

Coeficientes de herdabilidade e de parentesco em um fragmento florestal de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze utilizando marcadores genéticosCoefficients of heritability and relatedness in a forest fragment of *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze using genetic markersErica Cristina Bueno da Silva¹, Thaisa Yuriko Kuboyama Kubota¹,
Mario Luiz Teixeira de Moraes² e Alexandre Magno Sebbenn³

Resumo

Os métodos baseados em marcadores genéticos para estimar o coeficiente de herdabilidade em populações naturais são importantes para entender os efeitos da seleção natural sobre a herança de caracteres quantitativos. O objetivo deste trabalho foi investigar o controle genético do caráter altura de plantas em uma população fragmentada de *Araucaria angustifolia*. O presente estudo foi desenvolvido em um fragmento florestal de 5,4 ha de área, localizado no Estado do Paraná. As estimativas de herdabilidade foram realizadas utilizando-se dados de genótipos e de altura de indivíduos regenerantes da população. Foram utilizados quatro métodos para estimar o parentesco entre pares de indivíduos (RITLAND, 1996; LYNCH; RITLAND, 1999; QUELLER; GOODNIGHT, 1989; WANG, 2002) para três distâncias entre pares de indivíduos (sem critério, 25 e 50 m). O coeficiente de herdabilidade estimado, utilizando o estimador de parentesco de Ritland (1996), sugere que o controle genético do caráter altura é baixo, logo a seleção natural, bem como a seleção artificial, tem pouca chance de modificar a média da população. As estimativas baseadas nos outros estimadores de parentesco não foram robustas e indicaram inadequação dos dados aos modelos utilizados.

Palavras-chave: Floresta de Araucaria, coeficiente de coancestria, parâmetro genético, espécies arbóreas.

Abstract

Methods based on genetic markers to estimate the coefficient of heritability in natural populations are important to understand the effects of natural selection on inheritance of quantitative traits. The objective of this study was to investigate the genetic control of the trait plant height in a fragmented population of *Araucaria angustifolia*. This study was conducted in a forest fragment of 5.4 ha of area, located in the State of Paraná, Brazil. Estimates of heritability were performed using data from genotypes and height of regenerating individuals of the population. Four methods to estimate the relatedness between pairs of individuals (RITLAND, 1996; LYNCH; RITLAND, 1999; QUELLER; GOODNIGHT, 1989; WANG, 2002) for three distances (without criteria, 25 and 50 m) were used. The coefficient of heritability estimated using the estimator of relatedness of Ritland (1996), suggest that the genetic control of the trait height is low in the regeneration, thus the natural selection as well as the artificial selection have a low potential to change the mean of the population. The estimates based on the other methods to calculate the relatedness presented low precision, indication that these methods are not adequate for the data used.

Keywords: Araucaria Forest, co-ancestry coefficient, genetic parameter, tree species.

INTRODUÇÃO

O coeficiente de herdabilidade é um dos mais importantes parâmetros genéticos populacionais, pois informa quanto da variação fenotípica é de origem genética (FALCONER; MACKAY, 1997). Este coeficiente é uma característica de

uma população em um determinado ambiente, logo pode ser alterado em uma mesma população com o desenvolvimento das plantas (FALCONER; MACKAY, 1997). Valores de estimativas de herdabilidade variam também de acordo com os caracteres, o método de estimação, a variabilidade genética da população, os níveis de en-

¹Pós-graduanda em Agronomia da Faculdade de Engenharia. UNESP - Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho". Caixa Postal: 31 - 15.385-000 - Ilha Solteira, SP. E-mail: erica_cbs@yahoo.com.br; thaisayuriko@yahoo.com.br.

²Professor Titular do Departamento de Fitotecnia, Tecnologia de Alimentos e Sócio Economia, UNESP - Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho". Caixa Postal: 31 - 15.385-000 - Ilha Solteira, SP. E-mail: teixeira@agr.feis.unesp.br.

