



## DERIVA GENÉTICA NA POPULAÇÃO DE *Caesalpinia echinata* LAM

Thamyres Bueno Silva<sup>1</sup>  
Izabella Pegolo Chiaparin<sup>2</sup>  
SANTANA, Ana Paula dos Santos Santana<sup>3</sup>

### RESUMO

Durante a colonização Portuguesa, em meados de 1.500, descobriu-se o grande valor econômico do Pau-brasil. Com isso ele sofreu exploração desenfreada ocasionando a redução da população, o deixando na linha de espécie ameaçada de extinção. Com a redução da população, observou-se a diminuição da diversidade alélica ocasionada pela deriva genética. Tendo em vista o ocorrido, o presente trabalho tem como objetivo discutir a influência do processo de deriva genética na população de *Caesalpinia echinata*. A metodologia adotada foi a revisão de literatura. A partir da revisão realizada, notou-se que o processo de deriva genética tem maiores efeitos em populações pequenas, e é oriundo de dois processos: um deles é o efeito gargalo, no qual precisa ocorrer um evento desastroso com poucos sobreviventes, não sendo selecionáveis, e sim ao acaso; o outro é o efeito fundador, onde ocorre a fundação de uma nova população por indivíduos que “saem” de seu habitat. Podemos dizer que a população de *C. echinata* “sofreu” um evento desastroso quando houve grande extração de seus indivíduos, desencadeando uma drástica queda na variabilidade alélica desta população. Sendo esta, uma espécie endêmica do bioma Mata Atlântica, e este o bioma nacional mais devastado, com apenas 7% de seu território original, o efeito gargalo fica muito evidente. Porém, é possível observar um efeito fundador, tendo em vista que já é encontrado espécimes de Pau-brasil em biomas de transição da Mata Atlântica para Cerrado, e no próprio Cerrado.

**Palavras-chave:** Pau-brasil. Deriva genética. Variabilidade. Evolução.

### ABSTRACT

*During the Portuguese colonization, in the middle of 1500, the great economic value of Pau-Brasil was discovered. With this it suffered unbridled exploitation causing the population reduction, leaving it in the line of endangered species. With the reduction of the population, there was a decrease in allelic diversity caused by genetic drift. In view of this, the present work aims to discuss the influence of the genetic drift process on the *Caesalpinia echinata* population. The methodology adopted was the literature review. From the review performed, it was noted that the process of genetic drift has greater effects on small populations, and is*

<sup>1</sup> Acadêmico do Curso Superior de Ciências Biológicas, Centro Universitário de Jales (UNIJALES), Jales/SP

<sup>2</sup> Acadêmico do Curso Superior de Ciências Biológicas, Centro Universitário de Jales (UNIJALES), Jales/SP

<sup>3</sup> 3 Doutora em Fitopatologia e Professora do Centro Universitario de Jales (UNIJALES), Jales/SP



derived from two processes. One is the bottleneck effect, in which a disastrous event with few survivors must occur, not being selectable, but random. The other is the founding effect, where there is the founding of a new population by individuals who “leave” their habitat. We can say that *C. echinata* population “suffered” a disastrous event when there was a large extraction of its individuals, triggering a drastic fall in allelic variability of this population. Being an endemic tree of the Atlantic Forest biome, the most devastated national biome, with only 7% of its original territory, the bottleneck effect is very evident. But we can also observe the possibility of seeing in this population the founding effect. Given that individuals of the Pau-brasil are already found in transition biomes from the Atlantic Forest to the Cerrado, and in the Cerrado itself.

**Key-Words:** Pau-Brasil. Genetic Drift. Genetic Variability. Evolution.

## INTRODUÇÃO

Em pleno século XXI a biologia tem se tornado dentre as ciências a mais dinâmica (MAYR, 2001). Desde a compreensão do Meio Ambiente à Agricultura, da conservação de espécies à modificação genética de organismos. A Teoria da Evolução das Espécies teve papel importantíssimo, mas o grande mérito é de Charles Robert Darwin (1809 a 1882) seu criador, pois o mesmo descobriu o mecanismo que permite a modificação hereditária e sua atuação na Evolução; a Seleção Natural.

