

FÁTIMA BECKER GUEDES

**GENÉTICA DA CONSERVAÇÃO COMO UMA FERRAMENTA PARA
AVALIAR OS PROBLEMAS POPULACIONAIS DA FRAGMENTAÇÃO DE
HABITAT**

Monografia apresentada à disciplina de Estágio em Zoologia, Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, como requisito para obtenção do grau de Bacharel em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr José Marcelo Rocha Aranha

**CURITIBA
2004**

AGRADECIMENTOS

Agradeço a realização deste trabalho:

Ao meu orientador José Marcelo Rocha Aranha pela oportunidade, por ter confiado em mim e pelos valiosos comentários.

Ao professor Fernando Antônio dos Santos Fernandez pelo incentivo e pela orientação.

Ao amigo Fernando Straube por acreditar em mim e pela dedicação e ajuda.

Às minhas queridas amigas Manuela, Liana, Marja e Juliana pela força, pelas conversas, enfim pela presença sempre que eu precisei.

Ao Alan pelo carinho, paciência, ajuda... por tudo.

RESUMO

A fragmentação de habitat é uma das maiores causas de extinção de populações e espécies. As duas principais conseqüências diretas da fragmentação de habitat, que levam espécies à extinção, são o isolamento de populações de uma mesma espécie com conseqüente diminuição da migração, e a diminuição do número de indivíduos na população no fragmento. Populações pequenas são mais suscetíveis às variações aleatórias demográficas, ambientais e genéticas, e a perda de flexibilidade evolutiva (BRITO & FERNANDEZ, 2000). Esses são os chamados vórtices de extinção, que podem agir combinados e de diversas maneiras sobre as populações, dependendo das características ecológicas das espécies. A flexibilidade evolutiva refere-se ao potencial adaptativo das espécies que torna-se de extrema importância considerando as alterações antrópicas nos ecossistemas. Para que seja mantido o potencial adaptativo é importante que maior variabilidade genética seja mantida, para possibilitar a ação da seleção natural frente a possíveis mudanças no ambiente. São seis os processos genéticos que têm importância para a conservação de espécies fragmentadas. Deriva genética são variações aleatórias na frequência gênica, na qual alguns alelos podem ser fixados e outros perdidos, diminuindo a diversidade gênica. As mutações, quando não são determinadas pela poluição com agentes tóxicos, ocorrem aleatoriamente no genoma, criando novos alelos, ou seja, contrário à deriva, aumentam a diversidade gênica. O endocruzamento refere-se ao acasalamento entre indivíduos aparentados o que gera um incremento na ocorrência de indivíduos homozigotos na população. Uma conseqüência desse processo é a depressão endogâmica que é um decréscimo na viabilidade populacional devido a expressão de alelos recessivos deletérios ou semi-deletérios em homozigose. Fluxo gênico é a troca gênica entre diferentes populações, através da migração de indivíduos. Esse processo aumenta a variabilidade genética nas populações, contudo pode causar a depressão por exocruzamento, que é a quebra de processos de adaptação local das populações. Gargalos genéticos são perdas de diversidade gênica em conseqüência de baixas populacionais por processos demográficos aleatórios. E finalmente efeito fundador, refere-se à restrita diversidade de uma população fundada por alguns indivíduos. A compreensão desses processos genéticos, além dos demográficos e ambientais e da história natural, permite que sejam tomadas ações pertinentes para a preservação da biodiversidade ameaçada.

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS	i
RESUMO	ii
1 INTRODUÇÃO	1
2 OBJETIVOS	5
3 MATERIAL E MÉTODOS	6
4 RESULTADOS	7
4.1 CONCEITOS.....	7
4.1.1 Unidades evolutivamente significativas (UES).....	7
4.1.2 Tamanho efetivo da população (N_e).....	8
4.1.3 População mínima viável (PMV)	9
4.1.4 Biogeografia de ilhas	10
4.1.5 Teoria de metapopulações.....	12
4.2 ACESSO À VARIABILIDADE GENÉTICA	13
4.2.1 Genética quantitativa.....	13
4.2.2 Genética molecular	14
4.3 FLEXIBILIDADE ADAPTATIVA	17
4.4 ESTOCASTICIDADE GENÉTICA.....	19
4.4.1 Deriva genética	19
4.4.2 Mutação.....	20
4.4.3 Endocruzamento	21
4.4.4 Gargalos genéticos.....	23
4.4.5 Efeito fundador	24
4.4.6 Fluxo gênico	24
4.5 VARIAÇÃO GENÉTICA E APTIDÃO	26
5 DISCUSSÃO	28
6 CONCLUSÃO	35
7 REFERÊNCIAS	36

1 INTRODUÇÃO

O desenvolvimento humano interfere de maneira desastrosa no curso normal dos processos naturais, afetando a persistência de muitas espécies. Muitas extinções já ocorreram e continuarão ameaçando espécies singulares se não forem determinadas maneiras de impedir tal destruição. Diante dessa perspectiva, tornou-se necessário ao ser humano, proteger a diversidade biológica das suas próprias ações. Esta proteção, sendo ou não pelo princípio ético de que todos organismos têm o direito de existir, tornou-se importante pela percepção de que as tecnologias geradas não suprem problemas ambientais que ameaçam a existência da nossa própria espécie.

Uma espécie ameaçada é aquela com alta probabilidade de extinção durante os próximos anos ou décadas (EHRlich & WILSON, 1991). Segundo BRITO & FERNANDEZ (2000) existem três tipos de extinção: a extinção global, um caso extremo no qual todos os indivíduos de uma dada espécie morrem, a extinção local, quando todos os indivíduos de uma população particular morrem e a extinção ecológica, que refere-se a uma baixa na densidade populacional, prejudicando o “papel ecológico” dessa população na comunidade. São exemplos de extinção ecológica a baixa populacional de um predador que deixa de exercer o seu papel de regulador da população da presa, ou a baixa populacional de grupos de animais que são dispersores de semente ou polinizadores de plantas.

Extinção é um processo natural ao qual todas as espécies estão sujeitas, porém com o crescimento e desenvolvimento da espécie humana muitas outras espécies extinguíram-se ou entraram em processo de extinção, devido a alterações nos seus habitats por ações antrópicas. Segundo O'BRIEN (1994), “estamos no meio do mais rápido evento de extinção desde a morte dos dinossauros, sendo o desenvolvimento humano a principal causa.” WILSON (1985) alerta, que a taxa de extinção é agora 400 vezes a registrada durante o tempo geológico recente e está se acelerando rapidamente.

As ações humanas que perturbam a existência de muitas espécies podem não ser diretas, através da coleta para o comércio ou coleções, como muitas vezes é, mas também ocorre pela necessidade cada vez maior do ser humano, de ocupar maiores

extensões de terras destruindo os ambientes, sem se preocupar com os seres vivos que habitavam tais locais. Além de estarem sendo destruídos rapidamente, os habitats que anteriormente ocupavam grandes áreas, são freqüentemente divididos em pequenos pedaços, pelas estradas, campos, cidades e um grande número de outras atividades humanas (PRIMACK & RODRIGUES, 2001).

A transformação de habitats, antes contínuos, em uma paisagem em mosaico formada por manchas do habitat original circundadas por áreas antropicamente alteradas, constitui a mais profunda alteração causada pelo homem à natureza e é conhecida como fragmentação de habitat (FERNANDEZ, 1997). A fragmentação de habitat é uma forte ameaça à sobrevivência de populações e espécies no mundo todo (CLARKE & O'DWYER, 1999). Porém, a forma como a diminuição e fragmentação dos ambientes leva as populações naturais à extinção é sutil. Considerando a complexidade dos ecossistemas, uma série de fatores pode influenciar esse processo. Alguns dos fatores que influenciam a persistência das espécies nos fragmentos são a ação humana no fragmento através da caça, queimadas ou poluição; a restrição do tamanho populacional; a redução de imigração; o efeito de borda que são alterações físicas e conseqüentemente, também, ecológica na periferia do fragmento; a imigração de espécies exóticas; e a própria extinção de uma espécie que pode influenciar direta ou indiretamente o desenvolvimento de uma outra espécie (TURNER & CORLETT, 1996).

Esses fatores apontados como possíveis causadores de extinção num fragmento de habitat, são processos que quando incessantes podem acabar com uma população, como por exemplo através da extração até o último exemplar de uma espécie. Ou ainda, quando o fragmento é tão pequeno que sofre influencia do efeito de borda até o seu interior, ou seja, uma espécie pode se extinguir por não suportar as mudanças no microclima: temperaturas mais altas, clima mais seco e maior incidência de luz. No entanto, todos os fatores citados por TURNER & CORLETT (1996) têm uma característica demográfica comum, são fatores que afetam as populações diminuindo o número de indivíduos que as constituem. Essa diminuição pode ser resultante, por exemplo, da competição com uma espécie exótica; da perda de uma

espécie que é importante para o ótimo desenvolvimento de outra, como com a extinção de uma espécie de inseto que poliniza uma espécie vegetal ou, através da diminuição da área viável para a existência da população, devido a destruição direta do seu ambiente natural ou pelo resultado do efeito de borda, que restringe a espécie a uma área, no centro, menor que a área total do fragmento. Sendo assim nos remetemos à complexidade dos ecossistemas naturais, pois as alterações podem estar agindo em conjunto, sendo o tamanho populacional um fator chave para a persistência de uma população.

