

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JULIO DE MESQUITA FILHO”
FACULDADE DE CIÊNCIAS AGRONÔMICAS
CÂMPUS DE BOTUCATU

**CARACTERIZAÇÃO E COMPARAÇÃO DA DIVERSIDADE GENÉTICA DE
POPULAÇÕES DE *Eucalyptus grandis* POR MEIO DE MARCADORES
MOLECULARES E CARACTERÍSTICAS QUANTITATIVAS**

ALINE CRISTINA MIRANDA

Tese apresentada à Faculdade de Ciências
Agronômicas da UNESP – Campus de
Botucatu, para obtenção do título de Doutor
em Ciência Florestal.

BOTUCATU – SP

Setembro – 2016

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JULIO DE MESQUITA FILHO”
FACULDADE DE CIÊNCIAS AGRONÔMICAS
CÂMPUS DE BOTUCATU

**CARACTERIZAÇÃO E COMPARAÇÃO DA DIVERSIDADE GENÉTICA DE
POPULAÇÕES DE *Eucalyptus grandis* POR MEIO DE MARCADORES
MOLECULARES E CARACTERÍSTICAS QUANTITATIVAS**

ALINE CRISTINA MIRANDA

Orientador: Prof. Dr. Mario Luiz Teixeira De Moraes

Tese apresentada à Faculdade de Ciências
Agronômicas da UNESP – Campus de
Botucatu, para obtenção do título de Doutor
em Ciência Florestal.

BOTUCATU – SP
Setembro – 2016

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉCNICA DE AQUISIÇÃO E TRATAMENTO DA INFORMAÇÃO - DIRETORIA TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - UNESP - FCA - LAGEADO - BOTUCATU (SP)

M672c Miranda, Aline Cristina, 1986-
Caracterização e comparação da diversidade genética de populações de *Eucalyptus grandis* por meio de marcadores moleculares e características quantitativas / Aline Cristina Miranda. - Botucatu : [s.n.], 2016
xii, 70 f. : grafs., ils., tabs.

Tese (Doutorado) - Universidade Estadual Paulista, Faculdade de Ciências Agrônômicas, Botucatu, 2016
Orientador: Mario Luiz Teixeira De Moraes
Inclui bibliografia

1. Eucalipto - Melhoramento genético. 2. Germoplasma vegetal. 3. Genética florestal. I. Moraes, Mario Luiz Teixeira de. II. Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho" (Câmpus de Botucatu). Faculdade de Ciências Agrônômicas. III. Título.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE: CARACTERIZAÇÃO DA DIVERSIDADE GENÉTICA E SELEÇÃO DE
PROGÊNIES DE *Eucalyptus grandis* POR MEIO DE MARCADORES
MOLECULARES E CARACTERÍSTICAS QUANTITATIVAS

AUTORA: ALINE CRISTINA MIRANDA

ORIENTADOR: MARIO LUIZ TEIXEIRA DE MORAES

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Doutora em CIÊNCIA FLORESTAL,
pela Comissão Examinadora:



Prof. Dr. MARIO LUIZ TEIXEIRA DE MORAES

Departamento de Fitotecnia, Tecnologia de Alimentos e Sócio Economia / Faculdade de Engenharia de Ilha
Solteira - UNESP



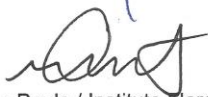
Prof. Dr. CELSO LUIS MARINO

Departamento de Genética / Instituto de Biociências de Botucatu - UNESP



Prof. Dr. ALEXANDRE MAGNO SEBBENN

Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo / Instituto Florestal de São Paulo - IFSP



Prof. Dr. MIGUEL LUIZ MENEZES FREITAS

Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo / Instituto Florestal de São Paulo / São Paulo/SP



Prof. Dr. PAULO HENRIQUE MULLER DA SILVA

PCMF / Instituto de Pesquisas e Estudos Florestais

Botucatu, 27 de setembro de 2016

DEDICATÓRIA

Dedico mais essa etapa...

... à pessoa mais forte e corajosa que eu conheço. Por me ensinar tudo o que sei, por me ajudar a caminhar e me apoiar nos momentos alegres e de dificuldades...

... à você MÃE.

Te amo!

OFEREÇO

Ao meu eterno amado esposo Jansen, por acreditar em meus sonhos e participar deles de corpo e alma, por toda participação na minha formação pessoal e profissional, e ao meu filho Pedro, que ainda tão pequeno, já transformou nossas vidas, trazendo amor incondicional.

Amo vocês!

AGRADECIMENTOS

Ao Instituto de Pesquisas e Estudos Florestais - IPEF pelo apoio para que este trabalho pudesse ser desenvolvido, em especial ao Pesquisador Paulo Henrique Muller da Silva pelas contribuições fornecidas neste trabalho, por ter me proporcionado a oportunidade de ser estagiária do PCPN, que se tornou a minha profissão.

Ao meu orientador Mário Luiz Teixeira de Moraes, a quem tenho grande admiração, por ser sempre atencioso, por ter acreditado em mim, sua confiança, dedicação, paciência e oportunidade de crescimento.

Ao pesquisador Alexandre Magno Sebbenn pelos ensinamentos transmitidos, pela capacidade de ensino e competência, pelos conselhos e estímulo na profissão e principalmente por me fazer descobrir o gosto pela pesquisa.

Ao Prof. Celso Luís Marino pelo apoio fundamental para que as empresas financiassem o projeto, para a realização da genotipagem.

Aos pesquisadores Jeremy Brawner e David Lee, por me receberem na University of Sunshine Coast e dedicar longas horas de ensinamento.

As minhas amigas australianas Lisa, Kimberley and her lovely boys, que me acolheram com tanto carinho em meus dias na Austrália.

Ao meu companheiro amoroso e atrapalhado Darwin! Amor além da vida...

A minha irmã Nany e ao meu irmão Jú por sempre estarem ao meu lado, amo vocês!

Aos amigos que tive o prazer de trabalhar no IPEF (Cami, Kali, Rena, Le, Lanna, Otavio, Clayton, Eveli, Edson, Fernanda, Andreia e Kizzy), pela convivência, amizade e momentos de descontração.

As Empresas Florestais participantes do Programa Cooperativo sobre Melhoramento Florestal (PCMF), que disponibilizaram as áreas e de diferentes formas colaboraram para a realização deste estudo.

A Suzano Papel e Celulose em especial aos Engenheiros Leandro de Siqueira e José Luiz Stape pelo auxílio na conclusão desse estudo.

Ao Programa de Pós-Graduação Ciência Florestal da Universidade Estadual Paulista, Campus de Botucatu, pela oportunidade da realização do curso de Doutorado.

Enfim, a todos que passaram em minha vida nesses anos e que me transformaram, deixando um pouquinho de si, e levando um pouquinho de mim.

MUITO OBRIGADA!

BIOGRAFIA DO AUTOR

ALINE CRISTINA MIRANDA FERNANDES, filha de Péricles Gomes de Miranda e Magda de Catia Marinis Miranda, nasceu em Botucatu, Estado de São Paulo, ao primeiro de abril de 1986. Coursou o ensino fundamental e médio em Itatinga, SP. Em 2009 recebeu o grau de bacharelado e licenciatura em Biologia, pela Faculdade Hermínio Ometto - Uniararas, e em 2012 o título de mestre pela Universidade Estadual Júlio de Mesquita Filho – UNESP, campus de Botucatu. De 2012 a 2014, trabalhou no Instituto de Pesquisas e Estudos Florestais – IPEF como coordenadora técnica do programa de melhoramento genético florestal. Em 2015 iniciou os trabalhos em setor privado, como pesquisadora em Melhoramento Genético Florestal.

SUMARIO

LISTA DE TABELAS.....	IX
LISTA DE FIGURAS.....	XI
RESUMO	1
SUMMARY	3
1 INTRODUÇÃO.....	5
2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	8
2.1 Gênero <i>Eucalyptus</i>	8
2.2 <i>Eucalyptus grandis</i> (Rose Gum, Flooded Gum, Scrub Gum)	10
2.3 Variabilidade genética	12
2.4 Biologia floral e sistema de reprodução	13
2.5 Estabilidade e adaptabilidade	14
2.6 Análise conjunta de experimentos	15
2.7 Modelos Mistos	16
2.8 Coeficiente de repetibilidade	18
3 MATERIAL E MÉTODOS.....	19
3.1 Caracteres quantitativos.....	19
3.1.1 População de estudo	19
3.2 Análise Estatística	20
3.2.1 Análises de variância individual por ano de avaliação.....	20
3.2.2 Análise da MHPRVG dos cinco anos de avaliação - medidas repetidas	22
3.3 Análise por marcador genético molecular	23
3.3.1 Procedência brasileira de estudo - PCPN	23
3.3.2 População australiana de estudo	25
3.3.3 Extração de DNA e Ampliação do loco microssatélite	25
3.3.4 Análise da diversidade genética	26
3.3.5 Análise do sistema de reprodução	26
3.3.6 Diferenciação genética entre populações	27
3.3.7 Diferenças entre grupos	28

3.3.8 Isolamento por distância	28
3.3.9 Teste de determinação	28
3.3.10 Estrutura da população por agrupamento	30
4 RESULTADOS E DISCUSSÃO	31
4.1 Componentes de variância e parâmetros genéticos	31
4.1.1 Análises individuais.....	31
4.2 Análise de estabilidade temporal.....	38
4.2.1 Componentes de variância.....	38
4.2.2 Estabilidade e adaptabilidade de valores genotípicos – MHPRVG	41
4.3 Análises Moleculares.....	42
4.3.1 Desequilíbrio genotípico entre pares de locos	42
4.3.2 Diversidade e índice de fixação.....	42
4.3.3 Diferenciação genética entre populações	45
4.3.4 Diferenças entre grupos	46
4.3.5 Teste de determinação	48
4.3.6 Análise de agrupamento genético.....	49
4.3.7 Estimação do coeficiente de coancestria a partir de parâmetros do sistema de reprodução	51
4.3.8 Taxa de cruzamentos correlacionados.....	53
5 CONCLUSÕES	56
6 REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS	58
APENDICE	68

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Descrição do material genético das dez procedências brasileiras de <i>E. grandis</i> ...	24
Tabela 2 - Descrição do material genético das 18 populações australianas de <i>E. grandis</i>	25
Tabela 3 - Características dos primers SSR empregados.....	26
Tabela 4 - População natural de <i>Eucalyptus grandis</i> , coletada em 18 regiões nos estados de Queensland e New South Wales, Austrália, para avaliar a origem das populações brasileiras.....	29
Tabela 5 - Procedência de <i>Eucalyptus grandis</i> coletada em dez regiões do Brasil.....	30
Tabela 6 - Estimativa dos parâmetros genéticos para o caractere sobrevivência das plantas (SOB) em um teste de progênes de <i>Eucalyptus grandis</i> em diferentes idades.....	32
Tabela 7 - Estimativa dos parâmetros genéticos para o caractere altura (ALT) em um teste de progênes de <i>Eucalyptus grandis</i> em diferentes idades.....	35
Tabela 8 - Estimativa dos parâmetros genéticos para o caractere diâmetro a altura do peito (DAP) em um teste de progênes de <i>Eucalyptus grandis</i> em diferentes idades.....	36
Tabela 9 - Estimativa dos parâmetros genéticos para o caractere volume (VOL) em um teste de progênes de <i>Eucalyptus grandis</i> em diferentes idades.....	38
Tabela 10 - Análise de deviance (ANADEV) e teste da razão de verossimilhança referente à análise conjunta das medições em <i>Eucalyptus grandis</i>	39
Tabela 11 - Componente de variâncias da análise conjunta das cinco mensurações do teste de progênes e procedência de <i>Eucalyptus grandis</i>	40
Tabela 12 - Ranking das 20 melhores progênes de <i>Eucalyptus grandis</i> selecionadas em todas as análises.....	41
Tabela 13 - Diversidade genética e índice de fixação nas árvores matrizes e suas respectivas progênes de uma população de <i>Eucalyptus grandis</i> com dez procedências brasileiras.....	43
Tabela 14 - Diversidade genética e índice de fixação em procedências brasileiras e populações australianas de <i>Eucalyptus grandis</i>	44

Tabela 15 - Diferenciação genética global (G_{st}') entre as procedências brasileiras, australianas e entre as brasileiras e australianas.....46

Tabela 16 - Teste estatístico de diferenças entre índices de diversidade genética entre procedências brasileiras e entre populações australianas.....47

Tabela 17 - Teste de determinação entre as populações de *Eucalyptus grandis*.....49

Tabela 18 - Estimativa de índices do sistema de reprodução em uma população de *Eucalyptus grandis* aos 60 meses de idade.....53

Tabela 19 - Estimativa de parâmetros do sistema de reprodução em progênies de dez procedências de *Eucalyptus grandis*.....54

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - A: Área de ocorrência de <i>Eucalyptus grandis</i> na Austrália, B: Área adequada de distribuição no Brasil para o clima atual (Fonte: Garcia, 2014).....	11
Figura 2 - Localização das populações naturais de <i>Eucalyptus grandis</i>	30
Figura 3 - Relação entre a diferenciação genética [$F_{st} / (1 - F_{st})$] e o logaritmo da distância (lnD) entre pares de populações australianas de <i>Eucalyptus grandis</i>	48
Figura 4 – Dendrograma UPGMA para a representação de 18 populações australianas de <i>Eucalyptus grandis</i> em função das distâncias genéticas, obtidas pelo coeficiente de Nei (1978).....	50
Figura 5 - Dendrograma UPGMA para a representação de dez procedências brasileiras de <i>Eucalyptus grandis</i> em função das distâncias genéticas, obtidas pelo coeficiente de Nei (1978).....	51

PROJETO COOPERATIVO POPULAÇÕES NÚCLEO - PCPN

O PCPN foi criado em 2008, como parte do Programa Cooperativo em Melhoramento Florestal do Instituto de Pesquisas e Estudos Florestais, com o intuito de reunir os materiais genéticos melhorados existentes nas empresas, nas estações experimentais no Brasil e no exterior, visando ampliar a base genética de materiais potenciais. Com a instalação dos experimentos em diversas regiões do Brasil, foi estabelecida uma rede experimental na qual foi possível realizar o zoneamento ecológico de espécies importantes para o setor florestal, e diversos trabalhos científicos acadêmicos, incluindo dissertações e teses. A estratégia utilizada para a implantação da rede experimental foi a *População Núcleo ou Nucleus Breeding* que foi desenvolvida na indústria de ovinos na Austrália e modificada por Cotterill (1989), para o melhoramento de espécies florestais.

O experimento instalado na Estação experimental de Anhembi – ESALQ-USP, é o experimento de referência; por estar situado em área universitária possibilita amplo acesso a estudos e pesquisas, além de apresentar alta correlação genética com diversos outros experimentos da rede.

CARACTERIZAÇÃO E COMPARAÇÃO DA DIVERSIDADE GENÉTICA DE POPULAÇÕES DE *Eucalyptus grandis* POR MEIO DE MARCADORES MOLECULARES E CARACTERÍSTICAS QUANTITATIVAS.

Botucatu, 2016, 84p. Tese (Doutorado em Ciência Florestal) - Faculdade de Ciências Agrônômicas, Universidade Estadual Paulista.

Autora: ALINE CRISTINA MIRANDA

Orientador: DR. MARIO LUIZ TEIXEIRA DE MORAES

RESUMO

O objetivo desse estudo foi explorar a variabilidade genética existente entre e dentro de procedências e progênies da população estudada, conhecendo a estrutura genética da população de melhoramento, estimando parâmetros genéticos de caracteres quantitativos de crescimento e determinando a origem das populações de melhoramento de *Eucalyptus grandis*. O teste de progênies e procedências de *Eucalyptus grandis* com 153 progênies de polinização aberta, oriundas de dez procedências foi implantado em Anhembi como parte da rede experimental Projeto Cooperativo Populações Núcleo, sendo o delineamento experimental utilizado de blocos casualizados com quatro repetições e seis plantas lineares. A mensuração dos caracteres quantitativos como diâmetro à altura do peito, altura total das árvores, volume e sobrevivência ocorreram aos 12, 24, 36, 48 e 60 meses e as análises foram realizadas via RELM/BLUP. Para a avaliação do sistema de reprodução e identificação da diversidade genética existente nas procedências brasileiras, foram selecionadas 981 plantas para análise de nove locos microssatélites e para determinação das origens da espécie estudada foi realizado a genotipagem de 254 plantas de 18 populações da Austrália. Nas análises individuais em todos os períodos de avaliação, os caracteres de produção apresentaram-se significativos a um grau de liberdade pelo teste LRT, indicando a existência de variabilidade genética a ser explorada pelo melhoramento genético, tanto entre como dentro de progênies. Houve uma redução dos valores de herdabilidade individual para todas as características avaliadas aos 12 meses para 60 meses de mensuração. O valor de repetibilidade individual ($\hat{r}$) obtido apresentou magnitude alta (0,78). Das 20 progênies selecionadas pela média harmônica da performance relativa dos valores genéticos (MHPRVG), 14 dessas estão presentes em todas as análises mostrando que a seleção com base apenas na análise de interação genótipos x anos, pode ser errônea e/ou não capitalizar

genótipos importantes. Das dez procedências avaliadas, a seleção realizada pela MHPRVG proporcionou a seleção de progênies de seis procedências. Estimativa da taxa de cruzamento multiloco foi alta (0,994), esse resultado está dentro do padrão observado para a taxa de cruzamento em outras populações, mas significativamente diferente de 1,0, sugerindo um sistema misto de reprodução, combinando autofecundações e cruzamentos, com predominância de cruzamento. As estimativas de diferenciação genética entre as populações foram significativamente diferentes de zero. A combinação da origem de diferentes procedências brasileiras associadas à seleção, indica potencial de reprodução, sendo que, os indivíduos de diferentes procedências podem ser utilizados para compor uma nova geração.

Palavras-chave: Eucalipto, Germoplasma, Populações núcleo, Sistema misto de reprodução, Variabilidade genética

CHARACTERIZATION AND COMPARISON OF GENETIC DIVERSITY OF POPULATIONS OF *Eucalyptus grandis* USING MOLECULAR MARKERS AND QUANTITATIVE TRAITS.

Botucatu, 2016, 84p. Tese (Doutorado em Ciência Florestal) - Faculdade de Ciências Agrônômicas, Universidade Estadual Paulista.

Author: ALINE CRISTINA MIRANDA

Advisor: DR. MARIO LUIZ TEIXEIRA DE MORAES

SUMMARY

To explore the genetic variability between and within provenances and progenies of the population studied, the aim of this study was to understand the genetic structure of the population of breeding, to estimate genetic parameters of quantitative traits of growth and determine the origin of breeding populations *Eucalyptus grandis*. The provenances test and progenies of *Eucalyptus grandis* with 153 open-pollinated progenies, ten provenances, was established at Anhembi, as part of the experimental network (PCPN), the experimental design was a design randomized block with linear plots. The measurement of quantitative traits diameter at breast height, total tree height, cylindrical volume and survival were evaluates at 12, 24, 36, 48 and 60 months, the analyzes were performed by RELM / BLUP and evaluation of mating system and identification the genetic diversity of Brazilian provenances, 981 plants were selected for analysis of nine microsatellite loci and to determine the origins of studied species was conducted genotyping of 254 samples from 18 populations of Australia. In the individual analysis in all evaluation, yield traits showed a significant degree of freedom for the LRT test, indicating the existence of genetic variability to be exploited by breeding, both between and within progenies. There was a reduction of individual heritability values for all characteristics evaluated at 12 months to 60 months of measurement. The individual value of repeatability ($\hat{r}$) obtained showed high magnitude (0.78). We selected the best 20 progenies classified in terms of individual genetic value by MHPRVG, 14 progenies were found are present in all analyzes showing that the selection based only on the analysis of genotype x years can be erroneous and / or to capitalize important genotypes. Of the ten evaluated provenances, the selection made by MHPRVG provided the selection of six provenances progenies. Estimated multilocus outcrossing rate was high (0.994), this result is within the pattern observed for the outcrossing rate in other

populations, but significantly different from 1.0, suggesting a mixed system of reproduction, combining selfing and crosses, especially cross. Estimates of genetic differentiation among populations were significantly different from zero. The combination of different origin Brazilian origins associated with the selection, indicates reproductive potential, is that individuals of different origins may be used to compose a new generation.

Keywords: Eucalypts, Germplasm, Nucleus breeding, Mating system, Genetic variability

1 INTRODUÇÃO

A Austrália é o centro de origem da diversidade dos eucaliptos e melaleuca e tem em torno de 1646 espécies de Myrtaceae (Australaian National Botanic Gardens and Centre for Australian National Biodiversity Research, 2012). O *Eucalyptus* é um grande gênero dentro da família Myrtaceae e inclui importantes espécies para o setor florestal. O gênero é composto por cerca de 900 espécies e possui extensa diversidade genética entre e dentro de espécies. O *Eucalyptus grandis* é nativo da costa leste australiana, possui a maior área de plantio juntamente com os híbridos, no Brasil e outros países da América Central e do Sul, Índia e África do Sul (Zâmbia, Zimbábue, Tanzânia, Uganda e Ceilão), pequenas áreas têm sido plantadas nos Estados Unidos (Califórnia, Flórida e Havaí) (<http://www.australia.gov.au/about-australia/australian-story/eucalypts>).

As informações sobre a introdução de procedências são geralmente incompletas e a identificação dos históricos algumas vezes não é clara. O desconhecimento em termos da origem e da divergência genética de populações de *Eucalyptus* introduzidas no Brasil, gera questionamentos na execução dos programas de melhoramento genético, pois na introdução pode ou não ter ocorrido um processo de redução desta diversidade em razão de cruzamento entre indivíduos aparentados ou do pequeno número efetivo de indivíduos utilizados nos locais de coleta de sementes (CAIXETA et al., 2003).

Para determinar o sistema de reprodução e níveis de diversidade genética, a utilização dos marcadores moleculares tem possibilitado a estimação do grau de parentesco existente na população, mais especificamente a taxa de cruzamento, taxa de cruzamento entre parentes e correlação de paternidade, a endogamia e, portanto o tamanho

efetivo das progênies, o sistema de reprodução da espécie determina a forma de como os genes são transferidos e combinados nas próximas gerações (RITLAND; JAIN, 1981; SEBBENN, 2006). A exploração da diversidade genética na área florestal é por meio do melhoramento genético e biotecnologia, o sucesso de um programa de melhoramento depende da diversidade genética existente nas populações base, para possibilitar a manipulação, obtenção de genótipos superiores, combinação de características desejáveis e a manutenção da variabilidade. O manejo dessa variabilidade em cada ciclo torna-se crucial quando se busca resistência a estresses bióticos e abióticos, a diversificação de genes e o aumento da variabilidade genética para manter futuras gerações.