Anos depois, com a contribuição de Gregor Johann Mendel (1822 a 1884) e suas pesquisas em genética, deu-se o surgimento e força de uma nova maneira de interpretar o mundo, o Neodarwinismo. Futuyama (1992) apresenta a evolução como “uma mudança nas propriedades das populações dos organismos (...) herdáveis via material genético, de uma geração para outra”. Apresentando uma desconhecida perspectiva da Evolução, a Deriva Genética, uma força evolutiva que modifica aleatoriamente padrões e sequências de alelos ao longo do tempo, tornando impossível prever a direção de uma frequência.

*Fabaceae* ou *Leguminosae* é considerada a terceira maior família de angiospermas, com 727 gêneros e 19.325 espécies, distribuídas em três subfamílias: *Caesalpinioideae*, *Mimosoideae* e *Papilionoideae* (LEWIS *et al.* 2005). De acordo com novas análises por *rbcL* (gene exclusivo das plantas, presente no DNA de seus cloroplastos) compreendeu-se que *Mimosoideae* e *Papilionoideae* são monofiléticas enquanto *Caesalpinioideae* é uma subfamília parafilética. *Caesalpinia* é um gênero pantropical, com cerca de 130 espécies (LEWIS 2005), das quais aproximadamente 40 ocorrem na América do Sul com espécies arbóreas e arbustivas,



caracterizado pelas folhas bipinadas sem nectários extraflorais, flores pentâmeras, amarelas e fruto do tipo legume deiscente ou indeiscente (LEWIS 1987).

A espécie *Caesalpinia echinata*, popularmente conhecida como Pau-brasil possui folhas bipinadas, com 5 a 6 pares de folíolos e 6 a 10 pares de folíolos secundários. As inflorescências terminais são compostas de numerosas flores com quatro pétalas amarelas e uma central modificada, de coloração vermelha. Após a floração, que ocorre na primavera, surgem os frutos do tipo vagem, [deiscentes](#), recobertos por numerosos acúleos e carregam de 1 a 5 sementes marrons e discoides. De crescimento lento, pode atingir 30 metros de altura e 60 centímetros de diâmetro de tronco (LOVELESS 1987).

O Pau-brasil é uma árvore endêmica da Mata Atlântica que originalmente estendia-se por 1.300.000 km<sup>2</sup>, ou cerca de 15% do território nacional. Encontra-se ao longo da costa brasileira entre os paralelos Rio Grande do Sul e o Rio Grande do Norte. Atualmente, restam menos de 8% da área original. Esse bioma foi intensamente explorado desde a época do descobrimento do Brasil e sofreu intenso processo de urbanização. E atualmente, vivem nele mais de 60% da população brasileira (EMBRAPA, 2019).

O Pau-brasil é considerado uma árvore de madeira nobre, com alto valor econômico até os dias de hoje. Muito utilizada para a produção de móveis, chamava muita atenção dos países europeus na época da exploração, principalmente pela coloração avermelhada de seu cerne. Sua exploração teve grande importância econômica para o país no início da colonização, especialmente pela presença de corantes em sua madeira, que eram usados na fabricação de tintura para roupas. Contudo, seu potencial de uso é ainda maior, incluindo a produção de madeira serrada, tintura, corante, uso ornamental e também na fabricação de instrumentos musicais (CARVALHO, 1994).

Em 1502, deu-se início à **grande exploração do pau-brasil pelos portugueses**, com contratos de arrendamentos de terras da colônia aos exploradores, comprometidos na devastação de áreas e na edificação de benfeitorias de suporte à extração. Um dos **primeiros exploradores desse recurso** foi o português Fernando de Noronha, que ganhou por doação da coroa portuguesa a Ilha de São João que, mais tarde, passou a ter o seu nome (STOODI, 2019).

