dentro das famílias. As posições espaciais dos indivíduos adultos foram utilizadas para estimar a média, o desvio padrão (DP), a mediana, as distâncias mínima e máxima de dispersão de pólen, com base na distância euclidiana entre dois pontos.

Para investigar se o sucesso reprodutivo foi em função da distância entre as árvores, foi comparada a distribuição das frequências da dispersão de pólen com a distribuição das frequências da distância entre todos os indivíduos adultos usando o teste de Kolmogorov-Smirnov. Também foi estimada a área de polinização efetiva ( $A_{ep}$ ), conforme descrito em Levin (1998), e o raio efetivo de dispersão de pólen ( $r_{ep}$ ) foi baseado em Austerlitz e Smouse (2001).

#### 4.5.4 Análise do Sistema de Cruzamento pelo MLTR

Foi avaliado o sistema de cruzamento nos níveis populacional e individual com base no método numérico Expectativa-Maximização (EM) usando o software MLTR 3.1 (RITLAND, 2002). Os índices estimados foram o índice de fixação materna ( $F_m$ ); taxas de cruzamento multiloco ( $t_m$ ) e uniloco ( $t_s$ ); cruzamento entre indivíduos aparentados ( $t_m - t_s$ ); correlação de autofecundação ( $r_s$ ) e correlação de paternidade ( $r_p$ ). Os desvios padrão destes índices foram estimados por 1.000 *bootstrap* reamostragens, utilizando indivíduos dentro de famílias como candidatos a unidades de reamostragem. Esses parâmetros foram utilizados para estimar o número efetivo de doadores de pólen ( $N_{ep}$ ), segundo Ritland (1989).

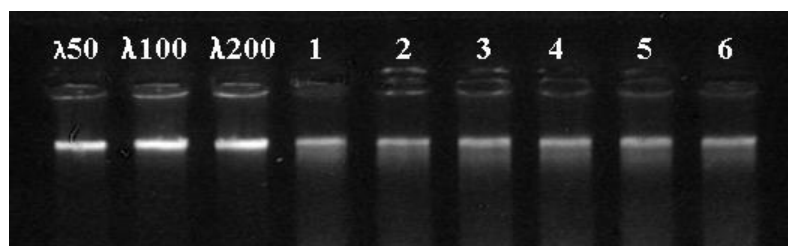
O coeficiente de coancestria de grupo ( $\Theta$ ) e tamanho da variância ( $N_e$ ) dentro das famílias foi estimado com base em Sebbenn (2006), e o número de árvores

matrizes para coleta de sementes ( $m$ ) foi calculado assumindo que o objetivo é reter na amostra total o tamanho efetivo de referência de 150. O intervalo de confiança a 95% dos índices foi estimado como descrito em Wadt et al. (2015). Para determinar as associações entre o tamanho da amostra ( $n$ ),  $t_m$ ,  $H_o$ ,  $F$ ,  $[s + (t_m - t_s)]$ ,  $N_{ep}$ ,  $N_e$  dentro das famílias, foi usado o coeficiente de correlação de postos de Spearman ( $\rho$ ).

## 5 RESULTADOS E DISCUSSÃO

### 5.1 Extração e quantificação do DNA genômico

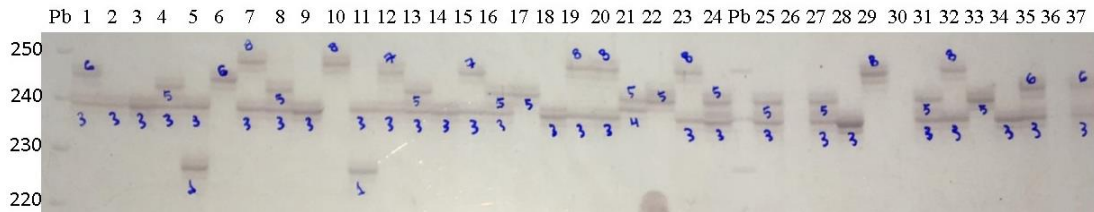
A extração do DNA genômico total para ambas as gerações (adultos e juvenis) de *Swietenia macrophylla*, utilizando o protocolo CTAB modificado, permitiu a obtenção de um DNA de boa qualidade, cujas concentrações variaram de 30 a 100 ng/ $\mu$ L. A boa qualidade do DNA extraído pode ser atestada pela ausência de sinais de degradação visualizados em gel de agarose 1%, conforme figura 4.



**Figura 4.** Quantificação de DNA genômico total extraído de folhas jovens de *Swietenia macrophylla* em gel de agarose 1%, corado com GelRed. Nos três primeiros poços observa-se DNA do fago  $\lambda$  nas concentrações de 50, 100 e 200 ng/ $\mu$ L, respectivamente. Os seis poços seguinte referem-se às amostras de DNA de 6 plântulas de *Swietenia macrophylla* King.

### 5.2 Caracterização dos marcadores microssatélites

Todos os nove locos SSR cujas condições da PCR foram otimizadas apresentaram polimorfismos quando analisados sob gel de poliacrilamida a 5%. Os locos apresentaram alta resolução na leitura dos alelos, facilitando a identificação precisa dos mesmos. Na figura 5 é apresentado gel de poliacrilamida, os quais ilustram a variabilidade alélica observada no loco SSR (sm05) nos indivíduos adultos amostrados de *S. macrophylla*. Observa-se também a diferença entre indivíduos homocigotos e heterocigotos para o loco analisado.



**Figura 5.** Perfil do loco sm05 e os alelos encontrados em 37 indivíduos adultos de *Swietenia macrophylla* King.

### 5.3 Diversidade genética e Índice de fixação

Dos 12 locos testados, nove (75%) foram polimórficos. Um total de 83 alelos foram encontrados nos indivíduos adultos e 76 nos juvenis (Tabela 2). A heterozigosidade média observada ( $\hat{H}_O$ ) e os valores de riqueza alélica ( $R_s$ ) foram significativamente maiores para os indivíduos adultos em relação aos juvenis (Tabela 2). Isso indica que provavelmente está ocorrendo perda de diversidade nas gerações mais jovens devido ao processo de deriva genética.

O  $\hat{H}_O$  foi significativamente maior que  $\hat{H}_E$  entre os indivíduos adultos, o que indica excesso de heterozigotos, alta diversidade genética (Tabela 2) e reflete o padrão esperado de alogamia restrita. Altos valores de  $\hat{H}_O$  e baixos valores de  $\hat{F}$  estão relacionado com o sistema de reprodução da espécie, mostrando que a mesma tem preferência por alogamia (LEMES, 2000, 2003), o que é comum em espécies lenhosas.

O índice de fixação médio ( $\hat{F}$ ) foi positivo e significativo para os juvenis (Tabela 2), o que sugere excesso de indivíduos homozigotos nesta fase. Este fato pode estar relacionado à ocorrência de endogamia, já detectada anteriormente (LEMES, 2007, 2003; MOURA et al., 2009; SEBBENN et al., 2011). Todavia, esse índice para os indivíduos adultos foi negativo e significativo, o que indica seleção para heterozigotos, ou seja, ausência de endogamia, entre as fases juvenis e adultos. Valores elevados de  $\hat{F}$  foram observados em outras populações da espécie na Amazônia brasileira ( $F = 0,068$  e  $0,085$ ; LEMES et al., 2003, 2007).

**Tabela 2** - Média das estimativas de diversidade genética e índice de fixação para ambas as gerações (adultos e juvenis) de *Swietenia macrophylla* King na Floresta Estadual do Antimary, Acre, Amazônia Sul - Ocidental.

Geração	$n$	$k$	$R_s$	$\hat{H}_O$	$\hat{H}_E$	$\hat{F}$	$G'_{st}$	$N_e$	$N_e/n$
Adultos	83	83	9,0a	0,975a	0,823a	-0,185*a	0,260	31	0,37
Juvenis	187	76	7,8b	0,751b	0,816b	0,080*b	-	-	-
Total	270	84	-	-	-	-	-	-	-

$n$  é o tamanho da amostra;  $k$  é o número total de alelos;  $R_s$  é riqueza alélica,  $H_O$  é a heterozigosidade observada;  $H_E$  é a heterozigosidade esperada,  $F$  é o índice de fixação,  $G'_{st}$  é a divergência genética e  $N_e$  tamanho efetivo populacional. Letras diferentes significam diferenças significativas ao nível de 5% de probabilidade de reamostragem de Jackknife; \* $p < 0,05$ .

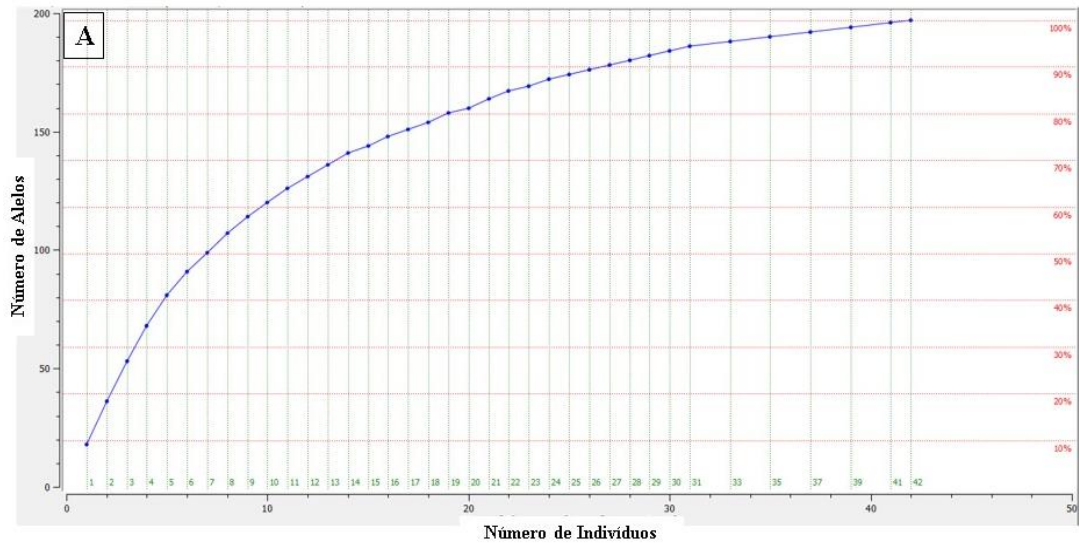
Os altos níveis de diversidade genética observados corroboram com outros estudos com microssatélites e outros marcadores para a espécie (WHITE et al., 1999; LEMES et al., 2011; DEGEN et al., 2013). Também foi superior aos encontrados em populações cospecíficas da América Central (GILLIES et al., 1999; NOVICK et al., 2003; CÉSPEDES et al., 2003; LOWE et al., 2003; ALCALÁ et al., 2015) e na América do Norte (TRUJILLO-SIERRA et al., 2013) utilizando microssatélites e outros marcadores. Os altos valores de diversidade genética observados (Tabela 2) também corroboram com estudos em outras espécies da família Meliaceae (CLOUTIER et al., 2007; RAPOSO et al., 2007; CAMPOS et al., 2013; MELO et al., 2014, 2015).