³Pesquisador Científico e Doutor. IF - Instituto Florestal de São Paulo. Caixa Postal 1322 - 01059-970 - São Paulo, SP. E-mail: alexandresebbenn@yahoo.com.br.

dogamia da população, o tamanho da amostra avaliada, o número de tipos de ambientes avaliados, a unidade experimental considerada, a precisão na condução do experimento e da coleta de dados (BORÉM; MIRANDA, 2009). A mais importante função da herdabilidade no estudo genético de caracteres quantitativos é o seu papel preditivo expressando a confiança do valor fenotípico como um guia para o valor genético, ou o grau de correspondência entre o valor fenotípico e o valor genético (FALCONER; MACKAY, 1997).

Marcadores genéticos têm sido utilizados para medir parentescos e quantificar a herdabilidade em condições naturais (RITLAND, 2000). O coeficiente de parentesco desempenha um papel central em vários campos da ciência, incluindo genética quantitativa, genética de populações, genética da conservação e do comportamento social (LYNCH; RITLAND, 1999). Idealmente, estimadores de parentesco estimam a probabilidade de que partes dos genes entre indivíduos sejam idênticos por descendência (RITLAND, 1996). Uma característica crítica dos métodos de estimação de herdabilidade baseados em marcadores é a necessidade de medir a “real” variância do parentesco. A variância real de parentesco ocorre quando existe alguma mistura de parentes, tais como irmãos completos versus indivíduos não aparentados. A variação de parentesco entre subpopulações ou populações pode ocorrer através de taxas diferenciadas de deriva genética. Esse é um aspecto da estrutura genética de populações, raramente medido em condições naturais (RITLAND, 2000).

Os ecossistemas naturais representam uma fonte imensurável de recursos genéticos para o homem, tanto como fonte direta de produtos como de serviços. Grande parte desses recursos vem sendo destruída de modo irreversível, antes mesmo do seu inteiro conhecimento, exigindo medidas urgentes para a sua conservação (KAGEYAMA, 1987). Devido a este fato, tornam-se necessários estudos mais aprofundados de espécies de árvores que ocorrem nestes ecossistemas. Um ponto fundamental é entender o efeito da seleção natural sobre a herança de caracteres quantitativos em indivíduos ocorrentes em populações naturais, informação que pode ser utilizada para o melhoramento genético *in situ*. Tal informação pode ser obtida pela estimativa do coeficiente de herdabilidade em populações naturais.

Este estudo aborda a estimativa de diferentes métodos de parentesco, baseados em dados de marcadores microssatélites e diferentes métodos

de estimação de herdabilidade para o caráter altura de plantas regenerantes, em uma população fragmentada da espécie conífera *Araucaria angustifolia* (Bertoloni) Otto Kuntze (Araucariaceae), conhecida como pinheiro-do-paraná. Trata-se de uma planta perenifólia, heliófita, secundária longeva, mas de hábito pioneiro, característica de regiões de altitude, onde formam as chamadas “matas de pinhais” ou Floresta Ombrófila Mista (CARVALHO, 2002). Suas folhas são coriáceas, glabras, agudíssimo-pungentes, de 3 a 5 cm de comprimento. A árvore adulta possui copa alta, estratificada e múltipla, caliciforme ou em forma de taça e a jovem tem forma piramidal ou cônica. Um indivíduo adulto pode atingir de 20 a 50 m de altura, com tronco retilíneo, de 90 a 180 cm de diâmetro, (CARVALHO, 2002). Esta espécie é dioica, raramente planta monoica, apresentando suas estruturas reprodutoras em estróbilos masculinos e femininos. A polinização é feita principalmente pelo vento, mas durante a procura de alimento entre as folhas da árvore, a ave denominada grimpeiro (*Leptasthenura setaria*) acaba agindo como polinizadora (CARVALHO, 2002). Sua madeira é leve, macia e pouco durável, sendo apropriada para forros, molduras, ripas, para confecção de cabos de vassoura, brinquedos, estrutura de móveis, palitos de fósforo, etc.; é amplamente cultivada no sul do país para produção de madeira e pasta celulósica (CARVALHO, 2002). Além da madeira, a araucária tem importantes utilizações, tais como artesanato, uso medicinal e alimentação humana e animal.