A aplicação de técnicas biotecnológicas, como marcadores moleculares, tem permitido avanços, principalmente para seleção de genitores geneticamente divergentes, com grande potencial para maximizar e acelerar os ciclos de seleção do eucalipto (MURO-ABAD, 2003). O uso da distância genética para a seleção de indivíduos em cruzamentos está embasado na capacidade de combinação entre dois parentais contrastantes que propiciaria um híbrido superior, genes ou complexos gênicos em novas combinações gênicas favoráveis (FERREIRA; GRATTAPAGLIA, 1998). As informações moleculares de diversidade e distância genética podem auxiliar o melhorista no direcionamento do enriquecimento da base genética e na seleção dos genitores de populações bases ao estabelecer programas de melhoramento (RESENDE et al., 2000).

A seleção de genótipos com alta produtividade é o principal objetivo do melhoramento, entretanto, a interação genótipo x ambiente (GxA), quando existente, dificulta a tomada de decisão. Para se amenizar a influência dessa interação, tem sido recomendado o uso de genótipos com ampla adaptabilidade e boa estabilidade (BARROS et al., 2010). No melhoramento de espécies perenes, a estabilidade produtiva ao longo do tempo é tão importante quanto à estabilidade entre locais, devido ao longo ciclo e variações climáticas entre os anos (RESENDE, 2007a; FERRÃO et al., 2008). A média harmônica da performance relativa dos valores genéticos preditos (MHPRVG) foi proposta por Resende (2007a), como critério para seleção de plantas de maior estabilidade e adaptabilidade produtiva, o qual classifica os efeitos de genótipos como aleatórios e, portanto, fornece estabilidade e adaptabilidade genotípica e não fenotípica. Esse método ordena os genótipos simultaneamente por seus valores genéticos e estabilidade, utilizando o BLUP sob médias harmônicas dos valores genotípicos (MHVG).

Com o intuito de explorar a variabilidade genética existente entre e dentro de procedências e progênies da população estudada, os objetivos deste estudo foram:

- A. i) estimar parâmetros genéticos de caracteres quantitativos de crescimento; ii) investigar a associação genética e fenotípica entre os caracteres de crescimento e em diferentes idades, utilizando medidas de correções.
- B. i) conhecer a estrutura genética da população de melhoramento, ou seja, de como está distribuída a variação genética entre e dentro de procedências e progênies; ii) estimar parâmetros do sistema de reprodução no teste de progênies, como taxas de autofecundação (ou cruzamento), taxa de cruzamento entre parentes e biparentais, taxa de cruzamentos correlacionados e tamanho efetivo da vizinhança de polinização.
- C. Determinar a origem australiana das populações de melhoramento de *Eucalyptus grandis* dos institutos de pesquisas e empresas florestais, e entender como o material "reintroduzido" difere do material original em diversidade genética molecular e adaptabilidade.

2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 Gênero *Eucalyptus*

A primeira classificação botânica abrangente dos eucaliptos foi publicada em 1934 por WF Blakely, dos jardins botânicos em Sydney. Foi relatado 606 espécies e subespécies baseado em pesquisas anteriores do JH Donzela, um ex-diretor dos Jardins que correspondiam com Ferdinand von Mueller, o grande pioneiro botânico que trabalhava no Royal Botanic Gardens Melbourne. A classificação de Blakely permaneceu como a bíblia para taxonomistas de eucalipto durante 37 anos, quando uma nova classificação mais informal foi publicada por LD Pryor, da Universidade Nacional Australiana e LAS Johnson do Jardim Botânico Real de Sydney (BROOKER et al., 2002).

O gênero *Eucalyptus* foi dividido em vários subgrupos chamados subgêneros e o número destes variou de sete até cerca de doze de acordo com o descritor e a data. Um dos subgêneros foi o *Corymbia*, conhecido como o subgênero bloodwoods. Johnson em 1995 com a colaboração de KD Colina criaram um novo marco na taxonomia do *Eucalyptus*, com a publicação de um novo gênero chamado *Corymbia*. Este novo gênero compreendia os ghost gums (subgênero *Blakella*) and bloodwoods (subgênero *Corymbia*) (HILL; JOHNSON, 1995; <http://anpsa.org.au/APOL19/sep00-3.html>).

Os bloodwoods são os mais primitivos dos grandes grupos, possuem muitas das características que mostram serem os precursores da floresta tropical do gênero. Uma espécie que destaca ser a mais primitiva é o *Eucalyptus curtisii* do sudeste de Queensland, com suas folhas opostas dorsiventrais, inflorescências terminais, sépalas distintas, e sementes em forma de agulha (BROOKER et al., 2002).

Os eucaliptos vêm em uma grande variedade de formas e tamanho, desde árvores altas como pequenos arbustos. Os eucaliptos são uma parte dominante da flora australiana, variam em toda a região, sendo completamente ausente das áreas alpinas elevadas e no interior árido do continente. O termo "árvore de goma" é derivado do hábito de algumas espécies de eucalipto gerar uma substância pegajosa no tronco. Não significa uma característica geral, mas "árvore de goma" tornou-se um termo genérico comum para a maioria dos eucaliptos nos países de origem (<http://anpsa.org.au/eucalypt.html>).

O gênero *Eucalyptus* contém em média novecentas denominações, relatadas em espécies, subespécies, variedades e híbridos, nos últimos anos. O gênero ocorre naturalmente na Austrália, com exceção, apenas de seis espécies que ocorrem na Indonésia e Papua Nova Guiné, entre latitudes de 13° a 43°, altitudes que vão do nível do mar até 4.000m, e em regiões sem déficit hídrico e até de 300 mm de chuva (FAO, 2000). Este gênero pertence à família Myrtaceae, subfamília Leptospermoideae, e o subgênero *Symphyomyrtus* é o grupo que apresenta maior parte das espécies cultivadas no mundo, apresentando nove seções, das quais três contém praticamente todas as espécies mais cultivadas: Seção Transversaria/Latoangulata (*E. grandis*; *E. saligna*, *E. urophylla*); Seção Exsertaria (*E. camaldulensis*, *E. exserta*, *E. tereticornis*) e Seção Maidenaria (*E. globulus*, *E. viminalis* e *E. nitens*) (PRYOR, 1976). No Brasil as espécies mais utilizadas em programas de melhoramento genético são *E. grandis* e *E. urophylla*, respectivamente o híbrido entre elas, pois apresentam ampla adaptação as diferentes condições edafoclimáticas do país (BERTOLUCCI et al., 1993).

É difícil determinar com segurança a data da introdução do eucalipto no Brasil. Os relatos na literatura, é que as primeiras mudas de eucalipto que chegaram ao Brasil foram plantadas no Rio Grande do Sul em 1868 por Frederico de Albuquerque, com as espécies *E. globulus*, *E. amygdalina* e *E. polyanthemo*. No mesmo ano também foram plantados alguns exemplares na Quinta da Boa Vista (Museu Nacional) no Rio de Janeiro (ASSIS, 1996). Edmundo Navarro de Andrade em seu livro O Eucalipto, relata que a introdução do gênero pode ter ocorrido 40 anos antes da data mencionada acima, em 1825 por Freire Alemão, essas árvores constavam no catálogo das plantas cultivadas no Jardim Botânico. A introdução do gênero com valor econômico para o país se deve à Companhia Paulista de Estradas de Ferro, e ao trabalho do grande silvicultor Edmundo Navarro de Andrade. Entre os anos de 1905 a 1915, Edmundo realizou a introdução e avaliação de 144

espécies de *Eucalyptus* oriundas da Austrália e região visando à identificação das espécies mais promissoras (ANDRADE, 1991).

Os diversos usos como produção de madeira para celulose, carvão, serraria e produção de óleos essenciais, explicam a sua grande dispersão antrópica (RAMALHO, 1995). Algumas espécies são de grande plasticidade genotípica e dispersão mundial, crescendo satisfatoriamente em grande amplitude edafoclimática, extrapolando as regiões de origem (ELDRIDGE, 1975). No entanto, as espécies apresentam diferenças fundamentais quanto às respostas aos estímulos de cada ambiente. Portanto, a avaliação de espécies e procedências é essencial para se iniciar um programa de melhoramento e é imprescindível a realização de ensaios para avaliação da sua capacidade de adaptação em cada local. A área plantada com árvores no Brasil atingiu 7,74 milhões de hectares em 2014. Os plantios de árvores de eucalipto representaram 5,5 milhões desse total. O Brasil, apesar de deter uma pequena parte da área de plantios de árvores do mundo, contribui anualmente com 17% de toda a madeira colhida, em decorrência da alta produtividade, sendo o quarto maior produtor mundial de celulose e o nono maior produtor de papel (IBA, 2015). O Brasil possui condições favoráveis de terras e clima para plantações florestais competitivas, e isto será determinante para atrair investimentos. A elevada produtividade do setor florestal é em função do manejo realizado nas florestas e a conservação e melhoramento genético das populações do gênero *Eucalyptus*.

2.2 *Eucalyptus grandis* (Rose Gum, Flooded Gum, Scrub Gum)

O nome específico *grandis* reflete ao tamanho da árvore, que pode atingir 75 m de altura, *Flooded Gum* refere-se a sua ocorrência em locais muito húmidos, mas o nome mais popular é Rose Gum (MESKIMEN et al., 1990).

A espécie *Eucalyptus grandis* é nativa da costa leste australiana, originária dos estados de Queensland (leste e sudeste) e New South Wales, com altitudes que variam a partir do nível do mar e podem chegar até 1.100 m no norte tropical (26° à 33° latitude sul e 13° latitude sul - Atherton Tablelands) (MCMAHON et al., 2010). O clima na área nativa australiana do *Eucalyptus grandis* é subtropical úmido, com temperatura média mínima durante o mês mais frio, que varia de 2 a 10°C e média máxima próxima a 29°C durante o mês mais quente. A precipitação média varia entre 1.020 a 1.780 mm; concentrada no verão, mas a precipitação mensal durante a estação seca é de pelo menos 20 mm.

Ocorrendo em solos aluviais ou de origem vulcânica nos vales e planícies ao longo da costa leste australiana, estendendo-se até o limite de Queensland (Nova Gales do Sul). Existem outras duas populações que se estendem ao planalto de Atherton que cresce em solos profundos e drenados (BOLAND et al., 1984) (Figura 1).

É a primeira espécie de eucalipto com genoma “genotipado”, amplamente utilizada em hibridizações com outras espécies, é um dos eucaliptos comerciais mais importantes, com áreas tropicais e subtropicais em quatro continentes. No Brasil o *E. grandis* é a espécie mais cultivada, devido às suas características silviculturais, propriedades tecnológicas da madeira, importância econômica e a aplicabilidade da madeira para diversos fins, aliada à grande variabilidade genética. Essa espécie tem se destacado dentro do gênero, como a melhor em desenvolvimento nos plantios comerciais para as regiões subtropicais (KAGEYAMA, 1980; MORAES, 1987). Assis (1996) cita que o *E. grandis* não tem um índice de resistência a seca, sendo que, precipitações médias anuais de 900 mm são geralmente adequadas, quando ocorre uma boa distribuição anual dessa precipitação, e não tolera geadas fortes limitando o seu plantio em áreas com altas altitudes. A domesticação e o melhoramento genético do *E. grandis* no Brasil teve início na década de 70 com a introdução de sementes. Desde então, foram selecionados diversos materiais, podendo ser destacados os híbridos. As primeiras referências em altitude e longitude são das importações realizadas pelas empresas florestais (KAGEYAMA, 1980).

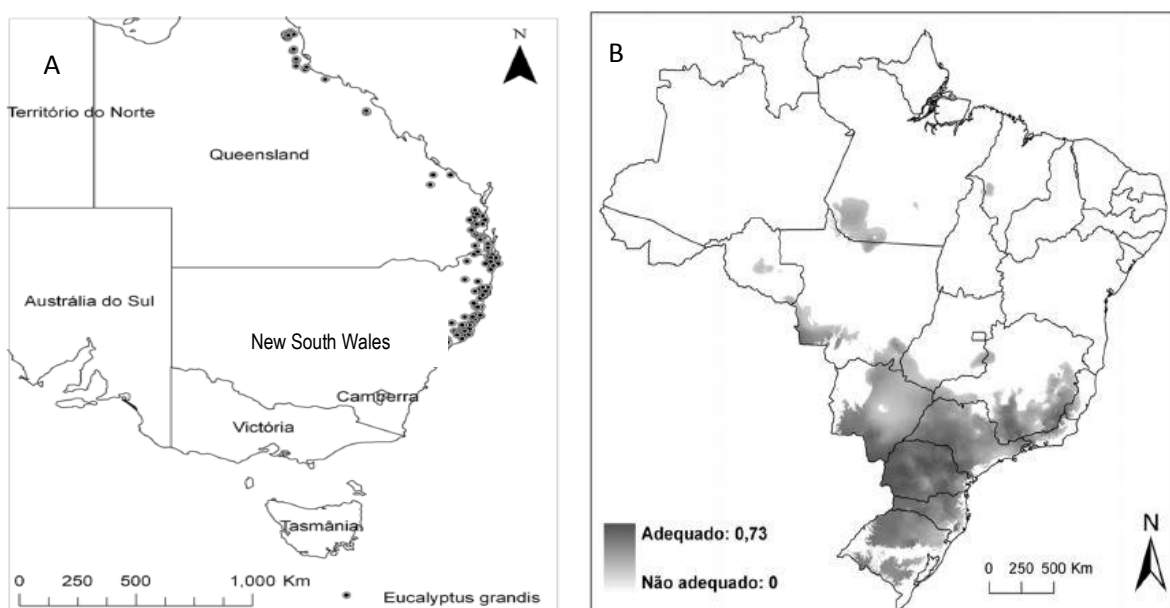


Figura 1 - A: Área de ocorrência de *Eucalyptus grandis* na Austrália, B: Área adequada de distribuição no Brasil para o clima atual (Fonte: Garcia et al., 2014).

2.3 Variabilidade genética

Para haver sucesso no melhoramento de uma espécie é fundamental a presença de variabilidade genética, lembrando ainda, que fatores como: método de seleção, correlações genéticas e fenotípicas entre caracteres, o tipo de ação gênica envolvida e a precisão experimental, influenciam neste processo, incluindo causas naturais, mutações seguidas de recombinações, hibridação interespecífica e poliploidia (PAIVA et al., 2002).

A variabilidade genética em florestas pode ser subdividida basicamente em: entre espécies dentro de gêneros; entre procedências dentro de espécies e entre árvores dentro de uma procedência (variação individual). A manutenção da variabilidade em florestas, é de extrema importância na manutenção da base genética para o futuro do programa de melhoramento, quando então essa variabilidade natural existente tiver sido explorada, ou em condições especiais quando determinadas características devem ser transferidas de uma espécie/procedência para outra (IPEF, 2016). O melhoramento de plantas tenta explorar a variabilidade genética existente dentro de cada espécie, mas tem apresentado limitações por causa do rápido aparecimento de patógenos e seus mutantes. Recursos genéticos adicionais têm sido requeridos para preencher as necessidades de geração de variabilidade, imprescindível no combate a doenças (UNIVERSIDADE, 2000).

A seleção de genitores e a caracterização da variabilidade genética existente são importantes para o incremento de eficiência em programas de melhoramento, pois uma das principais necessidades do melhorista é a identificação de plantas que possuam genes superiores em uma progênie segregante. O processo genético mediante à seleção em populações segregantes é diretamente proporcional à variabilidade genética disponível e à frequência de genótipos superiores existentes nas populações (BARBOSA-NETO; BERED, 1998). O limite para a seleção é o esgotamento da variabilidade genética (PEREIRA; VENCOSKY, 1988).

Para diversidade genética, Weir e Basten (1990) citam que a frequência de heterozigotos é um importante indicador da diversidade genética, pois cada heterozigoto detém alelos diferentes e, portanto, representa melhor a variação existente. No entanto, a heterozigosidade esperada ou diversidade gênica conforme a metodologia de Nei (1973), é uma medida mais apropriada por apresentar a variação tanto em populações de espécies autógamas como alógamas.

2.4 Biologia floral e sistema de reprodução

Esse gênero possui flores hermafroditas com órgãos masculinos e femininos na mesma flor, agrupadas em forma de inflorescência, onde ocorrem, tanto a fecundação cruzada como a autofecundação (PRYOR, 1976).

As flores têm como principais vetores de polinização os insetos, sobretudo hymenópteros, dípteros, lepidópteros, coleópteros e hemípteros. Nas áreas de ocorrência natural, pequenos marsupiais e alguns pássaros também são polinizadores importantes (ELDRIDGE et al., 1993).

O cruzamento entre diferentes flores é definido como alogamia, sendo que, se envolver flores de diferentes plantas, é classificado como xenogamia, e entre diferentes flores das mesmas plantas por geitonogamia. A fecundação entre órgãos masculinos e femininos da mesma flor é definida como autogamia (FINKELDEY, 2005).

A conservação e o melhoramento genético de uma espécie requerem o conhecimento de seu sistema de reprodução, variabilidade e estrutura genética (GIUDICE NETO et al., 2004). O sistema de reprodução refere-se como um indivíduo recombina sua variabilidade genética a cada geração para formar sua descendência. Seu conhecimento é de fundamental importância para a manipulação de populações em programas de conservação e melhoramento genético, pois determina o parentesco e a endogamia na geração descendente (SEBBENN, 2003).

Os níveis de cruzamento dependem das características genéticas das plantas, que possibilitam ou impedem a autofecundação e de fatores ecológicos (variações climáticas, causando alterações no comportamento dos polinizadores, ou variação na fase reprodutiva das flores masculinas e femininas) (SEBBENN, 2006).

O sistema de reprodução pode apresentar grande variação entre espécies, dentro de populações de uma espécie, entre diferentes eventos reprodutivos, entre plantas de uma população e entre flores de uma planta devido ao seu controle estar sob influência genética e ambiental (SEBBENN, 2006). O estudo do sistema de reprodução permite estimar a taxa de cruzamento entre indivíduos e determinar a transmissão dos genes de uma geração para outra (BROWN, 1990). A importância do conhecimento de como recombina os genes a cada evento reprodutivo e formam descendentes, auxilia na escolha de estratégias mais eficientes de seleção e conservação, baseadas no conhecimento da coancestria média entre plantas dentro de progênes de polinização aberta (MORI et al., 2013).

Em plantas hermafroditas o sistema de reprodução pode combinar autofecundações com cruzamentos, os mesmos podem ocorrer aleatória ou sistemática (cruzamentos correlacionados), gerando diferentes graus de parentescos como irmãos de autofecundação, irmãos completos, meios irmãos e cruzamentos (SQUILLACE, 1974; RITLAND, 1989).

2.5 Estabilidade e adaptabilidade

Várias definições de estabilidade fenotípica têm sido encontradas na literatura. O termo homeostase, em que a estabilidade fenotípica refere-se ao fenômeno pelo qual um dado genótipo é capaz de manter constante sua expressão fenotípica diante das influências ambientais variáveis. A homeostase é a capacidade da planta em adaptar as suas funções fisiológicas às mudanças dos ambientes onde cresce de forma a ser menos afetada por elas. Um genótipo ou caráter é homeostático se tem resposta estável, ou seja, expressão fenotípica pouco variável de um ambiente para outro, o que corresponde a uma resposta relativamente constante em diferentes ambientes, o que para os melhoristas corresponde à chamada estabilidade biológica (DUARTE, 1988).

O termo adaptabilidade corresponde à capacidade de genótipos assimilarem vantajosamente o estímulo ambiental, ao passo que a estabilidade indica a capacidade dos mesmos mostrarem um comportamento previsível de acordo com o ambiente (LIN; BINNS, 1988). A adaptabilidade está associada à plasticidade fenotípica de um genótipo. Esta plasticidade fenotípica é a forma com que a expressão fenotípica de um dado caráter é alterada por diferentes ambientes. Um genótipo ou um determinado caráter avaliado varia a sua resposta fenotípica para ajustar-se às variações ambientais. Esse é um mecanismo adaptativo importante para as populações de plantas (MORAIS, 2005).

O ideal é que um genótipo apresente adaptabilidade geral e previsibilidade alta, capazes de responder ao estímulo de ambiente e de ser estável, mantendo bom desempenho quando as condições ambientais forem desfavoráveis à cultura. Assim, o estudo da adaptabilidade e estabilidade das cultivares tem grande importância em qualquer programa de melhoramento vegetal (COSTA et al., 1999).

Segundo Resende et al. (2001) existem duas estratégias de melhoramento que podem ser empregadas: a utilização de genótipos específicos para cada ambiente, e a utilização de genótipos com alta estabilidade fenotípica. Para espécies

florestais, as estratégias a serem adotadas devem ser feitas de maneira mais correta e científica possível, devido aos longos ciclos reprodutivos, ao alto custo das operações de melhoramento e devido as diferentes áreas onde são plantadas.

O desempenho relativo dos genótipos entre os diferentes ambientes é comum na maioria das espécies. A presença e magnitude da interação GxA pode ter impacto sobre a predição do valor genético e, portanto, no ganho de seleção (ALLARD; BRADSHAW, 1964). Se o desempenho relativo dos genótipos está fortemente correlacionado com os ambientes, esses genótipos podem ser selecionados para ampla adaptação. Além disso, a informação genética sobre o desempenho em um ambiente pode ser utilizada para melhorar a precisão da previsão do valor genético em outro ambiente. Se os genótipos apresentam respostas diferentes à variação ambiental, e a variação ambiental é previsível, então os ganhos maiores podem ser alcançados por meio da seleção de genótipos para ambientes específicos (PIEPHO; MOHRING, 2005). Quando a variação ambiental é imprevisível, o ganho será comprometido pela presença da GxA e reduzirá a precisão da previsão do valor genético para locais específicos. Até agora, o quadro comum para modelagem da GxA é incluir um termo no modelo misto para a interação entre os efeitos genéticos e efeitos ambientais (SMITH et al., 2005).

2.6 Análise conjunta de experimentos

O perfeito conhecimento da interação genótipos x anos x ambientes é de extrema importância nos programas de melhoramento. É com base nele que se torna possível a seleção de genótipos com adaptação ampla ou específica, a escolha de locais de seleção e a determinação do número ideal de ambientes e de genótipos a serem avaliados durante a seleção (FOX et al., 1997).

Assim, inferências e ordenamento sobre os valores genotípicos de tais genótipos são necessários. A instabilidade climática e a heterogeneidade dos solos são maiores nas condições tropicais. Esta condição exige que os genótipos recomendados a plantios em larga escala devam aliar produtividade e maior estabilidade. Portanto, o critério MHVG (média harmônica dos valores genotípicos) atende exatamente essas duas premissas que o genótipo deve apresentar a estabilidade e a produtividade, simultaneamente. Como a MHVG penaliza a instabilidade, quando genótipos são avaliados em diversos locais, o resultado é que a nova média obtida é ajustada por essa penalização. Dessa forma, quanto menor o desvio-padrão do desempenho genotípico a partir de locais/anos, maior será a média

harmônica de seus valores genotípicos, o que garante maior precisão e acurácia no ordenamento dos genótipos dentro e dentre locais/anos (RESENDE, 2007a).