A diferenciação genética padrão ( $G'_{st}$ ) entre adultos e juvenis foi 0,260 (IC a 95%: 0,241-0,278) (Tabela 2). É considerada uma alta diferenciação, o que ressalta a divergência entre as gerações. A perda dos alelos tem sido significativa na fase juvenil, o que ressalta a importância e necessidade da conservação da espécie. O tamanho efetivo indica que dos 83 indivíduos adultos amostrados corresponde a 31 árvores não endogâmicas e não parentes entre si, ou seja, o  $N_e$  é menor que o tamanho censo da população devido a existência de indivíduos aparentados na população.

A análise da Coleção Nuclear, considerando 100% da conservação da diversidade, foi de 42 para as matrizes dentre as 83 analisadas (Figura 6). Assim, é possível identificar quais árvores são indicadas para conservação da espécie para a manutenção da diversidade detectada. Populações com baixa densidade populacional, com dificuldade no estabelecimento da regeneração e ausência de indivíduos em classes intermediárias de tamanho, como por exemplo *S. macrophylla*, precisam ser



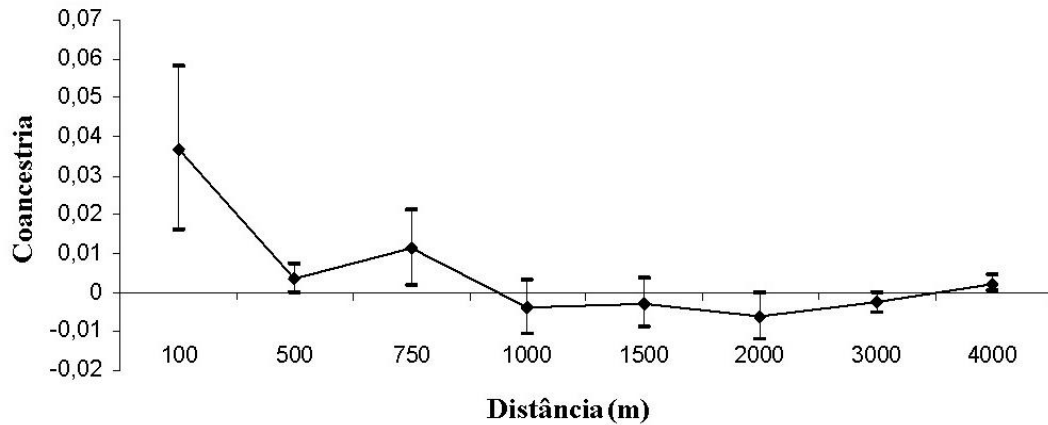
manejadas com base em dados ecológicos e genéticos da população alvo, considerando as particularidades e desafios locais (SILVA et al., 2016).



**Figura 6.** Número de indivíduos representando a coleção nuclear de *Swietenia macrophylla* King na Florestal Estadual do Antimary, Acre, Amazônia Sul - Ocidental.

#### 5.4 Estrutura genética espacial intrapopulacional

Estrutura genética espacial (EGE) significativa foi detectada para os indivíduos adultos de *S. macrophylla* de até 750 metros (Figura 7). A baixa densidade populacional da espécie (1 ind./ha), pode ter sido o principal fator modulador das grandes distâncias em função da coancestria. Em estudo anterior, não foi detectada estrutura genética espacial para os adultos, porém quando avaliado os indivíduos juvenis foi detectado estruturação significativa e positiva nos primeiros 1000 m (ALCALÁ et al., 2015).



**Figura 7.** Estrutura genética espacial de indivíduos adultos de *Swietenia macrophylla* King. A linha contínua refere-se à estimativa do coeficiente médio de coancestria e as linhas verticais referem-se à estimativa do intervalo de confiança ( $p < 0,05$ ) da hipótese de ausência de estrutura genética espacial (10.000 permutações) ( $H_0: \theta_{xy} = 0$ ).

Populações com baixa densidade também apresentam EGE em maiores distâncias e muitas vezes não é detectada uma estrutura genética significativa (SILVA et al., 2014; ALCALÁ et al., 2015). Em contraste, espécies arbóreas com maior densidade costumam apresentar valores de EGE entre 50 a 120 m (SEBBENN et al., 2011; CHAVES, et al., 2016; MANOEL et al., 2017). O modelo observado de estruturação genética de *S. macrophylla* pode ser explicado pelos eficientes vetores de dispersão de pólen e sementes, além de corroborar com as estimativas das taxas de cruzamento. Em contrapartida, cruzamento entre indivíduos aparentados é indicativo de estrutura genética espacial e vice-versa, dispersão de sementes e pólen limitada resultam em EGE em menores distâncias (CHAVES et al., 2016).

A distância média do cruzamento entre indivíduos aparentados foi de 862 m, o que é coerente com o resultado de EGE de 750 m. A detecção de estrutura genética em *S. macrophylla* é coerente com a associação do longo alcance da dispersão do pólen associado a dispersão localizada de suas sementes. Apesar de existir um sistema de dispersão anemocórico, suas sementes são relativamente pesadas, e atingem, em média, 32 a 36 m da árvore-mãe (GULLISON et al., 1996; LOVELESS; GULLISSON, 2003; ALCALÁ et al., 2014b). Assim, os padrões de dispersão são fortemente influenciados pela direção do vento e pela porosidade da floresta (GROGAN et al., 2002).

Em *habitats* em que houve interferência antrópica, por exemplo em Unidades de Produção Anual – UPAs ou em ambientes fragmentados, podem ocorrer mudanças

no comportamento do polinizador e/ou dispersor que permitiram o fluxo gênico a longa distância para determinadas espécies vegetais (WHITE et al., 2002). Abertura de clareiras, como ocorre em áreas de manejo florestal, favorecem a ocorrência da dispersão anemocórica a longas distâncias, beneficiando o fluxo de pólen e sementes (GROGAN et al., 2002).

Estudos revelam que altas taxas de fluxo gênico entre as árvores refletem em níveis elevados de diversidade genética (HAMRICK et al., 1993) e que mudanças antrópicas, dependendo das características de espécies únicas, não alteram os processos de fluxo gênico de forma negativa, sugerindo uma forte resiliência nos mecanismos de dispersão (CÉSPEDES et al., 2003). Além disso, as áreas abertas proporcionam condições mais favoráveis ao crescimento e sobrevivência da regeneração de *S. macrophylla* (GULLISON et al., 1996; SNOOK et al., 2005), pois a alta diversidade é pré-requisito para a adaptação e sobrevivência das espécies (HAMRICK et al., 1993).

A dispersão de sementes limitada aumenta a possibilidade de parentesco entre indivíduos mais próximos, e pode resultar em cruzamento entre parentes nas próximas gerações se indivíduos relacionados florescem em sincronia e agentes polinizadores voam entre árvores cospecíficas (WADT et al., 2015).

Em *Carapa guianensis* (Meliaceae) foi detectada EGE significativa para os indivíduos adultos, o que sugere que a dispersão para essa espécie também foi alta (CLOUTIER et al., 2007). Além disso, o padrão de EGE para os indivíduos adultos e juvenis também foi semelhante, sugerindo que o fluxo gênico permaneceu estável ao longo das gerações.

### **5.5 Estimativas dos padrões de dispersão de pólen**

Foram detectados 75 (40,10%) juvenis dentre os 187 analisados com os pais candidatos dentro da área de estudo (Tabela 3). Os demais juvenis podem ter sido originados de pais de fora da área, uma vez que foi possível detectar o alcance do fluxo de pólen até 4749 metros (Tabela 3 e Figura 8). A alta taxa de imigração observada também confirma que em áreas abertas a movimentação do fluxo gênico é maior para essa espécie, favorecendo a dispersão de pólen e sementes em maiores distâncias (GILLIES et al., 1999; LOWE et al., 2003). Outra explicação seria que dentro da área foi observada a existência de árvores mortas, que poderiam ter sido os genitores destes

juvenis. A área efetiva de polinização ( $A_{ep}$ ) foi alta, resultando em um raio efetivo de polinização ( $r_{ep}$ ) de 1578 m, indicando não haver isolamento reprodutivo para a população em estudo.

Pelo programa Cervus, a análise de fecundação cruzada ocorreu em 97,3% dos juvenis analisados, com apenas quatro oriundos de autofecundação (2%). Dentre os juvenis oriundos de fecundação cruzada, 15 foram de cruzamentos entre aparentados e 168 entre não aparentados (Tabela 3), o que indica que a autofecundação e cruzamento entre indivíduos aparentados explica a endogamia detectada em juvenis.