BRITO & FERNANDEZ (2000) apontam que pequenas populações são mais sujeitas à extinção devido à estocasticidade ambiental, demográfica e genética além da perda de flexibilidade adaptativa. A estocasticidade ambiental refere-se às flutuações no ambiente variando de intensidade – flutuação ambiental ou catástrofe – como secas, mudanças climáticas, inundações ou incêndios. A estocasticidade demográfica está relacionada à variações na razão sexual, em taxas de mortalidade, reprodução, etc. A estocasticidade genética envolve as variações genéticas nas populações através dos processos de deriva genética, mutações, endocruzamento, fluxo gênico, gargalos genéticos e efeito fundador. A perda de flexibilidade evolutiva, refere-se à variabilidade genética como potencial evolutivo a possíveis mudanças ambientais.

É importante ressaltar que fatores ambientais, demográficos e genéticos atuam simultaneamente nas populações. GILPIN & SOULÉ (1986 *apud* BRITO & FERNANDEZ, 2000), relacionam os fatores demográficos, ambientais e genéticos, colocando-os como vórtices de extinção. O vórtice de extinção refere-se à tendência de pequenas populações de diminuir ainda mais pela ação conjunta dos vórtices.

AVISE (1994) coloca que há uma tendência de dicotomizar genética e demografia, colocando-as em uma relação antagônica, quando, na verdade, ambas são importantes e muitas vezes estão inicialmente relacionadas. Por exemplo, uma população pequena pode sofrer com o fator demográfico denominado efeito Alle, que refere-se a uma diminuição na viabilidade e reprodução de populações que sofrem um declínio na densidade populacional, isto se dá pela falta de interações sociais necessárias à reprodução ou a uma incapacidade de encontro entre parceiros. Nesse

caso, a baixa viabilidade populacional, pode não ser explicada por fatores genéticos, porém pode gerar futuras modificações na característica genética da espécie que podem ser prejudiciais.

Contudo, neste trabalho serão discutidos apenas os fatores genéticos que atuam nas populações (estocasticidade genética e flexibilidade adaptativa). Esses fatores são estudados pela Genética da Conservação que é uma nova área de investigação científica aplicada, resultado da organização de duas subdisciplinas da genética, a sistemática baseada em dados moleculares e a genética de populações (PEREZ-SWEENEY *et al.*, 2003). Essa é uma área que surgiu a pouco mais de 20 anos, sendo o livro de SOULÉ & WILCOX (1980) o primeiro a rever o assunto, porém trabalhos anteriores como o de RALLS *et al.* (1979), já sugeriam a importância de um manejo genético em pequenas populações.

A Genética da Conservação, portanto, envolve as características genéticas de indivíduos ou populações que podem ser úteis na determinação de ações ligadas à conservação da biodiversidade ou diversidade biológica. Algumas das contribuições genéticas para conservação das populações naturais são a determinação do sexo em espécies com pouco dimorfismo sexual externo, a determinação de endemismos e cosmopolitismos através da sistemática molecular, a identificação da origem de produtos industrializados para controle do comércio de espécies de venda proibida (SOLE-CAVA, 2001). Além do acesso à variabilidade genética de populações naturais procurando-se estabelecer a correlação desta com características (eficiência reprodutiva, resistência à doenças, etc) que podem ameaçar a sobrevivência das espécies.

2 OBJETIVOS

Realizar um levantamento bibliográfico sobre:

- (i) os problemas genéticos de populações fragmentadas;**
- (ii) a relação entre variabilidade genética e a sobrevivência das populações ameaçadas;**
- (iii) o uso da genética para a conservação da diversidade biológica.**

3 MATERIAL E MÉTODOS

Este trabalho está baseado em revisões bibliográficas nas fontes: Biological Abstract, www.periodicos.capes.gov.br, www.sciencedirect.com, entre outras fontes encontradas.

Além disso, foi feito aprofundamento teórico através da leitura de livros de ecologia, genética molecular e evolução.

A buscas de livros e artigos de interesse foram feitas nas bibliotecas da UFPR; UFRJ; e do Instituto de Biociências da USP.

Este trabalho foi estruturado com a apresentação nos resultados, em um primeiro momento, dos conceitos necessários a compreensão da problemática genética de populações pequenas, além de terem sido apresentados os principais métodos de acessar a composição genética de indivíduos ou populações. Com isso puderam ser expostas as principais problemáticas das populações fragmentadas que foram colocadas neste trabalho como: flexibilidade adaptativa, estocasticidade genética e variação genética e aptidão.

4 RESULTADOS

4.1 CONCEITOS

Para se discutir os problemas genéticos das populações que têm seu curso natural alterado pela fragmentação, são importantes alguns conceitos apresentados a seguir:

4.1.1 Unidades evolutivamente significativas (UES)

Quando falamos em conservação da biodiversidade, estamos considerando, também, a diversidade genética das espécies. ELLSTRAND & ELAM (1993) dizem que quando uma grande proporção da variação genética está distribuída entre populações, é importante que sejam preservadas mais populações para assegurar a retenção da diversidade alélica ou genotípica. Considerando isso, o conceito de UES define populações parcialmente diferenciadas geneticamente, justificando o seu manejo como linhagens evolutivamente separadas (PEREZ-SWEENEY *et al.*, 2003).

Unidades evolutivamente significativas referem-se às populações que por diferentes critérios através da sistemática molecular, apresentam diferenças, evitando-se, assim, entrar na discussão da definição de espécie. Contudo o reconhecimento de UESs é uma difícil tarefa que requer o uso de informações de história natural, morfometria, dados de distribuição e área, assim como eletroforese de proteínas, análises citogenéticas e mapas de restrição de DNA mitocondrial e nuclear (RYDER, 1986). Ainda assim, é importante ressaltar que a execução da classificação sistemática dos seres vivos, é fundamental para a conservação porque provê a base para o reconhecimento e portanto proteção às espécies ameaçadas (O'BRIEN, 1994), sendo a genética molecular uma importante ferramenta para taxonomia.

4.1.2 Tamanho efetivo da população (N_e)

NUNNEY & CAMPBELL (1993) colocam que o tamanho efetivo da população é a medida de quantos indivíduos estão contribuindo com seus genes para as próximas gerações. Assim, uma simples amostragem do número de indivíduos em uma população (N) de uma determinada espécie por uma série de fatores, como por exemplo por serem contabilizados indivíduos imaturos e senis e não apenas os maduros, acaba não correspondendo ao efetivo tamanho populacional que, muitas vezes, é muito menor que o número de indivíduos estimados na amostragem. FRANKHAM (1995b) aponta que para a estimativa do N_e , além da importância do número de adultos maduros sexualmente, também têm influência a variação no tamanho populacional, diferenças na razão sexual, flutuações no número de indivíduos por gerações e flutuações na seleção (desigualdade do sucesso reprodutivo). Ainda há outras características numa espécie ou população tais como, sistema de acasalamento, sobreposição de gerações e eventos extinção e recolonização, que influenciam o valor do N_e (MARUYAMA & KIMURA, 1980).

Sendo assim, existem diferentes maneiras de se estimar o N_e de uma população, considerando as características particulares de cada espécie. Vale lembrar que o tamanho efetivo de uma população está entre os parâmetros mais difíceis de se estimar nas populações naturais (FUTUYMA, 1986). No entanto, a determinação do tamanho efetivo de uma população atual através de dados genéticos está se tornando cada vez mais realista (PEREZ-SWEENEY *et al.*, 2003).

O tamanho efetivo de uma população, portanto, é igual ao número de indivíduos numa população ideal que teria as mesmas propriedades genéticas, em termos de deriva genética, que a população atual (LANDE & BARROWCLOUGH, 1986; NUNNEY & CAMPBELL, 1993). O conhecimento do N_e de uma população torna possível fazer considerações sobre qual ou quais processos genéticos estão atuando na mesma. Em 1980, FRANKLIN sugeriu um $N_e=50$ como o tamanho populacional mínimo para se evitar os problemas de endocruzamento e um $N_e=500$ como suficiente para que a deriva genética não seja importante e seja mantida a

variabilidade suficiente para a adaptação no caso de mudanças ambientais. Uma consideração importante acerca do efetivo tamanho populacional é a de que para um amplo espectro de variações populacionais, a relação N_e/N encontra-se na faixa de 0,25-1,0 (NUNNEY, no prelo, *apud* NUNNEY & CAMPBELL, 1993). Diante da complexidade dos ecossistemas, nos quais espécies interagem umas com as outras e com o meio, sob uma série de condições mínimas de sobrevivência; tais generalizações se tornam importantes para serem compreendidos mais facilmente os processos pelos quais passam uma população.