O objetivo deste trabalho foi investigar o controle genético do caráter altura de plantas em uma população fragmentada de *A. angustifolia*. As questões abordadas foram: i) Existem diferenças nos níveis de herdabilidade entre diferentes classes de distância entre pares de indivíduos? ii) Quais os níveis de herdabilidade para o caráter altura na população?

MATERIAL E MÉTODOS

Local de estudo e amostragem

O estudo foi realizado em um fragmento florestal de 5,4 ha de área, localizado em uma fazenda no planalto do Estado do Paraná, dentro da bacia do Rio Iguaçu (latitude 25° 57' S e longitude 52° 11' W), Município de Manguaçu. O clima é de transição entre subtropical (Cfa) a temperado (Cfb), segundo a classificação de Köppen. Os totais anuais de precipitação situ-

am-se no intervalo de 1.800 a 2.100 mm e a temperatura média anual varia de 16 a 20° C. A vegetação natural da região é floresta de *A. angustifolia*, associada com espécies folhosas. A fragmentação nesta área data entre 1920 e 1980 e a paisagem atual compreende um mosaico de manchas de terras agrícolas, pastagens, remanescentes de estepe, áreas urbanas e florestais. O fragmento de estudo é cercado por atividade agrícola intensiva e pastagens e não tem qualquer outra floresta de Araucária nas proximidades (< 2 km). Contudo, é possível observar árvores isoladas ou pequenos grupos de árvores na paisagem. Antes de 1980, este fragmento foi também explorado por corte seletivo. No local há 124 árvores masculinas e 104 femininas, resultando na densidade de 42,2 árvores/ha (BITTENCOURT; SEBBENN, 2007). Nesta área existem 66 indivíduos regenerantes, com altura variando de 0,35 a 3 m, os quais foram todos amostrados e genotipados para oito locos microssatélites e tiveram sua posição espacial registrada (BITTENCOURT; SEBBENN, 2007).

Análises dos locos microssatélites

Os dados moleculares dos oito locos microssatélites e quantitativos do caráter altura de plantas regenerantes utilizados para desenvolver este estudo foram gerados em prévio estudo sobre a diversidade genética, endogamia, estrutura genética espacial intrapopulacional e dispersão de pólen e sementes em uma pequena população fragmentada localizada no estado do Paraná (BITTENCOURT; SEBBENN, 2007). Para determinar o parentesco foi feita a extração do DNA para genotipagem dos indivíduos utilizando o método de Mazza e Bittencourt (2000) e a amplificação e os procedimentos de detecção dos oito locos microssatélites são descritos em Salgueiro et al. (2005). Os oito locos utilizados foram CRCac2, AG23, Ag62, AG45, CRCac1, AG20, AG56 e AG94.

Estimativas dos coeficientes de parentesco

Para calcular o coeficiente de herdabilidade foram utilizados quatro métodos de estimação do coeficiente de parentesco (Ritland, 1996; Lynch; Ritland, 1999; Queller; Goodnight, 1989; Wang, 2002). O estimador de parentesco (r_{ij}) de Ritland (1996) é um estimador baseado no método dos momentos. Este é estimado definindo-se os genótipos dos indivíduos como $A_i A_j$ e $A_k A_l$ e utilizando variáveis indicadoras δ_{ij} , sendo, $\delta_{ij} = 1$ se os alelos comparados

entre os indivíduos i e j forem idênticos, ou $\delta_{ij} = 0$ se forem diferentes. Entre dois indivíduos diploide há quatro valores de δ_{ij} , visto que existem quatro alelos, um para cada comparação A_k e A_l (δ_{ik}), A_i e A_l (δ_{il}), A_j e A_k (δ_{jk}), A_j e A_l (δ_{jl}). O estimador de parentesco foi estimado pela expressão:

$$r_{ij} = \frac{[(\delta_{ik} + \delta_{il})/p_i] + [(\delta_{jk} + \delta_{jl})/p_j] - 1}{4(n-1)},$$

em que n é o número de alelos no loco em análise; p_i e p_j são as frequências dos alelos A_i e A_j no loco em análise na população (estimada a partir da amostra da população). A estimativa multiloco é obtida pela soma das estimativas uniloco de r_{ij} , ponderadas por $(n-1)$.