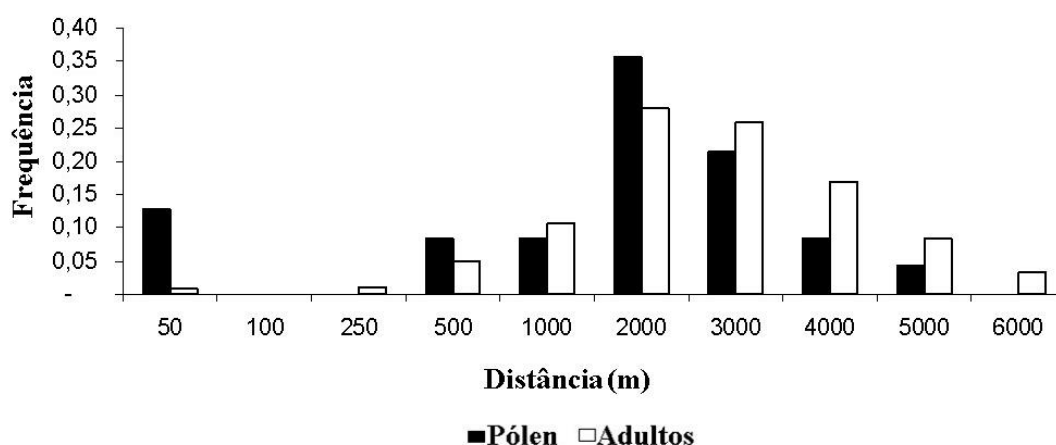
**Tabela 3** - Resultados da análise de paternidade dos juvenis de *Swietenia macrophylla* King.

Parâmetros de parentesco	Estimativas
Tamanho da amostra: $n$	187
Genótipos atribuídos a pais (%)	75 (0,401)
Genótipos não atribuídos (%)	112 (0,599)
Coancestria: descendência - mãe: $\theta_1 \pm DP$	0,178 $\pm$ 0,086
Coancestria: descendência - pai: $\theta_2 \pm DP$	0,152 $\pm$ 0,085
Distância de dispersão	-
Distância média de dispersão: $D \pm \sigma$ (m)	1708 $\pm$ 1116
Distância mediana de dispersão (m)	1744
Distância mínima/máxima de dispersão (m)	42/4749
Área efetiva de polinização: $A_{ep}$ (ha)	783
Raio efetivo de polinização: $r_{ep}$ (m)	1578
Sistema de cruzamento	-
Autofecundação: $s$	4 (0,021)
Cruzamento: $t = t_u + t_r$	183 (0,973)
Cruzamento não aparentado: $t_u$	168 (0,898)
Cruzamento aparentado: $t_r$	15 (0,080)
Coancestria entre indivíduos aparentados: $\theta_r \pm DP$	0,246 $\pm$ 0,057
Distância média de $t_r$ : $D_r \pm \sigma$ (m)	862 $\pm$ 694
Índice de fixação para autofecundação: $F_s \pm DP$	0,485 $\pm$ 0,285
Índice de fixação para $t_r$ : $F_r \pm DP$	0,065 $\pm$ 0,147

DP é o desvio padrão.

Os padrões de dispersão de pólen em espécies arbóreas tropicais são influenciados por vetores de dispersão, densidade populacional, sincronia floral, mecanismos que reduzem a taxa de autofecundação, assim como fatores edafoclimáticas e interferência antrópica (DICK et al., 2008; DEGEN; SEBBENN, 2014). Em populações de baixa densidade os polinizadores precisam percorrer distâncias maiores para alcançar as espécies coespecífica, aumentando a distância de dispersão de pólen (CHAVES et al., 2016), possivelmente foi o que ocorreu com a população de *S. macrophylla*.

O alcance da dispersão de pólen foi de 42 m a 4.749 m (Tabela 3 e Figura 8). Neste caso, a distância geográfica entre os indivíduos não foi um fator limitante, o que sugere eficiência dos agentes polinizadores da espécie. O teste de Kolmogorov-Smirnov que compara a curva de distribuição das frequências de dispersão de pólen com a curva das frequências dos indivíduos adultos explica o padrão de cruzamento encontrado para *S. macrophylla*.



**Figura 8.** Distância efetiva de dispersão do pólen para os juvenis e a distância geográfica entre os indivíduos adultos de *Swietenia macrophylla* King.

O comportamento dos polinizadores determina parcialmente a distância sobre a qual o pólen pode ser disperso (DICK et al., 2008). As abelhas são capazes de dispersão de pólen a longas distâncias e podem transferir pólen entre árvores em distâncias de até vários quilômetros em busca de néctar e pólen (GHAZOUL, 2005; GONELA et al., 2013). Um estudo realizado sobre *Swietenia humilis* (Meliaceae) mostraram movimentos de pólen a distâncias maiores a 4,5 quilômetros (WHITE et al., 2002), corroborando com este estudo.

A maior frequência de dispersão de pólen foi em 2000 m (Figura 8). Tal fato acompanhou o padrão das distâncias geográficas dos indivíduos adultos, sugerindo que a aparente elevada distância espacial não é uma barreira para a movimentação do polinizador entre as árvores cospecíficas. O movimento de pólen a longas distâncias também foi verificado por Rosas et al. (2011) quando identificaram a dispersão de pólen máxima de 2.014 m para *Swietenia humilis* e também observaram que a distância média de dispersão foi maior em ambiente fragmentado. A distância espacial entre os indivíduos adultos explica o padrão observado de dispersão de pólen, mostrando que a polinização a longas distâncias por pequenos insetos generalistas é eficaz para *S. macrophylla*. Possivelmente, a retirada de árvores interferiu nos padrões de distribuição espacial e estrutura populacional, podendo ter afetado o comportamento dos polinizadores de *S. macrophylla*, favorecendo a disponibilidade de pólen e movimentação através de mudanças na paisagem dentro da área em estudo e em áreas vizinhas (UPAs).

Estudos que verificaram o efeito das práticas seletivas de exploração florestal sobre os parâmetros genéticos usando marcadores microssatélites na Amazônia brasileira (ÁNDRE et al., 2008; LACERDA et al., 2008; CARNEIRO et al., 2011), afirmam que as taxas de imigração de pólen foram reduzidas após o manejo e que a longo prazo, essa redução poderia levar à perda de diversidade genética e aumento de cruzamento correlacionado. Porém os autores destacam que o padrão de dispersão não mudou substancialmente. No presente estudo, *S. macrophylla* foi uma das espécies proibidas de corte. Portanto o manejo não interferiu na densidade populacional da espécie, porém a retirada de outras espécies pode ter favorecido a movimentação do fluxo gênico dentro da população, devido a aberturas de clareiras, o que faz diminuir a densidade da floresta. Todavia, é necessário estudos que avaliam o efeito do manejo florestal sobre os parâmetros genéticos diretamente sobre a espécie *S. macrophylla*.

## 5.6 Sistema de Cruzamento

O índice médio de fixação populacional das árvores reprodutoras foi baixo, mas significativamente menor que zero (Tabela 4), o que indica excesso de indivíduos heterozigotos. O índice médio de fixação populacional dos juvenis ( $F_o$ ) foi significativamente maior que zero entre famílias (Tabela 5). Todos os valores de  $F_o$  foram significativamente maiores que  $F_m$  (Tabela 4), sugerindo a seleção contra

indivíduos endogâmicos entre os estágios iniciais (sementes e juvenis) e adultos, favorecendo indivíduos heterozigotos (ÁNDRE et al., 2008; GONELA et al., 2013; CHAVES et al., 2016). Indivíduos juvenis endogâmicos originados de autofecundação e cruzamento entre indivíduos aparentados provavelmente morrerão antes de atingir o estágio adulto devido à depressão por endogamia (GIUSTINA et al., 2018). A endogamia entre os juvenis no estágio adulto é aparentemente um padrão comum em árvores tropicais, como tem sido relatado em muitos estudos (HUFFORD; HAMRICK, 2003; WADT et al., 2015; TAMBARUSSI et al., 2016; GIUSTINA et al., 2018).

**Tabela 4** - Estimativas da diversidade genética e índices do Sistema de Cruzamento para cada família de *Swietenia macrophylla* King.

Árvore	$F_m$	$n$	$H_o$	$F_o$	$t_m$	$t_m - t_s$	$r_p$	$N_{ep}$	$\Theta$	$N_e$
1	-0,060	27	0,647	0,107*	1,000	0,039	0,046	21,7	0,131	0,07
2	-0,087	17	0,595	0,117*	0,999	0,155	0,175	5,7	0,147	0,09
3	-0,221	12	0,620	0,145*	0,996	0,120	0,286	3,5	0,161	0,10
4	-0,146	12	0,714	-0,012	0,996	0,047	0,132	7,6	0,142	0,09
5	0,060	8	0,652	0,050*	0,989	0,068	0,171	5,8	0,158	0,10
6	-0,248	13	0,565	0,104*	0,997	0,078	0,186	5,4	0,149	0,09
7	-0,190	9	0,679	0,107*	0,992	0,064	0,061	16,4	0,135	0,09
8	-0,184	7	0,718	0,147*	0,864	-0,010	0,123	8,1	0,173	0,11
9	0,121	4	0,708	0,172*	0,966	0,067	0,079	12,7	0,160	0,13
10	-0,173	9	0,682	0,097*	0,992	0,097	0,088	11,4	0,138	0,09
11	-0,164	13	0,673	0,064*	0,997	0,042	0,026	38,5	0,129	0,08
12	-0,182	12	0,577	0,137*	0,996	0,077	0,153	6,5	0,145	0,09
13	-0,060	10	0,581	0,105*	0,994	0,041	0,145	6,9	0,144	0,09
14	-0,027	5	0,532	0,150*	0,974	0,102	0,249	4,0	0,161	0,12
15	-0,221	12	0,614	0,273*	0,996	0,082	0,093	10,8	0,138	0,09
16	0,205	4	0,370	0,456*	0,966	0,094	0,157	6,4	0,183	0,16
17	0,036	13	0,488	0,304*	0,997	0,118	0,147	6,8	0,149	0,09

$F_m$  e  $F_o$  são os índices de fixação para árvores reprodutoras e plântulas dentro das famílias, respectivamente;  $n$  é o tamanho da amostra;  $H_o$  é a heterozigosidade observada;  $t_m$  é a taxa de cruzamento multilocos;  $t_m - t_s$  é a taxa de cruzamento entre indivíduos aparentados;  $r_p$  é a correlação de paternidade;  $N_{ep}$  é o número efetivo de doadores de pólen;  $\Theta$  e  $N_e$  são a coancestria e tamanho efetivo dentro das famílias, respectivamente; \*  $p < 0,05$ .