Durante muito tempo, a única fonte de renda proveniente da colônia portuguesa nas Américas era o **pau-brasil**. Pelo seu alto valor, espanhóis e franceses também atracaram em terras brasileiras para extrair a madeira, o que levou ao estabelecimento das capitâncias hereditárias, fortalecendo o **monopólio de Portugal na exploração do pau-brasil** (STOODI, 2019). No entanto, sua intensiva e desordenada exploração iniciada logo após a ocupação da



costa brasileira pelos colonizadores portugueses reduziu sua distribuição a pequenos remanescentes na atualidade (CARDOSO, 1998). Por este motivo, a espécie se encontrou em alto risco de extinção (BRASIL, 1992).

Os primeiros estudos demonstrando a existência de deriva genética foram realizados em 1954, por Warwick Kerr e S. Wright. De acordo com os pesquisadores, deriva genética é uma força evolutiva que modifica aleatoriamente as frequências alélicas de populações ao longo do tempo. É um processo totalmente estocástico, ou seja, é impossível prever a direção da mudança na frequência de um alelo causada pela deriva, e suas consequências são perda de variação genética e fixação de alelos em diferentes *locos* (KERR; WRIGHT, 1954).

Os alelos fixados pela deriva genética podem ser neutros, deletérios ou vantajosos, podendo atuar em diferentes momentos da história evolutiva de uma população. Em seu início é conhecido como Efeito fundador. Em um ou mais momento da sua história é considerado Efeito gargalo de garrafa. Em intervalos regulares Variação demográfica (KAGEYAMA, 1987).

Os dois mecanismos de interesse desse estudo são o Efeito fundador e Efeito gargalo. A definição pragmática dos dois são as seguintes:

- Efeito Fundador visa o estabelecimento de uma nova população por uns poucos fundadores originais que contêm somente uma pequena fração da variação genética total da população original.

- Efeito Gargalo de Garrafa é caracterizado por um evento genético causado por uma redução drástica do tamanho da população, e conseqüentemente perda de variabilidade genética.

No efeito gargalo as chances de sobrevivência dos indivíduos que o sofrem são totalmente aleatórias e também não há vantagem genética atuando. Nestes casos, muitas adaptações benéficas poderão ser eliminadas da população. Pode ser causado por diversos fatores: desastres naturais, alta frequência de predação natural incluindo ações humanas (PROVINE 2004).

Mayr (1963) argumentou que a maioria das novas espécies é formada quando uma população passa por um pequeno gargalo. Ele sugeriu que um tipo de revolução genética ocorre quando o tamanho da população é reduzido e essa revolução genética é a fonte de formação de novas espécie.

O presente trabalho consiste em argumentações, buscando evidenciar os efeitos fundador e o efeito gargalo de garrafa. Ambos mecanismos da Deriva genética e por tanto da Evolução.