De acordo com Resende (2002), a interpretação de medidas ao longo do tempo é fundamental para a caracterização do desempenho de rendimento, principalmente espécies de plantas perenes que têm um ciclo de reprodução longo e expressão diferenciada de traços ao longo do tempo. Atenderam também ao critério de Cruz et al. (1989), quando afirmam que o genótipo de comportamento ideal deve possuir elevada média de produtividade e baixa sensibilidade às mudanças de ambiente. Scapim et al. (2000) também ressaltaram que a maior estabilidade está associada, obrigatoriamente, à maior produtividade.

Adaptabilidade é a capacidade de respostas do genótipo de forma vantajosa à melhoria do ambiente (MARIOTTI et al., 1976), portanto, essa é uma característica, de grande valor e procurada pelos melhoristas. Para identificar essa característica, é necessário utilizar métodos apropriados e, dentre os existentes, está a performance relativa dos valores genotípicos (PRVG) que capitaliza a capacidade de resposta de cada genótipo à melhoria do ambiente. Os resultados para PRVG não diferem em progênes selecionadas da análise MHVG, apenas no ordenamento das mesmas. Quando comparada com as análises individuais, existe diferença na seleção das progênes.

O interesse do melhorista é o genótipo e não o fenótipo, a quantificação do valor genotípico frente ao ambiental torna-se útil para antever o sucesso ou não do programa de melhoramento. O valor genotípico é composto basicamente por três componentes: variâncias aditiva, dominante e epistática. A importância de cada uma delas dependerá do objetivo e da estratégia de seleção a ser utilizada no programa (CRUZ; CARNEIRO, 2006).

2.7 Modelos Mistos

A metodologia dos modelos mistos foi proposta por Henderson (1949) para ser utilizada na avaliação genética de bovinos, e foi apresentada pela primeira vez em 1973 (Henderson, 1973), passando a ser utilizada na prática a partir da década de 80, devido aos avanços tecnológicos computacionais que permitiram seu uso, conforme descrito por Resende (2002).

Resende (2007a) enumera uma série de motivos pelos quais não se deve utilizar o método de quadrados mínimos para a análise de dados no melhoramento de espécies perenes, como:

- Presença simultânea de efeitos fixos e aleatórios no mesmo modelo;
- Desbalanceamento provocado por morte de plantas;
- Possibilidade de se obter estimativas negativas de variâncias;
- Medições repetidas em um mesmo indivíduo durante vários anos ou épocas. Isso faz com que estas medições sejam correlacionadas ao longo do tempo, o que fere a independência e homogeneidade dos erros, pressuposições básicas para efetuar a ANOVA.

Nos modelos mistos a análise da parte aleatória consiste na predição dos efeitos aleatórios, na presença de efeitos fixos. A análise da parte fixa consiste de estimação e testes de hipóteses sobre funções estimáveis dos efeitos fixos. Em geral, tanto a predição dos efeitos aleatórios quanto estimação dos efeitos fixos depende da estimação dos componentes de variância (PERRI; IEMMA, 1999). De acordo com Resende (2005), o procedimento ótimo de estimação de componentes de variância é o REML (máxima verossimilhança restrita) e o procedimento ótimo de predição de valores genéticos é o obtido pelo BLUP (melhor preditor linear não-viesado). As principais vantagens práticas do REML/BLUP são: permite comparar indivíduos ou variedades por meio do tempo (gerações, anos) e espaço (locais, blocos); simultânea correção para os efeitos ambientais, estimação de componentes de variância e predição de valores genéticos; lida com estruturas complexas de dados (medidas repetidas, diferentes anos, locais e delineamentos); pode ser aplicado a dados desbalanceados e a delineamentos não ortogonais (RESENDE, 2002).

Vale ressaltar que a aplicação de modelos mistos no melhoramento de plantas tem dado ênfase a estimação de componentes de variância e a identificação apropriada do erro experimental para testar a hipótese dos efeitos fixos (BALZARINI, 2001).

O teste da razão de verossimilhança (LRT) é o mais adequado para a análise de dados desbalanceados no lugar do teste F empregado no método da análise de variância (RESENDE, 2007b). A deviance é uma estatística derivada da razão entre as verossimilhanças do modelo completo, ou modelo saturado, em relação ao modelo sem o efeito que se deseja testar, ou modelo reduzido (NELDER; WEDDERBURN, 1972). A deviance equivale a uma constante menos duas vezes o máximo da função de verossimilhança.

2.8 Coeficiente de repetibilidade

O coeficiente de repetibilidade visa determinar o número de medições necessárias em um indivíduo ao longo de vários anos, para predizer o seu valor real com certo grau de confiabilidade. Tal estimativa é possível de ser obtida quando as medições são realizadas repetidas vezes em um mesmo indivíduo (RESENDE, 2002; CRUZ et al., 2004). Segundo Vencovsky (1973), o coeficiente de repetibilidade é utilizado em plantas perenes, no estudo de características que se expressam mais de uma vez no decorrer da sua vida. Baseia-se na tomada de mais de uma observação fenotípica de cada indivíduo, sem utilizarem progênies, com a finalidade de medir a capacidade que eles têm de repetir a expressão do caráter. No melhoramento de plantas perenes, o estudo de repetibilidade é imprescindível, pois representa o máximo valor que a herdabilidade de um caráter, no sentido amplo, pode atingir.

Um aspecto importante da repetibilidade é a capacidade de expressar a variância média de um determinado número de medidas correspondente às variações genotípicas e aquelas proporcionadas às alterações dos efeitos permanentes do ambiente, como proporção da variância fenotípica total. Dessa maneira, o ganho em precisão do valor fenotípico de um caráter, pode ser relacionado com a repetibilidade e com o número de medições múltiplas (FALCONER; MACKAY, 1996).

O coeficiente de repetibilidade das características de interesse permite avaliar o dispêndio de tempo e mão de obra, necessários para que a seleção de indivíduos geneticamente superiores seja feita com a acurácia desejada pelo pesquisador. Valores altos da estimativa do coeficiente de repetibilidade do caráter avaliado indicam que é possível predizer o valor real dos indivíduos com um número relativamente pequeno de medições (CORNACCHIA et al., 1995); isto indica que, pouco ganho em acurácia haverá com o aumento do número de medidas repetidas (FALCONER, 1987). No entanto, quando a repetibilidade é baixa, grande número de repetições será necessário para que se alcance um valor de determinação satisfatório. O conhecimento do coeficiente de repetibilidade permite, portanto, que a fase de avaliação seja executada com eficiência.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Caracteres quantitativos

3.1.1 População de estudo

O teste de procedências e progênies de *Eucalyptus grandis* foi implantado em julho de 2009 na Estação Experimental de Ciências Florestais – ESALQ/USP, no município de Anhembi, estado de São Paulo, totalizando 153 progênies de polinização aberta, oriundas de 10 procedências (diferentes instituições), equivalente a uma média de 15 progênies por procedência. Essas progênies são oriundas da rede experimental Populações Núcleo (PCPN) do Instituto de Pesquisas e Estudos Florestais - IPEF. O delineamento experimental utilizado foi o de blocos casualizados com quatro repetições e seis plantas por parcela na forma linear, no espaçamento de 3 x 2 metros com bordadura dupla. A mensuração dos caracteres quantitativos diâmetro à altura do peito (DAP), altura total das árvores (ALT), volume e sobrevivência (SOB) ocorreram aos 12, 24, 36, 48 e 60 meses. O volume (VOL) foi estimado com base na expressão:

$$v = \pi(DAP/200)^2 h / F_f$$

em que: h altura e F_f o fator de forma (0,5).

A região sudeste onde está localizado o município de Anhembi, SP, entre as coordenadas geográficas: '22°28'S latitude e '48°07'W longitude, com altitude média de 472 m. De acordo com a classificação de Köppen Anhembi apresenta clima tipo Aw, tropical chuvoso com inverno seco e mês mais frio com temperatura média superior a 18°C (ALVARES et al., 2013). O experimento foi instalado em solo tipo Neossolo Quartzarênico com textura média (EMBRAPA, 2013).

3.2 Análise Estatística

3.2.1 Análises de variância individual por ano de avaliação

As análises de variância foram conduzidas em nível de plantas individuais para cada caráter. As variáveis quantitativas foram analisadas pela metodologia do modelo linear misto (aditivo univariado) - REML/BLUP, os parâmetros genéticos foram estimados via REML, e os valores genotípicos ajustados de progênes, os valores genéticos aditivos e genotípicos individuais foram estimados pelo procedimento BLUP, por meio do *software Selegen-Reml/Blup* (Resende, 2002), aplicado aos testes de progênes de polinização aberta (assumindo progênes de meios-irmãos), delineamento blocos ao acaso, várias plantas por parcela, em um local e uma única população, utilizando o “modelo 93”, seguindo o procedimento proposto por Resende (2002 e 2007b):

$$\mathbf{y} = \mathbf{Xr} + \mathbf{Za} + \mathbf{Wp} + \mathbf{e},$$

em que: $\mathbf{y}$ é o vetor de dados, $\mathbf{r}$ é o vetor dos efeitos de repetição (assumidos como fixos) somados à média geral, $\mathbf{a}$ é o vetor dos efeitos genéticos aditivos individuais (assumidos como aleatórios), $\mathbf{p}$ é o vetor dos efeitos de parcela (aleatórios), e $\mathbf{e}$ o vetor de erros ou resíduos (aleatórios). As letras maiúsculas representam as matrizes de incidência para os referidos efeitos.

Os componentes de variância estimados foram:

a) Variância genética aditiva ($\hat{\sigma}_a^2$);

$$\hat{\sigma}_a^2 = [\hat{\mathbf{a}}' \mathbf{A}^{-1} \hat{\mathbf{a}} + \hat{\sigma}_e^2 \text{tr} (\mathbf{A}^{-1} \mathbf{C}^{22})] / q$$

b) Variância ambiental entre parcelas ($\hat{\sigma}_c^2$);

$$\hat{\sigma}_c^2 = [\hat{\mathbf{c}}' \hat{\mathbf{c}} + \hat{\sigma}_e^2 \text{tr} \mathbf{C}^{33}] / s_1$$

c) Variância residual (ambiental + não aditiva) ($\hat{\sigma}_e^2$);

$$\hat{\sigma}_e^2 = [\mathbf{y}' \mathbf{y} - \hat{\mathbf{r}}' \mathbf{X}' \mathbf{y} - \hat{\mathbf{a}}' \mathbf{Z}' \mathbf{y} - \hat{\mathbf{c}}' \mathbf{W}' \mathbf{y}] / [N - r(\mathbf{x})],$$

onde $\mathbf{C}^{22}$ e $\mathbf{C}^{33}$ vem da inversa de $\mathbf{C}$.

$\mathbf{C}$: matriz dos coeficientes das equações de modelo misto.

tr : operador traço matricial.

$r(\mathbf{x})$: posto da matriz $\mathbf{X}$.

N, q, s : números de dados, de indivíduos e de parcelas, respectivamente.

d) Variância fenotípica individual ($\hat{\sigma}_f^2$):

$$\hat{\sigma}_f^2 = \hat{\sigma}_a^2 + \hat{\sigma}_c^2 + \hat{\sigma}_e^2$$

e) Herdabilidade individual no sentido restrito, ou seja, dos efeitos aditivos ($\hat{h}_a^2$):

$$\hat{h}_a^2 = \frac{\hat{\sigma}_a^2}{\hat{\sigma}_f^2}$$

f) Herdabilidade da média de progênies, assumindo sobrevivência completa ($\hat{h}_m^2$):

$$\hat{h}_m^2 = \frac{(1/4).\hat{\sigma}_a^2}{(1/4).\hat{\sigma}_a^2 + \frac{\hat{\sigma}_c^2}{r} + \frac{(0,75.\hat{\sigma}_a^2 + \hat{\sigma}_e^2)}{n.r}}$$

g) Herdabilidade aditiva dentro de parcela ($\hat{h}_{ad}^2$):

$$\hat{h}_{ad}^2 = \frac{0,75.\hat{\sigma}_a^2}{0,75.\hat{\sigma}_a^2 + \hat{\sigma}_e^2}$$

h) Coeficiente de variação genética aditiva individual (evolvabilidade, HOULE, 1992) (CV_{gi}):

$$CV_{gi}(\%) = \frac{\sqrt{\hat{\sigma}_a^2}}{\hat{m}} . 100$$

i) Coeficiente de variação genotípica entre progênies (CV_{gp}):

$$CV_{gp}(\%) = \frac{\sqrt{0,25.\hat{\sigma}_a^2}}{\hat{m}} . 100$$

j) Coeficiente de variação experimental (CV_e):

$$CV_e(\%) = \frac{\sqrt{[(0,75.\hat{\sigma}_a^2 + \hat{\sigma}_e^2)/n] + \hat{\sigma}_c^2}}{\hat{m}} . 100; \text{ em que: n: número de plantas por parcela.}$$

k) Coeficiente de variação relativa (CV_r):

$$CV_r = \frac{CV_{gp}}{CV_e}$$

l) Acurácia da seleção de progênies, assumindo sobrevivência completa ($r_{\hat{a}a}$):

$$r_{\hat{a}a} = \sqrt{\hat{h}_m^2}$$

m) Coeficiente de determinação dos efeitos de parcela ($\hat{C}_{\text{parc}}^2$):

$$\hat{C}_{\text{parc}}^2 = \frac{\hat{\sigma}_c^2}{\hat{\sigma}_f^2}$$

3.2.2 Análise da MHPRVG dos cinco anos de avaliação - medidas repetidas

A análise REML/BLUP baseia-se na seguinte relação: quanto menor for o desvio-padrão do comportamento genotípico, maior será a média harmônica de seus valores genotípicos através dos ambientes. Desse modo, a seleção pelos maiores valores genotípicos da média harmônica (MHVG) implica simultaneamente seleção para produtividade e estabilidade. A adaptabilidade refere-se ao desempenho relativo dos valores genotípicos (PRVG). Nesse caso, os valores genotípicos são expressos como proporção da média geral de cada ambiente e, posteriormente, obtém-se o valor médio dessa proporção através dos ambientes. A seleção simultânea para produtividade, estabilidade e adaptabilidade, no contexto dos modelos mistos, é realizada pelo método da média harmônica da performance relativa dos valores genéticos preditos (MHPRVG), que permite selecionar simultaneamente pelos três atributos mencionados (RESENDE, 2004).

Dessa forma, o modelo estatístico utilizado foi:

$\mathbf{y} = \mathbf{Xm} + \mathbf{Za} + \mathbf{Wp} + \mathbf{Qi} + \mathbf{Ts} + \mathbf{e}$, vetores: $\mathbf{y}$ de dados; $\mathbf{m}$ dos efeitos das combinações medição-repetição (assumidos como fixos) somados à média geral; $\mathbf{a}$ dos efeitos genéticos aditivos individuais (assumidos como aleatórios); $\mathbf{p}$ de parcela (aleatórios); $\mathbf{i}$ da interação genótipos x medições (aleatórios); $\mathbf{s}$ dos efeitos permanentes (aleatórios); $\mathbf{e}$ de erros ou resíduos (aleatórios); $\mathbf{m}$ contempla todas as medições em todas as repetições e ajusta simultaneamente para os efeitos de repetições, medição e interação repetição x medição. As letras maiúsculas representam as matrizes de incidência para os referidos efeitos. Foi

aplicado o “modelo 62” ao teste de progênie de polinização aberta, assumindo progênies de meios-irmãos.

Assumindo que a interação do ambiente da parcela x medição (gbm) é desprezível e/ou pode ser reunido ao erro temporário, modelo: $y = \beta + g_p + g_t + p_p + e_p + e_t = \beta + g + gm + gb + e_p + e_t$, o qual é denominado modelo de repetibilidade + interação genótipos x medição (RESENDE, 2007b).

a) Variância da interação genótipo x ambiente ($\hat{\sigma}_i^2$);

b) Variância fenotípica da análise conjunta ($\hat{\sigma}_f^2$): $\hat{\sigma}_f^2 = \hat{\sigma}_a^2 + \hat{\sigma}_c^2 + \hat{\sigma}_i^2 + \hat{\sigma}_e^2$;

em que: $\hat{\sigma}_a^2$ (variância genética aditiva); $\hat{\sigma}_c^2$ (variância ambiental entre parcelas) e $\hat{\sigma}_e^2$ [variância residual (ambiental + não aditiva)] foram obtidas na análise conjunta.

c) Coeficiente de determinação dos efeitos da interação genótipos x medições ($\hat{C}_{gm}^2$):

$$\hat{C}_{gm}^2 = \frac{\hat{\sigma}_i^2}{\hat{\sigma}_f^2}$$

d) Correlação genotípica através das medições ($\hat{rg}_{med}^2$):

$$\hat{rg}_{med}^2 = \frac{\hat{\sigma}_a^2}{\hat{\sigma}_a^2 + 4\hat{\sigma}_i^2}$$

e) Coeficiente de determinação dos efeitos permanentes ($\hat{C}_{perm}^2$):

$$\hat{C}_{perm}^2 = \frac{\hat{\sigma}_{perm}^2}{\hat{\sigma}_f^2}$$

f) Repetibilidade individual (r):

$$\hat{r} = \frac{\hat{h}_i^2}{\hat{h}_i^2 + \frac{4\hat{C}_{ge}^2}{n}}$$

3.3 Análise por marcador genético molecular

3.3.1 Procedência brasileira de estudo - PCPN

Para avaliação do sistema de reprodução e identificação da diversidade genética existente, foram selecionadas 981 plantas com base no DAP, para análise de nove locos microssatélites, os indivíduos foram selecionados em três diferentes

estágios de crescimento: i) seleção dos 330 melhores indivíduos ou com maior taxa de crescimento com base na variável DAP; ii) seleção de 351 indivíduos com taxa de crescimento intermediária; iii) seleção de 300 indivíduos com taxa de crescimento inferior. Das 153 progênies do teste de procedências e progênies, foram amostradas 53 progênies sendo amostrado o máximo de 20 indivíduos por progênie e sete progênies por procedência (Tabela 1).

Tabela 1 - Descrição do material genético das dez procedências brasileiras de *Eucalyptus grandis*.

PROC	PROG	Nº IND	PROC	PROG	Nº IND
1	5	20	6	81	17
	6	20		82	18
	13	20		84	17
	14	20		86	6
	15	20		90	14
	-	-		91	16
	-	-		92	11
2	17	20	7	98	20
	24	19		100	12
	26	20		106	19
	27	19		107	19
	28	19		108	20
	-	-		111	20
3	31	19	8	112	20
	32	17		113	13
	33	20		119	14
	42	19		124	20
	45	20		125	20
4	50	20	9	130	20
	51	23		131	20
	53	20		135	20
	54	19		136	18
	65	20		138	19
5	67	18	10	144	19
	69	19		148	20
	73	20		152	20
	74	20		164	20
	79	20		165	18

*PROC: procedência, PROG: progênie, Nº IND: número de individuo selecionado por progênie

3.3.2 População australiana de estudo

Para realização do teste de determinação e isolamento por distância, foi extraído o DNA de 254 indivíduos, de 18 populações naturais de *E. grandis*, utilizando nove locos microssatélites (Tabela 2).

Tabela 2 - Descrição do material genético das 18 populações australianas de *Eucalyptus grandis*.

POP	Nº PROG	Nº IND	POP	Nº PROG	Nº IND
1	1	9	11	Bulk	27
2	1	11	12	Bulk	6
3 e 4	2	17	13	Bulk	7
5	4	19	14	1	2
6	2	31	15	1	10
7	5	16	16	1	9
8 e 10	22	34	17	1	8
9	27	38	18	1	10

*POP: população, Nº PROG: número de progênie por população, Nº IND: número de indivíduo por progênie

3.3.3 Extração de DNA e Ampliação do loco microssatélite

Para análise molecular, o DNA total foi extraído de folhas jovens (GRATTAPAGLIA; SEDEROFF, 1994), para amplificação por meio de reações da polimerase em cadeia (PCR) de regiões de microssatélites, foram utilizados nove *primers* SSR, todos os 981 indivíduos que constituem o teste de procedências e progênies do Brasil e 254 indivíduos totais das populações australianas de *E. grandis* (Tabela 3).

Tabela 3 - Características dos primers SSR empregados nas populações de *Eucalyptus grandis*.

Microsatelite	Repeat motif	Sequência Primer 5'- 3'	Temp. Anelamento (°C)	Tamanho (bp)	Linkage Group	Nº de acesso Genbank
EMBRA2	(AG)15	CgTgACACCAggACATTAC	56	121	11	BV682224
EMBRA3	(AG)19	gATCggATTggAggAgAC	56	123	8	BV682225
EMBRA28	(AG)25	CAAgACATgCATTTcGTAgt	56	178	6	BV682024
EMBRA11	(AG)4GG(AG)13	gCTTAgaAATTTgCCTAAACC	56	97	1	BV682010
EMBRA63	(AG)21	CATCTggAgATCgAggAA	58	201	2	BV682049
EMBRA12	(AG)22	AggATTTgTggggCAAgT	56	98	1	BV682011
EMBRA157	(GT)16	TgCCAgAATgTATCgTCC	56	150	8	BV682104
EMBRA204	(TC)25	CTCgTgTggTTATgTgAACT	56	147	9	BV682143
EMBRA333	(TC)7AG(TC)5	CTATTAgCCTgCAGTTgACC	56	218	n.s.	BV682202

3.3.4 Análise da diversidade genética

O cálculo da divergência genética para toda a população e individual por progênie foi caracterizada para o número médio de alelos por loco (A), heterozigosidade esperada em Equilíbrio de Hardy-Weinberg ($\hat{H}_e$) e heterozigosidade observada ($\hat{H}_o$). A riqueza alélica ($\hat{R}$) foi calculada utilizando-se rarefação, que é independente do tamanho amostral (EL MOUSSADIK; PETIT, 1996). Os níveis de endogamia dentro das amostras foram quantificados pelo índice de fixação ($\hat{F}$). A significância estatística dos valores de F foi testada por permutação de alelos entre indivíduos (1000), utilizando uma correção para Bonferroni (95%, $\alpha=0,05$), para evitar falsos positivos. Todas estas análises foram realizadas utilizando o programa FSTAT, versão 2.9.3.2. (GOUDET, 1995).