A estimativa da taxa de cruzamento multiloco foi alta ( $t_m = 0,995$ ), revelando que a espécie se reproduz por fecundação cruzada, com padrão de alógama restrita. Em nível individual essa taxa variou de 0,864 a 1,00, com valores muito próximos a 100% (Tabela 4), sendo significativamente maior que zero. Observou-se que os valores de  $t_m$  foram distribuídos uniformemente, o que indica que a exposição do pólen e a receptividade do estigma foi constante entre os indivíduos. Por ser uma espécie monoica, a autopolinização é possível, porém pode ocorrer a dicogamia ou autoincompatibilidade (LEMES et al, 2007). A separação temporal entre a antese de flores masculinas e femininas já foi citada em Meliaceae (STYLES, 1972).

A alta taxa de cruzamento indica que a espécie é alógama, corroborando com estudos anteriores (LEMES et al., 2000, 2007; LOVELESS; GULISSON, 2003). Espécies arbóreas tropicais, em geral, apresentam altas taxas de cruzamento, com valores superiores a 0,8 (BARREIRA et al., 2006; MANOEL et al., 2012; WADT et al., 2015).

A taxa de cruzamento entre indivíduos aparentados ( $t_m - t_s$ ) foi baixa, mas significativamente maior que zero (Tabela 5). Tal fato indica endogamia biparental, que é explicada pela presença de alguns indivíduos aparentados dentro da população (LEMES et al., 2007; CARNEIRO et al., 2011; CAMPOS et al., 2013; GIUSTINA et al., 2018), contribuindo para os níveis de variação genética. A ocorrência de endogamia biparental corrobora com a estruturação genética espacial entre os indivíduos adultos (LEMES et al., 2007).

Outra variável importante que deve ser considerada é a correlação de autofecundação, que no caso de *S. macrophylla* foi verificado valor significativamente maior que zero (Tabela 5). Isso sugere a existência da variação na taxa de cruzamento entre árvores individuais.

**Tabela 5** - Média e intervalo de confiança a 95% para os índices do Sistema de Cruzamento de *Swietenia macrophylla*.

Parâmetros	Média (IC a 95%)
Índice de fixação entre árvores: $F_m$	-0,084 (-0,154 – -0,014)
Taxa de cruzamento multilocos: $t_m$	0,995 (0,979 – 1,00)
Cruzamento entre indivíduos parentes: $t_m - t_s$	0,058 (0,032 – 0,062)
Correlação de autofecundação: $r_s$	0,111 (0,105 – 0,115)
Correlação de paternidade: $r_p$	0,148 (0,072 – 0,202)



Parâmetros	Média (IC a 95%)
Número de doadores de pólen: $N_{ep}$	6,8 (5,0 – 13,9)
Coefficiente de coancestria nas famílias: $\Theta$	0,145 (0,134 – 0,155)
Tamanho efetivo dentro das famílias: $N_e$	2,77 (1,58 – 2,99)
Árvores matrizes para coleta de sementes: $m$	54 (50 – 58)

A correlação de paternidade ( $r_p$ ) entre as famílias foi baixa (Tabelas 4 e 5), sugerindo que 14,8% dos indivíduos juvenis são oriundos do mesmo grupo de doadores de pólen. Por outro lado, o número de doadores de pólen ( $N_{ep}$ ) foi no geral de 6,8 para a espécie, ou seja, aproximadamente sete árvores atuam como doadoras de pólen (Tabelas 4 e 5). Isso sugere que o manejo de espécies secundárias, que é o caso deste estudo, pode melhorar a dispersão de pólen, provavelmente devido a redução na densidade populacional que possibilita a abertura de clareiras, trilhas de arraste, estradas secundárias, etc. e permite uma maior movimentação dos polinizadores, contribuindo assim para um aumento no número de doadores de pólen (CARNEIRO et al., 2011). A máxima de  $N_{ep}$  estimada foi de 13,9, e uma possível explicação é por meio da produção de sementes, que no caso de *S. macrophylla* em um único fruto são produzidas em média 72 sementes (LEÃO et al., 2011). Esses resultados corroboram com outros estudos realizados em florestas naturais (WADT et al., 2015; GIUSTINA et al., 2018).

Devido a autofecundação e aos cruzamentos correlacionados, o coeficiente de coancestria médio ( $\Theta$ ) em nível populacional foi maior ( $\Theta = 0,145$ ; variação: 0,134 a 0,155) (Tabela 6), o que indica que existem diferentes graus de parentesco, como meios-irmãos para essa população. Conseqüentemente, o tamanho efetivo ( $N_e$ ) foi menor (média: 2,77; variação: 1,58 a 2,99) que é o esperado em populações panmíticas ( $\Theta = 0,125$ ;  $N_e = 4$ ). A principal causa pode ser a baixa densidade populacional. Assim, o tamanho da vizinhança reprodutiva é reduzido e as árvores vizinhas podem ter vantagem a curtas distâncias até 50 metros.

O número de árvores para a coleta de sementes ( $m$ ) para um tamanho referência amostragem de 150 foi de 54 matrizes (Tabela 5). Esse resultado corrobora com outros estudos com espécies arbóreas (LACERDA et al., 2008; CARNERIO et al., 2011; MORAES; SEBBENN, 2011; MANOEL et al., 2012). Mesmo *S. macrophylla* sendo uma espécie proibida de corte, encontra-se dentro dos padrões de espécies exploradas, como *Hymenaea courbaril* L. Porém, é necessário realizar mais estudos para avaliar

os efeitos do manejo florestal nos padrões de cruzamento de espécies arbóreas tropicais economicamente importantes e que está na lista vermelha de espécies ameaçadas de extinção. Tais resultados são essenciais para determinar estratégias de coleta de sementes para fins de conservação genética *ex situ*, melhoramento e reflorestamento ambiental fornecem o tamanho mínimo efetivo da população (SEBBENN et al., 2011, MANOEL et al., 2012).

O tamanho da amostra ( $n$ ) foi correlacionado com todas as variáveis do sistema de cruzamento, sendo significativamente associado com a taxa de fecundação cruzada ( $t_m$ ), tamanho efetivo dentro das famílias ( $N_e$ ), número total de alelos ( $k$ ) (Tabela 6). Todos apresentaram alta correlação, variando de 70 a 90%. Isso significa que esses índices são altamente dependentes entre os indivíduos desta população. Além disso, verificou-se que a taxa de cruzamento ( $t_m$ ) para *S. macrophylla* foi significativamente correlacionada com o tamanho efetivo de dentro das famílias ( $N_e$ ) e número total de alelos ( $k$ ). Observou-se também que a taxa de autofecundação e cruzamento entre indivíduos aparentados [ $s + (t_m - t_s)$ ] apresentou correlação apenas com o índice de fixação ( $F_o$ ). O tamanho efetivo dentro das famílias ( $N_e$ ) foi altamente correlacionado com o número total de alelos ( $k$ ) e o número efetivo de doadores de pólen ( $N_{ep}$ ) para população de *S. macrophylla* apresentou correlação média com a heterozigosidade observada ( $H_o$ ) (Tabela 6).

**Tabela 6** - Correlação de Spearman ( $\rho$ ) entre o tamanho da amostra ( $n$ ), taxa de cruzamento ( $t_m$ ), número efetivo de doadores de pólen ( $N_{ep}$ ), taxa de autofecundação e cruzamento entre parentes [ $s + (t_m - t_s)$ ], tamanho efetivo da variância dentro das famílias ( $N_e$ ), número total de alelos ( $k$ ), heterozigosidade observada ( $H_o$ ) e índice de fixação ( $F_o$ ) para indivíduos de *S. macrophylla*. \*  $p < 0,05$ ; \*\*  $p < 0,01$ .

	$t_m$	$N_{ep}$	$F_o$	$N_e$	$k$	$H_o$
$n$	0,907**	-0,062	-0,284	0,856*	0,693**	-0,160
$t_m$		-0,035	-0,265	0,794*	0,616*	-0,182
$s + (t_m - t_s)$			0,566*	-0,410	-0,299	-0,262
$N_{ep}$			-0,175	0,378	0,238	0,583*
$N_e$					0,790**	0,137
$k$						0,441

Conhecer o sistema reprodutivo das espécie pode contribuir para a definição de diretrizes visando orientar estratégias de manejo sustentável, combinando

conservação e desenvolvimento econômico. Além disso, o conhecimento da diversidade genética é eficaz para a determinação de coleções *ex situ* e melhoramento genético, muitos dos indivíduos juvenis em áreas manejadas podem ser viáveis, o que seria de fundamental importância para a conservação genética *in situ* e programas de recuperação da espécie.

Para fins de conservação *ex situ*, sugere-se coletar sementes de pelo menos 50 indivíduos adultos de *S. macrophylla* e que a distância mínima entre estes seja superior às distâncias de EGE para evitar a coleta de sementes em indivíduos endogâmicos. Também é possível realizar estudos futuros e traçar estratégias de conservação *in situ* para os indivíduos adultos de *S. macrophylla*, uma vez que essa pesquisa possibilita a identificação dos indivíduos que representam toda a diversidade genética da população local.

## 6 CONCLUSÕES

- ✓ *Swietenia macrophylla* apresenta alta diversidade em ambas as gerações (adultos e juvenis), com excesso de homozigotos para os juvenis;
- ✓ Aproximadamente 40 indivíduos representam toda a diversidade genética da área em estudo;
- ✓ Os indivíduos adultos de *S. macrophylla* apresentam estruturação genética espacial intrapopulacional de até 750 m.
- ✓ A distância média de dispersão de pólen foi de 4.749 m entre indivíduos adultos;
- ✓ A correlação de paternidade sugeriu a ocorrência de cruzamentos preferenciais com formação de meios-irmãos.
- ✓ Todos os indivíduos adultos apresentam altas taxas de cruzamento, observando-se alogamia na espécie.

## REFERÊNCIAS

ALCALÁ, R. E. et al. Genetic structure and genetic diversity of *Swietenia macrophylla* (Meliaceae): implications for sustainable forest management in Mexico. **Journal of Tropical Forest Science**, v. 26, n. 1, p. 142–152, 2014a.

ALCALÁ, R. E.; ALONSO, R. L.; GUTIÉRREZ-GRANADOS, G. Seed shadow of *Swietenia macrophylla* remnant trees in a Mexican rainforest: Implications for forest management. **Botanical Sciences**, v. 92, n. 4, p. 599–605, 2014b.