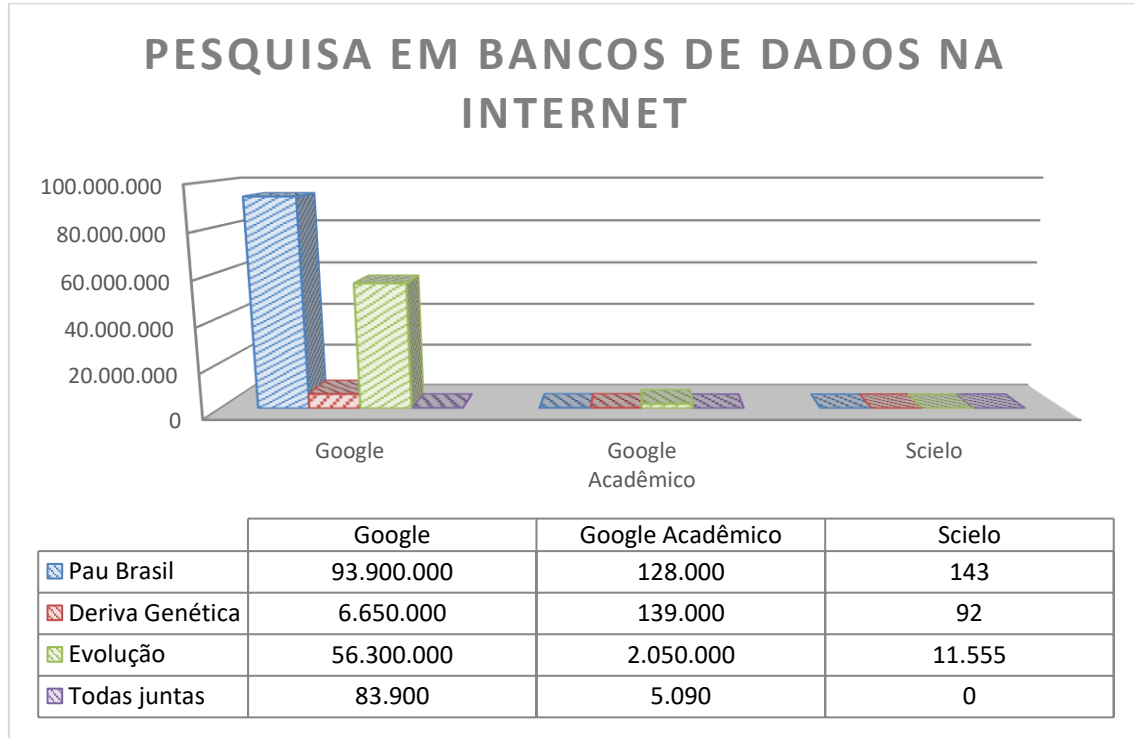
Busca evidenciar o processo de Deriva Genética na população de *Caesalpinia echinata*, levando em conta processos relevantes desde a atracagem de navios portugueses na costa brasileira a 520 anos atrás, até os dias atuais.

## METODOLOGIA

O presente trabalho foi uma revisão de literatura a fim de relatar eventos históricos e sua correlação com a população de *C. echinata*, fazendo uso de artigos científicos, teses, livros, revistas científicas e sites que corroboram com o aglutinado de informações relatadas.

Quanto a pesquisa em bancos de dados disponíveis na internet, os mais utilizados foram o “Google”, “Google Acadêmico” e “SciELO” entretanto observamos um alto déficit de informação. Retratado no Gráfico 1.

Gráfico 1- Bancos de dados e palavras chaves utilizadas.



Fonte: Autores



As possíveis razões para esse déficit, podem ser a falta de projetos e pesquisas voltados para a evolução e seus mecanismos nas populações de Pau-brasil, a privatização de conteúdo em sites onde se cobra taxa para ter acesso. Não podemos descartar também a complexidade da publicação de trabalhos já realizados ou em andamento em periódicos e revistas on-line. Toda via é uma questão a ser trabalhada, e merece a atenção da ciência brasileira já que se trata de uma espécie símbolo de nossa nação.

### **Resultados E Discussões**

Segundo Wright (1931), quando o tamanho populacional é subitamente reduzido, é esperado um declínio da heterozigosidade média por *loco*. De imediato, entretanto, não há mudanças na variabilidade genética. O que podemos observar ser a ação do efeito gargalo, não se sabe quais foram os alelos perdidos, talvez em sua maioria vantajosos, mas que foram deletados da sequência genômica.

O grau de heterozigosidade e também da variância genética, é quase tão alto quanto o da população de onde vieram os colonizadores (FUTUYMA, 1992). Como expresso na Tabela 1 foram colhidas plântulas de Pau-brasil das cidades de Eunápolis (EUN), Aracruz (ARA), Cabo Frio (CAF), Guaratiba (GUA) e Saquarema (SAQ) todas situadas no bioma Mata Atlântica. O intuito da comparação dos dados genéticos foi encontrar o percentual de polimorfismos nas plântulas coletadas.

Tabela 1: Número de polimorfismo detectados nas árvores das cinco áreas coletadas de *Caesalpinia echinata* (proporção de polimorfismo por loci).