3.3.5 Análise do sistema de reprodução

O sistema de reprodução aos níveis de população e individual foi analisado de acordo com o modelo misto de reprodução (Ritland; Jain, 1981) e cruzamentos correlacionados (Ritland, 1989), utilizando o programa MLTR (RITLAND, 2002). As análises foram conduzidas utilizando o método de máxima verossimilhança (Algoritmo Expectation-Maximization) e estimadas em nível de população e por progênie. O modelo misto de reprodução assume que: cada reprodução representa um evento aleatório de um cruzamento ou uma autofecundação, com probabilidades iguais de t e s ($1-t$), respectivamente, o modelo de cruzamentos correlacionados assume que a parte originada de

cruzamentos foi gerada parte por cruzamentos aleatórios e parte por cruzamentos biparentais.

Os parâmetros estimados foram à taxa de cruzamento multiloco ($\hat{t}_m$), taxa de cruzamento uniloco ($\hat{t}_s$), taxa de cruzamento entre aparentados ($\hat{t}_m - \hat{t}_s$), a correlação de autofecundação ($\hat{r}_s$) e correlação multiloco de paternidade ($\hat{r}_{p(m)}$). O intervalo de confiança das estimativas foi obtido por 1.000 reamostragens *bootstraps*. As unidades de reamostragem foram às progênes na análise populacional e plantas dentro de progênes nas análises individuais por progênie. Estes parâmetros foram utilizados para estimar outros parâmetros demográficos e genéticos, como: número efetivo de árvores efetivamente polinizadoras ($\hat{N}_{ep} = 1 / \hat{r}_{p(m)}$) e o coeficiente médio de coancestria ($\hat{\Theta}$) entre plantas dentro de progênes, calculado pela seguinte expressão: $\hat{\Theta} = 0.125(1 + \hat{F}_p)[4\hat{s} + (\hat{t}_m + \hat{s}\hat{t}_m\hat{r}_s)(1 + \hat{r}_p)]$ (RITLAND, 1989). Desta coancestria e do índice de fixação, foi estimado o tamanho efetivo populacional médio dentro de progênie ($N_{e(v)}$):

$$\hat{N}_{e(v)} = \frac{0,5}{\left[\hat{\Theta}_{xy} \left(\frac{n-1}{n} \right) + \frac{1 + \hat{F}_o}{2n} \right]} \quad (\text{COCKERHAM, 1969}),$$

em que, n é o tamanho amostral.

O número de árvores matrizes para a coleta de sementes foi calculado assumindo que o objetivo é reter na amostra total o tamanho efetivo de referência de 150, $\hat{m} = N_{e(\text{referência})} / \hat{N}_{e(v)}$ (SEBBENN, 2003). É importante ressaltar que esta última estimativa é baseada em duas pressuposições: i) que as árvores matrizes não são parentes entre si; ii) que as árvores matrizes recebem pólen de diferentes conjuntos gênicos, ou seja, não existe sobreposição no conjunto de pólen entre as diferentes árvores.

3.3.6 Diferenciação genética entre populações

A diferenciação genética global entre as procedências brasileiras e entre as populações australianas foi quantificada utilizando a estatística G'_{st} padronizada, indicada para o caso de locos microssatélites, devido ao seu alto polimorfismo em termos de número de alelos por locos (HEDRICK, 2005):

$$\hat{G}_{st} = \frac{\hat{G}_{st}(1 + \hat{H}_s)}{1 - \hat{H}_s},$$

em que $\hat{G}_{st}$ é a diferenciação genética de Nei (1978) e $\hat{H}_s$ é a heterozigosidade esperada medias dentro das populações. A significância estatística de $\hat{G}_{st}$ foi estimada utilizando permutação Monte-Carlo, permutando indivíduos entre populações. Os índices $\hat{G}_{st}$ e $\hat{H}_s$ e as permutações foram realizadas utilizando o programa FSTAT (GOUDET, 1995).

3.3.7 Diferenças entre grupos

Para as diferenças entre a média de riqueza alélica ($\hat{R}$), heterozigosidade observada ($\hat{H}_o$), heterozigosidade esperada ($\hat{H}_s$), índice de fixação ($\hat{F}_{is}$) e diferenciação genética entre populações ($\hat{F}_{st}$) dentro dos grupos procedências brasileiras (B) e populações australianas (A) foi utilizado o programa FSTAT (GOUDET, 1995). Contudo, como a população australiana 14 apresentava apenas dois indivíduos, esta foi excluída da análise. A análise foi realizada utilizando o teste de um lado ($H1:G1 > G2$) assumindo como G1 o grupo com maiores valores para os índices e como grupo G2 os de menor valor. A significância estatística foi obtida permutando populações entre os grupos.

3.3.8 Isolamento por distância

Para verificar se existe associação entre a diferenciação genética ($\hat{F}_{st}/(1 - \hat{F}_{st})$) entre pares de populações australianas e o logaritmo natural da distância espacial linear (lnD) entre elas foi utilizado o teste de Mantel. A análise de isolamento por distância foi realizada utilizando o programa IBD, versão 1.52 (BOHONAK, 2002). A estatística $\hat{F}_{st}$ entre pares de populações foi estimada utilizando o programa FSTAT (GOUDET, 1995). Contudo, como a população australiana 14 apresentava apenas dois indivíduos, esta foi excluída da análise.

3.3.9 Teste de determinação

O teste de determinação foi realizado utilizando a abordagem bayesiana multilocus (RANNALA; MONTANHA, 1997) implementado pelo programa

GeneClass2 (PIRY et al., 2004). Baseado em Efron (1983), todos os indivíduos a partir dos dados de referência foram auto classificados para as populações amostradas utilizando a abordagem *leave-one-out* (auto atribuição). Houve uma população mais provável em qualquer referência definido, para que os indivíduos poderiam ser sempre atribuídos. No entanto, o conjunto de populações de referência pode não incluir a verdadeira população de origem para o grupo controle, resultando em uma atribuição de falso positivo. Portanto, foi necessária uma medida de confiança de que os indivíduos testados verdadeiramente pertenciam a uma dada população (CORNUET et al., 1999). Este foi desenvolvido por comparação do valor de probabilidade do teste individual, com a distribuição de probabilidade da população com base na frequência de alelos da população, gerados a partir de 10.000 amostragem é executado com substituição. Se a probabilidade de observar o teste individual foi fora da distribuição, então este identifica que o indivíduo não pertence a população. A população utilizada como referência foram as populações australianas e a de teste as procedências brasileiras (Tabela 4 e 5) (Figura 2).

Tabela 4 - População natural de *Eucalyptus grandis*, coletada em 18 regiões nos estados de Queensland e New South Wales, Austrália, para avaliar a origem das populações brasileiras.

População	Origem	Latitude	Longitude	Altitude
1	Coffs Harbour 2	-30°13'	153°02'	130
2	Near Coffs Harbour 3	-30°24'	153°00'	150
3 e 4	Coffs Harbour 4	-30°19'	152°58'	270
5	Nw Of Coffs Harbour 5	-30°06'	153°05'	290
6	Coffs Harbour 6	-30°08'	152°55'	430
7	Near Coffs Harbour 7	-30°12'	152°51'	550
8	Wedding Bells SF	-30°10'	153°07'	100
9	Copperlode	-16°58'	145°40'	425
10	SF Nsw 1	-30°10'	153°07'	100
11	Bellthorpe	-26°50'	152°40'	560
12	Yabba	-28°31'	152°32'	-
13	Woondum	-26°18'	152°49'	80
14	Gladstone SF163	-30°30'	152° 50'	-
15	Lower Bucca SF29	-30°10'	153° 40'	-
16	Newfoundland SF827	-29°56'	153° 90'	-
17	Orara East SF536	-30°13'	153° 40'	-
18	Orara West SF535	-30°19'	152° 58'	-

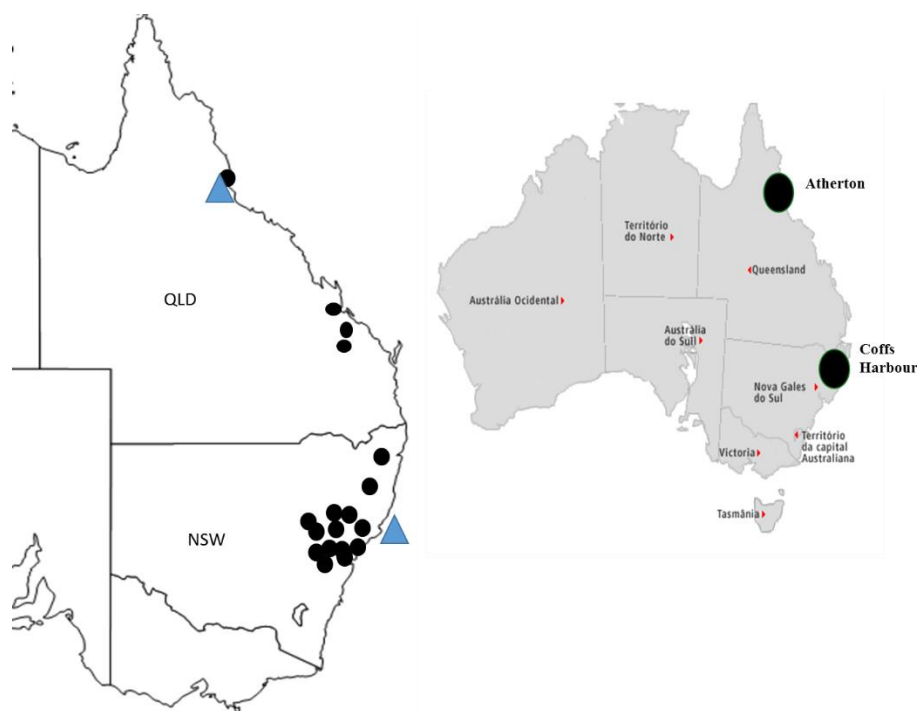


Figura 2 - Localização das populações naturais de *Eucalyptus grandis*

Tabela 5 - Procedência de *Eucalyptus grandis* coletada em dez regiões do Brasil.

Procedência	Número de progênies	Origem	Nível de Melhoramento
1	15	Coffs Harbour	Área de produção de sementes
2	15	Coffs Harbour	População base
3	15	QLD – Austrália	População base
4	21	Coffs Harbour	Pomar de sementes
5	13	QLD – Austrália	População base
6	17	Atherton	População base
7	15	Coffs Harbour	População base
8	15	Coffs Harbour	Pomar clonal de sementes
9	14	Coffs Harbour	Área de produção de sementes
10	25	Coffs Harbour	População base

3.3.10 Estrutura da população por agrupamento

Para construção de um dendrograma para o qual foi empregado o método de agrupamento UPGMA (*Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean* - Média aritmética não ponderada para agrupamento aos pares) (NEI, 1978). O conjunto original de dados foi calculado pelo método de reamostragem com 1000 bootstraps sobre os locos. Todos os cálculos foram obtidos com o software TFPGA (*Tools for Population Genetic Analyses*) versão 1.3 (Miller, 1997) utilizando a expansão de Taylor (LYNCH; MILLIGAN, 1994).

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 Componentes de variância e parâmetros genéticos

4.1.1 Análises individuais

Em todos os períodos de avaliação, os caracteres de produção apresentaram-se significativos a um grau de liberdade ($p < 0,01$) pelo teste LRT (6,64), indicando a existência de variabilidade genética a ser explorada pelo melhoramento genético, tanto entre como dentro de progênies. Avaliando aos 12 meses de idade, todos os efeitos e caracteres avaliados foram significativos, o genótipo foi significativo para todas as idades de mensuração, consequentemente, os respectivos componentes de variância são diferentes de zero. Os efeitos de parcelas foram significativos aos 12 meses para ALT, DAP, VOL e SOB, aos 24 meses para ALT e SOB; aos 36 meses para ALT e SOB, aos 48 meses para SOB e aos 60 meses para ALT, VOL e SOB. Segundo Resende (2002) a situação ideal no melhoramento genético de plantas é aquela em que o efeito de blocos e/ou parcela é significativo e o $\hat{C}_{\text{parc}}^2$ baixo, os resultados desse estudo apresentam significâncias dos efeitos de blocos associados aos baixos valores de $\hat{C}_{\text{parc}}^2$, indicando que o delineamento foi apropriado e a capacidade de teste precisa.

As progênies apresentaram aos cinco anos de idade, média de altura de 25,36 m, média de DAP de 13,39 cm e média de volume individual das árvores de 0,25 m³, o que corresponde a uma produtividade média entre progênies de 69,14 m³ha⁻¹ano⁻¹, considerando o valor de 83% de sobrevivência aos cinco anos de idade (Tabela 6, 7, 8 e 9).

Tabela 6 - Estimativa dos parâmetros genéticos para o caráter sobrevivência das plantas (SOB) em um teste de progênie de *Eucalyptus grandis* em diferentes idades.

SOB					
Parâmetros Genéticos	12 meses	24 meses	36 meses	48 meses	60 meses
$\hat{\sigma}_a^2$	0,0013	0,0023	0,0214	0,0214	0,0372
$\hat{\sigma}_c^2$	0,0014	0,0019	0,0026	0,0031	0,0040
$\hat{\sigma}_e^2$	0,0319	0,0523	0,0707	0,0667	0,0999
$\hat{\sigma}_f^2$	0,0347	0,0566	0,0947	0,0913	0,1411
$\hat{h}_a^2$	0,04±0,01	0,04±0,02	0,26±0,04	0,23±0,04	0,26±0,05
$\hat{h}_{aj}^2$	0,04	0,04	0,23	0,24	0,27
$\hat{C}_{parc}^2$	0,04	0,03	0,03	0,03	0,03
$\hat{h}_m^2$	0,16	0,17	0,55	0,56	0,59
$\hat{r}_{aa}$	0,41	0,42	0,74	0,75	0,77
$\hat{h}_{ad}^2$	0,03	0,03	0,18	0,19	0,22
$CV_{gi} \%$	3,82	5,12	16,35	16,28	23,27
$CV_{gp} \%$	1,91	2,56	8,17	8,14	11,63
$CV_e \%$	8,59	11,16	14,62	14,47	19,19
CV_r	0,22	0,23	0,56	0,56	0,61
Média	0,96	0,94	0,89	0,89	0,83
LRT (x ²)	1,98 ^{ns}	2,13 ^{ns}	42,57 ^{**}	43,37 ^{**}	53,39 ^{**}

$\hat{\sigma}_a^2$ = Variância genética aditiva; $\hat{\sigma}_c^2$ = Variância ambiental entre parcelas; $\hat{\sigma}_e^2$ = Variância residual (ambiental + não aditiva); $\hat{\sigma}_f^2$ = Variância fenotípica individual; $\hat{h}_a^2$ = herdabilidade individual no sentido restrito; $\hat{h}_{aj}^2$ = herdabilidade ajustável; $\hat{C}_{parc}^2$ = coeficiente de determinação dos efeitos de parcela; $\hat{h}_m^2$ = herdabilidade da média de progênie; $\hat{r}_{aa}$ = acurácia da seleção de progênie; $\hat{h}_{ad}^2$ = herdabilidade aditiva dentro de parcela; CV_{gi} = coeficiente de variação genética individual; CV_{gp} = coeficiente de variação genotípica entre progênie; CV_e = coeficiente de variação residual; CV_r = coeficiente de variação relativa.

As estimativas de herdabilidade são ferramentas de suma importância nos trabalhos de melhoramento, pois expressam a quantidade da variabilidade genética disponível numa população proporcionando o conhecimento da magnitude relativa das variações genéticas e ambientais (WRIGTH, 1976). As herdabilidades foram estimadas assumindo a existência de progênie de meios irmãos, a $\hat{h}_a^2$ é uma relação entre a $\hat{\sigma}_a^2$ e a $\hat{\sigma}_f^2$, se a $\hat{\sigma}_a^2$ estiver superestimada a $\hat{h}_a^2$ será maior do que a verdadeira. Berti et al. (2011) encontraram superestimativas variando de 40,4% a 64,3% em progênie de *E. cloeziana*. A

variância genética aditiva deve ser corrigida com base na expressão do coeficiente de parentesco ($\hat{r}_{xy}$) (SEBBENN, 2006).

Houve uma redução dos valores de herdabilidade individual para todos os caracteres avaliados dos 12 meses para 60 meses de mensuração, a redução foi de 0,88 a 0,30 para a variável ALT, 0,56 a 0,26 para DAP e de 0,58 a 0,22 para VOL, esses valores são considerados médio, conforme interpretação proposta por Resende (1995) que considera herdabilidades de 0,01 a 0,15 como baixas; de 0,15 a 0,50 são medianas; e acima de 0,50 altas (Tabelas 7, 8 e 9).

As herdabilidades individuais apresentaram diferença significativa em relação aos valores das herdabilidades ajustadas aos 12 meses, com tendência de estabilizar para os próximos anos, deixando os valores das herdabilidades dos efeitos aditivos próximos do real, permitindo a realização da seleção precoce com maior assertividade.

Altas estimativas de h_a^2 nas primeiras idades podem ser reflexo do efeito de fatores ambientais (FARMER et al., 1983). Segundo Borges et al. (1980) e Kalil Filho et al. (1982), quando há tendência crescente dos valores de herdabilidade com o aumento da idade das árvores, pode ser explicado pela maior influência do ambiente sobre as características juvenis. À medida que as árvores se tornam adultas, o genótipo passa a desempenhar maior importância na expressão do fenótipo que o ambiente. Entretanto, quando o valor da herdabilidade é reduzido com os anos, pode se dizer que os efeitos principais, no início do desenvolvimento da planta é que poucos genes estão ligados, e fatores podem ser atribuídos para causas fisiológicas e genéticas, sendo que essa interação GxA é temporal, sendo os altos valores nos primeiros anos sem influencia ambiental.

A herdabilidade pode variar em: i) a h_a^2 se mantém com o tempo; ii) a h_a^2 cai com o tempo; iii) a h_a^2 aumenta com o tempo e iv) não há um padrão definido para a herdabilidade em função do tempo, do caráter, tamanho da amostra, não há um padrão definido por não ser um parâmetro constante (LAMBETH et al., 1983; BOREM, 1998).

Entretanto, a herdabilidade média das progênies manteve entre os valores considerados altos. Para a ALT a herdabilidade média variou de 0,59 a 0,80, para DAP os valores oscilaram menos, de 0,62 a 0,73, e para VOL foi de 0,57 a 0,73. Estes resultados evidenciam que existe vantagem em usar informação da progênie, indicando que

os caracteres estudados têm forte controle genético em nível de progênie, portanto o uso das informações de parentes (maior número de informações) permite elevar a acurácia da classe, ressaltando a importância de trabalhar com métodos de seleção mais elaborados (RESENDE, 2002).

Pode-se observar também que houve pequena variação nos valores de herdabilidade ao longo dos anos avaliados. O coeficiente de herdabilidade pode apresentar variação conforme a idade da planta, podendo haver influência menor ou maior do ambiente na manifestação dos caracteres de crescimento (ETTORI et al., 2006). De acordo com Vencovsky; Barriga (1992), as herdabilidades em nível de média de progênes podem ser superiores às individuais, quando os efeitos ambientais da primeira são minimizados pelo número de repetições e de plantas por parcela. Portanto, a seleção pode ser mais eficiente com base nas médias de progênes do que em plantas individuais.

O coeficiente de determinação dos efeitos ambientais entre parcelas ($\hat{C}_{\text{parc}}^2$) quantifica a variabilidade ambiental das parcelas dentro dos blocos, sendo que o valor abaixo de 10% não interfere na estimativa dos parâmetros genéticos. Para todas as características estudadas os valores foram praticamente zero, diminuindo do primeiro ano de mensuração para os demais, portanto, baixa variação ambiental entre as parcelas em todos os anos avaliados e caracteres. Baixos valores de $\hat{C}_{\text{parc}}^2$, indicam que o delineamento utilizado foi eficiente e a capacidade do teste foi adequada (RESENDE, 2002). Outros autores estudando *Eucalyptus* encontraram valores semelhantes ao estudo (PUPIN et al., 2015; MORAES et al., 2016).

Tabela 7 - Estimativa dos parâmetros genéticos para o caráter altura (ALT) em um teste de progênies de *Eucalyptus grandis* em diferentes idades.

Parâmetros Genéticos	ALT				
	12 meses	24 meses	36 meses	48 meses	60 meses
$\hat{\sigma}_a^2$	2,949	8,323	11,190	15,207	23,755
$\hat{\sigma}_c^2$	0,338	0,334	0,639	0,994	5,529
$\hat{\sigma}_e^2$	0,069	2,604	13,784	25,116	49,768
$\hat{\sigma}_f^2$	3,358	11,259	25,612	41,317	79,052
$\hat{h}_a^2$	0,88±0,09	0,74±0,08	0,44±0,07	0,37±0,06	0,30±0,06
$\hat{h}_{aj}^2$	0,98	0,76	0,45	0,38	0,32
$\hat{C}_{\text{parc}}^2$	0,10	0,03	0,025	0,024	0,07
$\hat{h}_m^2$	0,80	0,82	0,72	0,68	0,59
$\hat{r}_{\hat{a}a}$	0,90	0,91	0,85	0,83	0,76
$\hat{h}_{ad}^2$	0,97	0,71	0,38	0,31	0,26
$CV_{gi}\%$	26,89	22,31	18,46	19,43	19,22
$CV_{gp}\%$	13,45	11,15	9,23	9,72	9,61
$CV_e\%$	13,28	10,39	11,49	13,26	16,16
CV_r	1,01	1,07	0,80	0,73	0,59
Média	6,39	12,93	18,12	20,07	25,36
LRT (x ²)	176,03**	187,12**	91,06**	73,99**	39,05**

$\hat{\sigma}_a^2$ = Variância genética aditiva; $\hat{\sigma}_c^2$ = Variância ambiental entre parcelas; $\hat{\sigma}_e^2$ = Variância residual (ambiental + não aditiva); $\hat{\sigma}_f^2$ = Variância fenotípica individual; $\hat{h}_a^2$ = herdabilidade individual no sentido restrito; $\hat{h}_{aj}^2$ = herdabilidade ajustável; $\hat{C}_{\text{parc}}^2$ = coeficiente de determinação dos efeitos de parcela; $\hat{h}_m^2$ = herdabilidade da média de progênies; $\hat{r}_{\hat{a}a}$ = acurácia da seleção de progênies; $\hat{h}_{ad}^2$ = herdabilidade aditiva dentro de parcela; CV_{gi} = coeficiente de variação genética individual; CV_{gp} = coeficiente de variação genotípica entre progênies; CV_e = coeficiente de variação residual; CV_r = coeficiente de variação relativa.

Tabela 8 - Estimativa dos parâmetros genéticos para o caráter diâmetro a altura do peito (DAP) em um teste de progênies de *Eucalyptus grandis* em diferentes idades.