O estimador de parentesco de máxima verossimilhança de Lynch e Ritland (1999) utiliza um genótipo (δ_{ij}) como referência para os cálculos:

$$r_{ij} = \frac{p_i(\delta_{ik} + \delta_{il}) + p_j(\delta_{jk} + \delta_{jl}) - 4p_i p_j}{(1 + \delta_{ij})(p_i + p_j) - 4p_i p_j},$$

em que, o primeiro genótipo, por exemplo $A_i A_j$ é o genótipo referência (δ_{ij}). O estimador multiloco é obtido ponderando cada loco pelo inverso de $2p_i p_j / [(1 + \delta_{ij})(p_i + p_j) - 4p_i p_j]$.

O estimador de Queller e Goodnight (1989) foi estimado pela expressão:

$$r_{ij} = \frac{0,5(\delta_{ik} + \delta_{il} + \delta_{jk} + \delta_{jl}) - p_i - p_j}{1 + \delta_{ij} - p_i - p_j}.$$

Este estimador é indefinido quando o genótipo de referência é heterozigoto ($\delta_{ij} = 0$) para um loco dialético (possua apenas dois alelos), visto que o denominador é zero, $1 + \delta_{ij} - p_i - p_j = 1 - 0 - 1 = 0$ (RITLAND; TRAVIS, 2004).

O estimador de Wang (2002) foi calculado pela expressão:

$$r_{ij} = 1 - \frac{c_1 - c_1 e_1 - c_2 e_2 - c_3 e_3}{c_1 - c_1 e_1 - c_2 e_2 - c_3 e_3}.$$

Neste estimador, o genótipo dos indivíduos é resumido em um conjunto de quatro indicadores, P_i e duas classes de constantes, c_i e e_i . Para mais detalhes ver Wang (2002), visto a complexidade da fórmula e definição de seus indicadores e constantes.

Normalizando a distribuição dos valores do caráter quantitativo em análise

Para estimar o coeficiente de herdabilidade de um caráter quantitativo pelos modelos apresentados abaixo é necessário que o valor do caráter quantitativo seja transformado para ter uma média igual a zero (0) e desvio padrão (DP) igual a um (1), a fim de aproximar

este de uma distribuição normal (RITLAND, 1996). A transformação z permite a população apresentar estas características: $z_i = (Y_i - U)/DP$, em que z_i é o valor do caráter transformado do indivíduo i ; Y_i é o valor não transformado do caráter no indivíduo i ; U e DP são a média e o desvio padrão do caráter não transformado na população, respectivamente. Após é definida a similaridade Z_i entre o caráter quantitativo em análise entre os pares de indivíduos i e i' (RITLAND, 1996): $z_i = [(Y_i - U)(Y_{i'} - U)]/V$, em que, Y_i e $Y_{i'}$ são os valores fenotípicos do caráter nos indivíduos i e i' , respectivamente; V e U são variância e a média do caráter em análise na população, respectivamente. O parâmetro Z_i é estimado para todos os pares de indivíduos. A média de Z_i entre todos os pares de indivíduos é igual à correlação fenotípica.

Estimativas do coeficiente de herdabilidade

O coeficiente de herdabilidade (h^2) foi estimado pelo modelo descrito em detalhes em Ritland (1996) e Ritland e Travis (2004), o qual considera em seus cálculos as distâncias espaciais entre os indivíduos. Aqui, utilizou-se três classes de distância para estimar o coeficiente de herdabilidade (sem critério, 25 e 50 m). O modelo utilizado os seguinte: $E(X_i Y_j) = r_{ij} h^2$, em que, $X_i Y_j$ é o produto dos valores do caráter em estudo nos indivíduos i e j . Os valores de Z_i são regredidos sobre r_{ij} estimado entre todos os pares de indivíduos, dentro de classes de distância pré-determinadas, aqui no caso sem critério, 25 e 50 m, utilizando um modelo de regressão linear padrão. O coeficiente de herdabilidade é então obtido dividindo a covariância (C_{Zr}) entre os valores de Z_i e o coeficiente r_{ij} pela variância de parentesco (V_r), estimada entre todos os pares de indivíduos de acordo com Ritland (2000): $h^2 = C_{Zr} / 2V_r$ (RITLAND, 1996).