Primer	No. of loci	No. of polymorphic amplification products					Total no. of polymorphic loci	No. of phenotypes					
		EUN	ARA	CAF	SAQ	GUA		EUN	ARA	CAF	SAQ	GUA	Total
OPA-1	8	5 (0.625)	4 (0.500)	1 (0.125)	0 (0.000)	0 (0.000)	6 (0.750)	2	4	1	1	10	16
OPA-2	8	2 (0.250)	4 (0.500)	3 (0.375)	1 (0.125)	3 (0.375)	8 (1.000)	6	4	4	1	4	16
OPA-4	7	5 (0.714)	3 (0.429)	2 (0.285)	0 (0.000)	0 (0.000)	7 (1.000)	3	3	1	1	4	10
OPA-5	4	1 (0.250)	0 (0.000)	3 (0.750)	0 (0.000)	0 (0.000)	4 (1.000)	5	1	1	1	2	6
OPA-7	5	2 (0.400)	3 (0.600)	2 (0.400)	0 (0.000)	2 (0.400)	5 (1.000)	4	4	4	1	3	10
OPA-8	8	3 (0.375)	5 (0.625)	5 (0.625)	0 (0.000)	5 (0.625)	8 (1.000)	10	7	8	1	5	29
OPA-9	8	5 (0.625)	5 (0.625)	4 (0.500)	4 (0.500)	1 (0.125)	8 (1.000)	7	7	2	2	11	21
OPA-11	7	4 (0.571)	4 (0.571)	4 (0.571)	2 (0.285)	3 (0.429)	7 (1.000)	10	5	2	1	9	23
OPA-15	4	2 (0.500)	4 (1.000)	2 (0.500)	2 (0.500)	2 (0.500)	4 (1.000)	4	3	3	4	3	8
OPA-16	5	5 (1.000)	5 (1.000)	5 (1.000)	5 (1.000)	4 (0.800)	5 (1.000)	24	6	5	7	7	26
OPA-17	5	4 (0.800)	2 (0.400)	1 (0.200)	1 (0.200)	1 (0.200)	5 (1.000)	2	3	2	2	4	8
OPA-18	5	1 (0.200)	1 (0.200)	2 (0.400)	0 (0.000)	0 (0.000)	4 (0.800)	4	2	2	2	2	8
OPA-19	6	5 (0.833)	4 (0.666)	6 (1.000)	3 (0.500)	4 (0.666)	6 (1.000)	17	5	6	5	8	21
OPA-20	7	4 (0.571)	4 (0.571)	3 (0.429)	3 (0.429)	1 (0.143)	7 (1.000)	7	5	2	4	9	21
OPH-2	6	4 (0.666)	2 (0.333)	4 (0.666)	0 (0.000)	3 (0.500)	6 (1.000)	8	3	2	1	5	16
OPH-3	5	4 (0.800)	5 (1.000)	2 (0.400)	3 (0.600)	1 (0.200)	5 (1.000)	4	5	2	4	9	16
OPH-4	6	4 (0.666)	2 (0.333)	3 (0.500)	1 (0.166)	1 (0.166)	6 (1.000)	6	4	2	2	6	16
OPH-5	4	3 (0.750)	1 (0.250)	2 (0.500)	1 (0.250)	0 (0.000)	3 (0.750)	4	2	1	2	6	16
OPH-7	4	3 (0.750)	2 (0.500)	2 (0.500)	1 (0.250)	0 (0.000)	4 (1.000)	3	4	1	1	8	7
OPH-12	5	0 (0.000)	2 (0.400)	2 (0.400)	3 (0.600)	1 (0.200)	5 (1.000)	3	3	2	5	1	10
OPH-14	5	5 (1.000)	4 (0.800)	1 (0.200)	1 (0.200)	0 (0.000)	5 (1.000)	2	5	1	2	8	9
OPH-15	6	3 (0.500)	3 (0.500)	6 (1.000)	2 (0.333)	2 (0.333)	6 (1.000)	16	5	3	3	7	13
OPH-18	5	1 (0.200)	3 (0.600)	2 (0.400)	1 (0.200)	2 (0.400)	5 (1.000)	4	5	3	2	3	27
OPH-19	7	1 (0.143)	4 (0.571)	4 (0.571)	1 (0.143)	0 (0.000)	5 (0.714)	5	4	1	2	2	12
Totals	140	76	77	70	35	35	134						
% polymorphism		54.3	55	50	25	25	95.7%						

Fonte: CARDOSO, 1998

O percentual final de polimorfismo por *loci* foi de 95,7%. Isto ocorre, simplesmente porque os alelos quase não contribuem para o nível de heterozigidade da população primária e são esses mesmos alelos que provavelmente estarão ausentes da população. Se a população permanecer fragmentada, a heterozigidade diminuirá rapidamente por deriva genética e apenas lentamente haverá sua recomposição por mutação e deriva, a menos que a seleção natural aumente a frequência dos alelos raros (NEI *et al.*, 1975).