Parâmetros Genéticos	DAP				
	12 meses	24 meses	36 meses	48 meses	60 meses
$\hat{\sigma}_a^2$	1,534	5,339	6,579	9,621	7,579
$\hat{\sigma}_c^2$	0,208	0,047	0,100	0,112	0,113
$\hat{\sigma}_e^2$	0,998	4,977	12,623	17,755	21,612
$\hat{\sigma}_f^2$	2,742	10,363	19,303	27,483	29,301
$\hat{h}_a^2$	0,56±0,07	0,52±0,07	0,34±0,06	0,35±0,06	0,26±0,05
$\hat{h}_{aj}^2$	0,61	0,52	0,34	0,35	0,26
$\hat{C}_{parc}^2$	0,08	0,004	0,005	0,004	0,004
$\hat{h}_m^2$	0,73	0,77	0,68	0,69	0,62
$\hat{r}_{aa}$	0,85	0,88	0,83	0,83	0,77
$\hat{h}_{ad}^2$	0,53	0,45	0,28	0,29	0,21
$CV_{gi} \%$	23,66	26,22	22,59	24,71	20,56
$CV_{gp} \%$	11,83	13,11	11,29	12,36	10,28
$CV_e \%$	14,36	14,10	15,32	16,47	16,12
CV_r	0,82	0,93	0,74	0,75	0,64
Média	5,24	8,81	11,35	12,55	13,39
LRT (x^2)	110,95**	161,9**	84,74**	95,93**	61,53**

$\hat{\sigma}_a^2$ = Variância genética aditiva; $\hat{\sigma}_c^2$ = Variância ambiental entre parcelas; $\hat{\sigma}_e^2$ = Variância residual (ambiental + não aditiva); $\hat{\sigma}_f^2$ = Variância fenotípica individual; $\hat{h}_a^2$ = herdabilidade individual no sentido restrito; $\hat{h}_{aj}^2$ = herdabilidade ajustável; $\hat{C}_{parc}^2$ = coeficiente de determinação dos efeitos de parcela; $\hat{h}_m^2$ = herdabilidade da média de progênies; $\hat{r}_{aa}$ = acurácia da seleção de progênies; $\hat{h}_{ad}^2$ = herdabilidade aditiva dentro de parcela; CV_{gi} = coeficiente de variação genética individual; CV_{gp} = coeficiente de variação genotípica entre progênies; CV_e = coeficiente de variação residual; CV_r = coeficiente de variação relativa.

A variável VOL apresentou maior CV_{gi} em todas as idades em estudo, o que expressa uma maior variação genética entre os indivíduos e entre as progênies em relação aos demais caracteres analisados, devido à sua alta amplitude dos dados, resultando o efeito escala em relação à média geral do experimento, o volume de madeira é um caráter quantitativo muito influenciado pelo ambiente e dependente das outras variáveis (ALT e DAP) (Tabela 7). A variabilidade genética é outro ponto importante para a seleção,

os resultados observados mostraram que para todas as variáveis em estudo, os valores foram superiores a 10%, em todas as idades, indicando que a seleção de progênies superiores, se baseando em caracteres de produção, como a seleção para ALT e DAP, pode ser uma estratégia adotada em estágios iniciais, devido à presença de variabilidade genética (Tabela 7 e 8).

Os valores estimados para a acurácia ($\hat{r}_{aa}$) foram todos superiores a 0,76% para todos os caracteres avaliados no período de cinco anos. Os valores da $\hat{r}_{aa}$ decresceram de ano a ano, mantendo o valor ideal para a confiabilidade dos dados e delineamento utilizado. Quanto maior o seu valor, mais pleno é a confiança na avaliação dos indivíduos. Resende (2007a) sugere que a acurácia seja no mínimo igual a 0,70, importante para apontar o grau de confiabilidade dos resultados obtidos na avaliação genética. Adotando-se a metodologia BLUP, possibilita-se a maximização da acurácia seletiva, minimizando o erro de predição, ou seja, minimiza a diferença entre os valores genéticos preditos e os verdadeiros, maximiza a probabilidade de selecionar o melhor entre dois indivíduos quaisquer, ou o melhor entre vários indivíduos, e maximiza o ganho genético esperado por ciclo de seleção.

Outro parâmetro genético de importância nos estudos de melhoramento de plantas é o índice de variação, também denominado de coeficiente de variação relativa (CV_r). Este coeficiente tem a vantagem de não ser influenciado pela média do caráter (VENCOVSKY, 1987). Os valores encontrados foram de alta magnitude, para os caracteres ALT, DAP e VOL em todos os anos, respectivamente. A idade teve grande influência sobre a magnitude deste parâmetro, sendo que quanto maior a idade do experimento menor o CV_r , ainda considerado alto pela literatura. O caráter ALT apresentou valores sempre superiores que as outras variáveis ao longo das mensurações, entretanto, aos 60 meses, o DAP apresentou maior valor de CV_r , assim é possível afirmar que a seleção realizada nesse caráter estará sendo efetiva do ponto de vista genético. De acordo com Vencovsky; Barriga (1992), quanto maior o valor CV_r , maior é o controle genético dos caracteres e menor é a influência dos fatores ambientais no fenótipo (Tabela 7, 8 e 9).

Tabela 9 - Estimativa dos parâmetros genéticos para o caráter volume (VOL) em um teste de progênie de *Eucalyptus grandis* em diferentes idades.

Parâmetros Genéticos	VOL				
	12 meses	24 meses	36 meses	48 meses	60 meses
$\hat{\sigma}_a^2$	0,00002	0,00066	0,0029	0,00649	0,0109
$\hat{\sigma}_c^2$	0,000004	0,000008	0,00004	0,00009	0,0002
$\hat{\sigma}_e^2$	0,00001	0,0007	0,0061	0,0162	0,0395
$\hat{\sigma}_f^2$	0,00004	0,0014	0,0090	0,0227	0,0507
$\hat{h}_a^2$	0,58±0,07	0,48±0,06	0,32±0,05	0,28±0,05	0,22±0,05
$\hat{h}_{aj}^2$	0,63	0,48	0,32	0,29	0,22
$\hat{C}_{parc}^2$	0,09	0,006	0,005	0,004	0,003
$\hat{h}_m^2$	0,73	0,76	0,67	0,64	0,57
$\hat{r}_{aa}$	0,85	0,87	0,82	0,80	0,76
$\hat{h}_{ad}^2$	0,56	0,41	0,26	0,23	0,17
$CV_{gi} \%$	56,5	50,53	44,33	46,32	41,55
$CV_{gp} \%$	28,25	25,27	22,16	23,16	20,77
$CV_e \%$	34,56	28,37	30,98	34,51	35,89
CV_r	0,82	0,89	0,71	0,67	0,58
Média	0,009	0,05	0,12	0,17	0,25
LRT (x ²)	109,42**	139,44**	81,03**	75,55**	47,47**

$\hat{\sigma}_a^2$ = Variância genética aditiva; $\hat{\sigma}_c^2$ = Variância ambiental entre parcelas; $\hat{\sigma}_e^2$ = Variância residual (ambiental + não aditiva); $\hat{\sigma}_f^2$ = Variância fenotípica individual; $\hat{h}_a^2$ = herdabilidade individual no sentido restrito; $\hat{h}_{aj}^2$ = herdabilidade ajustável; $\hat{C}_{parc}^2$ = coeficiente de determinação dos efeitos de parcela; $\hat{h}_m^2$ = herdabilidade da média de progênie; $\hat{r}_{aa}$ = acurácia da seleção de progênie; $\hat{h}_{ad}^2$ = herdabilidade aditiva dentro de parcela; CV_{gi} = coeficiente de variação genética individual; CV_{gp} = coeficiente de variação genotípica entre progênie; CV_e = coeficiente de variação residual; CV_r = coeficiente de variação relativa.

4.2 Análise de estabilidade temporal

4.2.1 Componentes de variância

Verifica-se pela análise de deviance que os efeitos de progênie, da interação progênie x medições e de ambiente permanente foram significativos (Tabela 10). A variância dos efeitos permanentes foi a que mais contribuiu para a variação fenotípica, seguido da variância residual temporária.

Tabela 10 - Análise de deviance (ANADEV) e teste da razão de verossimilhança referente à análise conjunta das medições em *Eucalyptus grandis*.

Efeito	LRT (Qui-quadrado)
Progênies	132,12*
Parcela	0,84 ^{ns}
Progênies x Medições	268,61*
Permanente	13354,12*
Resíduo	-
Modelo Completo	-

Qui-quadrado: 3,84 e 6,63 para os níveis de significância 5% e 1%, respectivamente, + deviance do modelo ajustado sem os referidos efeitos.

O coeficiente de determinação dos efeitos de parcela ($\hat{C}_{parc}^2$) foi de baixa magnitude (0,004), indicando uma baixa variação ambiental entre parcelas dentro do bloco. As estimativas do coeficiente de determinação dos efeitos de bloco e de parcela foram praticamente iguais à zero, evidenciando que não havia heterogeneidade ambiental a ser corrigida entre blocos e entre parcelas dentro de blocos. Outros autores estudando diferentes espécies de *Eucalyptus* também encontraram baixos valores para $\hat{C}_{parc}^2$ (PINTO JUNIOR, 2004; MIRANDA et al., 2015).

A estimativa do coeficiente de determinação dos efeitos permanentes foi alta (0,69), mostrando alta correlação residual entre as medidas repetidas, revelando que a variação ambiental de um ano para outro é importante. O $\hat{C}_{perm}^2$ refere-se ao ambiente intrínseco da cova (presença de pedra, formigueiro, solo compactado, etc), fornecendo também a variação ambiental de um ano para o outro ou a correlação ambiental das observações dentro das parcelas ao longo do tempo. Atroch et al. (2013) encontraram valores inferiores ao observado (0,42), que associaram tal resultado a baixa influência na variação da produtividade de progênies de guaranazeiros (Tabela 11).

O resultado do coeficiente de determinação dos efeitos da interação genótipos x medições foi baixo (0,01). A correlação genética ($\hat{r}g_{med}^2$) através das medições foi de alta magnitude, indicando uma coincidência de 87% das melhores progênies nas várias mensurações, mostrando que existe correlação do desempenho dos genótipos através das mensurações, com coincidência dentre os melhores em todas as mensurações.

O valor de repetibilidade individual ($\hat{r}$) obtido apresentou magnitude alta (0,78), conforme classificação de Resende (2002), repetibilidade alta ($r \geq$

0,60); média ($0,30 < r < 0,60$), e baixa ($r \leq 0,30$). Para espécies perenes, é esperado que a performance de um dado genótipo mantenha-se através anos. O conhecimento $\hat{r}$ dos caracteres de interesse permite avaliar o dispêndio de tempo e de mão de obra necessários para que a seleção de indivíduos geneticamente superiores seja feita com a acurácia. Valores altos da estimativa do coeficiente de repetibilidade do caráter avaliado indicam que é possível prever o valor real dos indivíduos com um número relativamente pequeno de medições (CORNACCHIA et al., 1995), indicando que haverá pouco ganho em acurácia com o aumento do número de medidas (FALCONER, 1987). No entanto, quando a repetibilidade é baixa, grande número de repetições será necessário para que se alcance um valor de determinação satisfatório. O conhecimento do coeficiente de repetibilidade permite que a fase de avaliação seja executada com eficiência, mas com dispêndio mínimo de tempo e mão de obra.

Tabela 11 - Componente de variâncias da análise conjunta das cinco mensurações do teste de progênes e procedência de *Eucalyptus grandis*.

Parâmetros Genéticos	DAP
$\hat{\sigma}_g^2$: variância genotípica entre progênes	1,578
$\hat{\sigma}_c^2$: variância ambiental entre parcelas	0,066
$\hat{\sigma}_{gm}^2$: variância da interação genótipos x medições	0,228
$\hat{\sigma}_{perm}^2$: variância dos efeitos permanentes	12,06
$\hat{\sigma}_e^2$: variância residual temporária	3,634
$\hat{\sigma}_f^2$: variância fenotípica individual	17,57
$\hat{h}_g^2$: herdabilidade individual entre progênes	$0,09 \pm 0,006$
$\hat{r}$: repetibilidade individual	0,78
$\hat{C}_{parc}^2$: coeficiente de determinação dos efeitos de parcela	0,004
$\hat{C}_{gm}^2$: coeficiente de determinação dos efeitos da interação GxM	0,01
$\hat{C}_{perm}^2$: coeficiente de determinação dos efeitos permanentes	0,69
$\hat{r}g_{med}^2$: correlação genotípica através das medições	0,87
Média geral do experimento	10,09

4.2.2 Estabilidade e adaptabilidade de valores genotípicos – MHPRVG

O método da média harmônica da performance relativa dos valores genotípicos (MHPRVG), que se baseia em valores genotípicos preditos, via modelos mistos, agrupa, em uma única estatística, a estabilidade, a adaptabilidade e a produtividade, facilitando, de modo singular, a seleção de genótipos superiores. Das 20 progênes selecionadas pela MHPRVG, 14 dessas estão presentes em todas as análises (conjunta, anos MHVG, PRVG e MHPRVG), mostrando que a seleção com base apenas na análise de interação genótipos x anos, a seleção pode ser errônea e/ou não capitalizar genótipos importantes, pois a análise não penaliza todos os desvios, e não seleciona pelo valor genético. Os resultados para MHVG são diferentes no ordenamento e as progênes selecionadas, quando comparados com a análise somente do ano e a conjunta que não compõem os critérios de estabilidade (Tabela 12). Das dez procedências avaliadas, a seleção realizada pela MHPRVG (20 indivíduos) proporcionou a seleção de progênes de seis procedências, sendo distribuída: 1 progênie na procedência 9; 1 progênie na procedência 6; 2 progênes na procedência 2; 4 progênes na procedência 7; 4 progênes na procedência 10; 8 progênes na procedência 1, essa seleção mostra a variabilidade genética existente entre procedências.

Tabela 12 - Ranking das 20 melhores progênes de *Eucalyptus grandis* selecionadas em todas as análises.

Conjunta	12	24	36	48	60	MHVG	PRVG	MHPRVG
106	106	106	106	106	106	106	106	106
6	13	164	6	6	79	164	6	6
79	164	6	79	79	6	6	164	164
164	5	15	164	107	107	13	79	79
26	15	5	26	26	26	79	13	13
9	6	9	107	9	9	5	5	26
5	165	79	9	164	164	26	26	5
13	26	26	98	98	5	15	9	9
107	79	13	13	5	13	9	15	15
98	9	98	5	148	12	107	107	107
15	131	12	15	13	98	98	98	98
12	19	14	148	12	148	12	12	12
148	14	131	144	144	144	108	108	108
108	108	107	12	65	65	131	152	152
144	98	152	152	108	24	152	148	148
152	152	19	108	15	108	19	131	131
7	107	144	65	7	7	14	19	19
65	12	108	7	152	28	148	144	144
131	73	73	131	24	15	7	7	7
19	29	7	28	30	152	144	14	14

4.3 Análises Moleculares

4.3.1 Desequilíbrio genotípico entre pares de locos

Não foi observado desequilíbrio de ligação entre os pares de locos analisados. Esses resultados indicam que os alelos de diferentes locos estão em equilíbrio de ligação e o segregam de maneira independente, dados apresentados no Apêndice 1. O equilíbrio de ligação em marcadores moleculares é fundamental para estudos da estrutura e diversidade genética, sistema de reprodução e análise de parentesco (MORAES et al., 2016).

4.3.2 Diversidade e índice de fixação

Para a amostra de 981 indivíduos e os nove locos, um total de 141 alelos foram detectados nas mães, com número de alelos variando entre loco de 9 a 22 alelos e média de 15,7 (Tabela 13). Para as progênies, o número total de alelos foi de 206, sendo 46% dos alelos privados as progênies. O maior número de alelos nas progênies do que nas árvores mães é obviamente resultado do maior tamanho amostral nas progênies.

Os níveis de diversidade genética em populações descendentes são produtos dos padrões do sistema de reprodução. No presente trabalho, a $\hat{H}_o$ nas mães foi maior que nas progênies, sugerindo eventos como autofecundação, cruzamentos correlacionados ou cruzamentos entre parentes. Como a espécie é polinizada por abelhas e suas flores são hermafroditas, é possível que alguns destes eventos ocorram com certa frequência, em vários estudos do sistema de reprodução e dispersão de pólen em *E. grandis* (Chaix et al., 2003; Jones et al., 2008; Silva et al., 2015) podem explicar a redução na heterozigosidade nas progênies. Assim, pode-se dizer que estes eventos ocasionou uma perda na $\hat{H}_o$ de 27,8% para a geração descendente. A variação encontrada nos locos para $\hat{H}_o$ foi de 0,849 a 1,00, e a $\hat{H}_e$ variou de 0,711 a 0,928. Para as progênies a variação entre os locos foi de 0,412 a 0,891 para $\hat{H}_o$, e 0,705 a 0,928 para $\hat{H}_e$ (Tabela 13).

Entretanto, como que nos outros parâmetros as mães apresentaram maior diversidade genética acredita-se que este maior número de alelos por locos pode ser devido à amostragem, pois a amostragem das progênies é cerca de 17 vezes maior que a amostragem das mães.

Em geral, o índice de fixação foi negativo ($\hat{F}$) em todos os locos nas mães, sendo a média significativamente ($P < 0,05$) menor do que zero (-0,101), indicando excesso de heterozigotos em relação ao que seria esperado em populações em Equilíbrio de Hardy-Weinberg. Para as progênes, os valores do $\hat{F}$ foi significativamente maior ($P < 0,05$) do que zero, indicando endogamia. Esta endogamia pode ser explicada pelas autofecundações e cruzamentos entre parentes detectados (Tabela 13). Menor $\hat{F}$ nas mães do que nas progênes indica seleção contra indivíduos endogamicos entre a fase de plântulas e a fase adulta. Este fenômeno tem sido detectado em estudos com espécies de *Eucalyptus* (Gaiotto et al., 1997; Field et al., 2011), como também em outras espécies arbóreas (SEBBENN et al., 2011; TAMBARUSSI et al., 2015). Com o avanço de gerações do melhoramento genético, o alto índice de seleção pode causar a diminuição da diversidade genética nas populações seguintes (ODA et al., 1989).

Tabela 13 - Diversidade genética e índice de fixação nas árvores matrizes e suas respectivas progênes de uma população de *Eucalyptus grandis* com dez procedências brasileiras.

Loco	Mães ($N = 53$)					Progênes (= 913)				
	K	$\hat{R}$	$\hat{H}_o$	$\hat{H}_e$	$\hat{F}$	k	$\hat{R}$	$\hat{H}_o$	$\hat{H}_e$	$\hat{F}$
EMBRA2	15	15	0,943	0,917	-0,028	22	16	0,843	0,916	0,080
EMBRA28	22	22	1,00	0,899	-0,112	39	21	0,613	0,903	0,321
EMBRA3	19	19	0,980	0,901	-0,088	28	18	0,841	0,908	0,074
EMBRA11	12	12	0,981	0,865	-0,134	23	12	0,765	0,860	0,111
EMBRA63	9	9	0,849	0,711	-0,194	12	9	0,672	0,705	0,047
EMBRA12	18	18	0,963	0,922	-0,044	23	17	0,891	0,911	0,022
EMBRA157	13	13	0,999	0,894	-0,118	17	14	0,412	0,892	0,538
EMBRA204	13	13	0,963	0,852	-0,130	20	15	0,860	0,871	0,013
EMBRA333	20	20	0,981	0,928	-0,057	22	19	0,878	0,928	0,054
Média	15,7	15,7	0,962	0,877	-0,101	22,9	15,8	0,753	0,877	0,140
DP	4,3	4,3	0,046	0,067	0,052	7,5	3,8	0,160	0,068	0,175
Total	141	-	-	-	-	206	-	-	-	-

N é o censo da população adulta reprodutiva; n é o tamanho amostral; k é o número total de alelos; $\hat{R}$ é a riqueza alélica para 53 progênes genotipados nos nove locos; $\hat{H}_o$ é a heterozigosidade observada; H_e é a heterozigosidade esperada. * $P < 0,05$.

Todas as procedências brasileiras e populações australianas apresentaram níveis semelhantes de $\hat{H}_o$ (variando de 0,591 a 0,796) e $\hat{H}_e$ (variando 0,650 a

0,889), independentemente de suas diferenças em termos de tamanho amostral. Comparando os dois países, as procedências brasileiras apresentam maior número de alelos, consequentemente, maiores valores para $\hat{R}$, $\hat{H}_o$ e $\hat{H}_e$, mostrando maior diversidade genética quando comparada com as populações australianas. O tamanho da amostra difere em termos de número total de progênies e indivíduos dentro das progênies, podendo resultar em diferentes estimativas de diversidade genética e índices do sistema de reprodução. O índice de fixação foi significativamente inferior a zero, indicando possível endogamia dentro das procedências e populações, o que pode ser atribuído ao sistema de reprodução misto, possibilitando cruzamentos entre parentes (Tabela 14).

Tabela 14 - Diversidade genética e índice de fixação em procedências brasileiras e populações australianas de *Eucalyptus grandis*.

Populações	n	$\hat{K}$	$\hat{R}$	$\hat{H}_o$	$\hat{H}_e$	$\hat{F}$
Brasil						
pop1	100	130	14,1	0,779	0,839	0,071*
pop2	97	122	13,4	0,762	0,821	0,072*
pop3	95	130	14,3	0,770	0,854	0,099*
pop4	102	137	14,7	0,736	0,826	0,109*
pop5	97	118	12,8	0,751	0,833	0,098*
pop6	99	125	13,4	0,718	0,804	0,107*
pop7	110	135	14,4	0,752	0,837	0,101*
pop8	87	113	12,6	0,727	0,836	0,131*
pop9	97	127	13,8	0,767	0,842	0,088*
pop10	97	138	15,0	0,766	0,847	0,095*
Média	981	208	3,16	0,752	0,832	0,097*
Austrália						
pop1	9	48	4,6	0,728	0,724	-0,006
pop2	11	57	4,8	0,687	0,754	0,089
pop3	8	59	5,6	0,736	0,792	0,070
pop4	9	44	4,2	0,617	0,650	0,051
pop5	19	85	6,0	0,707	0,825	0,142*
pop6	31	66	4,3	0,602	0,672	0,103
pop7	16	82	6,3	0,708	0,847	0,163*
pop8	16	88	6,4	0,694	0,850	0,183*
pop9	38	90	5,7	0,591	0,802	0,264*
pop10	18	97	6,9	0,796	0,875	0,090
pop11	27	106	6,3	0,716	0,818	0,124
pop12	6	57	6,3	0,685	0,881	0,223
pop13	7	67	6,9	0,682	0,889	0,232*
pop14	2	23	NA	0,000	0,667	0,660
pop15	10	53	4,9	0,755	0,752	-0,005
pop16	9	48	4,4	0,642	0,671	0,044
pop17	8	57	5,6	0,750	0,789	0,049
pop18	10	56	5,0	0,700	0,749	0,066
Média	254	178	2,96	0,680	0,786	0,134*

n = tamanho amostral; $\hat{K}$ = número total de alelos, $\hat{R}$ = riqueza alélica (87 genótipos para procedências brasileiras e 6 genótipos para as populações australianas); $\hat{H}_o$ = heterozigosidade observada; $\hat{H}_e$ = heterozigosidade esperada; $\hat{F}$ = índice de fixação; $P < 0,05$.