4.1.3 População mínima viável (PMV)

A população mínima viável é uma tentativa de estabelecer o número mínimo de indivíduos que uma população deverá ter para persistir sem intervenção humana (BRITO & FERNANDEZ, 2000). PMV foi definida por SHAFFER (1981), como o número mínimo de indivíduos que uma população precisa ter para uma probabilidade de 99% de sobrevivência em 1000 anos, podendo haver ajustes no tempo e na probabilidade.

O risco de extinção de uma população, produzindo uma estimativa de PMV, é quantificado através da análise de viabilidade de populações (AVP) (FERNANDEZ, 1997). AVP é um modelo probabilístico no qual são considerados fatores estocásticos (estocasticidade demográfica, ambiental e genética), além de fatores determinísticos, como por exemplo, perda de habitat e super-exploração (MILLER & LACY; BEISSINGER & MCCULLOUGH, 2002 *apud* REED *et al.*, 2003). Sendo a estocasticidade genética um fator importante na estimativa da PMV, conclui-se que a sobrevivência das populações está relacionada com a sua diversidade genética, que é mantida principalmente pela seleção e deriva genética, sendo esta última dependente do N_e como já foi discutido acima (NUNNEY & CAMPBELL, 1993).

Vale ressaltar a importante contribuição do trabalho de REED *et al.* (2003) que concluiu que as PMVs não diferem nos diferentes grupos taxonômicos, latitude ou nível trófico, demonstrando homogeneidade na variabilidade populacional entre

ambientes e grupos taxonômicos. Este resultado ressalta como a utilização de um conceito geral, a respeito do tamanho populacional mínimo de uma população, pode ser importante. Também foi identificado no trabalho desses autores que uma PMV é fortemente influenciada pela duração do estudo, relativo à duração das gerações do organismo, aumentando a PMV com um aumento no tempo de estudo. A diferença de PMV que se apresenta relativa ao tempo de estudo ocorre por serem perdidos dados importantes relativos à dinâmica populacional, como flutuações no seu tamanho. SHAFFER (1981), ressalta que uma PMV não é apenas aquela que pode manter-se sobre condições médias, mas aquela que é capaz de persistir às perturbações e calamidades do seu contexto biogeográfico particular.

4.1.4 Biogeografia de ilhas

Como serão discutidos os problemas genéticos em populações de habitats fragmentados, também torna-se importante comentar a relação que existe entre ilhas e esses ambientes antropicamente alterados.

É amplamente conhecida a relação que existe entre a área e o número de espécies e sabe-se que ilhas possuem uma menor riqueza de espécies que grandes áreas no continente. No modelo de equilíbrio insular de MacArthur & Wilson, a pobreza no número de espécies em ilhas é atribuído principalmente pelo aumento na taxa de extinção em áreas pequenas e uma menor taxa de imigração devido ao isolamento (BRITO & FENANDEZ, 2000).

Segundo MCGUINNESS (1984) a teoria do equilíbrio gerou grande interesse por ser aplicável não apenas a ilhas oceânicas, mas a qualquer situação na qual uma porção de habitat favorável para as espécies da “ilha” são separadas umas das outras por habitat desfavorável. Sendo assim, poderíamos considerar fragmentos de habitat como ilhas e utilizarmos o modelo de equilíbrio insular para fazer inferências a respeito da persistência das espécies em um meio que não pode simplesmente ser considerado igual ao ambiente original só que menor. Contudo, um fragmento de habitat possui particularidades quando comparados às ilhas oceânicas; a matriz que o

circunda, pode variar muito, além de influenciar de diferentes maneiras o fragmento recém formado. A principal diferença que existe entre ilhas oceânicas e fragmentos de habitat consiste no fato de os fragmentos poderem estar imersos em uma infinidade de diferentes ambientes, os quais influenciam o meio na “ilha”, e suas populações, de diferentes maneiras. Dada essa diferença, existem opiniões controversas como a de JANZEN (1983), que conclui que em alguns casos um fragmento de floresta primária pode permanecer por mais tempo ecologicamente intacta se circundada por plantações e pastos, do que por extensivas áreas de sucessão secundária rica em plantas e animais que podem invadir a floresta primária.

No entanto, princípios do modelo de equilíbrio insular foram usados para a formulação de regras para o design de reservas que maximizem a riqueza de espécies preservadas (WILSON & WILLIS, 1975; DIAMOND & MAY, 1976 *apud* FERNANDEZ, 1997). São princípios básicos de Unidades de Conservação que reservas com formas compactas comportarão maior número de espécies; reservas agrupadas são consideradas melhores; uma única reserva grande é melhor do que várias pequenas de áreas totais equivalentes e, finalmente, seriam melhores as reservas conectadas por corredores de habitat. Ainda não estão claros os últimos dois princípios. Há controvérsias a respeito da afirmação de que uma reserva única seria melhor do que várias pequenas – SLOSS (single large or several small). CÂNDIDO JR. (1993), faz uma revisão dessa discussão e aponta algumas das vantagens de várias reservas como melhores na manutenção de um maior número de espécies do que uma única área: fogo e doenças atingiriam menos facilmente todas as populações locais; em alguns grupos várias áreas pequenas sustentam maior número de espécies que uma única área; e pequenas reservas poderão ter espécies competitivas, mutuamente exclusivas, que não permaneceriam juntas numa única reserva. Muito questionada, também, é a utilidade de corredores que além de permitir a passagem de organismos desejáveis, também permite a passagem de organismos indesejáveis (animais e plantas exóticos, microorganismos patogênicos, etc), além disso propicia a dispersão de fogo e a ação de caçadores.

4.1.5 Teoria de metapopulações

Metapopulação refere-se à um grupo de populações que se conectam esporadicamente. Essa conexão se dá através da migração de indivíduos, no caso de animais, ou pela dispersão de sementes ou pólen, em plantas. Estas populações podem estar cada uma em um fragmento diferente, podendo também ocorrer em habitats contínuos (FERNANDEZ, 1997), nos quais a espécie pode estar estruturada em populações distintas. A teoria de metapopulações está relacionada ao modelo do equilíbrio insular porém difere deste, por estudar as taxas de colonização e recolonização em uma única espécie, além de considerar que todas as “ilhas” ou fragmentos de habitat são passíveis de sofrer eventos de colonização e extinção sendo que no modelo de equilíbrio insular há uma região principal, na qual as populações não sofrem extinção e da qual emigram indivíduos para as ilhas (SPELLERBERG & SAWYER, 1999).

O conhecimento de como está estruturada a população, quando são estudadas as características genéticas das populações, é importante para as ações em conservação, pois processos genéticos são influenciados pela estrutura populacional. Em pequenas populações ameaçadas, estruturadas como uma metapopulação, uma extinção poderá ser revertida por um evento de recolonização, assim como perda de variabilidade genética poderá ser contrabalançada por fluxo gênico (BRITO & FERNANDEZ, 2000). Ou seja, numa metapopulação, há um incremento na variação total do sistema, mas com um decréscimo da variação entre as populações. Contudo vale lembrar que frente a extinção a perda de variação genética é irrelevante (LANDE, 1988). Numa população efêmera a característica genética dos indivíduos que a colonizaram ou, como ocorre em metapopulações, recolonizam o meio é importante. Esse processo é denominado efeito fundador.

4.2 ACESSO À VARIABILIDADE GENÉTICA

Para discutir a forma pela qual processos genéticos podem influenciar a persistência de espécies em habitats fragmentados, serão abordadas quais são as principais técnicas de acesso à variabilidade genética das espécies e, de uma forma geral, quais são as vantagens e limitações de cada uma delas.

4.2.1 Genética quantitativa

Genética quantitativa estuda traços fenotípicos contínuos, que são controlados por muitos genes, ou seja, são poligênicos. Utilizando-se caracteres quantitativos é necessária uma grande amostra (>30 famílias) e muitas vezes mais de uma geração amostrada (STORFER, 1996). É importante ressaltar, que para a obtenção destes dados da população não é necessária a extração de material biológico ou sacrifício de exemplares, mas apenas um mínimo de manipulação. Através destes dados estima-se a herdabilidade, que refere-se a porcentagem do fenótipo que corresponde à porção genética do caráter, ou seja, quanto do caráter é herdável e não influenciado por fatores ambientais. Como os dados são fenotípicos, ou seja, são de mais fácil visualização da sua relação com a aptidão individual podem ser escolhidas, portanto, características que permitam uma correlação da variabilidade encontrada ou da herdabilidade, com possíveis mudanças no ambiente, inferindo a respeito do potencial evolutivo da população.

Utilizando-se dados de caracteres quantitativos dentro da Genética da Conservação, é possível estudar a assimetria flutuante (AF) do caráter. Mudanças genéticas e ambientais podem aumentar a AF que representa uma deterioração na morfologia homeostática do adulto (PARSONS, 1990). ANCIÃES & MARINI (2000) encontraram um alto nível de AF em asas e tarsos de pássaros de fragmentos da Floresta Atlântica Brasileira, o que sugere que as alterações morfológicas, expressas em assimetria, são devido à fragmentação de habitat.