ALCALÁ, R. E.; DE LA CRUZ, S.; GUTIÉRREZ-GRANADOS, G. Genetic structure and genetic diversity of *Swietenia macrophylla* in areas subjected to selective logging in Quintana Roo, Mexico. **Botanical Sciences**, v. 93, n. 4, p. 819–828, 2015.

ALVARES, C. A.; STAPE, J. L.; SENTELHAS, P. C.; GONÇALVES, J. L. M.; SPAROVEK, G. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711-728, 2014.

ÁLVARES-CARVALHO, S. V. et al. Structure and genetic diversity of natural Brazilian pepper populations (*Schinus terebinthifolius* Raddi). **Genetics and Molecular Research**, v. 15, n. 2, p. 1–13, 2016.

ANDRÉ, T. et al. Post-logging loss of genetic diversity in a mahogany (*Swietenia macrophylla* King, Meliaceae) population in Brazilian Amazonia. **Forest Ecology and Management**, v. 255, n. 2, p.340–345, 2008.

ARAÚJO, M. R. G. et al. Fine-scale spatial genetic structure and gene flow in *Acrocomia aculeata* (Arecaceae): Analysis in an overlapping generation. **Biochemical Systematics and Ecology**, v. 71, p. 147–154, 2017.

ARRUDA, C. C. B. et al. Mating system and genetic diversity of progenies before and after logging: a case study of *Bagassa guianensis* (Moraceae), a low-density dioecious tree of the Amazonian forest. **Tree Genetics & Genomes**, v. 11, n. 1, p. 3-9, 2015.

BARREIRA, S. et al. Diversidade genética e sistema de reprodução em população nativa de *Eremanthus erythropappus* (DC.) Macleish sob exploração. **Scientia Forestalis**, n. 71, p. 119–130, 2006.

BEM, E. A. D. et al. Cenários de corte seletivo de árvores na diversidade genética e área basal de populações de *Araucaria angustifolia* com base em modelagem Ecogene. **Scientia Forestalis**, v. 43, n. 106, p. 453-466, 2015.

BESSEGA, C. et al. Strategies for conservation for disturbed *Prosopis alba* (Leguminosae, Mimosoidae) forests based on mating system and pollen dispersal parameters. **Tree Genetics and Genomes**, v. 8, n. 2, p. 277–288, 2012.

BESSEGA, C. et al. Fine-scale spatial genetic structure analysis in two Argentine populations of *Prosopis alba* (Mimosoideae) with different levels of ecological disturbance. **European Journal of Forest Research**, v. 135, n. 3, p. 495–505, 2016.

BESSEGA, C. et al. Implications of mating system and pollen dispersal indices for management and conservation of the semi-arid species *Prosopis flexuosa* (Leguminosae). **Forest Ecology and Management**, v. 400, p. 218–227, 2017.

BITTENCOURT, J. V. M.; SEBBENN, A. M. Patterns of pollen and seed dispersal in a small, fragmented population of the wind-pollinated tree *Araucaria angustifolia* in southern Brazil. **Heredity**, v. 99, n. 6, p. 580–591, 2007.

BORÉM, A.; CAIXETA, E. **Marcadores Moleculares**. Viçosa, MG: Editora UFV, 2016.

BOTSTEIN, D.; WHITE, R.L.; SKOLMICK, H. et al. Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphism. *American Journal of Human Genetics*, 32: 314-331, 1980.

BRASIL. **Decreto nº 2.687, de 27 de julho de 1998**. Suspende a exploração da espécie mogno (*Swietenia Macrophylla* King) na Região Amazônica, pelo período de dois anos, e dá outras providências.

BRASIL. **Decreto nº 2.687, de 27 de julho de 1998**. Suspende a exploração da espécie mogno (*Swietenia Macrophylla* King) na Região Amazônica, pelo período de dois anos, e dá outras providências.

BRASIL. **Decreto nº 4.593, de 13 de fevereiro de 2003**. Suspende a exploração da espécie Mogno (*Swietenia macrophylla* King) no Território Nacional, pelo período de cento e cinquenta dias, e dá outras providências.

BRASIL. **Decreto nº 4.722, de 5 de junho de 2003**. Estabelece critérios para exploração da espécie *Swietenia macrophylla* King (mogno), e dá outras providências.

BRASIL. **Instrução normativa nº 1, de 12 de fevereiro de 2015**. Regulamenta a exploração comercial de madeira da flora que integra a Lista Nacional Oficial de Espécies da Flora Ameaçadas de Extinção.

BRASIL. **Instrução Normativa nº 16 de 23 de setembro de 2008**. Reconhece como espécies da flora brasileira ameaçadas de extinção aquelas constantes do Anexo I a esta Instrução Normativa.

BRASIL. **Portaria nº 443, de 17 de dezembro de 2014**. Reconhece como espécies da flora brasileira ameaçadas de extinção aquelas constantes da "Lista Nacional Oficial de Espécies da Flora Ameaçadas de Extinção".

BURCZYK, J.; DIFAZIO, S. P.; ADAMS, W. T. Gene flow in forest trees: How far do genes really travel? **Forest Genetics**, v. 11, n. 3–4, p. 179–192, 2004.

- CABI – Commonwealth Agricultural Bureau International. Forestry Compendium, 2005 edn., CD Version. Wallingford, UK: CAB International, 2005.
- CAMPOS, T. DE et al. Mating system parameters in a high density population of andirobas in the Amazon forest. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 48, n. 5, p. 504–509, 2013.
- CARNEIRO, F. S. et al. Effects of selective logging on the mating system and pollen dispersal of *Hymenaea courbaril* L. (Leguminosae) in the Eastern Brazilian Amazon as revealed by microsatellite analysis. **Forest Ecology and Management**, v. 262, n. 9, p. 1758–1765, 2011.
- CARREÑO-ROCABADO, G. et al. Effects of disturbance intensity on species and functional diversity in a tropical forest. **Journal of Ecology**, v. 100, n. 6, p. 1453–1463, 2012.
- CARVALHO, P. E. R. Mogno – *Swietenia macrophylla*. Colombo, Paraná, Embrapa Florestas. Circular Técnico 140, p. 12, 2007.
- CÉSPEDES, M. et al. Restoration of genetic diversity in the dry forest tree *Swietenia macrophylla* (Meliaceae) after pasture abandonment in Costa Rica. **Molecular Ecology**, v. 12, n. 12, p. 3201–3212, 2003.
- CHAVES, C. L. et al. Gene dispersal via seeds and pollen and their effects on genetic structure in the facultative-apomictic Neotropical tree *Aspidosperma polyneuron*. **Silvae Genetica**, v. 62, n. 2, p. 46–57, 2016.
- CHUDNOFF, M. Tropical Timbers of the World. US Forest Products Laboratory, USDA Forest Service, Madison, WI, USA. p. 831, 1979.
- CHYBICKI, I. J.; OLEKSA, A.; BURCZYK J. Increased inbreeding and strong kinship structure in *Taxus baccata* estimated from both AFLP and SSR data. **Heredity**, v. 107, n. 6, p.589–600, 2011.
- CLOUTIER, D. et al. Impact of selective logging on inbreeding and gene dispersal in an Amazonian tree population of *Carapa guianensis* Aubl. **Molecular Ecology**, v. 16, n. 4, p. 797–809, 2007.
- COSSALTER, C.; NAIR, K. S. S. The state of the forest and plantation trends. In: Insect pests and diseases in Indonesian forests: An assessment of the major threats, research efforts and literature, ed. K. S. S. Nair. Bogor, Indonesia: Center for International Forestry Research, p. 3-9, 2000.
- CRESTE, S.; TUMANN, A.; FIGUEIRA, A. Detection of single sequence repeat polymorphism in denaturing polyacrylamide sequencing gels by silver staining. **Plant Molecular Biology**, v. 19, p. 299–306, 2001.
- D’OLIVEIRA, M. V. N. et al. Can forest management be sustainable in a bamboo dominated forest? A 12-year study of forest dynamics in western Amazon. **Forest Ecology and Management**, v. 310, p. 672–679, 2013.

DAVIDSON, E. A. et al. The Amazon basin in transition. **Nature**, v. 481, n. 7381, p. 321–328, 2012.

DEGEN, B. et al. Impact of selective logging on genetic composition and demographic structure of four tropical tree species. **Biological Conservation**, v. 131, n. 3, p. 386–401, 2006.

DEGEN, B. et al. Verifying the geographic origin of mahogany (*Swietenia macrophylla* King) with DNA-fingerprints. **Forensic Science International: Genetics**, v. 7, n. 1, p. 55–62, 2013.

DEGEN, B.; BANDO, E.; CARON, H. Limited pollen dispersal and biparental inbreeding in *Symphonia globulifera*. *French Guiana*. **Heredity**, v. 93, p. 585–591, 2004.

DEGEN, B.; SEBBENN, A. M. Genetics and tropical forests. In: Pancel L, Ko'lh M (eds) *Tropical forestry handbook*, 2nd edn. Springer, Berlin, p 885–920, 2014.

DEGEN, B.; SEBBENN, A. M. Genetics and Tropical Forests. **Tropical Forestry Handbook**, p. 1–30, 2014.

DICK, C. W. et al. Spatial Scales of Pollen and Seed-Mediated Gene Flow in Tropical Rain Forest Trees. **Tropical Plant Biology**, v. 1, n. 1, p. 20–33, 2008.

DOW, B. D.; ASHLEY, M. V. High Levels of Gene Flow in Bur Oak Revealed by Paternity Analysis Using Microsatellites. **Journal of Heredity**, v. 89, p. 62–70, 1998.

DOW, B. D.; ASHLEY, M. V. Microsatellite analysis of seed dispersal and parentage of sampling in bur oak, *Quercus macrocarpa*. **Molecular Ecology**, v. 5, p. 615–627, 1996.

DOYLE, J. J.; DOYLE, J. L. **Isolation of plant DNA from fresh tissue**. *Focus*. 12: p. 13–15, 1990.

DUMINIL, J. et al. Blind population genetics survey of tropical rainforest trees. **Molecular Ecology**, v. 15, n. 12, p. 3505–3513, 2006.