4.3.3 Diferenciação genética entre populações

Estimativas seguras do grau diferenciação genética entre populações são cruciais para o entendimento da conectividade que existe entre elas. O tamanho das amostras entre as populações variou de 2 a 29 indivíduos. Assim, para estimar a diferenciação genética entre populações australianas e construir o dendrograma foi excluído a população 14, por ter somente dois indivíduos e excluindo aleatoriamente indivíduos em populações com mais de 11 indivíduos. Após, o número de indivíduos variou de 6 a 11. A divergência genética total entre as procedências brasileiras e as populações australianas, calculada com base na estatística $\hat{G}_{st}'$ padronizada, mostrou que 31,2% da diversidade genética encontra-se distribuída entre as populações (Tabela 15). Contudo, a diferenciação genética entre as procedências brasileiras (54,1%) e entre as populações australianas (83,8%) foi maior do que a diferença entre as duas populações. De acordo com Yeh (2000), valores menores que 5% representam baixos níveis de diferenciação genética, enquanto que valores acima de 15% indicam uma grande diferenciação. Logo, todas as estimativas são altas e existe alta diferenciação entre as populações. Espécies que apresentam sistema misto de reprodução, mecanismos de dispersão de sementes e pólen a curtas distâncias, foram fragmentadas a longo tempo ou sofreram seleção natural ou artificial, e apresentam alta diferenciação entre populações, o que pode explicar os altos valores estimados.

A combinação da origem de diferentes procedências brasileiras, associadas à seleção artificial, favorecendo genótipos com maior vigor de crescimento, forma do fuste, resistência a pragas e doenças e maior densidade da madeira é uma das causas da alta diferenciação nas procedências brasileiras, e a grande distância que separa as populações australianas é a causa da alta diferenciação. A maior $\hat{G}_{st}'$, entre as procedências do que entre populações, possivelmente ocorre porque as procedências são originadas de populações australianas localizadas espacialmente menos distantes entre si do que as populações australianas amostradas. Em termos práticos, a $\hat{G}_{st}'$ entre procedências indica a possibilidade de aumento da diversidade genética das populações de melhoramento, pelo cruzamento de indivíduos de diferentes procedências. Em outros termos, indica potencial de

reprodução, sendo que, os indivíduos de diferentes procedências podem ser utilizados para compor uma nova geração, conseqüentemente, gerando variabilidade. O tamanho da área geográfica e o isolamento geográfico podem desempenhar um papel crucial na formação de padrões de variação genética (CONORD et al., 2012). Espécies de plantas lenhosas amplamente distribuídos com alta longevidade geralmente possuem alta diversidade genética dentro das populações, mas pouca diferenciação genética entre as populações (HAMRICK et al., 1992). Para as populações australianas os níveis mais altos de diversidade tendem a estar em regiões do centro da distribuição da espécie em torno Coffs Harbour.

Tabela 15 - Diferenciação genética global ($\hat{G}_{st}$) entre as procedências brasileiras, australianas e entre as brasileiras e australianas.

Populações	$\hat{G}_{st}$ mean $\pm$SD
Procedências brasileiras	0,541 $\pm$ 0,221
Populações australianas	0,838 $\pm$ 0,190
Procedências brasileiras x populações australianas	0,312 $\pm$ 0,272
EP e o erro padrão; P< 0,05.	

4.3.4 Diferenças entre grupos

Nas procedências brasileiras a riqueza alélica e as heterozigosidades ($\hat{H}_o$ e $\hat{H}_s$) foram significativamente maiores do que nas populações australianas, encontrando diferenciação genética ($\hat{F}_{st}$) entre as populações entre países, sendo significativamente maior, nas populações australianas (Tabela 16).

O índice de fixação ($\hat{F}_{is}$) foi significativo e diferente de zero para os dois países em estudo, mas não apresenta diferença entre os mesmos. A maior riqueza alélica e heterozigosidades ($\hat{H}_o$ e $\hat{H}_s$) nas procedências brasileiras se deve ao fato de que o número de indivíduos e progênies por procedência é maior e trata-se de um material selecionado, durante todo o processo de produção. Apenas mudas com alto vigor, sem incidência de doenças são selecionadas para o reflorestamento, logo provavelmente, indivíduos endogâmicos são eliminados, isso explicaria o menor índice de fixação observado nas procedências brasileiras, mesmo não havendo diferença entre as populações entre os países (Tabela 16).

Por outro lado, a maior diferenciação genética encontrada foi entre as populações australianas, ocorrendo provavelmente, devido aos programas de melhoramento afunilarem a base genética com alto índice de seleção, e as procedências brasileiras serem originadas de poucas populações australianas com predominância da região de Coffs Harbour (7 procedências brasileiras).

Tabela 16 - Teste estatístico de diferenças entre índices de diversidade genética entre procedências brasileiras e entre populações australianas.

Média dentro dos grupos	Brasil (B)	Austrália (A)	P (B>A)	P (A>B)
Riqueza alélica: $\hat{R}$	3,16	2,96	0,018	-
Heterozigosidade observada: $\hat{H}_o$	0,752	0,680	0,001	-
Heterozigosidade esperada: $\hat{H}_s$	0,832	0,786	0,029	-
Índice de fixação: $\hat{F}_{is}$	0,097	0,134	-	0,189
Diferenciação genética: $\hat{F}_{st}$	0,054	0,107	-	0,014

O teste de Mantel não detectou isolamento por distância para as populações australianas, apesar da grande distância geográfica entre elas. Ou seja, as populações localizadas próximas umas das outras não apresentam diferenciação genética menor quando comparada com populações distantes. Logo o aumento da distância espacial entre as populações não implica em aumento na diferenciação genética entre elas (Figura 3). Esse resultado foi surpreendente, ou seja, o esperado é que quanto maior o valor da F_{st} maior é a distância, aumentando a diferenciação (DEGEN et al., 2013). A diferenciação genética é forte, porém, não mantém a estrutura, podendo ser atribuído ao fluxo gênico que é mantido entre as populações, com pouca diferenciação entre regiões ou entre locais dentro de regiões. Por ser uma espécie que o fluxo de genes é dominado pelo movimento de pólen (Potts; Wiltshire, 1997) e para o qual a dispersão do pólen é principalmente por insetos (House, 1997), podendo ter reduzido a variação que normalmente ocorre como consequência de deriva genética. Resultados semelhantes foram encontrados para *Eucalyptus pilularis* (SHERPHERD et al., 2010).

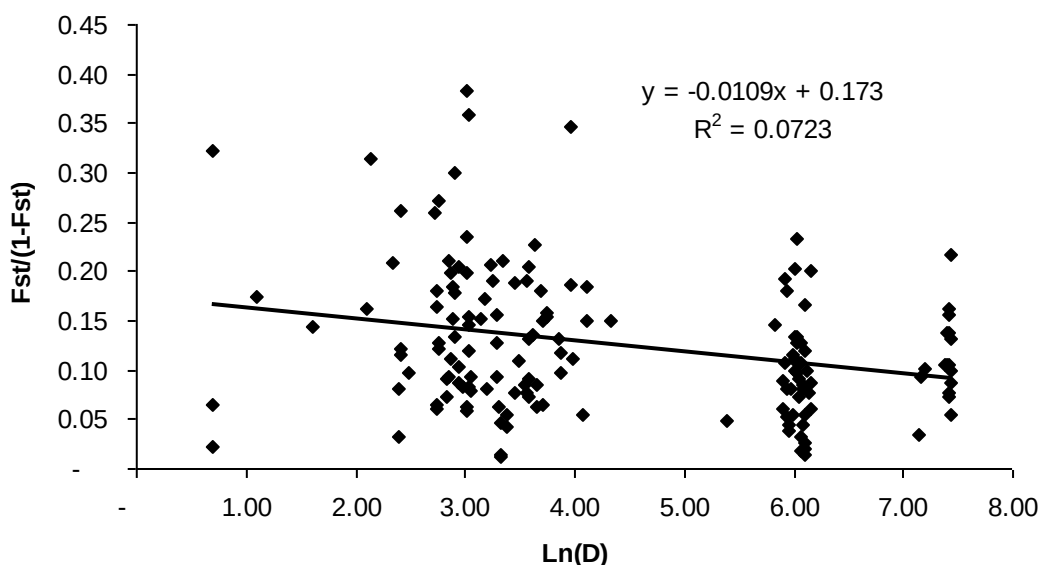


Figura 3 - Relação entre a diferenciação genética [$\hat{F}_{st}/(1-\hat{F}_{st})$] e o logaritmo da distância ($\ln D$) entre pares de populações australianas de *Eucalyptus grandis*.

4.3.5 Teste de determinação

Utilizando a abordagem bayesiana multilocus (Rannala; Montanha, 1997), para realizar os testes de determinação (auto-atribuição) para indivíduos e grupos de indivíduos, onde os indivíduos são selecionados aleatoriamente a partir de um conjunto de dados de referência, neste caso, o grupo de referência são as 18 populações de origem australianas.

Das dez procedências brasileiras testadas, nove ficaram acima de 98% da expectativa correta de atribuição com as populações de referência (Tabela 17). Apenas a procedência de número 8, apresentou 93,6% de atribuição correta com o grupo de referência. Entretanto, quando comparado o histórico da região de origem de introdução dessa procedência com a população de referência, ambas são correspondentes da região de Coffs Harbour.

O histórico de origem da procedência 5 é referente ao estado de Queensland (QLD), procedente da região de Atherton, a procedência 5 proveniente de coleta de sementes de população base (pomar de semente clonal), conforme relatado pela empresa a procedência contém materiais originados também da África do Sul e raça local (Viçosa), entretanto, com o teste de determinação a região específica da Austrália com maior correlação sendo de 100%, foi a região de Gladstone que fica localizada no estado de New

South Wales (NSW), cerca de 1670 km de distância de Atherton. Outro contraste de histórico ocorre com a procedência 6, o histórico de sementes coletadas na região de origem de Atherton, entre as altitudes de 740 a 1100 metros distribuídas no estado de QLD, entretanto, quando comparada com as populações de origem australiana, foi maior correlacionada com 98,4% com a região de Woondum próximo a Gympie, também localizado em QLD, que fica aproximadamente 1280 km de Atherton. Essa determinação pode estar correta em função da amplitude da coleta realizada, abrangendo diferentes altitudes, consequentemente, diferentes populações foram coletadas e caracterizadas como Atherton.

Tabela 17 - Teste de determinação entre as populações de *Eucalyptus grandis*.

Procedências brasileiras	Populações australianas	Região específica Austrália	Score %
1 Coffs Harbour	SF Nsw 1	NSW_Coffs_Harbour	100
2 Coffs Harbour	Gladstone SF163	NSW 40 km Coffs Harbour	99,8
3 QLD	Woondum	Queensland-Gympie	100
4 Coffs Harbour	SF Nsw 1	NSW Coffs Harbour	100
5 QLD	Gladstone SF163	NSW 40km Coffs Harbour	100
6 Atherton	Woondum	Queensland-Gympie	98,4
7 Coffs Harbour	Yabba	NSW Yabba	100
8 Coffs Harbour	Gladstone SF163	NSW 40 km Coffs Harbour	93,6
9 Coffs Harbour	SF Nsw 1	NSW_Coffs_Harbour	99,9
10 Coffs Harbour	SF Nsw 1	NSW_Coffs_Harbour	100

4.3.6 Análise de agrupamento genético

A estimativa da distância genética é de grande importância para o melhoramento genético e conservação, que além de auxiliar no enriquecimento da base genética durante o desenvolvimento de um programa de melhoramento, permite avaliar a redundância e a deficiência das coleções de germoplasma.

O agrupamento pelo método UPGMA, a partir da distância de Nei (1978), mostra a formação de um único grupo para as populações australianas e dois grupos para as procedências brasileiras (Figura 4 e 5). Sendo que, as estimativas de distância genética mostraram baixa diferenciação genética entre as populações australianas, o que

sugere eficiência do fluxo gênico entre elas. Essa baixa diferenciação genética encontrada entre as populações permite a suposição de que elas faziam parte de uma mesma população contínua. Para as procedências brasileiras ocorreu a divisão em dois grupos 4 a 8 e 3 a 6, mostrando a separação de duas regiões (estados) de coletas NSW e QLD. Entretanto, ambos os grupos apresentam consistência baixa (inferior a 30%), não dando sustentação à formação dos agrupamentos, corroborando com a hipótese de que as populações australianas, faziam parte de uma população contínua.

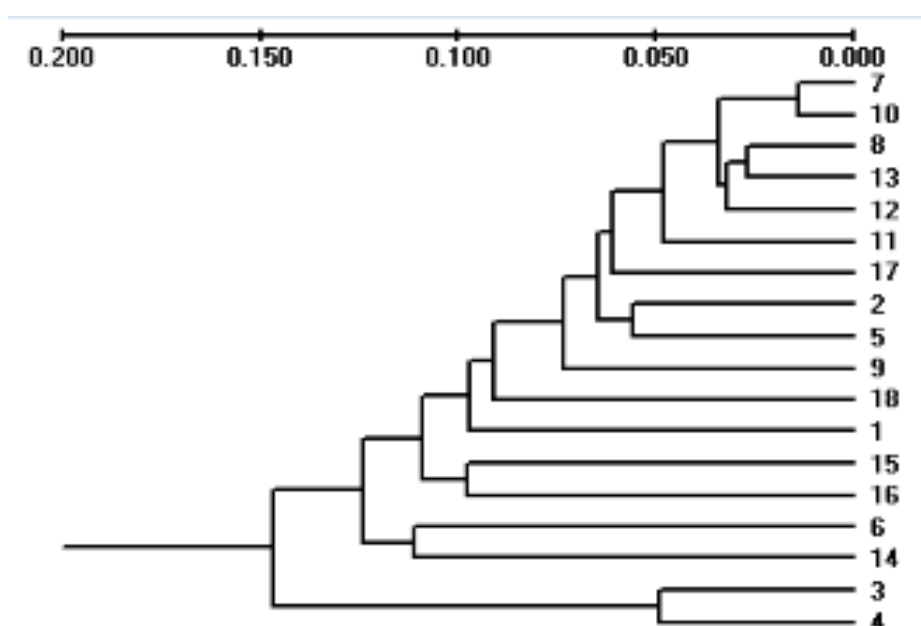


Figura 4 – Dendrograma UPGMA para a representação de 18 populações australianas de *Eucalyptus grandis* em função das distâncias genéticas, obtidas pelo coeficiente de Nei (1978).

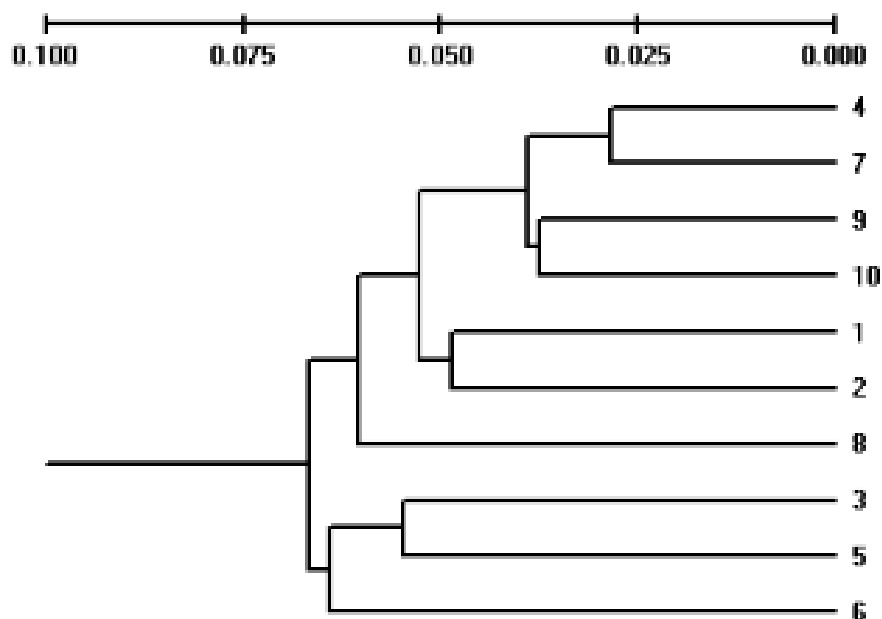


Figura 5 - Dendrograma UPGMA para a representação de dez procedências brasileiras de *Eucalyptus grandis* em função das distâncias genéticas, obtidas pelo coeficiente de Nei (1978).

4.3.7 Estimação do coeficiente de coancestria a partir de parâmetros do sistema de reprodução

A estimativa da taxa de cruzamento multiloco ($\hat{t}_m$) foi alta (0,994), mas significativamente menor do que 1, indicando que ocorreram autofecundações (Tabela 18). A estimativa da taxa de cruzamento multiloco em nível de plantas individuais variou entre 0,921 a 0,969. Esses resultados estão dentro do padrão observado para a taxa de cruzamento em outras populações da espécie e gênero. Estimativas da literatura mostram que a taxa de cruzamento multiloco encontrada para *Eucalyptus grandis* tem variado entre 0,69 a 0,967 (MORAN; BELL, 1983; BURGESS et al., 1996; JUNGHANS et al., 1998; JONES et al., 2008), para *Eucalyptus camaldulensis* de 0,912 a 0,995 (BUTCHER; WILLIAMS, 2002; ALVES et al., 2009), *Corymbia citriodora* foi estimada em 0,85 (YEH et al., 1983), em *Eucalyptus globulus* tem variado entre populações de 0,48 a 1,0 (HARDNER et al., 1996; PATTERSON et al., 2004); *Eucalyptus pellita* o valor encontrado na literatura foi de 0,45 a 0,73 (HOUSE; BELL, 1996). Para o gênero *Eucalyptus* o sistema misto de reprodução é um padrão para a maioria das espécies, e a estimativa da taxa de cruzamento podem variar de 0,45 a 1,0. Cruzamentos favorecem a manutenção e ampliação

da diversidade genética nas populações devido à recombinação de genótipos. Isso é altamente favorável à manutenção da viabilidade evolutiva das populações, pois a diversidade genética é a matéria-prima da evolução, bem como do melhoramento genético (MANOEL et al., 2012).

As taxas de cruzamentos entre parentes ($\hat{t}_m - \hat{t}_s$) em nível populacional foi baixa (0,149), mas significativamente maior do que zero. Em nível de progênies a $\hat{t}_m - \hat{t}_s$ foi significativamente diferente maior do que zero em todas as progênies, variando entre 0,038 a 0,148 (Tabela 18). O cruzamento entre parentes e a autofecundação explica a endogamia observada nas progênies.

A correlação de paternidade ($\hat{r}_{p(m)}$) em nível populacional foi significativa e maior do que zero, embora tenha sido baixa (0,113). Em nível de progênies, a $\hat{r}_{p(m)}$ variou de 0,009 a 0,279, e estes resultados indicam que existem alguns poucos indivíduos irmãos completos dentro das progênies e o número efetivo de doadores de pólen ($\hat{N}_{ep}$) foi alto, com média de 11,4, variando de 3,6 a 18,5 doadores de pólen. Consequentemente o coeficiente de coancestria ($\hat{\Theta}$) dentro de progênies foi baixo (média de 0,141, variando de 0,139 a 0,167) e próximo ao esperado em progênies de meios-irmãos (0,125). Na procedência 1 variou de 0,141 a 0,149, procedência 2: 0,142 a 0,157, procedência 3: 0,143 a 0,158, procedência 4: 0,139 a 0,150, procedência 5: 0,143 a 0,150, procedência 6: 0,146 a 0,161, procedência 7: 0,142 a 0,156, procedência 8: 0,145 a 0,155, procedência 9: 0,141 a 0,167 e a procedência 10: 0,141 a 0,150. O coeficiente de coancestria ($\hat{\Theta}$) é de fundamental importância em programas de melhoramento genético, para a estimativa do coeficiente de correlação de parentesco ($\hat{r}_{xy}$) entre plantas dentro de progênies, pois este coeficiente de correlação é a base de cálculo da variância genética aditiva, coeficientes de herdabilidade e ganhos genéticos na seleção. Os modelos clássicos de genética quantitativa, utilizados em programas de melhoramento genético, pressupõem que as progênies de polinização aberta são compostas exclusivamente por meios-irmãos, no caso de espécies de cruzamento. No entanto, não sendo esta pressuposição verdadeira, os parâmetros genéticos podem ser superestimados. Dessa forma, em programas de melhoramento genético, devem ser utilizados modelos que considerem o sistema misto de reprodução, como os de Weir e Cockerham (1984) e Ritland (1989). Os resultados indicam que para estimar a variância

genética aditiva no respectivo teste de progênies deve se utilizar o valor de 0,282 para ($\hat{r}_{xy} = 2\hat{\Theta}$).

Tabela 18 - Estimativa de índices do sistema de reprodução em uma população de *Eucalyptus grandis* aos 60 meses de idade.

Índices	Média (IC a 95%)
Taxa de cruzamento multiloco: $\hat{t}_m$	0,994 (0,989 – 0,998)
Taxa de cruzamento uniloco: $\hat{t}_s$	0,845 (0,829 – 0,869)
Taxa de cruzamento entre parentes: $\hat{t}_m - \hat{t}_s$	0,149 (0,129 – 0,160)
Correlação de autofecundação: $\hat{r}_s$	0,10 (0,079 – 0,099)
Correlação multiloco de paternidade: $\hat{r}_{p(m)}$	0,113 (0,082 – 0,134)
Coancestria média dentro de progênies: $\hat{\Theta}$	0,141 (0,136 – 0,144)
Tamanho efetivo de variância: $\hat{N}_e$	3,09 (2,35 – 3,23)
Número de matrizes: $\hat{m}$	49 (46 – 51)

4.3.8 Taxa de cruzamentos correlacionados

O tamanho efetivo dentro das progênies ($\hat{N}_{e(v)}$) é uma medida de representatividade genética de uma amostra de progênies retirada de uma população ideal. O índice $\hat{N}_e$ em nível de população (3,09) e em nível de progênies (variou de 2,35 a 3,23) foi menor do que esperado em populações panmíticas (4). Em consequência disso, para reter amostras de progênies com tamanho efetivo de 150, seria necessário, coletar sementes de pelo menos 49 árvores matrizes (Tabela 19).