4.2.2 Genética molecular

Amplamente usados atualmente, para verificação da variabilidade genética em populações, são os marcadores genéticos assim como outros marcadores moleculares. Análises moleculares diferem no que diz respeito à obtenção de dados na genética quantitativa, por ser necessária a obtenção de material biológico (sangue, tecido, pêlos e penas ou fezes) e por uma pequena amostra (20–30 indivíduos) ser suficiente para a obtenção de dados confiáveis. No entanto, o número amostral pode ser problemático no caso de inferências à respeito do número de alelos, pois alelos raros podem não ser detectados (CLARKE & DWYER, 1999). A seguir serão apontadas as principais características de cada marcador ou método molecular.

Os principais marcadores moleculares usados são: as isoenzimas (enzimas que têm diferentes formas mas que catalisam a mesma reação); que usam proteínas como fonte de dados; os marcadores minissatélite (DNA-fingerprint) e microssatélite, que usam diretamente o DNA para acessar a variabilidade do material genético da espécie estudada. Em análises moleculares também são bastante utilizados os métodos de seqüenciamento, RFLP (restriction fragment length polymorphism) e RAPD (random amplified polymorphic DNA). PEREZ-SWEENEY *et al.* (2003) indicam que para a escolha da técnica a ser utilizada devem ser levados em conta se deseja-se dados de um loco específico ou dados de todo o genoma; qual é o modo de herança (transmissão por um genoma haplóide ou diplóide, transmissão por um dos pais ou por ambos, trata-se de marcadores codominantes ou dominantes); qual é o modelo evolutivo de mutação mais provável; qual é a taxa de evolução relativa; e se sofre pressão seletiva e em que grau.

O interesse na taxa de evolução, mais rápida ou mais lenta varia de acordo com o tipo de estudo. Marcadores que evoluem mais rapidamente, apresentam maior variabilidade entre os indivíduos sendo úteis para o estudo de indivíduos, famílias e populações, enquanto os que evoluem mais lentamente são melhor utilizados no estudo de espécies ou táxons supra-específicos; minissatélites, microssatélites e RAPDs evoluem muito rapidamente enquanto isoenzimas evoluem mais lentamente (SOLÉ-

CAVA, 2000). Marcadores localizados no DNA mitocondrial têm diferenças na taxa de evolução molecular dependendo da seqüência do DNA, estes têm herança predominantemente materna na maioria das espécies; é um genoma haplóide e não sofre recombinação o que o torna interessante em estudos filogenéticos e filogeográficos, porque a ancestralidade pode ser mais facilmente recuperada quando não há recombinação (PEREZ-SWEENEY *et al.*, 2003).

Os marcadores ou métodos moleculares podem ser considerados dominantes, ou seja, não diferenciam indivíduos heterozigotos de homozigotos ou codominantes, que diferenciam tais indivíduos e são considerados mais informativos nesse aspecto. As isoenzimas, o seqüenciamento, o RFLP e os microssatélites são codominantes, enquanto que o RAPD e os minissatélites são dominantes. (PEREZ-SWEENEY *et al.*, 2003). O seqüenciamento, o RFLP os minissatélites geram resultados na análise do genoma inteiro, isoenzimas, RAPD e microssatélites, acessam locos específicos no genoma, porém análises baseadas em apenas um loco não são interessantes pois diferentes locos sofrem diferentes pressões seletivas, sendo assim mais de um loco é analisado, sendo feitas comparações, para serem obtidos resultados mais precisos.

Por fim, uma importante característica dos marcadores moleculares é a pressuposição de que tratam-se de genes neutros, ou seja, que não sofrem pressão seletiva. Considerando a ausência de pressão seletiva para um loco, a variabilidade gênica observada pode ser atribuída ao equilíbrio de Hardy-Weinberg, à endogamia ou à deriva genética como fizeram SEOANE *et al.* (2000) em seu estudo a respeito da estrutura genética de populações fragmentadas de uma espécie vegetal. No entanto, há locos gênicos de MHC (Major Histocompatibility Complex) que não são considerados neutros, ou seja, sofrem pressão seletiva (HUGHES & NEI, 1988).

Escolhido o marcador ou o método molecular, os resultados obtidos podem ser comparados entre diferentes indivíduos ou populações de acordo com as limitações de cada método ou marcador. A estimativa de variabilidade genética dentro da população tem sido quantificada em termos de: número médio de alelos por loco (A); porcentagem ou proporção de locos polimórficos (P), sendo que um loco é

considerado polimórfico quando a frequência de um de seus alelos não ultrapassa 95%; e número médio de heterozigotos por loco (H) (MAZZA, 1999).

4.3 FLEXIBILIDADE ADAPTATIVA

A flexibilidade adaptativa refere-se ao potencial de uma população de se adaptar às mudanças no ambiente. Quando ocorrem mudanças no meio, sejam elas catástrofes (enchentes, queimadas, falta de recursos) ou transições graduais, é essencial que a espécie tenha variabilidade suficiente para responder a tais mudanças (AMOS & HOELZEL, 1992). A variabilidade genética, que é medida pela heterozigosidade em polimorfismos na genética molecular ou pela variação da herdabilidade em caracteres quantitativos (LANDE, 1998), é fundamental para possibilitar adaptações através da seleção natural.

A adaptação através de seleção natural é um dos fatores que atuam na evolução das espécies (FUTUYMA, 1986). Existem duas maneiras de ocorrerem mudanças evolutivas; a adaptativa e a neutra. Na evolução adaptativa, a seleção natural opera sobre um caráter quando este tem uma correlação, positiva ou negativa, com o sucesso reprodutivo, quando não existe essa correlação, a seleção natural desaparece e o que resta é a evolução neutra (STEARNS & HOEKSTRA, 2000).

É importante entender que mesmo a variabilidade genética sendo fundamental para a evolução através do processo de seleção natural, esta reduz a variação genética através da fixação de alelos. No entanto, o efeito dessa perda de variação genética e conseqüentemente de potencial evolutivo, só é percebido em pequenas populações, as quais podem chegar a um limite de seleção (STEARNS, 1992).

O processo de fragmentação de habitat gera uma série de mudanças abióticas e bióticas que podem gerar a extinção de espécies se estas não tiverem flexibilidade para adaptar-se às mudanças. As taxas de perturbações antrópicas são consideradas uma causa particular de forte seleção, o que aumenta o potencial para evolução contemporânea (características herdadas em menos de algumas centenas de gerações) (STOCKWELL *et al.*, 2003). Além disso, a diminuição da área, em muitos casos, impossibilita a movimentação de populações, no caso de mudanças futuras no meio em que vivem, tornando a possibilidade de adaptação genética a única chance de sobrevivência da espécie ou população (NUNNEY & CAMPBELL, 1993). LANDE,

1995 *apud* FRANKHAM (1995b), sugere um $N_e=5000$ como o necessário para manter o potencial evolutivo.

É importante nos preocuparmos com processos evolutivos quando procuramos entender os fatores que influenciam a persistência de espécies ameaçadas por ações humanas, pois ações antrópicas, não só restringem outras possibilidades de adaptação (como a movimentação quando um ambiente está alterado) como também aceleram ou induzem grupos a processos “evolutivos contemporâneos”. Contudo, como colocam BRITO & FERNANDEZ (2000), tem-se argumentado que devem ser priorizados os outros vórtices (estocasticidade ambiental, demográfica e genética) antes da flexibilidade adaptativa, por ameaçarem a persistência das espécies antes da perda do potencial adaptativo. No entanto, se na conservação das espécies for focado mais do que a conservação do fenótipo atual de uma espécie, mas sim uma linha filogenética (FRANKLIN, 1980), uma meta em biologia da conservação deveria ser a preservação de processos evolucionários.

4.4 ESTOCASTICIDADE GENÉTICA

4.4.1 Deriva genética

Deriva genética é o processo de flutuações aleatórias na frequência gênica de uma população finita. É medida pela frequência de variação alélica por geração ou pela taxa de perda de heterozigosidade seletivamente neutra (LANDE & BARROWCLOUGH, 1987). Os efeitos da deriva genética são considerados sobre as frequências de diferentes alelos neutros em relação à aptidão, ou seja, que supõe-se não diferirem em seu efeito sobre a sobrevivência ou a reprodução (FUTUYMA, 1992). É importante perceber que aceitando a teoria neutralista para explicar certos alelos nas populações, não significa que os genes considerados neutros não são funcionais, mas que os vários alelos, de um mesmo loco neutro, são apenas igualmente funcionais (KIMURA, 1980).

A aleatoriedade da deriva provoca mudanças nas frequências gênicas das populações, através da fixação de alelos em detrimento de outros que serão perdidos se atingir a frequência $p=0$. Neste caso, é perdida variabilidade genética e ao longo do processo de deriva, é diminuída a heterozigosidade na população, sendo a probabilidade de um alelo neutro ser fixado, igual a sua frequência inicial p .

Espera-se ser perdido da população uma fração de $1/(2N_e)$ de variação genética por geração, devido à deriva (FUTUYMA, 1992). Portanto o tamanho efetivo populacional (N_e) é importante no processo de deriva genética (NUNNEY & CAMPBELL, 1993). Sendo importante, também, o número de gerações em que a população permanece pequena. Para uma população, que tem seu tamanho reduzido a um tamanho efetivo N_e , é esperada a perda de uma grande fração da sua variação genética caso ela se mantenha pequena por $2N_e$ gerações (WRIGHT, 1969 *apud* LANDE, 1998).