Entretanto, como relatado por Provine (2004) é impossível prever a prevalência de heterozigotos ou homozigotos. Quando se vê ancestralidade comum nas populações *ex situ* é



compreensível o fato de se encontrar espectros altos de endogamia já que o pau-brasil tem sido manuseado por conservadores de espécies. Os mesmos usam a espécie para reflorestamento e também como paisagismo urbano. Contudo, involuntariamente contribuem com a diminuição da variação genética dessas populações, isolando-as. Isso força novamente a um efeito gargalo e posteriormente, se houver perpetuação da população, uma especiação, até mesmo tornando essa população composta em uma nova espécie/subespécie (efeito fundador) (NEI, 1975).

Kageyama (1987) defende a conservação e manejo de espécies *in situ*. Segundo ele quando não se altera o habitat original da espécie ela encontra seu caminho para manter sua sequência alélica. Já a garantia fora de seu local endêmico é pouco provável, corremos o risco de perder a espécie. Um fato que tem se tornado intrínseco da humanidade, sendo a mesma a causadora primária da perda de biodiversidade.

Os resultados obtidos por Giudice (2005), principalmente nas progênes *ex situ*, mostram que a população retém alguns alelos raros, que se não foram originados por mutação, provieram de indivíduos adultos que não fizeram parte do estudo, o que é pouco provável.

A extinção de espécies remete a danos imensuráveis, isso porque as informações genéticas e as interações ecológicas associadas aos milhares de anos de evolução são únicas de cada espécie. A diminuição da variabilidade genética e de interações ecológicas está estritamente relacionada com a perda de biodiversidade combinada com a extinção de populações locais de plantas e animais, causando assim mudanças nos processos ecológicos. Destaca-se que além dos diversos elementos do conjunto de variabilidade ecológica, o componente genético da diversidade é fundamental, pois para evolução das espécies a variação genética será fornecedora do material básico da seleção natural (ALLCOCK *et al.* 1995).

No estudo que visou a análise genética das variantes morfológicas foliares de *Caesalpinia echinata* com base em sequência de DNA, apontou inviabilidade de dados. A qualidade dos resultados apresentados no sequenciamento não foi semelhante aos descritos na literatura. (SACRAMENTO, 2007)

O motivo da incongruência não está bem definido, poderia ser em decorrência de ausência de polimorfismo entre as variantes (o que já vimos em trabalhos recentes que não se manteve) um evento de introgressão no passado (Efeito gargalo de garrafa) ou evolução recente (CARDOSO, 1998; KAGEYAMA, 1987; LOVELESS, 1987; GIUDICE, 2005; MELLO, 1991/1992; SACRAMENTO, 2007). Poucos são os trabalhos que apresentam a evolução e o mecanismo de especiação do pau-brasil. Entender como pode-se melhorar o reflorestamento de uma maneira mais próxima do natural possível dessa espécie, pode diminuir a deriva genética





da mesma. Além disso, por ser uma espécie símbolo do Brasil, estudos com esse assunto merecem grande atenção.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Com o trabalho pode-se observar que a população de Pau-brasil ainda continua a evoluir. Isso ocorre principalmente por não saber como manter um plantio (reflorestamento) a fim de favorecer a variabilidade da espécie. Portanto faz-se necessário a atualização e manutenção de informações no decorrer do tempo, juntamente com o aperfeiçoamento em análises filogenéticas buscando cada vez mais a compreensão da pressão da evolução mediante as atividades antrópicas direcionadas ao Pau-brasil.