Os valores do sistema de reprodução em nível de população foram semelhantes no nível de procedências. O interessante foi que até as variações dentro de cada procedência foi semelhante quando comparado entre as procedências. Uma hipótese pode ser o hábito do polinizador, que mesmo em condições ambientais diferentes entre as procedências, a abelha continua tendo o mesmo comportamento. O interessante foi o alto número efetivo de pais polinizadores, com o máximo de 18, pois favorece a manutenção da variação genética, visto a pequena porcentagem de cruzamentos entre parentes e cruzamentos correlacionados. Isto refletiu nos valores do coeficiente de coancestria que

ficou em torno do esperado para progênies de meios-irmãos e o tamanho efetivo de variância próximo a 3.

Tabela 19 - Estimativa de parâmetros do sistema de reprodução em progênies de dez procedências de *Eucalyptus grandis*.

Progênie	$\hat{t}_m$	$\hat{t}_s$	$\hat{t}_m - \hat{t}_s$	$\hat{r}_{p(m)}$	$\hat{N}_{ep}$	$\hat{\Theta}$	$\hat{N}_{e(v)}$
Procedência 1							
5	0,932±0,032	0,870±0,018	0,062±0,021	0,058±0,010	17,2	0,149	3,00
6	0,964±0,004	0,903±0,008	0,061±0,008	0,062±0,014	16,1	0,141	3,14
13	0,964±0,004	0,863±0,016	0,102±0,016	0,075±0,021	13,3	0,143	3,11
14	0,964±0,004	0,896±0,012	0,069±0,012	0,064±0,013	15,6	0,142	3,13
15	0,964±0,004	0,899±0,011	0,065±0,011	0,073±0,017	13,7	0,143	3,12
Média	0,958	0,886	0,072	0,066	15,2	0,143	3,10
Procedência 2							
17	0,964±0,004	0,902±0,010	0,062±0,010	0,073±0,019	13,7	0,143	3,12
24	0,962±0,006	0,866±0,014	0,097±0,014	0,066±0,011	15,2	0,142	3,10
26	0,964±0,004	0,897±0,014	0,067±0,014	0,066±0,014	15,2	0,142	3,13
27	0,962±0,006	0,891±0,015	0,071±0,015	0,072±0,013	13,9	0,143	3,09
28	0,962±0,006	0,889±0,012	0,074±0,012	0,195±0,055	5,10	0,157	2,85
Média	0,963	0,889	0,074	0,094	12,60	0,145	3,06
Procedência 3							
31	0,962±0,006	0,889±0,008	0,074±0,008	0,074±0,016	13,5	0,143	3,09
32	0,962±0,006	0,893±0,011	0,065±0,011	0,076±0,017	13,2	0,144	3,02
33	0,932±0,032	0,849±0,023	0,083±0,017	0,102±0,027	9,8	0,154	2,92
42	0,930±0,032	0,845±0,03	0,085±0,030	0,140±0,032	7,1	0,158	2,84
45	0,964±0,004	0,901±0,009	0,063±0,009	0,087±0,026	11,5	0,144	3,09
Média	0,949	0,88	0,074	0,0958	11,0	0,149	2,99
Procedência 4							
50	0,964±0,004	0,916±0,007	0,048±0,007	0,066±0,016	15,2	0,142	3,13
51	0,969±0,005	0,882±0,011	0,088±0,011	0,054±0,015	18,5	0,139	3,23
53	0,964±0,004	0,872±0,015	0,092±0,015	0,091±0,031	11	0,145	3,08
54	0,962±0,006	0,871±0,016	0,091±0,016	0,071±0,018	14,1	0,143	3,09
65	0,964±0,004	0,914±0,006	0,050±0,006	0,140±0,052	7,1	0,150	2,98
Média	0,9646	0,891	0,0738	0,0844	13,2	0,144	3,10
Procedência 5							
67	0,960±0	0,905±0,011	0,056±0,011	0,108±0,031	9,3	0,148	2,99
69	0,962±0,006	0,871±0,009	0,091±0,009	0,088±0,022	11,4	0,145	3,06
73	0,964±0,004	0,90±0,014	0,064±0,014	0,123±0,041	8,1	0,148	3,01
74	0,964±0,004	0,85±0,012	0,114±0,012	0,140±0,045	7,1	0,150	2,98
79	0,964±0,004	0,874±0,016	0,090±0,016	0,080±0,020	12,5	0,143	3,10
Média	0,962	0,88	0,083	0,108	9,68	0,147	3,03

Procedência 6							
81	0,958±0	0,887±0,014	0,071±0,014	0,087±0,015	11,5	0,146	3,00
82	0,960±0	0,853±0,016	0,107±0,016	0,117±0,039	8,5	0,149	2,97
84	0,924±0,033	0,830±0,028	0,094±0,030	0,154±0,031	6,5	0,161	2,76
86	0,926±0	0,856±0,014	0,071±0,013	0,101±0,007	9,9	0,155	2,35
90	0,951±0	0,876±0,013	0,075±0,013	0,146±0,032	6,8	0,154	2,80
91	0,921±0,035	0,878±0,015	0,043±0,025	0,097±0,019	10,3	0,156	2,82
92	0,943±0,005	0,898±0,009	0,045±0,009	0,105±0,018	9,5	0,151	2,73
Média	0,940	0,868	0,072	0,115	9,02	0,153	2,78
Procedência 7							
98	0,964±0,004	0,890±0,012	0,075±0,012	0,135±0,048	7,4	0,150	2,99
100	0,946±0,005	0,881±0,009	0,065±0,009	0,075±0,003	13,3	0,147	2,83
106	0,962±0,006	0,889±0,009	0,073±0,009	0,066±0,018	15,2	0,142	3,10
107	0,962±0,006	0,924±0,005	0,038±0,005	0,080±0,022	12,5	0,144	3,07
108	0,964±0,004	0,889±0,009	0,075±0,009	0,078±0,016	12,8	0,143	3,10
111	0,964±0,004	0,816±0,025	0,148±0,025	0,189±0,006	5,3	0,156	2,88
Média	0,960	0,882	0,079	0,104	11,1	0,147	3,00
Procedência 8							
112	0,964±0,004	0,882±0,015	0,082±0,015	0,009±0,022	10,9	0,145	3,07
113	0,949±0,003	0,878±0,011	0,071±0,011	0,121±0,032	8,3	0,152	2,80
119	0,951±0	0,875±0,013	0,076±0,013	0,107±0,021	9,3	0,150	2,86
124	0,932±0,032	0,864±0,022	0,068±0,019	0,110±0,030	9,1	0,155	2,91
125	0,964±0,004	0,905±0,009	0,059±0,009	0,093±0,020	10,8	0,145	3,07
Média	0,952	0,881	0,071	0,105	9,66	0,149	2,94
Procedência 9							
130	0,964±0,004	0,912±0,008	0,052±0,008	0,279±0,005	3,6	0,167	2,73
131	0,964±0,004	0,888±0,012	0,076±0,012	0,096±0,030	10,4	0,145	3,07
135	0,964±0,004	0,896±0,012	0,068±0,012	0,064±0,014	15,6	0,142	3,13
136	0,960±0	0,891±0,010	0,069±0,012	0,103±0,025	9,7	0,147	3
138	0,962±0,006	0,916±0,007	0,046±0,012	0,055±0,011	18,2	0,141	3,13
Média	0,963	0,901	0,062	0,119	11,5	0,148	3,01
Procedência 10							
144	0,962±0,006	0,910±0,009	0,053±0,009	0,057±0,013	17,5	0,141	3,12
148	0,964±0,004	0,871±0,012	0,094±0,012	0,124±0,031	8,1	0,149	3,01
152	0,964±0,004	0,890±0,012	0,074±0,012	0,067±0,014	14,9	0,142	3,13
164	0,964±0,004	0,898±0,010	0,066±0,010	0,140±0,032	7,1	0,150	2,98
165	0,960±0	0,912±0,009	0,048±0,009	0,073±0,015	13,7	0,144	3,06
Média	0,963	0,896	0,067	0,092	12,3	0,145	3,06
Média Geral	0,957	0,884	0,073	0,099	11,42	0,147	2,99

$\hat{t}_m$: taxa de cruzamento multilocus; $\hat{t}_s$: taxa de cruzamento; $\hat{t}_m - \hat{t}_s$: taxa de cruzamento entre parentes; $\hat{r}_{p(m)}$
 correlação multilocus de paternidade; $\hat{N}_{ep}$: número efetivo de pais polinizadores; $\hat{\Theta}$: coancestria dentro de
 progênie; $\hat{N}_{e(v)}$: tamanho efetivo da progênie; média ± erro padrão da média 95% de probabilidade

5 CONCLUSÕES

As estimativas de herdabilidades para todos os caracteres estudados foram altas, evidenciando bom controle genético e condições favoráveis para seleção de genótipos superiores.

Das dez procedências brasileiras avaliadas, a seleção realizada pela MHPRVG proporcionou a seleção de seis procedências. Há progênies com bom desempenho, estabilidade e adaptabilidade, no decorrer do tempo. A identificação destes genótipos, contribui para eficiência do programa de melhoramento genético.

A seleção com base apenas na análise de interação genótipos x anos, pode ser errônea e/ou não capitalizar genótipos importantes, por isso, a necessidade de usar métodos estatísticos adequados, no caso a utilização da MHPRVG apresentou se promissor.

As populações australianas e as procedências brasileiras apresentaram altos níveis de diversidade genética, caracterizando seu potencial em programas de melhoramento genético, de conservação genética *in situ* e *ex situ* e de manejo florestal; a maior parte da diversidade genética da espécie encontra-se dentro de suas populações; a baixa diversidade entre as populações pode ser explicada pelo elevado fluxo gênico.

Não foi detectada correlação entre a distância genética e a distância geográfica entre as populações amostradas. Apesar da grande distância, as populações localizadas próximas umas das outras, não apresentam diferenciação genética menor, quando comparada com populações distantes. Logo o aumento da distância espacial entre as populações não implica em aumento na diferenciação genética entre elas.

Das dez procedências brasileiras testadas, apenas duas procedências apresentaram divergência de atribuição quando comparadas com o grupo referência. Vários fatores podem contribuir, sendo a amplitude de coletadas realizadas em diferentes altitudes e caracterizada somente como uma única população, ou a mistura de coletas de diversas regiões, procedências e países para formação da população base do Brasil. Grande parte das populações introduzidas são originadas da região de Coffs Harbour, NSW.

6 REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

ALLARD, R.W.; BRADSHAW, A.D. Implications of genotype-environmental interactions in applied plant breeding. **Crop Science**, Madison, v. 4, n. 5, p. 503-508, 1964.

ALVARES et al., Koppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, Stuttgart, vol. 22, n. 6, p. 711–728, 2013. DOI 10.1127/0941-2948/2013/0507

ALVES, P. F.; SILVA, J. M.; PAULA, D. R. et al., Diversidade genética e sistema de reprodução em uma população base de *Eucalyptus camaldulensis* dehn. procedente de Katherine River, Austrália. **Revista do Instituto Florestal**, São Paulo, v. 21, n. 2, p. 169-179, dez. 2009.

ANDRADE, H. B. **Avaliação de espécies e progênies de *Eucalyptus* L'Heritier (Myrtaceae) nas regiões norte e noroeste do Estado de Minas Gerais**. 1991. 105 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.

ASSIS, T. F. Melhoramento genético do eucalipto. **Informe Agropecuário**, Belo Horizonte, v. 189, p. 32-51, 1996.

ATROCH, A. L.; NASCIMENTO FILHO, F. J.; RESENDE, M. D. V. Seleção genética simultânea de progênies de guaranazeiro para produção, adaptabilidade e estabilidade temporal. **Revista Ciência Agrária**, Recife, v. 56, n. 4, p. 347-352, 2013.

Australaian National Botanic Gardens and Centre for Australian National Biodiversity Research, 2012. Disponível em: <https://www.anbg.gov.au/cpbr/databases/> Acesso em 29 dez. 2015.

AUSTRALIAN GOVERNMENT. Disponível em: <Http://www.australia.gov.au/about-australia/australian-story/eucalypts>> Acesso em 29 dez. 2015.

AUSTRALIAN PLANTS ONLINE - Association of Societies for Growing Australian Plants. Setembro 2000. Disponível em: <<http://anpsa.org.au/APOL19/sep00-3.html>> Acesso em 28 dez. 2015.

AUSTRALIAN NATIVE PLANTS SOCIETY (Australia) – ANPSA. Disponível em: <<http://anpsa.org.au/eucalypt.html>>. Acesso em 28 dez. 2015.

BALZARI, M. Applications of mixed models in plant breeding. In: KANG, M.S. **Quantitative genetics, genomics and plant breeding**. New York: CABI Publishing, 2001. p. 353-363.

BARBOSA NETO, J. F.; BERED, F. **Marcadores moleculares e diversidade genética no melhoramento de plantas**. In: MILACH, S. C. K. Marcadores moleculares em plantas. Porto Alegre: Ed. UFRGS, 1998. p. 29-40.

BARROS, H.B.; et al., Adaptabilidade e estabilidade de genótipos de soja (*Glycine max L.*) em Mato Grosso. **Ambiência**. Guarapuava, v.6, n.1, p.75-88, 2010.

BERTI, C. L. F.; FREITAS, M. L. M.; ZANATTO, A. C. S. et al., Variação genética, herdabilidades e ganhos na seleção para caracteres de crescimento e forma em teste de progênies de polinização aberta de *Eucalyptus cloeziana*. **Revista do Instituto Florestal**, São Paulo, v. 23 n. 1 p. 13, 2011.

BERTOLUCCI, F. de L. G.; REZENDE, G. D.S. P.; PENCHEL, R. Produção e utilização de híbridos de eucalipto. **Silvicultura**, São Paulo, v. 13, n. 51, p. 12-16, set/out. 1993.

BOHONAK, A. J. IBD (Isolation by distance): A program for Analyses of isolation by distance. **Heredity**, London, v. 93, p. 153–154, 2002.

BOLAND, D. J.; et al., **Forest trees of Australia**. Nelson-CSIRO Melbourne, Australia. p. 687, 1984.

BOREM, A. **Melhoramento de plantas**. 2. ed. Viçosa, MG: Ed. UFV, 1998, 453p.

BORGES, R. C. G. et al. Estimativa de parâmetros genéticos em *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 4, n. 2, p. 134-145, 1980.

BROOKER et al., 2002. Disponível em: <<https://www.anbg.gov.au/cpbr/cd-keys/Euclid/sample/html/classification.htm>> Acesso 29 dez. 2015.

BROWN, A. D. H.; ALLARD, R. W. Estimation of mating system in open-pollinated maize populations using isozymes polymorphism. **Genetics**, Austin, v. 66, n. 1, p. 113-145, 1970.

BURGESS, I. P. et al., The effect of outcrossing rate on the growth of selected families of *Eucalyptus grandis*. **Silvae Genetica**, Frankfurt, v. 45, p. 97-100, 1996.

BUTCHER, P. A.; WILLIAMS, E. R. Variation in outcrossing rates and growth in *Eucalyptus camaldulensis* from the Petford Region, Queensland; Evidence of Outbreeding Depression. **Silvae Genetica**, Frankfurt, v. 51, n. 1, p. 6-12, 2002.

CAIXETA, R.P.; CARVALHO, D.; ROSADO, S.C.S.; TRUGILHO, P.F. Variações genéticas em populações de *Eucalyptus* spp. detectadas por meio de marcadores moleculares. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 27, n. 3, p. 357-363, 2003.

CHAIX, G.; GERBER, S.; RAZAFIMAHARO, V.; VIGNERON, P.; VERHAEGEN, D., HAMON, S. Gene flow estimation with microsatellites in a Malagasy seed orchard of *Eucalyptus grandis*. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 107, p. 705–712, 2003. DOI 10.1007/s00122-003-1294-0

COCKERHAM, C. C. Variance of gene frequencies. **Evolution**, Lancaster, v. 23, n. 1, p. 72-84, 1969.

CONORD, C., GUREVITCH, J., FADY, B. Large-scale longitudinal gradients of genetic diversity: a meta-analysis across six phyla in the Mediterranean basin. **Ecology and Evolution**, Oxford, v. 2, p. 2600-2614, 2012. doi: 10.1002/ece3.350

CORNACCHIA, G.; CRUZ, C.D.; LOBO, P.R.; PIRES, I. E. Estimativas do coeficiente de repetibilidade para características fenotípicas de procedências de *Pinus tecunumanii* (Schw.) EGUILUZ, PERRY e *Pinus caribaea* var. *hondurensis* Barret, Golfari. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 19, n. 3, p. 333-345, 1995.

CORNUET, J. M.; PIRY, S.; LUIKART, G.; ESTOUP, A.; SOLIGNAC, M. New methods employing multilocus genotypes to select or exclude populations origins of individuals. **Genetics**, Austin, v. 153, p. 1989-2000, 1999.

COSTA, J.G. et al., Adaptabilidade e estabilidade de produção de cultivares de milho recomendadas para o Estado do Acre. **Ciência e Agrotecnologia**. Lavras, v. 23, n. 1, p.7-11, 1999.

CRUZ, C.D.; TORRES, R.A.; VENCOVSKY, R. An alternative approach to the stability analysis proposed by Silva and Barreto. **Revista Brasileira de Genética**, Ribeirão Preto, v. 12, p. 567-580, 1989.

CRUZ, C. D.; REGAZZI, A. J.; CARNEIRO, P. C. S. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético**. 3. Ed. Viçosa: UFV, 2004, 480 p.

CRUZ, C.D.; CARNEIRO, P.C.S. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético**. 2.ed. Viçosa: UFV, 2006, 585 p.

DEGEN, B.; WARD, S. E.; LEMES, M., R.; NAVARRO, C.; CAVERS, S.; SEBBENN, A. M. Verifying the geographic origin of mahogany (*Swietenia macrophylla* King) with DNA-fingerprints. **Forensic Science International: Genetics**, v. 7 p. 55–62, 2013. <http://dx.doi.org/10.1016/j.fsigen.2012.06.003>

DUARTE, J. B. **Estudo da adaptabilidade e estabilidade fenotípica em linhagens e cultivares de feijão mulatinho (*Phaseolus vulgaris* L.)**. Dissertação (mestrado em Agronomia) – Escola de Agronomia, Universidade Federal de Goiás, Goiânia. 1988, 155 p.

ELDRIDGE, K. G. **An annotated bibliography of genetic variation in *Eucalyptus camaldulensis***. Oxford: Commonwealth Forestry Institute, p. 9. 1975.

ELDRIDGE, K.; DAVIDSON, I.; HARDWOOD, C.; VAN WYK, G. **Eucalypt domestication and breeding**. New York: Oxford University Press, 1993, 288 p.

EL MOUSSADIK, A., PETIT, R. J. High level of genetic differentiation for allelic richness among populations of the argan tree [*Argania spinosa* (L.) Skeels] endemic to Morocco. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 92, p. 832–839, 1996.

EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA - EMBRAPA. **Sistema Brasileiro de Classificação de Solos**. 3. ed. Rio de Janeiro: Embrapa Solos, 2013. 353 p.

ETTORI, L. C.; FIGLIOLIA, M. B.; SATO, A. S. **Conservação ex situ dos recursos genéticos de espécies florestais nativas: situação atual no Instituto Florestal**. In: A.R. Higa e L.D. Silva (coord.). Pomar de sementes de espécies florestais nativas. FUPEF do Paraná, Curitiba, p. 203-225, 2006.

EFRON, B. Estimating the error rate of a prediction rule – Improvement on cross-validation. **Journal of the American Statistical Association**, v. 78, p. 316-333, 1983.

FALCONER, D. S. **Introdução à genética quantitativa**. Viçosa: UFV, 1987. 279 p.

FALCONER, D. D.; MACKAY, T. F. C. **Introduction to quantitative genetics**. London: Longman Malaysia, 1996. 463 p.

FARMER, JR, R.E.; BARNETT, P.E.; THOR, E.; RENNIE, J.C. Heritability estimates for height growth of Tennessee Yellow Poplar. **Silvae Genetica**, Frankfurt, n. 32, n. 1/2, p. 15-8, 1983.

FERRÃO, R.G.; et al., Parâmetros genéticos em café Conilon. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília. v. 43, p. 61-69, 2008.

FERREIRA, M. E.; GRATTAPAGLIA, D. **Introdução ao uso de marcadores moleculares em análise genética**. 3 ed. Brasília. Embrapa – Cenargem, 1998, p. 220.

FIELD, D. L.; AYRE, D. J.; WHELAN, R. J.; YOUNG, A. G. Patterns of hybridization and asymmetrical gene flow in hybrid zones of the rare *Eucalyptus aggregata* and common *E. rubida*. **Heredity**, London, v. 106, n.5, p. 841–53, 2011. doi:10.1038/hdy.2010.127

FINKELDEY, R. **An introduction to tropical forest genetics**. Gottingen: Institute of Forest Genetics and Forest Tree Breeding, 2005. 241p. (Busgenweg 2, D-37077).

FOX, P.N.; CROSSA, J.; ROMAGOSA, I. **Multi-environment testing and genotype-environment interaction**. In: KEMPTON, R.A.; FOX, P.N. (Ed.). Statistical methods for plant variety evaluation. New York: Chapman & Hall, 1997. p. 117-138.

FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS. **Global forest resources assessment 2000**. FAO Forestry Paper. 2000. 479 p. Disponível em:

<[http:// www.fao.org/forestry/fo/fra/main/index.jsp](http://www.fao.org/forestry/fo/fra/main/index.jsp)>. Acesso em: 25 jan. 2015.

GAIOTTO, F. A.; BRAMUCCI, M.; GRATTAPAGLIA, D. Estimation of outcrossing rate in a breeding population of *Eucalyptus urophylla* with dominant RAPD and AFLP markers. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 95, p. 842-849, 1997.

GARCIA, L. G. et al., Modelagem da aptidão climática do *Eucalyptus grandis* frente aos cenários de mudanças climáticas no Brasil. **Scientia Forestalis**, Piracicaba, v. 42, n. 104, p. 503-511, 2014.

GIUDICE-NETO, J.; DEL, SEBBENN, A. M.; KAGEYAMA, P. Y. Herança e ligação em locos isoenzimáticos de *Caesalpinia echinata* L. (Pau-brasil). **Revista do Instituto Florestal**, São Paulo, v. 16, p. 101-110, 2004.

GOUDET, J. Fstat (Version 2.9.3.2): a computer program to calculate F-statistics. **Heredity**, London, v. 86, p. 485–486, 1995.

GRATTAPAGLIA, D.; SEDEROFF, R. Genetic linkage maps of *Eucalyptus grandis* and *Eucalyptus urophylla* using a pseudo-testcross: mapping strategy and RAPD markers. **Genetics**, Austin, v. 137 n. 4, p.1121-1137, 1994.