O intervalo de confiança a 95% de probabilidade das estimativas foi determinado utilizando 1.000 reamostragem *bootstrap*. Todas estas estimativas foram calculadas utilizando-se o programa Mark, versão 3.1 (RITLAND, 2006).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Estimativas do coeficiente de parentesco

O potencial de estudar a herança do caráter altura desta população advém da presença de significativa estrutura genética espacial intrapopulacional detectadas nos regenerantes do frag-

mento até a distância de aproximadamente 50 m (BITTENCOURT; SEBBENN, 2007). A presença de estrutura genética espacial intrapopulacional é um indicativo de que existem indivíduos parentes agregados dentro destas populações, condição esta fundamental para estimar a herdabilidade em caracteres quantitativos em populações naturais.

Comparando-se as estimativas do coeficiente de parentesco (r_{ij}) entre as três classes de distância (sem critério, 25 e 50 m), os valores foram em geral diferentes para os quatro métodos de estimação (Tabela 1), pois as médias envolviam diferentes pares de indivíduos (dados não mostrados). Por exemplo, a classe “sem critério” envolvia todos os pares de indivíduos e as demais um número sempre menor, em especial na classe de 25 m. A exceção foi o método de Ritland (1996) apresentou valores sempre positivos, similares entre as três classes de distância (os valores variaram de 0,053 a 0,063) e significativamente maiores do que zero. O estimador de Lynch e Ritland (1999) foi altamente variável entre as três classes de distância, sendo que em muitos casos, os valores foram negativos, sugerindo ausência de parentesco e, em outros casos, os valores foram positivos e altos (Tabela 1). De acordo com o intervalo de confiança a 95% de probabilidade (variou de -3 a 1), nenhuma das estimativas obtidas por este método foi significativamente diferente de zero. A amplitude do intervalo de confiança estava fora do esperado para uma medida baseada em correlação (-1 a 1), o que sugere que este estimador não foi adequado para o conjunto de dados utilizados, em termos de número de locos e polimorfismo em termos de número de alelos dentro dos locos. O estimador de parentesco de Queller e Goodnight (1989) apresentou os maiores valores de parentesco (Tabela 1). Este estimador também apresentou um intervalo de confiança fora do esperado para uma medida baseada em correlação (-1 a 1), o que mostra que este não foi adequado para o conjunto de dados utilizados. O estimador parentesco de Wang (2002) foi aparentemente o mais inadequado, apresentando valores médios negativos e intervalos de confiança fora do esperado. A variação nos valores estimados de r_{ij} entre os métodos ocorre devido a diferença nos seus conceitos e derivações. O estimador de Ritland (1996) é na verdade um estimador de coancestria entre pares de indivíduos (mede a probabilidade de um alelo amostrado em um loco homólogo em um in-

divíduo ser idêntico por descendência a outro alelo amostrado em outro indivíduo) e não um estimador clássico de parentesco, que em geral utiliza um indivíduo como referência e mede a probabilidade de um alelo amostrado em um loco em um indivíduo ser idêntico por descendência aos outros dois alelos de outro indivíduo (indivíduo de referência). Devido a isso, o estimador r_{ij} de Ritland (1996) é esperado estimar a metade dos valores calculados pelos outros três estimadores (Lynch; Ritland, 1999; Queller; Goodnight, 1989; Wang, 2002). Com exceção do método de Ritland (1996), os demais assumem populações em Equilíbrio de Hardy-Weinberg, o que não é o caso aqui, visto a presença de endogamia ($F = 0,197$) nos regenerantes (BITTENCOURT; SEBBENN, 2007). Em suma, de acordo com os resultados, o estimador de Ritland (1996) teve o melhor desempenho, visto que os valores médios, bem como a amplitude do intervalo de confiança a 95% de probabilidade encontram-se dentro da extensão esperada para um estimador de parentesco (no caso, medido como uma coancestria), baseado em uma medida de correlação (entre -1 a 1).