## BIBLIOGRAFIA

ALLOCK, A. L.; CHAUVET, M.; GIVEN, D.R.; HALL, S.J.G.; IRIONDO, J. M.;

LEWINSHON, T. M.; TEMPLETON, A. R.; WATSON, R. T. (eds). Global biodiversity assessment. Cambridge University Press. p. 57-88. 1995.

BEHE, M. A caixa preta de Darwin: o desafio da Bioquímica à teoria da evolução. São Paulo: Zahar, 1997.

BRASIL. Leis, decretos, etc. Portaria n. 06-N de 15 de janeiro de 1992: Lista oficial de espécies da flora brasileira ameaçadas de extinção. Diário Oficial da União, v.130, n.16, Seção I, 23 jan.1992.

CARDOSO, M.A.; PROVANI, J.; POWELL, W.; FERREI-RA, P.C.G.; OLIVEIRA, D.E. High genetic differentiation among remnant populations of the endangered *Caesalpinia echinata* Lam. (*Leguminosae* – *Caesalpinioideae*). *Molecular Ecology*, v.7, p.601-608, 1998.

CARVALHO, P.E.R. Espécies florestais brasileiras: recomendações silviculturais, potencialidades e uso de madeira. Brasília: Embrapa-CNPQ, 1994. 639p.

EMBRAPA. Meio ambiente. Disponível em: <[www.cnpma.embrapa.br](http://www.cnpma.embrapa.br)> Acessado em: 04/10/2019.



EMBRAPA. Meio ambiente. Disponível em: <[www.embrapa.br/web/rede-ilpf/bioma/mata-atlantica](http://www.embrapa.br/web/rede-ilpf/bioma/mata-atlantica)> Acessado em: 07/11/2019.

GIUDICE, J. D. N.; A. M. S.; P. Y. K. Diversidade genética de uma população “ex situ” de *Caesalpinia echinata* Lam. Genetic diversity of “ex situ” population of *Caesalpinia echinata* Lam. SCIENTIA FORESTALIS n. 69, p.125-133, dez. 2005.

HARRISON, R. G. Book review. Nature 411. 635 -636 p. 2001.

KAGEYAMA, P.Y. Conservação “in situ” de recursos genéticos de plantas. IPEF, Piracicaba, n.35, p.7-37, 1987.

LEWIS, G. Legumes of Bahia. Kew: Royal Botanic Gardens, 369p. 1987.

LEWIS, G.; Schrine, B.; Mackinder, B. & Lock, M. Legumes of the world. Royal Botanic Gardens, Kew, 577p. 2005.

LOVELESS, M.D.; HAMRICK, J.L. Distribución de la variación en espécies de árvores tropicales. Revista de Biologia Tropical, v.35, Suplemento 1, p.165-175, 1987

MAYR, E. *Animal Species and Evolution*. Belknap Press, Harvard University, Cambridge, MA. 1963

MAYR, E. O que é a Evolução. Tradução: Ronaldo Sergio de Biasi e Sergio Coutinho de Biasi. Rio de Janeiro: Rocco, 2001.

MELLO F. L.E. A Floresta Atlântica. In: MONTEIRO, S.; KAZ, L. (Coord.) Floresta Atlântica: textos científicos. Rio de Janeiro: Edições Alumbamento. p.17-21.1991/1992.

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



PROVINE, W. B. Ernst Mayr: genetics and speciation. *Genetics* 167: 1041–1046. 2004

SACRAMENTO F. J. Análise filogenética das variantes Morfológicas foliares de *Caesalpinia echinata* Lam. (PAU-BRASIL) Na região sul baiana com base em sequências de DNA. 2007.

STOODI, Disponível em: <<https://www.stoodi.com.br/blog/2018/08/17/pau-brasil/>> Acessado em: 29/10/2019.

KERR, W. Experimental studies of the distribution of gene frequencies in very small populations of *Drosophila melanogaster*: I. Forked. *Evolution*, v.8, p.172-177, 1954.

WRIGHT, S. Experimental studies of the distribution of gene frequencies in very small populations of *Drosophila melanogaster*: II. 0, 1954.