HARDNER, C. M.; VAILLANCOURT, R. E.; POTTS, B. M. Stand density influences outcrossing rate and growth of open-pollinated families of *Eucalyptus globulus*. **Silvae Genetica**, Frankfurt, v. 45, n.4, p. 226 -228, 1996.

HAMRICK, J. L., GODT, M. J. W., SHERMAN-BROYLES, S. L. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. **New Forests**, Dordrecht, v. 6, p. 95-124, 1992. doi: 10.1007/bf00120641

HEDRICK, F. A standardized genetic differentiation measured. **Evolution**, Lancaster, v. 59, p. 1633–1638, 2005.

HENDERSON, C. R. Estimation of changes in herd environment. **Journal of Dairy Science**, v. 32, p. 709, 1949.

HENDERSON, C. R. Sire evaluation and genetic trends. In: ANIMAL BREEDING AND GENETICS SYMPOSIUM IN HONOR OF J. LUSH, 1973, Champaign. **Proceedings**. Champaign: America Society of Animal Science, 1973. p.10-41.

HILL, K. D.; JOHNSON, L. A. S. Systematics studies in the *Eucalyptus*: a study of the bloodwoods, genus *Corymbia* (Myrtaceae). **Telopea**, Kingston, v. 6, p. 185-504, 1995.

HOUSE, A.P.N.; BELL, J.C. Genetic diversity, mating systems and systematic relationships in two red mahoganies, *Eucalyptus pellita* F. Muell. and *E. scias*L. Johnson. **Australian Journal of Botany**, Melbourne, v. 44, p. 157–174, 1996.

HOUSE, S. M. **Reproductive biology of eucalypts**. In *Eucalypt ecology: individuals to ecosystems*. Edited by J.E. Williams and J.C.Z. Woinarski. Cambridge University Press, Cambridge, UK. p. 30-55, 1997.

IBA - INDÚSTRIA BRASILEIRA DE ÁRVORES, 2014. Disponível em: <http://iba.org/images/shared/iba_2014_pt.pdf> Acesso 17 jan. 2015.

IPEF – INSTITUTO DE PESQUISAS E ESTUDOS FLORESTAIS, 2016. Circular Técnica 21 - MELHORAMENTO GENÉTICO. Disponível em: <<http://ipef.br/publicacoes/ctecnica/nr021.pdf>> Acesso 23 abr. 2016.

JONES, E.M.; SHEPHERD, M.; HENRY, R.; DELVES, A. Pollen flow in *Eucalyptus grandis* determined by paternity analysis using microsatellite markers. **Tree Genetics & Genomes**, Berlin, v. 1, n. 4, p. 37-47, 2008.

JUNGHANS, T.G.; PETERS-ROBINSON, I.; BERTOLUCCI, F.L.; ALFENAS, A.C. The use of self-incompatibility in the production of hybrid eucalyptus seed by Aracruz Celulose in Brazil. **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v. 21, n. 3, p. 375-379, 1998.

KAGEYAMA, P. Y. **Variação genética em progênes de uma população de *Eucalyptus grandis* (Hill) Maiden**. 1980. 125 f. Tese (Doutorado em Ciências Florestais) - Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba.

KALIL FILHO, A. N.; PIRES, C. L. S.; GURFINKEL, J. **Estimação de parâmetros genéticos e observação do comportamento em *Eucalyptus saligna* Smith em Angatuba (SP)**. In: CONGRESSO ANUAL DA ASSOCIAÇÃO BRASILEIRA TÉCNICA DE CELULOSE E PAPEL, 15, 1982, São Paulo. Resumos. São Paulo, 1982.

LAMBETH, C. C.; VAN BUIJTENEN, J. P.; DUKE, S. D.; McCULLOUGH, R., B. Early selection is effective in 20-year-old genetic tests of loblolly pine. **Silva Genetica**, Frankfurt, v. 32, n. 5/6, p. 210-15, 1983.

LIN, C.S.; BINNS, M.R. A superiority measure of cultivar performance for cultivar x location data. **Canadian Journal of Plant Science**, Ottawa, v. 68, n. 3, p. 193-198, 1988.

LYNCH, M.; MILLIGAN, B. G. Analysis of population genetic structure with RAPD markers. **Molecular Ecology**, Oxford, v. 3, p. 91–9, 1994.

MANOEL, R.O.; CARDIN, L.T.; MOREIRA, J.P.; SILVA, E.C.B.; SENNA, S.N.; KUBOTA, T.Y.K.; FREITAS, M.L.M.; MORAES, M.L.T.; SEBBENN, A.M. Sistema de reprodução, parentesco e tamanho efetivo em sementes de polinização livre de populações fragmentadas de *Copaifera langsdorffii* Desf. por análise de locos microssatélites. **Scientia Forestalis**, Piracicaba. v. 40, n. 94, p. 145-155. 2012.

MARIOTTI, J. A.; OYARZABAL, E. S.; OSA, J. M.; BULACIO, A. N. R.; ALMADA, G. H. Analisis de estabilidad y adaptabilidad de genotipos de caña de azucar. **Revista Agronomica del Noroeste Argentino**, v. 13, p. 105-27, 1976.

MCMAHON, L.; GEORGE, B.; ROBYN, H. *Eucalyptus grandis*. Prime fact, set. 2010. Disponível em: <http://www.dpi.nsw.gov.au/_data/assets/pdf_file/0005/356081/Eucalyptus-grandis.pdf> Acesso em 28 dez. 2015.

MESKIMEN, G.; FRANCIS, J. K. *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden. Rose gum eucalyptus. En: Burns, Russell M.; Honkala, Barbara H., eds. **Silvics of North America: 2. Hardwoods. Agric. Handb.** 654, 1990. Washington, DC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service: 305-312. Disponível em: <http://www.na.fs.fed.us/pubs/silvics_manual/volume_2/eucalyptus/grandis.htm> Acesso em 17 jan. 2016.

MILLER, M. P. **Tools for Population Genetic Analysis (TEPGA) Version 1.3.** Department of Biological Sciences Northern Arizona University, Flagstaff, 1997.

MIRANDA, A. C. M.; MORAES, M. L. T., SILVA, P. H. M.; SEBBENN, A. M. Ganhos genéticos na seleção pelo método do índice multi-efeitos em progênes polinização livre de *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden. **Scientia Forestalis**, Piracicaba, v. 43, n. 105, p. 203-209, 2015.

MORAES, C. B.; TAMBARUSSI, E. V.; GAMA, L. et al., Controle genético para a tolerância a geada em progênes de *Eucalyptus urophylla*. **Scientia Forestalis**, Piracicaba, v. 44, n. 110, 2016.

MORAES, M. L. T. **Variação genética da densidade básica da madeira em progênes de *Eucalyptus grandis* Hill ex. Maiden e suas relações com as características de crescimento.** 1987. 129 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Florestais) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Piracicaba, 1987.

MORAIS, L.K. **Adaptabilidade e estabilidade fenotípica em soja nos Estados de Mato Grosso e Mato Grosso do Sul.** Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) -Universidade Federal de Goiás. 2005.

MORAN, G.F.; BELL, J.C. *Eucalyptus*. In: TANKSLEY, S.D.; ORTON, T.J. (Ed.) **Isozymes in plant genetics and breeding**, Amsterdam, 1983. p.423-441.

MORI, E. S.; SEBBENN, A. M.; TAMBARUSSI, E. V.; GURIES, R. P. Sistema de reprodução em populações naturais de *Peltophorum dubium*. **Scientia Forestalis**, Piracicaba, v. 41, n. 99, p. 307-317, 2013.

MURO-ABAD, J. I. **Diversidade genética por marcadores moleculares e predição de ganhos em *Eucalyptus* spp.** 2003. 98f. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, 2003.

NEI, M. Analysis of gene diversity in subdivided populations. **Proc. Natl. Acad. Sci. USA.** 70(12): 3321-3323. doi:10.1073/pnas.70.12.3321. 1973.

NEI, M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. **Genetics**, Austin, v. 89, p.583-590, 1978.

NELDER, J. A.; WEDDERBURN, R. W. M. Generalized Linear Models. **Journal of the Royal Statistical Society A**, 135, 3, p.370-84, 1972.

ODA, S.; MENCK, A. L. M.; VENCovsky, R. Problemas no melhoramento genético clássico do Eucalipto em função da alta intensidade de seleção. **IPEF**, Piracicaba, n. 41/42, p. 8-17, jan./dez. 1989.

PAIVA, J. R.; RESENDE, M. D. V.; CORDEIRO, E. R. Índice multifeitos (BLUP) e estimativas de parâmetros genéticos aplicados ao melhoramento da acerola. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, v. 37, n. 6, p. 799-807, 2002.

PATTERSON, B.; VAILLANCOURT, R. E.; PILBEAM, D. J.; POTTS, B. M. Factors affecting variation in outcrossing rate in *Eucalyptus globulus*. **Australian Journal of Botany**, Melbourne, v.52, n.6, p.773-780, 2004.

PEREIRA, M. B.; VENCovsky, R. Limites da seleção recorrente: I. Fatores que afetam as frequências alélicas. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.23, n.7, p. 769-780, julho 1988.

PERRI, S. H. V.; IEMMA, A. F. Procedimento "MIXED" do SAS® para análise de modelos mistos. **Scientia Agrícola**, Piracicaba, v. 56, n. 4, p. 959-967, 1999.

PIEPHO, H. P.; MÖHRING, J. Best linear unbiased prediction of cultivar effects for subdivided target regions. **Crop Science**, Madison, v. 45, n. 3, p. 1151-1159, 2005.

PINTO JÚNIOR, J. E. **REML/ BLUP para a análise de múltiplos experimentos, no melhoramento genético de *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden**. 2004. 113 f. Tese (Doutorado em Agronomia) - Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2004.

PIRY, S.; ALAPETITE, A.; CORNUET, J. M.; PAETKAU, D.; BAUDOUIN, L.; ESTOUP, A. GeneClass2: a software for genetic assignment and first-generation migrant detection. **Heredity**, London, 95:536-539, 2004.

POTTS, B. M.; WILTSHIRE, R. J. E. **Eucalypt genetics and genecology**. In *Eucalypt ecology: individuals to ecosystems*. Edited by J.E. Williams and J.C.Z. Woinarski. Cambridge University Press, Cambridge, UK. p. 56-91, 1997.

PRYOR, L. D. **The biology of eucalypts**. London: Edward, 1976. p. 82.

PUPIN, S.; SANTOS, A. V. A.; ZARUMA, D. U. G. et al., Produtividade, estabilidade e adaptabilidade em progênies de polinização aberta de *Eucalyptus urophylla* S.T. Blake. **Scientia Forestalis**, Piracicaba, v. 43, n. 105, p. 127-134, 2015.

RAMALHO, R. S. **Dendrologia tropical (terminologia)**. 2. ed. Viçosa, MG: Ed. UFV, 1995. p. 52.

RANNALA, B.; MOUNTAIN, J. L. Detecting immigration by using multilocus genotypes. **Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.** v. 94, p. 9197-9221, 1997.

RESENDE, M. D. V. Delineamento de experimentos de seleção para maximização da acurácia seletiva e do progresso genético. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 19, n. 4, p. 479-500, 1995.

RESENDE, M. D. V.; DIAS, L. A. S. Aplicação da metodologia de modelos mistos (REML/BLUP) na estimação de parâmetros genéticos e predição de valores genéticos em espécies frutíferas. **Revista Brasileira de Fruticultura**, Jaboticabal, v. 22, n. 1, p. 44-52, 2000.

RESENDE, M. D. V.; STURION, J. A.; HIGA, A. R. Comparação entre métodos de avaliação da estabilidade fenotípica e adaptabilidade aplicados a dados de *Eucalyptus cloeziana* (F. MUELL). **Boletim Pesquisa Florestal**, Colombo, n. 42, jan./jun, p. 3-34. 2001.

RESENDE, M. D. V. **Genética biométrica e estatística no melhoramento de plantas perenes**. Brasília, DF: EMBRAPA Informação Tecnológica, 2002. 975 p.

RESENDE, M. D. V. **Métodos estatísticos ótimos na análise de experimentos de campo**. Colombo: Embrapa Florestas, 2004. v. 1. 57 p.

RESENDE, M. D. V. Melhoramento de essências florestais. In: BORÉM, A. (Ed.). **Melhoramento de espécies cultivadas**. Viçosa, MG: Ed. UFV, 2005. v. 2, p. 717-780.

RESENDE, M. D. V. **Matemática e estatística na análise de experimentos e no melhoramento genético**. Colombo: Embrapa Florestas, 2007a. 561p.

RESENDE, M. D. V. **SELEGEN–REML/BLUP: sistema estatístico e seleção genética computadorizada via modelos lineares mistos**. Colombo: Embrapa Florestas, 2007b. 361p.

RITLAND, K.; JAIN, S. A model for the estimation of outcrossing rate and gene frequencies using independent loci. **Heredity**, London, v. 47, p. 35-52, 1981.

RITLAND K. Correlated matings in the partial selfer, *Mimulus guttatus*. **Evolution**, Lancaster, v. 43, n. 4, p. 848-859, 1989.

RITLAND, K. Extensions of models for the estimation of mating systems using in independent loci. **Heredity**, London, v. 88, n. 4, p. 221-228, 2002.

SCAPIM, C. A.; OLIVEIRA, V. R.; BRACCINI, A. L.; CRUZ, C. D.; ANDRADE, C. A.; VIDIGAL, M C. G. Yield stability im maize (*Zea mays* L.) and correlation among the parameters of the Eberhart and Russel; Lin and BINNS and Hühn models. **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v.23, p.387-393, 2000.

SEBBENN, A. M. Tamanho amostral para conservação *ex situ* de espécies arbóreas com sistema misto de reprodução. **Revista do Instituto Florestal**, São Paulo, v. 15, p. 109-124, 2003.

SEBBENN, A. M. Sistema de reprodução em espécies arbóreas tropicais e suas implicações para a seleção de árvores matrizes para reflorestamentos ambientais. In: HIGA, A. R.; SILVA, L. **Pomares de sementes de espécies nativas**, Curitiba: FUPEF, 2006. p.193-198.

SEBBENN, A. M.; CARVALHO, A. C. M.; FREITAS, M. L. M.; MORAES, S. M. B.; SILVA, J. M.; JOLIVET, C.; MORAES, M. L. T. Low levels of realized seed and pollen gene flow and strong spatial genetic structure in a small, isolated and fragmented population of the tropical tree *Copaifera langsdorffii* Desf. **Heredity**, London, v. 106, n. 1, p. 134-145, 2011.

SILVA, P. H. M.; SHEPHERD, M.; GRATTAPAGLIA, D.; SEBBENN, A. M. Use of genetic markers to build a new generation of *Eucalyptus pilularis* breeding population. **Silvae Genetica**, Frankfurt, v. 64, p. 170-181, 2015.

SHEPHERD, M.; SEXTON, T. R.; THOMAS, D.; HENSON, M.; HENRY, R. J. Geographical and historical determinants of microsatellite variation in *Eucalyptus pilularis*. **Can. J. For. Res.** Edmonton, v. 40, p. 1051-1063, 2010.

SMITH, A. B.; CULLIS, B. R.; THOMPSON, R. The analysis of crop cultivar breeding and evaluation trials: an overview of current mixed model approaches. **The Journal of Agricultural Science**, Cambridge, v. 143, p. 449-462, 2005.

SQUILLACE, A. E. Average genetic correlations among offspring from open-pollinated forest trees. **Silvae Genetica**, Frankfurt, v. 23, n. 5, p. 149-156. 1974.

TAMBARUSSI, E. V.; BOSHIER, D.; VENCOVSKY, R.; FREITAS, M. L. M.; SEBBENN, A. M. Paternity analysis reveals significant isolation and near neighbour pollen dispersal in small *Cariniana legalis* Mart. Kuntze populations in the Brazilian Atlantic Forest. **Ecology and Evolution**, Oxford, v. 5, p. 4735-5147, 2015.

UNIVERSIDADE FEDERAL DE VIÇOSA. Entendendo a biotecnologia. [S.l.]: UFV / Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia/Fundação Biominas, 2000. 1 **CD-ROM**.

VENCOVSKY, R. **Princípios de genética quantitativa**. Piracicaba: Esalq, 1973. 97p.

VENCOVSKY, R. Tamanho efetivo populacional na coleta e preservação de germoplasmas de espécies alógamas. **IPEF**, Piracicaba, n. 35, p.79-84, 1987.

VENCOVSKY, R.; BARRIGA, P. **Genética biométrica no fitomelhoramento**. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética, 1992. 416 p.

YEH, F. C.; BRUNE, A.; CHELIAK, W. M.; CHIPMAN, D.C. Mating system of *Eucalyptus citriodora* in a seed-production area. **Canadian Journal of Forest Research**, Edmonton, v. 13, n. 6, p. 1051-1055, 1983.

WEIR, B. S.; BASTEN, C. J. Sampling strategies for DNA sequence distance. **Biometrics**, Washington, v. 26, p. 551-582, 1990.

WEIR, B. S.; COCKERHAM, C. C. Estimating F-statistics for the analyses of population structure. **Evolution**, Washington, v. 38, n. 6, p. 1358-1370, 1984.

WRIGHT, J. W. **Introduction to forest genetics**. New York: Academic Press, 1976. 464p.

APENDICE

Apêndice 1.

Desequilíbrio de ligação

pop1	pop2	pop3	pop4	pop5	pop6	pop7	pop8	pop9	pop10	pop11	pop12	pop13	pop14	pop15	pop16	pop17
0,77	0,02	1,00	0,24	0,58	0,50	0,37	1,00	0,26	1,00	0,63	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	0,01
0,54	0,35	1,00	0,55	1,00	0,39	0,27	1,00	0,45	1,00	0,25	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
0,56	1,00	0,21	0,05	1,00	0,30	0,01	1,00	0,11	1,00	0,42	1,00	1,00	1,00	0,10	1,00	1,00
1,00	0,77	1,00	0,31	0,75	0,47	1,00	1,00	0,42	1,00	0,12	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
1,00	1,00	1,00	0,22	1,00	0,64	0,16	1,00	0,27	0,05	0,37	1,00	1,00	0,25	1,00	1,00	0,26
0,55	0,68	1,00	1,00	0,16	0,10	0,45	1,00	0,39	1,00	0,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
0,77	0,01	1,00	1,00	0,43	0,52	0,36	1,00	0,95	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
0,17	0,57	1,00	0,55	0,73	0,12	1,00	1,00	0,38	0,06	0,28	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	0,37
0,05	0,21	0,27	0,46	1,00	0,48	0,27	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	0,26	1,00	1,00	0,32
0,05	1,00	1,00	0,76	1,00	0,15	0,59	1,00	0,39	1,00	0,50	1,00	1,00	0,25	0,53	1,00	0,39
0,03	0,53	0,14	0,77	0,06	0,59	0,35	1,00	0,35	0,45	0,29	1,00	1,00	1,00	1,00	0,35	1,00
0,36	1,00	1,00	0,72	1,00	0,01	1,00	0,02	1,00	1,00	0,41	1,00	1,00	0,62	0,32	1,00	0,07
0,05	1,00	1,00	0,90	0,65	0,34	1,00	1,00	0,39	1,00	0,33	1,00	1,00	1,00	0,55	1,00	0,32
0,17	0,14	1,00	0,33	1,00	0,50	1,00	1,00	0,51	1,00	1,00	1,00	1,00	0,01	1,00	1,00	0,21
0,19	0,38	0,14	0,60	1,00	0,49	0,17	1,00	0,09	1,00	0,03	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	0,05
0,01	1,00	1,00	1,00	1,00	0,11	0,48	1,00	0,26	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
0,09	1,00	0,07	0,45	1,00	0,00	1,00	0,24	0,04	0,25	0,91	1,00	1,00	1,00	0,78	1,00	1,00
0,22	1,00	1,00	0,31	1,00	0,03	0,02	0,23	0,51	1,00	1,00	1,00	1,00	0,71	1,00	1,00	1,00
0,01	0,34	0,14	1,00	1,00	0,00	0,33	1,00	0,39	0,09	0,11	1,00	1,00	0,32	1,00	1,00	1,00
0,05	0,11	1,00	0,43	1,00	0,89	1,00	0,10	0,41	1,00	1,00	1,00	1,00	0,32	1,00	1,00	1,00
0,11	0,32	1,00	0,09	1,00	0,02	1,00	1,00	0,04	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	0,14	1,00	1,00
0,08	1,00	1,00	0,25	0,80	0,05	0,16	0,61	0,13	0,51	0,93	1,00	1,00	0,07	1,00	0,54	1,00
0,01	0,21	1,00	0,12	0,35	0,00	0,46	1,00	0,91	0,01	0,18	1,00	0,10	0,72	0,20	1,00	0,51
0,01	0,58	1,00	0,91	0,88	0,01	0,23	0,65	0,00	1,00	0,35	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
0,05	1,00	0,22	0,90	1,00	0,01	0,15	1,00	0,49	0,29	1,00	1,00	1,00	0,02	0,21	0,04	1,00

0,12	0,57	1,00	0,59	0,34	0,04	0,32	1,00	0,49	0,17	0,45	1,00	1,00	1,00	0,45	1,00	0,01
0,20	1,00	1,00	0,17	0,03	0,04	1,00	0,61	0,55	0,04	0,58	1,00	1,00	0,41	0,55	1,00	1,00
0,17	1,00	1,00	0,24	0,38	0,00	1,00	0,66	0,16	0,40	0,13	1,00	1,00	0,46	0,44	1,00	1,00
0,26	1,00	1,00	1,00	0,42	0,73	0,35	1,00	1,00	0,49	1,00	1,00	1,00	0,47	0,55	0,53	0,33
0,44	0,69	1,00	0,05	0,69	0,00	0,17	1,00	0,10	0,03	0,28	1,00	1,00	1,00	0,22	0,54	1,00
0,21	1,00	1,00	1,00	1,00	0,05	0,03	0,65	0,68	1,00	0,85	1,00	1,00	0,70	1,00	1,00	0,03
0,37	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	0,62	0,30	0,69	0,18	1,00	1,00	1,00	0,08	1,00	1,00	0,26
1,00	1,00	1,00	0,32	0,28	0,05	1,00	1,00	0,55	0,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	0,16
0,05	1,00	1,00	1,00	0,10	0,04	0,44	1,00	0,08	1,00	0,48	1,00	1,00	0,32	1,00	1,00	0,13
0,12	0,62	1,00	0,48	0,35	0,21	1,00	1,00	0,03	1,00	0,15	1,00	1,00	0,09	0,48	1,00	0,52
0,19	0,21	1,00	0,47	1,00	0,52	1,00	1,00	0,78	0,18	1,00	1,00	1,00	1,00	0,26	1,00	0,37