Coeficiente de herdabilidade

As estimativas de herdabilidade (h^2) foram também variáveis entre os métodos de estimar o coeficiente de parentesco e para diferentes classes de distância em que as estimativas foram calculadas (Tabela 2). Com exceção das estimativas

obtidas utilizando o estimador de parentesco de Ritland (1996), as demais não foram estatisticamente diferentes de zero, de acordo com o intervalo de confiança a 95% de probabilidade. A herdabilidade estimada utilizando o método de Ritland (1996) sugere que o controle genético do caráter altura nos indivíduos regenerantes de *A. angustifolia* é baixa e similar para todas as três classes de distância consideradas (variando de 0,05 a 0,06). Estudos sobre a herdabilidade de caracteres de crescimento em populações de *A. angustifolia* têm sido realizados em testes de procedências e progênies de populações submetidas a programas de conservação *ex situ* e melhoramento genético (KAGEYAMA; JACOB, 1980; PIRES et al., 1983; SEBBENN et al., 2003). Nestes estudos tem sido observado que para o caráter altura a herdabilidade varia entre procedências e entre diferentes idades das plantas. Por exemplo, Kageyama e Jacob (1980) observaram herdabilidade para altura de plantas aos 3,5 anos de idade variando entre procedências de 0,12 a 0,56. Pires et al. (1983) na mesma idade observaram herdabilidade de 0,47 e Sebbenn et al. (2003) detectaram herdabilidade de 0,05 aos 21 anos de idade. Os resultados do presente estudo indicam que a seleção natural tem poucas chances de alterar a média do caráter. Em termos práticos este resultado também indica que a seleção artificial em populações naturais da espécie tem também poucas chances de alterar a média do caráter.

Tabela 1. Estimativa do coeficiente de parentesco (r_{ij}) para quatro métodos de estimação e três classes de distâncias (sem critério, 25 e 50 m) entre pares de indivíduos. IC a 95% é o intervalo de confiança a 95% de probabilidade.

Table 1. Coefficient of relatedness (r_{ij}) estimate in four methods of estimation and three distance classes (without criteria, 25 and 50 m) among paired individuals. IC is the confidence interval at 95% of probability.

Métodos de estimação de r_{ij}	Classes de distância		
	Sem critério (IC a 95%)	25 m (IC a 95%)	50 m (IC a 95%)
Ritland, 1996	0,05 (0,04 a 0,06)	0,06 (0,04 a 0,07)	0,06 (0,05 a 0,06)
Lynch e Ritland, 1999	-0,19 (-2,03 a 1,09)	0,21 (-1,01 a 1,24)	-0,31 (-1,52 a 0,98)
Queller e Goodnight, 1989	0,31 (-0,99 a 2,08)	0,51 (-0,80 a 2,73)	0,83 (0,09 a 2,52)
Wang, 2002	0,17 (-6,78 a 5,92)	-0,21 (-3,18 a 7,83)	0,24 (-2,96 a 6,32)

Tabela 2. Estimativa do coeficiente de herdabilidade (h^2) para quatro métodos de estimação do coeficiente de parentesco (r_{ij}), em três classes de distâncias (sem critério, 25 e 50 m) para o caractere altura. IC a 95% é o intervalo de confiança a 95% de probabilidade.

Table 2. Coefficient of heritability (h^2) estimate for four methods of estimation of the coefficient of relatedness (r_{ij}), in three distance classes (without criteria, 25 and 50 m) for the trait height. IC is the confidence interval at 95% probability.