As conseqüências evolutivas da deriva, importantes para à conservação das espécies, são a perda de variabilidade genética, que poderá ser compensada pela taxa de mutação e o fluxo gênico; e a divergência genética entre populações que também é

contrabalançada pelo fluxo gênico, o qual provoca convergência de frequências gênicas, porém a mutação nesse processo atua, juntamente com a deriva, no sentido de aumentar a divergência entre populações.

4.4.2 Mutação

Mutações são modificações hereditárias na seqüência de DNA, no número, forma ou estrutura cromossômica (STEARNS & HOEKSTRA, 2000). São importantes para Genética da Conservação, não por levar populações à extinção, mas, por seu importante papel em pequenas populações, criando, aleatoriamente, maior diversidade. É importante perceber que mutações podem ser prejudiciais às populações quando estas são submetidas a químicos (ex. agrotóxicos), no entanto, nesse caso a mutação – modificação no genótipo – é determinada pela ação de um agente externo, sendo prejudicial, principalmente, pela intensidade da ocorrência de mutações devido ao tempo de exposição ao agente. As alterações genotípicas por ação de químicos utilizados pelo homem são amplamente estudadas em toxicologia e não serão discutidos aqui, contudo, certamente este também é um fator que pode contribuir para a extinção de uma população que tem seu tamanho efetivo reduzido pela fragmentação do seu habitat.

Taxas de mutações são quantificadas pela frequência em que um novo mutante aparece na progênie de uma população de indivíduos não mutantes. Sendo a taxa de substituição genética por um mutante vantajoso numa população, altamente condicionada pelo tamanho populacional e pela vantagem seletiva do gene mutante (KIMURA, 1980).

A taxa de mutação (μ) por loco, em uma população grande, provavelmente estará por volta de 10^{-5} ou 10^{-6} por gameta por geração, podendo variar muito de loco para loco (FUTUYMA, 1992). Caracteres morfológicos de herança quantitativa, têm taxas de mutação de até 3 ordens de grandeza maiores que os observados para a maioria dos caracteres moleculares (com exceção dos microssatélites) (SOLÉ-CAVA, 2000).

Embora todos os tipos de variação genética sejam igualmente influenciados pela deriva genética (aleatória), as diversas variações genéticas são restabelecidas em diferentes taxas dependendo da mutabilidade da região gênica considerada (LANDE, 1998). Assim, a taxa de mutação em populações finitas se torna importante para restabelecer a perda de variação genética gerada pela deriva genética.

4.4.3 Endocruzamento

O cruzamento entre indivíduos aparentados é chamado de endocruzamento. Uma população é chamada de endogâmica se a probabilidade da progênie herdar duas cópias gênicas que são idênticas por descendência for maior do que seria esperado por acasalamento puramente aleatório (FUTUYMA, 1992). O coeficiente de endocruzamento (F) indica a probabilidade de um indivíduo ser autozigoto (homozigoto que possui dois alelos idênticos, herdados de um único gene de um de seus ancestrais) de um gene qualquer presente em um de seus ancestrais (BEIGUELMAN, 1995). Essa probabilidade pode ser maior não apenas se a formação de casais consanguíneos forem preferenciais, mas também pela redução no tamanho populacional, pois em populações pequenas aumenta a probabilidade de encontros entre aparentados.

Há uma diferença importante entre a perda de variabilidade genética provocada por endocruzamento e deriva gênica. No primeiro são alteradas apenas as frequências genotípicas, com o aumento da frequência de indivíduos homozigotos na população; no segundo a variação é fundamentalmente gênica, ou seja, ocorrem variações na frequência dos genes na população.

Importante para conservação, na ocorrência de endogamia, é que a seleção preferencial a favor de um genótipo ocorre quando um indivíduo homozigoto recessivo para um certo gene, tem expressão deletéria ou semi-deletéria. Nesse caso, há variação gênica provocada pelo endocruzamento, pois homozigotos recessivos teriam nenhum ou menor sucesso reprodutivo que outros genótipos. O insucesso

reprodutivo de indivíduos que são homocigotos recessivos, é chamado de depressão por endocruzamento.

Interessantemente, se houver depressão por endocruzamento devido a alelos deletérios em homocigose, estes poderão ser eliminados (purging), ou seja, será perdida carga genética, e restabelecida a aptidão da população (YOUNG, 1996). A eliminação de alelos deletérios ocorreria quando a população remanescente fosse amplamente resistente à depressão endogâmica por eles conterem poucos genes polimórficos deletérios (CHARLESWORTH & CHARLESWORTH, 1987 *apud* FRANKHAM, 1995a). Segundo FRANKHAM (1995b), a eliminação de alelos deletérios, pode amenizar a depressão endogâmica mas é improvável que a elimine. Contudo, alelos com baixo efeito deletério poderão não ser eliminados com o endocruzamento, continuando a exercer influência na depressão endogâmica.

O fluxo gênico, através da imigração de indivíduos de outras populações, é importante para compensar a influência do endocruzamento na composição genética de uma população. No entanto, imigração pode ocasionar depressão por exocruzamento, que é a perda de aptidão pela hibridação entre populações. Depressão por exocruzamento é maior quando o status taxonômico da população está em questão e quando há uma forte divergência genética. Devido a maior vagilidade animal com conseqüente menor adaptação local, a depressão por exocruzamento é mais importante em plantas (FRANKHAM, 1995b). Aumentar a diversidade genética em programas de manejo pode ser desejável, no entanto para se evitar a depressão por exocruzamento quando não há dados suficientes a respeito da variação entre as populações da espécie, ELLSTRAND & ELAM (1993) sugerem que não deve ser transplantado mais do que 1% da população que irá receber os imigrantes, para que seja minimizado o impacto da depressão por exocruzamento e seja suficiente o aumento de diversidade.

FRANKHAM (1995a) coloca que não há uma relação linear entre endocruzamento e extinção, no entanto, atingindo-se valores intermediários de F há um conseqüente aumento nos níveis de extinção. Como já foi dito, quando ocorre o processo de endogamia, a expressão de alelos deletérios, chamada de depressão endogâmica, é o fator causador de extinção. Para se evitar depressão endogâmica, em

um curto período de tempo, um $N_e=50$ é amplamente aceito como suficiente (FRANKLIN, 1980). O insucesso reprodutivo de alguns indivíduos causado pela depressão endogâmica pode estar relacionado com uma outra problemática genética: alelos desejáveis em locos diferentes, podem ser eliminados junto com alelos deletérios por estarem muito próximos em um mesmo cromossomo. Esse processo é compreendido pelos locos considerados na população estarem em “desequilíbrio de ligação”, pela proximidade no genoma.

4.4.4 Gargalos genéticos

O tamanho das populações varia no decorrer do tempo de forma aleatória. Esta aleatoriedade demográfica pode gerar baixas populacionais importantes quando consideradas as características genéticas das populações. O processo que leva a perda de diversidade gênica decorrente de baixas populacionais é chamado de gargalo genético. A perda de variabilidade genética pelo processo de gargalo genético, ocorre pela diminuição da variação alélica, porém a heterozigosidade continua relativamente a mesma (ELLSTRAND & ELAM, 1993; FRANKHAM, 1995b). Vale lembrar que a heterozigosidade da população poderá diminuir, através do endocruzamento, se a baixa populacional persistir.

LUIKART *et al.* (1998) apresentam em seu trabalho uma maneira de detectar gargalo genético recente, através de variações alélicas em locos seletivamente neutros. A importância de serem detectados gargalos, são que flutuações populacionais contribuem de forma negativa ao número efetivo de indivíduos numa população. O N_e , nesse caso, é encontrado através da média harmônica do tamanho populacional, com as populações de menor tamanho exercendo maior influência sobre o valor do N_e (FUTUYMA, 1992).

4.4.5 Efeito fundador

Quando poucos indivíduos colonizam um novo ambiente, a variabilidade genética, em termos de diversidade alélica, na população formada, será determinada pela variabilidade existente nos fundadores. Efeito fundador, portanto, refere-se à baixa variabilidade presente em populações que foram colonizadas por um restrito número de imigrantes e, conseqüentemente, com uma restrita variação genética. Este princípio também pode ser aplicado a qualquer população que passe por um acentuado gargalo genético (FUTUYMA, 1992).

Um exemplo de efeito fundador foi detectado por YOUNG *et al.* (1993). Os autores constataram que em populações fragmentadas de *Acer saccharum* Marsh. (sugar maple), quando comparadas com populações da mesma espécie de planta em florestas contínuas, seis alelos não estavam presentes. Essa perda de variabilidade genética foi atribuída pelos autores ao resultado de um processo de efeito fundador.

Para um adequado manejo de um pequeno número de indivíduos fundadores de uma população é recomendável que seja igualizada a representação dos fundadores, pois com discrepâncias sexuais isso naturalmente não ocorre, aumentando o endocruzamento e perda de variação genética (FRANKHAM, 1995b).