DUMINIL, J.; HARDY, O. J.; PETIT, R. J. Plant traits correlated with generation time directly affect inbreeding depression and mating system and indirectly genetic structure. **BioMed Central evolutionary biology**, v. 9, n. 9, 2009.

DUMINIL, J. et al. High selfing rate, limited pollen dispersal and inbreeding depression in the emblematic African rain forest tree *Baillonella toxisperma* – Management implications. **Forest Ecology and Management**, v. 379, p. 20–29, 2016.

- ELLSTRAND, N. C. Is gene flow the most important evolutionary force in plants? **American Journal of Botany**, v. 101, n. 5, p. 737–753, 2014.
- FAO, 2017. El futuro de los bosques de América Latina y el Caribe dependerá de su manejo sostenible. <http://www.fao.org/americas/noticias/ver/es/c/344994/>.
- FAO. Global Forest Resources Assessment 2015. How are the world's forests changing? FAO, Rome, Italy, p. 56, 2015.
- FERES, J. M. Mating system parameters at hierarchical levels of fruits, individuals and populations in the Brazilian insect-pollinated tropical tree, *Tabebuia roseo-alba* (Bignoniaceae). **Conservation Genetics**, v. 13, p. 393–405, 2012.
- FORTES, A. C. R. et al. Transferibilidade de locos microssatélites desenvolvidos em outras espécies de palmeiras para *Astrocaryum vulgare* Mart. **Revista Brasileira de Ciências Agrárias**, v. 59, n. 1, p. 80–86, 2016.
- FORTI, G. et al. Low genetic diversity and intrapopulation spatial genetic structure of the Atlantic forest tree, *Esenbeckia leiocarpa* Engl. (Rutaceae). **Annals of Forest Research**, v. 57, n. 2, p. 165–174, 2014.
- FRANKHAM, R.; BALLOU, J. D.; BRISCOE, D. A. Fundamentos de Genética da Conversação. Sociedade Brasileira de Genética – SBG, p. 280, 2008.
- FRANKHAM, R.; J. D BALLOU, DA BRISCOE. **Introdução à genética da conservação**. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido, 2002.
- FUNATURA (Fundação Pró-Natureza). Projeto Mogno: Sumário Executivo. Brasília, DF. 221 p, 1993.
- FUNTAC - Estrutura do plano de manejo de uso múltiplo da floresta Estadual do Antimary. Rio Branco, Acre. 103 pp, 1989.
- GHAZOUL, J. Pollen and seed dispersal among dispersed plants. **Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society**, v. 80, n. 3, p. 413–443, 2005.
- GILLIES, A. C. M. et al. Genetic diversity in mesoamerican populations of mahogany (*Swietenia macrophylla*), assessed using RAPDs. **Heredity**, v. 83, n. 6, p. 722–732, 1999.
- GIUSTINA, L. D. et al. Hierarchical outcrossing among and within fruits in *Bertholletia excelsa* bonpl. (Lecythidaceae) open-pollinated seeds. **Genetics and Molecular Research**, v. 17, n. 1, 2018.
- GODOY, J. A.; JORDANO, P. Seed dispersal by animal: exact identification of source trees with endocarp DNA microsatellites. **Molecular Ecology**, v. 10, n. 9, p. 2275–83, 2001.
- GOMES, J. I. et al. Conhecendo Espécies de Plantas da Amazônia: Mogno (*Swietenia macrophylla* King– Meliaceae). **Comunicado Técnico**, p. 1–7, 2015.



GONELA, A. et al. Genetic diversity and mating system of *Copaifera langsdorffii* (Leguminosae/Caesalpinioideae). **Genetics and Molecular Research**, v. 12, n. 1, p. 569–580, 2013.

GONZÁLEZ-DÍAZ, P. et al. Ecology and management history drive spatial genetic structure in Scots pine. **Forest Ecology and Management**, v. 400, p.68–76, 2017.

GOODWILLIE, C.; KALISZ, S.; ECKERT, C. G. The Evolutionary Enigma of Mixed Mating Systems in Plants: Occurrence, Theoretical Explanations, and Empirical Evidence. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 36, n. 1, p. 47–79, 2005.

GOUDET, J. FSTAT: a program to estimate and test gene diversities and fixation indices. Version 2.9.3.2, 2002. Available at: <http://www2.unil.ch/popgen/softwares/fstat.htm>.

GROGAN, J.; BARRETO, P.; VERÍSSIMO, E. A. Mogno na Amazônia Brasileira: Ecologia e Perspectivas de Manejo. Belém: Imazon, p. 40, 2002.

GROGAN, J.; GALVÃO, J. Factors limiting post-logging seedling regeneration by big-leaf mahogany (*Swietenia macrophylla*) in southeastern Amazonia, Brazil, and implications for sustainable management. **Biotropica**, v. 38, n. 2, p. 219–228, 2006.

GULLISON, R. E. et al. Ecology and management of mahogany (*Swietenia macrophylla* King) in the Chimanes Forest, Beni, Bolivia. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 122, n. 1, p. 9–34, 1996.

GUPTA, R. K. et al. Transferability of Rice Microsatellite Primers (SSR) Across Six Major Crops. **Advances in Life Sciences**, v. 5, n. 2 p. 377–383, 2016.

GUSSON, E.; SEBBENN, A. M.; KAGEYAMA, P. Y. Diversidade e estrutura genética espacial em duas populações de *Eschweilera ovata*. **Scientia Forestalis**, n. 67, p. 123–135, 2005.

HEDRICK, P. W. A standardized genetic differentiation measure. **Evolution**, v. 59, p. 1633–1638, 2005.

HAMRICK, J. L.; MURAWSKI, D. A.; NASON, J. D. The influence of seed dispersal mechanisms on the genetic structure of tropical tree populations. **Vegetaivo**, p. 281–282, 1993.

HAMRICK, J.L. The distribution of genetic variation within and among natural plant populations. In: SHONEWALD-COX, C.M.; CHAMBERS, S.M.; MacBIDE, B.; THOMAS, W.L. (Ed.). **Genetics and conservation: a reference for managing wild animal and plant population**. Menlo Park: Benjamin/Cummings, p. 335–348, 1983.

HARDY, O. J. et al. Fine-scale genetic structure and gene dispersal in *Centaurea corymbosa* (Asteraceae) I. Pattern of pollen dispersal. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 17, n. 4, p. 795–806, 2004.

HARDY, O. J. et al. Fine-scale genetic structure and gene dispersal inferences in 10 neotropical tree species. **Molecular Ecology**, v. 15, n. 12 p. 559–571, 2006.

HARDY, O.; VEKEMANS, X. SPAGeDi 1.2: a versatile computer program to analyse spatial genetic structure at the individual or population levels. **Molecular Ecology**, v.2, p.618–620, 2002.

HAWLEY, G. J. et al. Silviculture alters the genetic structure of an eastern hemlock forest in Maine, USA. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 35, 143–150, 2005.

HERRERO-JÁUREGUI, C. et al. Assessing the extent of “conflict of use” in multipurpose tropical forest trees: A regional view. **Journal of Environmental Management**, v. 130, p. 40-47, 2013.

HUFFORD, K. M.; HAMRICK, J. L. Viability selection at three early life stages of the tropical tree, *Platypodium elegans* (Fabaceae, Papilionoideae). **Evolution**, v. 57, n. 3, p. 518–526, 2003.

IBAMA - Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis. **Instrução Normativa N° 17, de 19 de outubro de 2001**. Suspende o transporte, o beneficiamento, a comercialização de mogno *Swietenia macrophylla*, por tempo indeterminado.

IBAMA - Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis. **Portaria n° 37-N, de 03 de Abril de 1992**. Reconhece como lista oficial das espécies da flora brasileira ameaçadas de extinção.

IKHSAN, A. S. et al. Novel 307 polymorphic SSR markers from BAC-end sequences in walnut (*Juglans regia* L.): Effects of motif types and repeat lengths on polymorphism and genetic diversity. **Scientia Horticulturae**, v. 213, p. 1–4, 2016.

ISMAIL, S. A. et al. Fragmentation genetics of *Vateria indica*: Implications for management of forest genetic resources of an endemic dipterocarp. **Conservation Genetics**, v. 15, p. 533–545, 2014.

JENNINGS, S.B. et al. Ecology provides a pragmatic solution to the maintenance of genetic diversity in sustainable managed tropical rain forests. **Forest Ecology and Management**, v. 154, n. 2, p.1–10, 2001.

JUMP, A. S.; PEÑUELAS, J. Extensive spatial genetic structure revealed by AFLP but not SSR molecular markers in the wind-pollinated tree, *Fagus sylvatica*. **Molecular Ecology**, v. 16, n. 5, p. 925–936, 2007.

KALIA, R. K. et al. Microsatellite markers: An overview of the recent progress in plants. **Euphytica**, v. 177, n. 3, p. 309–334, 2011.