Métodos de estimação de r_{ij}	Herdabilidade (r_{ij}) para as classes de distância		
	Sem critério (IC a 95%)	25 m (IC a 95%)	50 m (IC a 95%)
Ritland, 1996	0,00 (-1,93 a 1,40)	2,68 (-4,34 a 6,6)	3,39 (-4,11 a 7,41)
Lynch e Ritland, 1999	0,01 (-0,43 a 0,36)	0,47 (-2,19 a 3,02)	0,16 (-1,50 a 0,67)
Queller e Goodnight, 1989	0,67 (-0,48 a 0,72)	0,52 (-0,94 a 1,50)	-0,30 (-2,28 a 0,18)
Wang, 2002	-0,13 (-0,12 a 0,26)	0,41 (-1,00 a 0,43)	2,77 (-3,92 a 0,65)

O modelo de Ritland (1996) tem sido utilizado para estimar a herdabilidade em populações naturais de plantas. Estimativas significativas de herdabilidade e variando de 0,5 a 0,7 foram reportadas para caracteres de crescimento em *Mimulus guttatus*, uma espécie anual do hemisfério norte, sugerindo um forte controle genético na herança dos caracteres em condições naturais (RITLAND; RITLAND, 1996). Comparando estes resultados com os obtidos em testes de progênies, Ritland e Ritland (1996) observaram que em condições naturais as herdabilidades eram maiores do que em condições experimentais com controle ambiental. Os resultados obtidos aqui para indivíduos regenerantes de *A. angustifolia* sugerem o contrário, ou seja, que o controle do caráter altura e maior em condições de controle ambiental em testes de progênies (KAGEYAMA; JACOB, 1980; PIRES et al., 1983; SEBBENN et al., 2003). Este resultado pode estar associado ao fato de que *Mimulus guttatus* é uma espécie anual e a *A. angustifolia* é uma espécie de vida longa, logo o ambiente pode mudar entre diferentes fases de desenvolvimento das plantas.

As estimativas de herdabilidade utilizando estimativas de parentesco de Lynch e Ritland (1999), Queller e Goodnight (1989) e Wang (2002) geraram valores fora do intervalo esperado para o coeficiente de herdabilidade (0 a 1), o que indica inadequação dos dados aos modelos de estimação. A estimativa de herdabilidade depende da existência de parentesco entre os indivíduos e da similaridade fenotípica, que é determinado pelo ambiente e idade dos indivíduos. Assim, a estimativa da herdabilidade pode ser influenciada pelos seguintes fatores: 1) idade das plantas, pois elas podem ser parentes, mas, por serem de diferentes idades, os seus fenótipos podem ser diferentes, resultando em valores de herdabilidade negativos ou; 2) podem ter o mesmo fenótipo, mesma idade, mas não serem parentes, também resultando também em valores negativos. O ideal para estimar a herdabilidade em populações naturais seria fazer um prévio agrupamento dos indivíduos parentes com fenótipo similar para os caracteres de interesse, pois plantas com idades diferentes tendem a ter fenótipos diferentes e plantas com mesmas idades têm maior probabilidade de terem fenótipo similar. Desta forma, indivíduos não parentes, mas com similar fenótipo e indivíduos parentes, mas com fenótipos diferentes seriam excluídos das análises. Apenas indivíduos parentes e com fenótipos similares seriam utilizados nos cálculos.

CONCLUSÕES

O coeficiente de herdabilidade estimado, utilizando o estimador de parentesco de Ritland (1996), sugere que o controle genético do caráter altura é baixo. Logo, a seleção natural, bem como a seleção artificial, tem poucas chances de mudar a média da população.