4.4.6 Fluxo gênico

Fluxo gênico refere-se à transferência de genes entre populações através da migração de indivíduos. A troca gênica restringe os efeitos da deriva genética e da seleção natural, homogeneizando as populações (SEOANE *et al.* 2000). A maneira pela qual o fluxo gênico influencia o número efetivo populacional é que se houver alta taxa de fluxo gênico, as duas “populações” poderão ser consideradas panmíticas, ou seja, o N_e será baseado no tamanho total das duas (FUTUYMA, 1992).

SACCHERI *et al.* (1998 *apud* COUVET, 2001) dizem que recentes observações sugerem que a sobrevivência das populações decresce com o baixo fluxo gênico associado com reduzida viabilidade e fecundidade dos indivíduos. MADSEN *et*

al. (1995) demonstraram em seu trabalho com serpentes (*Vipera berus*) que a incidência de nascimentos inviáveis numa população, que sofria efeito de depressão por endocruzamento, diminuiu com a introdução de um macho de outra população, ou seja, o aumento no fluxo gênico contribuiu para aumentar a viabilidade da população. Além da importância de imigrantes numa população, COUVET (2001) concluiu em seu trabalho que um baixo fluxo gênico na população da qual migram indivíduos para uma terceira população, poderá prejudicar a viabilidade da população que recebe os imigrantes.

Contrariando as predileções teóricas de que populações fragmentadas perdem variabilidade genética, ELLSTRAND & ELAM (1993) dizem que em plantas é esperado um crescimento no fluxo gênico nas populações receptoras do imigrante se estas sofrerem diminuições populacionais, pois grandes populações podem exportar mais pólen e sementes criando uma forte assimetria no fluxo gênico de grandes a pequenas populações. YOUNG *et al.* (1993), corroboraram essa afirmação concluindo que a maior heterozigosidade em populações fragmentadas de *Acer saccharum* Marsh. (sugar maple) quando comparadas às populações de floresta contínua é resultado de um maior fluxo gênico entre as populações fragmentadas.

Genética da conservação normalmente conclui que um migrante por geração irá homogeneizar as populações contra os efeitos da deriva (ALLENDORF, 1983 *apud* ELLSTRAND & ELAM, 1993). Porém quando houver quebra de complexos gênicos coadaptados, resultante de migração, haverá depressão por exocruzamento (COUVET, 2001), ou seja, o fluxo gênico entre espécies gerará híbridos que poderão causar decréscimo da aptidão, pela produção de progênie estéril ou fraca; se o híbrido for fértil e vigoroso a espécie estará ameaçada de assimilação genética, pela incorporação de novos alelos na população (ELLSTRAND & ELAM, 1993).

4.5 VARIAÇÃO GENÉTICA E APTIDÃO

Caracteres quantitativos que podem ser morfológicos, comportamentais ou fisiológicos, são importantes para a corrente adaptação, adaptatividade futura, e persistência de populações (LANDE, 1998). Portanto não há dúvidas sobre a relação entre a variação genética em caracteres quantitativos e a aptidão de indivíduos numa população. No entanto, segundo ELLSTRAND & ELAM (1993), não está clara a correlação entre a diversidade encontrada em marcadores moleculares com outros tipos de diversidade, como por exemplo, a morfologia que, sabe-se, confere aptidão. Esta têm sido a mais importante controvérsia na aplicação de técnicas moleculares para a conservação; se a variação genética está relacionada com importantes características ecológicas que conferem a sobrevivência nos desafios do ambiente (STOFER, 1996).

Locos de MHC, têm sua diversidade relacionados a uma maior proteção contra diferentes patógenos e, por isso, já foi sugerido que a perda de diversidade genética em outros locos, que são considerados seletivamente neutros, não deveriam causar preocupação (HUGHES, 1991 *apud* AVISE, 1994). Porém, se forem seletivamente neutros, como já foi dito no presente trabalho, não significa que os diferentes alelos encontrados não têm função, portanto variações podem ser importantes para conferir flexibilidade adaptativa, em diferentes características que possam vir a se essenciais à população, por exemplo.

São poucos os trabalhos que demonstram a relação entre diversidade genética e problemas adaptativos populacionais. CLARKE & DWYER (1999), lembram que endocruzamento por si só, não significa uma redução na aptidão, pelos efeitos da depressão endogâmica. Contudo, MADSEN *et al.* (1995) demonstraram a ocorrência de depressão endogâmica e atribuíram a baixa viabilidade e a baixa produção no cruzamento de serpentes (*Vipera berus*) ao endocruzamento entre uma população pequena com outras maiores; foram comparadas as características de viabilidade populacional, além de evidências genéticas.

É importante ressaltar que, para algumas espécies que tiveram suas populações alteradas pela ação humana, não existem populações não-endocruzadas para uma comparação entre o sucesso reprodutivo em cada situação, como acontece com a população de guepardo (*Acinonyx jubatus jubatus*) estudada por O'BRIEN *et al.* (1983).

5 DISCUSSÃO

As áreas naturais que restam estão tornando-se cada vez menores e mais fragmentadas, o que gera a expectativa de maior susceptibilidade à extinção das populações pequenas e isoladas como ilhas, que as habitam. Assim, tornou-se importante entender dinâmicas ecológicas e evolucionárias de pequenas populações, para efetivamente preservá-las, pelo tempo necessário, até futuros restabelecimentos de áreas naturais que permitam a expansão dos seus limites (LANDE, 1998). A compreensão da vida, através da diversidade biológica é difícil, pois existem relações complexas entre os seres vivos e destes com o meio. No entanto, pesquisadores procuram entender a maneira pela qual a sobrevivência das espécies é ameaçada, com o objetivo de conservá-las.

O material genético, sabe-se, relaciona-se com todas as características dos indivíduos, desde as comportamentais às morfológicas. Portanto, com o entendimento de como as ações humanas geram processos que levam a mudanças na estrutura, diversidade e variabilidade genética, prejudiciais à sobrevivência das espécies, podem ser tomadas decisões a fim de evitá-las. Contudo, considerando a imensa variedade de seres vivos e interações entre eles, ainda falta muito para a completa compreensão da relação entre composição genética e sobrevivência das espécies. Mas também, a relação entre genética e viabilidade populacional tem sido bastante estudada, uma vez que muitas relações e processos nesse campo já são bem compreendidos.

Quando o processo de extinção tem origem antrópica, a espécie é ameaçada por fatores determinísticos, o que torna mais fácil entender as causas de declínios e revertê-las pelas ações de manejo e restauração (CAUGHLEY & GUNN, 1996 *apud* LANDE, 1998), quando necessário. No entanto, uma vez diminuídas por fatores de declínio determinístico, as populações sofrem eventos estocásticos que podem contribuir com a ameaça de extinção. Dentre estes eventos, flutuações genéticas podem ameaçar espécies que sofreram baixas populacionais causadas inicialmente pelo processo de fragmentação de seus habitats. No entanto, é importante perceber que nem toda mudança na composição genética de populações pode ser atribuída a eventos

recentes de fragmentação de habitat, mas pode ser resultado de processos evolucionários históricos (CLARKE & DWYER, 1999).

Mudanças na estrutura e número populacional são fatores que influenciam a composição genética de populações através dos processos de deriva genética, endocruzamento, mutações, fluxo gênico, efeito fundador e gargalos genéticos. Para FRANKHAM (1995b), há sete principais conseqüências genéticas para a Biologia da Conservação: depressão endogâmica, acumulação e perda de mutações deletérias, perda de variação genética em pequenas populações, adaptação genética em cativeiro e seus efeitos no sucesso da reintrodução, depressão por exocruzamento, fragmentação de populações e redução de migração, e incertezas taxonômicas.

Importante no que diz respeito à genética e fragmentação é que não há dúvidas sobre a relação existente entre tamanho populacional e variação genética (FRANKHAM, 1995). Na maioria dos casos com a diminuição da população há, também, uma diminuição na variação genética. No entanto tem sido visto que em alguns casos de fragmentação de populações plantas, há um aumento na variação genética medida em porcentagem de heterozigosidade para locos neutros, atribuído a um aumento no fluxo gênico em pequenas populações (YOUNG *et al.*, 1993). LANDE & BARROWCLOUGH (1987) lembram que a quantidade de variação genética em uma população não depende apenas do tamanho populacional, mas, também, do tipo de variação genética sendo considerada e da natureza da seleção agindo na variação.

Variação genética é imprescindível para a ocorrência de processos evolutivos, que podem ser adaptativos ou neutros. Porém, não existem comprovações acerca da importância de variabilidade genética em locos neutros. LANDE & BARROWCLOUGH (1987) colocam que, embora caracteres quantitativos certamente sejam essenciais para evolução adaptativa, a importância de genes únicos para a adaptação não é bem conhecida. Análises da variação genética quantitativa são bastante informativas, são medidas de traços fenotípicos que podem ter visível função para o organismo estudado. Outra importante característica de estudos com traços quantitativos, é que permitem uma definição de qual a porcentagem da expressão do caráter é influenciado pelo ambiente e quanto é influenciado pela composição genética

individual, para uma característica, em um determinado momento numa determinada população.