- KALINOWSKI, S. T.; TAPER, M. L.; MARSHALL, T. C. Revising how the computer program CERVUS accommodates genotyping error increases success in paternity assignment. **Molecular Ecology**, v.16, p.1099–1106, 2007.
- KAMATH, M. K. et al. Impact of termites on mahogany (*Swietenia macrophylla*) plantations in Fiji. Symposium, Impact of Diseases and Insect Pests in Tropical Forests, Peechi; India, p. 298–303, 1996.
- KETTLE, C. J. et al. Identifying the early genetic consequences of habitat degradation in a highly threatened tropical conifer, *Araucaria nemorosa* Laubenfels. **Molecular Ecology**, v. 16, p. 3581–3591, 2007.
- LACERDA, A. E. B. DE; KANASHIRO, M.; SEBBENN, A. M. Effects of Reduced Impact Logging on genetic diversity and spatial genetic structure of a *Hymenaea courbaril* population in the Brazilian Amazon Forest. **Forest Ecology and Management**, v. 255, n. 3–4, p. 1034–1043, 2008.
- LACERDA, E. B. DE; NIMMO, E. R.; SEBBENN, A. M. Modeling the Long-Term Impacts of Logging on Genetic Diversity and Demography of *Hymenaea courbaril*. **Forest Science**, v. 59, n. 1, p. 15–26, 2013.
- LAMB, F. B. Mahogany of Tropical America: its Ecology and Management. University of Michigan, Ann Arbor, MI, USA. p. 220, 1966.
- LEÃO, N. V. M. et al. Colheita de Sementes e Produção de Mudanças de Espécies Florestais Nativas. **Circular Técnico**, Embrapa Amazônia Oriental, p. 1–52, 2011.
- LEITE, F. A. B. et al. Fine-scale genetic structure of the threatened rosewood *Dalbergia nigra* from the Atlantic forest: comparing saplings versus adults and small fragment versus continuous forest. **Tree Genet & Genomes**, v. 10, n. 2, p. 307–316, 2014.
- LEMES, M. R. Population genetic structure and mating system of *Swietenia macrophylla* King (Meliaceae) in the Brazilian Amazon: Implications for conservation. **Tese de Doutorado**. University of Stirling, Stirling, UK, 2000.
- LEMES, M. R.; BRONDANI, R. P. V.; GRATTAPAGLIA, D. Multiplexed systems of microsatellite markers for genetic analysis in mahogany, *Swietenia macrophylla* King (Meliaceae), a threatened Neotropical timber species. **Journal of Heredity**, v. 93, p. 287–290, 2002.
- LEMES, M. R. et al. Population genetic structure of mahogany (*Swietenia macrophylla* King, Meliaceae) across the Brazilian Amazon, based on variation at microsatellite loci: Implications for conservation. **Molecular Ecology**, v. 12, n. 11, p. 2875–2883, 2003.
- LEMES, M. R. et al. Flexible mating system in a logged population of *Swietenia macrophylla* King (Meliaceae): Implications for the management of a threatened neotropical tree species. **Plant Ecology**, v. 192, n. 2, p. 169–179, 2007.

- LEMES, M. R. et al. Chloroplast DNA microsatellites reveal contrasting phylogeographic structure in mahogany (*Swietenia macrophylla* King, Meliaceae) from Amazonia and Central America. **Tropical Plant Biology**, v. 3, n. 1, p. 40–49, 2010.
- LEMES, M. R.; ESASHIKA, T.; GAOUE, O. G. Microsatellites for mahoganies: Twelve new loci for *Swietenia macrophylla* and its high transferability to *Khaya senegalensis*. **American Journal of Botany**, v. 98, n. 8, p. 207–209, 2011.
- LEONARDUZZI, C. et al. Towards an optimal sampling effort for paternity analysis in forest trees: What do the raw numbers tell us? **IForest**, v. 5, p. 18–25, 2012.
- LEVIN, A. S. et al. The ecology and evolution of seed dispersal: a theoretical perspective. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 34, p. 575–604, 2003.
- LEVIN, D. A. The paternity pool plants. **American Naturalist**, v. 132, p. 309–317, 1998.
- LEWIS, S. L.; EDWARDS, D. P.; GALBRAITH, D. Increasing human dominance of tropical forests. **Science**, v. 349, n. 6250, p. 827–832, 2015.
- LOISELLE, B. A.; SORK, V. L.; NASON, J.; GRAHAM, C. Spatial genetic structure of a tropical understory shrub, *Psychotria officinalis* (Rubiaceae). **American Journal of Botany**, v. 82, p. 1420–1425, 1995.
- LORENZI, H. Árvores Brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. São Paulo, p. 231–235, 1992.
- LOVELESS, M. D. et al. Genetic variation in natural mahogany populations in Bolivia. **Big Leaf Mahogany: Genetics, Ecology, and Management**, v. 38, p. 9–28, 2003.
- LOWE A. J. Fine-scale structure and gene flow within Costa Rican populations of mahogany (*Swietenia macrophylla*). **Heredity**, v. 90, p. 268–275, 2003.
- LUNA, R.; EPPERSON, B. K.; OYAMA, K. Spatial genetic structure of two sympatric neotropical palms with contrasting life histories. **Heredity**, v. 95, p. 298–305, 2005.
- MANOEL, R. D. O. et al. Sistema de reprodução, parentesco e tamanho efetivo em sementes de polinização livre de populações fragmentadas de *Copaifera langsdorffii* Desf. por análise de locos microssatélites. **Scientia Forestalis**, v. 40, n. 94, p. 145–155, 2012.
- MANOEL, R. O. et al. Low Levels of Pollen and Seed Flow in a Riparian Forest Fragment of the Dioecious Tropical Tree *Genipa americana* L. **Forestry Research and Engineering: International Journal**, v. 1, n. 1, p. 1–11, 2017.

- MANOEL, R. O. et al. Mendelian inheritance, genetic linkage, and genotypic disequilibrium at microsatellite loci in *Genipa americana* L. (Rubiaceae). **Genetics and Molecular Research**, v. 12, n. 3, p. 8161–8169, 2015.
- MARCHELLI, P.; SMOUSE, P. E.; GALLO, L. A. Short-distance pollen dispersal for an outcrossed, wind-pollinated southern beech (*Nothofagus nervosa* (Phil.) Dim. et Mil.). **Tree Genetics & Genomes**, v. 8, n. 5, p. 1123–1134, 2012.
- MARTINS, K. et al. The role of very small fragments in conserving genetic diversity of a common tree in a hyper fragmented Brazilian Atlantic forest landscape. **Conservation Genetics**, v. 17, n. 3, p. 509–520, 2016.
- MEDINA-MACEDO, L. et al. High levels of genetic diversity through pollen flow of the coniferous *Araucaria angustifolia*: a landscape level study in Southern Brazil. **Tree Genetics & Genomes**, v. 11, n. 1, p. 814, 2015.
- MEDINA-MACEDO, L. et al. Using genetic diversity and mating system parameters estimated from genetic markers to determine strategies for the conservation of *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Kuntze (Araucariaceae). **Conservation Genetics**, v. 17, n. 2, p. 413–423, 2016.
- MELO, A. T. O. et al. High genetic diversity and strong spatial genetic structure in *Cabralea canjerana* (Vell.) Mart. (Meliaceae): implications to Brazilian Atlantic Forest tree conservation. **Natureza & Conservação**, v. 12, n. 2, p. 129–133, 2014.
- MELO, A. T. DE O. et al. Genética da conservação de *Cabralea canjerana* (Vell.) Mart. (Meliaceae) em fragmentos florestais de Mata Atlântica na Apa Fernão Dias. **Revista Árvore**, v. 39, n. 2, p. 365–374, 2015.
- MELO, A. T. O.; FRANCESCHINELLI, E. V. Gene flow and fine-scale spatial genetic structure in *Cabralea canjerana* (Meliaceae), a common tree species from the Brazilian Atlantic forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 32, p. 135–145, 2016.
- MIAN, M. A. R. et al. Use of tall fescue EST-SSR markers in phylogenetic analysis of cool-season forage grasses. **Genome**, v. 48, n. 4, p. 637–647, 2005.
- MOGHADAMTOUSI, S. Z. et al. Biological Activities and Phytochemicals of *Swietenia macrophylla* King. **Molecules**, v. 18, n. 9, p. 10465–10483, 2013.
- MORAES, M.L.T.; SEBBENN, A.M. Pollen dispersal between isolated trees in the Brazilian savannah: A Case Study of the Neotropical Tree *Hymenaea stigonocarpa*. **Biotropica**, v.43, n.2, p.1–8, 2011.
- MORAES, M. A. et al. Estimating coancestry within open-pollinated progenies of dioecious species: the case study of *Myracrodruon urundeuva*. **Silvae Genet**, v. 61, p. 256–264, 2012.
- MOURA, T. M. DE; SEBBENN, A. M.; CHAVES, L. J. Diversidade e estrutura genética espacial em populações fragmentadas de *Solanum* spp. do Cerrado,

estimadas por meio de locos microssatélites. **Scientia Forestalis**, v. 37, N. 82, p. 143–150, 2009.

NAITO, Y. et al. Density-dependent selfing and its effects on seed performance in a tropical canopy tree species, *Shorea acuminata* (Dipterocarpaceae). **Forest Ecology and Management**, v. 256, p. 375–383, 2008.

NAVARRO, C. et al. Genetic resources and conservation of Mahogany in Mesoamerica. **Forests and Society – Responding to Global Drivers of Change**, v. 25, p. 369–384, 2010.

NEI, M. **Molecular evolutionary genetics**. Columbia university press. 512 p. 1987.

NETO, G. et al. Avaliação do plantio homogêneo de mogno, *Swietenia macrophylla* king, em comparação com o plantio consorciado com *Eucalyptus urophylla* S. T. Blake, após 40 meses de idade. **Revista Árvore**, v. 28, n. 6, p. 777–784, 2004.

NOVELLO, M. et al. Genetic conservation of a threatened Neotropical palm through community-management of fruits in agroforests and second-growth forests. **Forest Ecology and Management**, v. 407, p. 200–209, 2018.

NOVICK, R. R. et al. Genetic structure of Mesoamerican populations of Big-leaf mahogany (*Swietenia macrophylla*) inferred from microsatellite analysis. **Molecular Ecology**, v. 12, n. 11, p. 2885–2893, 2003.

ORTEGO, J.; BONAL, R.; MUÑOZ, A. Genetic consequences of habitat fragmentation in long-lived tree species: the case of the mediterranean holm oak (*Quercus ilex*, L.). **J. Heredity**, v. 101, n. 6, p. 717–726, 2010.

ORTIZ-COLÍN, P. et al. Can traditional selective logging secure tree regeneration in cloud forest? **IForest**, v. 10, n. 2, p. 369–375, 2017.

PÁDUA, J. A. P. R.; BRANDÃO, M. M.; CARVALHO, D. Spatial genetic structure in natural populations of the overexploited tree *Eremanthus erythropappus* (DC.) macleish (Asteraceae). **Biochemical Systematics and Ecology**, v. 66, p. 307–311, 2016.

PAFFETTI, D. et al. The influence of forest management on beech (*Fagus sylvatica* L.) stand structure and genetic diversity. **Forest Ecology and Management**, v. 284, p. 34–44, 2012.

PALIWAL, R. et al. Development of genomic simple sequence repeats (g-SSR) markers in *Tinospora cordifolia* and their application in diversity analyses. **Plant Gene**, v. 5, p. 118–125, 2016.