As estimativas de herdabilidade baseadas nos estimadores de parentesco de Lynch e Ritland (1999), Queller e Goodnight (1989) e Wang (2002) não foram robustas e indicaram inadequação dos dados aos modelos utilizados.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo – FAPESP pelo financiamento do projeto (Processo: 2012/10865-6), aos professores doutores Pedro César dos Santos e Camila Regina Silva Baleroni Recco no enriquecimento do artigo e a Universidade Estadual Paulista – UNESP, Campus de Ilha Solteira pelo suporte necessário.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BITTENCOURT, J. V. M.; SEBBENN, A. M. Patterns of pollen and seed dispersal in a small, patterns of pollen and seed dispersal in a small, *Araucaria angustifolia* in southern Brazil. *Heredity*, Londres, n. 99, p. 580-591, 2007
- BORÉM, A.; MIRANDA, G. V. **Melhoramento de plantas**. 5.ed. Viçosa: UFV, 2009. 529 p.
- CARVALHO, P. E. R. **Pinheiro-do-paraná**. Colombo: Embrapa Florestas, 2002, 17 p. (Comunicado Técnico, n. 60).
- FALCONER, D. S.; MACKAY, T. F. C. **Introduction to quantitative genetics**. Harlow: England, Longman Group, 1997, 463 p.
- KAGEYAMA, P. Y. Conservação *in situ* de recursos genéticos de plantas. *IPEF*, Piracicaba, n. 35, p. 7-37, 1987.
- KAGEYAMA, P. Y.; JACOB, W. S. Variação genética entre e dentro de populações de *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. In: IUFRO MEETING ON FORESTRY PROBLEMS OF THE GENUS ARAUCARIA, 1979, Curitiba. **Proceedings...** Curitiba: FUPEF, 1980. p. 83-86.

- LYNCH, M.; RITLAND, K. Estimation of pairwise relatedness with molecular markers. **Genetics**, Austin, n. 152, n. 4, p. 1753–1766, 1999.
- MAZZA, M. C. M.; BITTENCOURT, J. V. Extração de DNA de tecido de *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae). **Boletim Pesquisa Florestal**, Colombo, n. 41, p. 12–17, 2000.
- PIRES, C. L. S.; BARBIN, D.; GURFINKEL, J.; MARCONDES, M. A. P. Teste de progênies de *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Kuntze em Campos do Jordão. **Silvicultura**, São Paulo, v. 8, n. 28, p. 437–439, 1983.
- QUELLER, D. C.; GOODNIGHT, K. F. Estimating relatedness using genetic markers. **Evolution**, Lancaster, v. 43, n. 2, p. 258–275, 1989.
- RITLAND, K. A marker-based method for inferences about quantitative inheritance in natural populations. **Evolution**, Lancaster, v. 50, n. 3, p. 1062–1073, 1996.
- RITLAND, K. Marker-inferred relatedness as a tool for detecting heritability in nature. **Molecular Ecology**, Oxford, v. 9, n. 9, p. 1195–1204, 2000.
- RITLAND, K. **Mark – Genetic Marker Analysis Program**. University of British Columbia Versão 3.1, 2006. Disponível em: . Acesso em: 27 mai. 2012.
- RITLAND, K.; RITLAND, C. Inference about quantitative inheritance based on natural population structure in the yellow monkeyflower, *Mimulus guttatus*. **Evolution**, Lancaster, v. 50, n. 3, p. 1074–1082, 1996.
- RITLAND, K.; TRAVIS, S. Inferences involving individual coefficients of relatedness and inbreeding in natural populations of *Abies*. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, n. 197, n. 1–3, p. 171–180, 2004.
- SALGUEIRO, F.; CARON, H.; SOUSA, M. I. F.; KREMER, A.; MARGIS, R. Characterization of nuclear microsatellite loci in South American Araucariaceae species. **Molecular Ecology Notes**, Oxford, v. 5, n. 2, p. 256–258, 2005.
- SEBBENN, A. M. PONTINHA, A. A. S.; GIANNOTTI, E.; KAGEYAMA, P. Y. Variação genética entre e dentro de procedências de *Araucaria angustifolia* no sul do Estado de São Paulo. **Revista Instituto Florestal**, São Paulo, v. 15, n. 2, p. 109–124, 2003.
- WANG, J. An estimator for pairwise relatedness using molecular markers. **Genetics**, Austin, n. 160, n. 3, p. 1203–1215, 2002.

Recebido em 18/02/2014

Aceito para publicação em 03/10/2014