Contudo, a variabilidade genética é desejável, mesmo sendo os alelos de expressão neutra. Isso porque, em locos neutros, apesar dos diferentes alelos não gerarem diferenças reprodutivas nos indivíduos de uma população (não sofrem seleção natural), eles podem ser funcionais (apenas não diferem entre eles a respeito da função que desempenham). Com isso, mesmo que no tempo atual não haja diferenças significativas entre os diferentes alelos considerados neutros, supõe-se que mudanças ambientais futuras possam exercer forças de pressão seletiva, para as quais a variação em alelos neutros possam ser importantes. Pois, num ambiente modificado podem ser necessárias adaptações, para as quais a variação genética é requisito básico.

Segundo AVISE (1994), a sociedade não deveria somente preservar a diversidade genética, mas buscar ambientes sustentáveis, nos quais processos evolutivos sejam mantidos. Porém, o tamanho efetivo populacional para que seja mantida a flexibilidade adaptativa que confere potencial para uma população se adaptar às mudanças no ambiente, é muito maior que o N_e necessário para se evitar os processos estocásticos genéticos (BRITO & FERNANDEZ, 2000). Por isso, e considerando as dificuldades de se alcançar as metas ideais para a manutenção das espécies sob proteção e manejo, CLARKE & DWYER (1999) enfatizam que numa perspectiva genética, a principal meta de conservação é manter maior variabilidade genética quanto for possível.

Efeito fundador, gargalos genéticos, deriva genética, assim como o endocruzamento são os fatores estocásticos genéticos, que contribuem para uma diminuição da variabilidade e diversidade genética de populações, o que pode ser prejudicial, muitas vezes não imediatamente mas a longo prazo. Motivo de muitas discussões, o endocruzamento, que leva a um aumento de genótipos homozigotos recessivos, pode gerar baixa na aptidão individual, prejudicando a viabilidade de populações, processo chamado de depressão endogâmica. RALLS *et al.* (1979), provaram a existência de depressão por endocruzamento, em pequenas populações de vertebrados em cativeiro, indicando maior porcentagem de morte de indivíduos

resultantes de cruzamento entre indivíduos aparentados. Devido a falta de trabalhos que relacionem aptidão e endogamia na natureza, haviam dúvidas sobre a ocorrência do fenômeno de depressão endogâmica fora do ambiente de cativeiro. No entanto, FRANKHAM (1995a) diz que em populações com mesma carga genética (genótipos com adaptabilidade menor) e nível de endocruzamento, há maior probabilidade de extinção em ambientes naturais severos em comparação com ambientes benignos de cativeiro, pois seria mais adiantada a crise por endocruzamento. Atualmente alguns trabalhos já demonstram essa relação em populações naturais, como foi feito por MADSEN *et al.* (1995). Vale lembrar que grande parte da dificuldade em se atribuir problemas de viabilidade populacional ao endocruzamento devem-se a falta de populações controle não-endocruzadas, pois estas espécies já teriam tido todas as suas populações prejudicadas pelas ações antrópicas.

Mesmo considerando os efeitos prejudiciais do endocruzamento em populações naturais, baixos níveis de heterozigidade não podem ser vistos sempre como sendo problemáticos para a aptidão individual ou a viabilidade de populações, pois estas podem não apresentar uma expressiva carga genética ou podem ter sido eliminados alelos deletérios (homozigotos recessivos). Por causa da dificuldade em prever a depressão endogâmica baseada em tamanho populacional e heterozigidade, ELLSTRAND & ELAM (1993) sugerem que o monitoramento de componentes de aptidão em espécies ameaçadas poderá ser o método mais confiável utilizado no manejo populacional. Contudo, como disse FRANKHAM (1995a), o endocruzamento não pode ser ignorado como uma causa de extinção na vida selvagem. Às vezes, populações que passaram por endocruzamento, podem se tornar extintas por razões que aparentemente não têm relação com este processo.

Contrário aos fatores citados acima, mutações e fluxo gênico são fatores genéticos que aumentam a variabilidade em populações naturais. As mutações criam nova variação gênica, no entanto o fluxo gênico aumenta a variação genética através de migrantes interpopulacionais. Populações fragmentadas podem estar restritas às áreas isoladas, que não permite o fluxo gênico através da migração de indivíduos. Muitas vezes isto não é desejável em termos de conservação, pois populações quando

diminuídas sofrem com processos de deriva genética e endocruzamento, que diminuem a variação genética, o que torna importante o fluxo gênico para que possa ser restabelecida a variabilidade. ELLSTRAND & ELAM (1993) levantaram a importância do fluxo genético em populações de plantas, através de dados alélicos em locos polimórficos, e identificaram um amplo espectro de fluxo gênico para espécies de plantas ameaçadas. Estes autores colocam que, mesmo sendo este um fator importante, a maioria dos estudos genéticos com espécies de plantas ameaçadas não consideram a existência de fluxo gênico.

É importante perceber que o fluxo gênico interfere na adaptação local da população para a qual imigram indivíduos, podendo gerar problemas populacionais pela depressão por exocruzamento. Lembrando que quando busca-se conhecer a variabilidade genética de uma população através de locos genéticos, a falta de diferença entre populações, não implicam em falta de diferenças adaptativas (LANDE, 1998). Locos gênicos dizem respeito a pontos específicos do genoma de um organismo vivo, portanto não trazem todas as respostas, considerando todo o genoma e suas expressões. Por isso, e pela pressão de seleção ser diferente em cada loco, em trabalhos moleculares, mais de um loco é analisado. Sendo assim, para se evitar os problemas de excesso ou falta de fluxo gênico entre populações, ELLSTRAND & ELAM (1993) sugerem que uma das metas em genética da conservação seria manter os níveis históricos de fluxo gênico.

Fatores históricos são muito importantes para compreender os padrões de variação genética contemporânea. Mudanças históricas indicam que a composição genética mudou ou está prestes a mudar. Espécies nas quais ocorreram mudanças recentes de distribuição, abundância ou aptidão podem ser consideradas com maior ameaça iminente que espécies historicamente raras (ELLSTRAND & ELAM, 1993). Populações que não são historicamente pequenas, podem estar mais ameaçadas que aquelas que são há várias gerações menos abundantes. Isto pode se dar, por exemplo, pelas populações historicamente raras já terem tido alelos recessivos deletérios eliminados, através de um processo passado de depressão endogâmica.

Além dos processos históricos combinados com características genéticas de populações serem importantes, fatores demográficos e ambientais também devem ser levados em consideração. Mudanças na distribuição e abundância, assim como mudanças ambientais sugerem que a composição genética da população mudou ou está prestes a mudar, pela estreita relação da característica genética das populações e fatores demográficos e ambientais. As características genéticas são sempre cruciais para a resposta da população às alterações demográficas e ambientais.

Segundo FRANKHAM (1995a,b), a resposta de populações a estocasticidade ambiental e demográfica, é afetada pela condição genética destas, mas extinções podem ser atribuídas incorretamente a fatores “não-genéticos”. Contudo LANDE (1988) coloca que extinção é um processo fundamentalmente demográfico, influenciado por fatores genéticos e ambientais. A baixa populacional, um fator demográfico, é o evento que desencadeia os principais problemas genéticos que ocorrem em populações. Contudo, é necessário estabelecer o que é mais importante para a população estudada em um determinado momento. Para serem feitas afirmações sobre o que é imediatamente mais importante numa população, é importante um estudo da relação biológica da espécie com o seu ambiente e a situação atual da sua população. Considerando a relação da genética com os outros fatores, CLARKE & DWYER (1999) ressaltam que dados genéticos, isoladamente, não geram todas as respostas para programas efetivos de manejo. Portanto para o manejo de populações deve ser dada igual importância a dados históricos, comportamentais, demográficos, genéticos, e ambientais

Para a preservação das espécies o objetivo principal deve ser a conservação de mais populações quanto for possível. No entanto, uma das realidades do gerenciamento para a conservação, é que é impossível conservar ou proteger tudo e prioridades têm que ser definidas (CLARKE & DWYER, 1999). Dados genéticos são fundamentais para serem identificadas as prioridades para conservação, pois a composição genética é reflexo da combinação de todos os processos pelos quais passam uma população. Contudo, como em certos casos não é possível estabelecer a relação exata de certas características genéticas e sua correspondência fenotípica,

torna-se necessário o acompanhamento dos diversos fatores que influenciam as populações.

Sendo a Biologia da Conservação uma disciplina de crise, decisões relativas à conservação são tomadas todos os dias, muitas vezes com informações limitadas e fortemente pressionadas pelo tempo (PRIMACK & RODRIGUES, 2001). Dentro deste contexto a genética apresenta-se como uma ferramenta importante para embasar as ações conservacionistas, gerando dados essenciais para elucidar processos que ameaçam a existência de muitas espécies e populações naturais.