PANDEY, D. Growth and yield of plantation species in the tropics. Rome, Italy: FAO (W/R 0867), 1983.

PANDEY, D. Hardwood plantations in the tropics and subtropics: Tropical forest plantation areas 1995, Project GCP/INT/628/UK. Rome: FAO, 1997.

- PENNINGTON, T. D. Flora Neotropica: Meliaceae. Monograph 28. New York, Botanical Garden, New York, 1981.
- PIOTTI, A. et al. Within-Population Genetic Structure in Beech (*Fagus sylvatica* L.) Stands Characterized by Different Disturbance Histories: Does Forest Management Simplify Population Substructure? **PLoS ONE**, v. 8, n. 9, 2013.
- POLICRITI, A.; SGARRO, A. **CoreFinder** v.1.0. 2011.
- RAJORA, O. P. et al. Microsatellite DNA analysis of genetic effects of harvesting in old-growth eastern White pine (*Pinus strobus*) in Ontario, Canada. **Molecular Ecology**, v. 9, p. 339–348, 2000.
- RAPOSO, A. et al. Diversidade genética de populações de andiroba no Baixo Acre. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 42, n. 9, p. 1291–1298, 2007.
- RIST, L. et al. The impacts of selective logging on non-timber forest products of livelihood importance. **Forest Ecology and Management**, v. 268, p. 57–69, 2012.
- RITLAND, K. Correlated matings in the partial selfer *Mimulus guttatus*. **Evolution**, v. 43, n. 4, p. 848–859, 1989.
- RITLAND, K. Estimation of gene frequency and heterozygosity from pooled samples. **Molecular Ecology Notes**, n. 78, p. 370–372, 2002.
- RITLAND, K.; JAIN, S. A model for the estimation of outcrossing rate and gene frequency using independent loci. **Heredity**, v.47, n.1, p.35–52, 1981.
- RODAN, B. D.; NEWTON, A. C.; VERÍSSIMO, A. Mahogany Conservation: Status and policy initiatives. **Environmental Conservation**. v. 19, p. 331–338. 1992.
- RODRÍGUEZ, F. R; CÓRDOBA, G. T. Árboles del Valle Central de Costa Rica. **Revista Forestal Mesoamericana Kurú**, v. 10, n. 25, p. 30–31, 2013.
- ROSAS, F. et al. Effects of habitat fragmentation on pollen flow and genetic diversity of the endangered tropical tree *Swietenia humilis* (Meliaceae). **Biological Conservation**, v. 144, p. 3082–3088, 2011.
- ROSER, L. G. et al. Isolation by distance and stochastic migration in a fragmented population of *Prosopis alba*. **American journal of botany**, v. 104, n. 2, p. 313–321, 2017.
- SCHABERG, P. G. et al. Anthropogenic alterations of genetic diversity within tree populations: Implications for forest ecosystem resilience. **Forest Ecology and Management**, v. 256, n. 5, p. 855–862, 2008.
- SCHROEDER, J. W.; TRAN, H. T.; DICK, C. W. Fine scale spatial genetic structure in *Pouteria reticulata* (Engl.) Eyma (Sapotaceae), a dioecious, vertebrate dispersed

- tropical rain forest tree species. **Global Ecology and Conservation**, v. 1, p. 43–49, 2014.
- SEBBENN, A. M. Número de populações para a conservação genética in situ de espécies arbóreas. **Revista do Instituto Florestal**, v. 15, n.1, p. 45–51, 2003.
- SEBBENN, A. M. Sistema de reprodução em espécies arbóreas tropicais e suas implicações para a seleção de árvores matrizes para reflorestamentos ambientais. In: HIGA A. R.; SILVA L. D. (Eds) Pomares de sementes de espécies nativas. Fundação de Pesquisas Florestais do Paraná – FUPEF, p.193–138. 2006.
- SEBBENN, A. M. et al. Modelling the long-term impacts of selective logging on genetic diversity and demographic structure of four tropical tree species in the Amazon forest. **Forest Ecology and Management**, v. 254, n. 2, p. 335–349, 2008
- SEBBENN, A. M. et al. Low levels of realized seed and pollen gene flow and strong spatial genetic structure in a small, isolated and fragmented population of the tropical tree *Copaifera langsdorffii* Desf. **Heredity**, v. 106, n. 1, p. 134–145, 2011.
- SHARMA, P.C.; GROVER, A.; KAHL, G. Mining microsatellites in eukaryotic genomes. **Trends in Biotechnology**, v. 25, n. 11, p. 490–498, 2007.
- SILVA, M. B. et al. Genetic effects of selective logging and pollen gene flow in a low-density population of the dioecious tropical tree *Bagassa guianensis* in the Brazilian Amazon. **Forest Ecology and Management**, v. 255, n. 5–6, p. 1548–1558, 2008.
- SILVA, S. M. M. et al. Impacto da exploração madeireira na diversidade genética e área basal de jatobá na Amazônia sul-ocidental. **Scientia Forestalis**, v. 44, n. 111, p. 545–555, 2016.
- SILVA, S. M. M. et al. Parâmetros genéticos para a conservação de *Hymenaea courbaril* L. na Amazônia Sul-Occidental. **Ciência Florestal**, v. 24, n. 1, p. 87–95, 2014.
- SJÖLUND, M. J.; JUMP, A. S. Coppice management of forests impacts spatial genetic structure but not genetic diversity in European beech (*Fagus sylvatica* L.). **Forest Ecology and Management**, v. 336, p. 65–71, 2015.
- SLIK, J. W. F. et al. An estimate of the number of tropical tree species. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, n. 24, p. 7472–7477. 2015.
- SMOUSE, P. E.; SORK, V. L. Measuring pollen flow in forest trees: an exposition of alternative approaches. **Forest Ecology and Management**, v. 197, n. 4, p. 21–38, 2004.
- SNOOK, L. K. Catastrophic disturbance, logging and the ecology of mahogany (*Swietenia macrophy* King): grounds for listing a major tropical timber species in CITES. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 122, p. 35-46, 1996.



SNOOK, L. K. **Regeneration, Growth, and Sustainability of Mahogany in Mexico's Yucatan Forests Big-Leaf Mahogany**, 2003.

SNOOK, L. K.; CÁMARA-CABRALES, L.; KELTY, M. J. Six years of fruit production by mahogany trees (*Swietenia macrophylla* King): patterns of variation and implications for sustainability. **Forest Ecology and Management**, v. 206, n. 3, p. 221–235, 2005.

SPOLADORE, J. et al. Genetic conservation of small populations of the endemic tree *Swartzia glazioviana* (Taub.) Glaz. (Leguminosae) in the Atlantic Forest. **Conservation Genetics**, v. 18, n. 5, p. 1105–1117, 2017.

STYLES, B. T. The flower biology of the Meliaceae and its bearing on tree breeding. **Silvae Genetica**, v. 21, p. 175–182, 1972.

SUJII, P. S. et al. Genetic structure of *Bertholletia excelsa* populations from the Amazon at different spatial scales. **Conservation Genetics**, v. 16, n. 4, p. 955–964, 2015.

SURLES, S. E. et al. Genetic relatedness in open-pollinated families of two leguminous tree species, *Robinia pseudoacacia* L. and *Gleditsia triacanthos* L. **Theoretical and applied genetics**, v. 80, n. 1, p. 49–56, 1990.

TAMBARUSSI, E. V. Paternity analysis reveals significant isolation and near neighbour pollen dispersal in small *Cariniana legalis* Mart. Kuntze populations in the Brazilian Atlantic Forest. **Ecol Evol**, v. 5, p. 5588–5600, 2015.

TAMBARUSSI, E. V. et al. Several Small: how inbreeding affects conservation of *Cariniana legalis* Mart. Kuntze (Lecythidaceae) the Brazilian Atlantic Forest's Largest Tree. **International Forestry Review**, v. 18, n. 4, p. 502–510, 2016.

TRUJILLO-SIERRA, J. E. et al. Variación genética en poblaciones mexicanas de *Swietenia macrophylla* King, una especie tropical en expansión geográfica reciente. **Botanical Sciences**, v. 91, n. 3, p. 307–317, 2013.

TRUMBORE, S.; BRANDO, P.; HARTMANN, H. Forest health and global change. **Science**, v. 349, 2015.

VEKEMANS, X.; HARDY, O. J. New insights from fine-scale spatial genetic structure analyses in plant populations. **Molecular Ecology**, v. 13, n. 4, p. 921–935, 2004.

VINSON, C. C. et al. Isolation of polymorphic microsatellite markers for the tetraploid *Dipteryx odorata*, an intensely exploited Amazonian tree species. **Molecular Ecology Resources**, v. 9, p. 1542–1544, 2009.

WADT, L. H. O. et al. Mating system variation among populations, individuals and within and among fruits in *Bertholletia excelsa*. **Silvae Genetica**, v. 64, n. 5–6, p. 248–259, 2015.

WEIR, B. S.; COCKERHAM, C. C. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. **Evolution**, v. 38, p. 1358–1370, 1984.

WERNSDÖRFER, H. et al. Relationships between demography and gene flow and their importance for the conservation of tree populations in tropical forests under selective felling regimes. **Conservation Genetics**, v. 12, n. 1, p. 15–29, 2011.

WHITE, G. M.; BOSCHER, D. H.; POWELL, W. Genetic variation within a fragmented population of *Swietenia humilis* Zucc. **Molecular Ecology**, v. 11, p. 1899–1910, 1999.

WHITE, G. M.; BOSCHER, D. H.; POWELL, W. Increased pollen flow counteracts fragmentation in a tropical dry forest: an example from *Swietenia humilis* Zuccarini. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 99, p. 2038–2042, 2002.

WHITE, G.; POWELL, W. Isolation and characterization of microsatellite loci in *Swietenia humilis* (Meliaceae): an endangered tropical hardwood species. **Molecular Ecology**, v. 6, p. 851–860, 1997.

WORLD CONSERVATION MONITORING CENTRE. 1998. *Swietenia macrophylla*. The IUCN Red List of Threatened Species, 1998.

ZONG, J-W. et al. Assessment of Genetic Diversity and Population Genetic Structure of *Corylus mandshurica* in China Using SSR Markers. **PLoS ONE**, v. 10, n. 9, 2015.