6 CONCLUSÃO

- Os fatores genéticos que têm importância no que diz respeito às mudanças genéticas em populações ameaçadas são deriva genética, mutação, endocruzamento, fluxo gênico, efeito fundador e gargalos genéticos;
- A manutenção da flexibilidade evolutiva torna-se ainda mais importante com as alterações ambientais causadas pelo homem;
- Genética quantitativa é bastante informativa no que diz respeito à processos evolutivos;
- Variabilidade é importante para processos evolutivos mesmo sendo considerados locos neutros;
- Fatores estocásticos demográficos, genéticos e ambientais têm igual importância na persistência das espécies, variando apenas de intensidade em cada caso estudado;
- As características genéticas de uma população só podem ser bem compreendidas considerando a história natural da espécie.

7 REFERÊNCIAS

- AMOS, B. & HOELZEL, A. R. 1992. Applications of molecular genetic techniques to the conservation of small populations. **Biological Conservation**, v. 61, p. 133-144.
- ANCIÃES, M. & MARINI, M. A. 2000. The effects of fragmentation on fluctuating asymmetry in passerine birds of Brazilian tropical forests. **Journal of Applied Ecology**, v. 37, p. 1013-1028.
- AVISE, J. C. 1994. **Molecular markers, natural history and evolution**. Chapman and Hall. 511 p.
- BEIGUELMAN, B. 1995. **Dinâmica dos genes nas populações**. Ed. SBG. 460 p.
- BRITO, D. & FERNANDEZ, F. A. S. 2000. Dealing with extinction is forever: Understanding the risks faced by small populations. **Ciência e Cultura**, v. 52, n. 3, p. 161-170.
- CÂNDIDO JR., J. F. 1993. The contribution of community ecology to choice and design of natural reserves. **Ciência e Cultura**, v. 45, n. 2, p. 100-103.
- CLARKE, G. M. & O'DWYER, C. 2000. Genetic variability and population structure of the endangered golden sun moth, *Synemon plana*. **Biological Conservation**, v. 92, p. 371-381.
- COUVET, D. 2001. Deleterious effects of restricted gene flow in fragmented populations. **Conservation Biology**, v. 16, n. 2, p. 369-376.
- EHRlich, P. R., WILSON, E. O. 1991. Biodiversity studies: science and policy. **Science**, v. 253, p. 758-762.
- ELLSTRAND, N. C., ELAM, D. R. 1993. Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 24, p. 217-242.
- FERNANDEZ, F. A. S. 1997. Efeitos da fragmentação de ecossistemas: a situação das unidades de conservação. *In* Congresso Brasileiro de Unidades de Conservação. **Anais**. Rede Nacional Pró Unidades de Conservação e Fundação O Boticário, Curitiba. p. 15-23
- FRANKHAM, R. 1995a. Inbreeding and extinction: a threshold effect. **Conservation Biology**, v. 9, n. 4, p. 792-799.

FRANKHAM, R. 1995b. Conservation genetics. **Annual Review of Genetics**, v. 29, p. 305-27.

FRANKLIN, I. R. 1980. Evolutionary change in small populations. p. 135-149 *In* SOULÉ, M. E. & WILCOX, B. A. **Conservation Biology: an evolutionary ecological perspective**. Sunderland: Sinauer

FUTUYAMA, D. J. 1986. **Biologia evolutiva**. Ed. SBG. 631p.

HUGHES, A. L. & NEI, M. 1988. Pattern of nucleotide substitution at major histocompatibility complex class I loci reveals overdominant selection. **Nature**, v. 335 n. 8 p.167-170.

JANZEN, D. H. 1983. No park is a island: increase in interference from outside as park size decreases. **Oikos**, v. 41, p. 402-410.

KIMURA, M. 1980. Teoria neutralista de la evolucion molecular. **Investigacion y ciencia**, n. 40 p. 46-55.

LANDE, R. 1988. Genetics demography in biological conservation. **Science**, v. 241 p. 1455-1460

LANDE, R. 1998. Anthropogenic, ecological and genetic factors in extinction and conservation. **Res. Popul. Ecol.**, v. 40 n. 3, p. 259-269.

LANDE, R. & BARROWCLOUGH, G. F. 1987. Effective population size, genetic variation, and their use in population management. p. 87-123. *In* SOULÉ, M. **Viable Populations for Conservation**. Cambridge Univ. Press. 189p.

LUIKART, G., ALLENDORF, F. W., CORNUET, J.-M. & SHERWIN, W. B. 1998. Distortion of allele frequency distributions provides a test for recent population bottlenecks. **The Journal of Heredity**, v. 89, n. 3, p. 238-247.

MARUYAMA, T. & KIMURA, M. 1980. Genetic variability and effective population size when local extinction and recolonization of subpopulations are frequent. **Genetics**, v. 77, n. 11, p. 6710-6714.

MADSEN, T., STILLE, B. & SHINE, R. 1995. Inbreeding depression in an isolated population of adders *Vipera berus*. **Biological Conservation**, v. 75, p. 113-118.

MAZZA, M. C. M. 1999. Marcadores moleculares aplicados à conservação. *In* **I curso intensivo sobre genética e melhoramento florestal**.(não publicado)

MCGUINNESS, K. A. 1984. Equations and explanations in the study of species-area curves. **Biological Review**, v. 59, p. 423-440.

NUNNEY, L. & CAMPBELL, K. A. 1993. Assessing Minimum Viable Population Size: Demography Meets Population Genetics. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 8, n. 7, p. 234-239.

O'BRIEN, S. J., WILDT, D. E., GOLDMAN, D., MERRIL, C. R. & BUSH, M. 1983. The cheetah is depauperate in genetic variation. **Science**, v. 221, p. 459-462.

PARSONS, P. A. 1990. Fluctuating asymmetry: an epigenetic measure of stress. **Biological Review**, v. 65, p. 131-145.

PEREZ-SWEENEY, B. M., RODRIGUES, F. P. & MELNICK, D. J. 2003. Metodologias moleculares utilizadas em genética da conservação. p. 343-380. *In* CULLEN JR, L.; RUDRAN, R. & VALLADARES-PADUA, C. **Métodos de estudo em biologia da conservação e manejo da vida silvestre**. 665p.

PRIMACK, R. B. & RODRIGUES E. 2001. **Biologia da Conservação**. Ed. E. Rodrigues. 328p.

RALLS, K., BRUGGER, K. & BALLOU, J. 1979. Inbreeding and Juvenile Mortality in Small Populations of Ungulates. **Science**, v. 206, p. 1101-1003.

REED, D. H., O'GRADY, J. J., BROOK B. W., BALLOU, J. D. & FRANKHAM, R. 2003. Estimates of minimum viable population sizes for vertebrates and factors influencing those estimates. **Biological Conservation**, v. 113, p. 23-34.

RYDER, O. A. 1986. Species conservation and systematics: the dilemma of subspecies. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 1, n. 1, p. 9-10.

SEOANE, C. E., KAGEYAMA, P. Y. & SEBBENN, A. M. 2000. Efeitos da fragmentação florestal na estrutura genética de populações de *Esenbeckia leiocarpa* Engl. (Guarantã). **Scientia Forestalis**, v. 57, p. 123-139.

SCHNEIDER, C. J., SMITH, T. B., LARISON, B. & MORITZ, C. 1999. A test of alternative models of diversification in tropical rainforests: Ecological gradients vs. Rainforest refugia. **PNAS**, v. 96, n. 24, p. 13869-13873.

SHAFFER, M. L. 1981. Minimum population sizes for species conservation. **BioScience**, v. 31, n. 2, p. 131-134.

SOULÉ, M. E. & WILCOX, B. A. 1980. **Conservation Biology: an evolutionary ecological perspective**. Sunderland: Sinauer. 395p.

SOLÉ-CAVA, A. M. 2001. Biodiversidade molecular e genética da conservação. p. 172-192. *In* MATIOLI S. R. **Biologia molecular e evolução**. Ed. Holos. 153p.

SPELLERBERG I. F. & SAWYER W. D. 1999. **An introduction to applied biogeography**. Cambridge University Press. 243p.

STEARNS, S. C. 1992. **The evolution of life histories**. Oxford University Press. 249p.

STEARNS, S. C. & HOEKSTRA, R. F. 2000. **Evolution an introduction**. Oxford University Press. 381p.

STOCKWELL, C. A., HENDRY, A. P. & KINNISON, M. T. 2003. Contemporary evolution meets conservation biology. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 18, n. 2, p. 94-101.

STORFER, A. 1996. Quantitative genetics: a promising approach for the assessment of genetic variation in endangered species. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 11, n. 8, p. 343-347.

TURNER, I. M. & CORLETT, R. T. 1996. The conservation value of small, isolated fragments of lowland tropical rain forest. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 11, n. 8, p. 330-333.

WILSON, E. O. 1985. The biological diversity crisis: A challenge to science. **Issues in science and technology**, v. 2, n. 1, p. 20-29.

YOUNG, A., BOYLE, T. & BROWN, T. 1996. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 11, n. 10, p. 413-418.

YOUNG, A. G., MERRIAM, H. G. & WARWICK, S. I. 1993. The effects of forest fragmentation on genetic variation in *Acer saccharum* Marsh. (sugar maple) populations. **Heredity**, v. 71 p. 277-289.