



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
Campus de Ilha Solteira

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA

**HERDABILIDADE EM CARACTERES DE CRESCIMENTO DE
POPULAÇÕES FRAGMENTADAS DA ESPÉCIE ARBÓREA**

Copaifera langsdorffii (FABACEAE)

THAISA YURIKO KUBOYAMA KUBOTA

**Ilha Solteira
2014**



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
Campus de Ilha Solteira

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA

**HERDABILIDADE EM CARACTERES DE CRESCIMENTO DE
POPULAÇÕES FRAGMENTADAS DA ESPÉCIE ARBÓREA**

Copaifera langsdorffii (FABACEAE)

THAISA YURIKO KUBOYAMA KUBOTA

Dissertação apresentada à Faculdade de Engenharia
do Campus de Ilha Solteira – UNESP como parte
dos requisitos para obtenção do título de Mestre em
Agronomia. Especialidade: Sistema de Produção.

Prof. Dr. Alexandre Magno Sebbenn

Orientador

**Ilha Solteira
2014**

FICHA CATALOGRÁFICA
Desenvolvido pelo Serviço Técnico de Biblioteca e Documentação

K955h Kubota, Thaisa Yuriko Kuboyama .
Herdabilidade em caracteres de crescimento de populações fragmentadas da espécie arbórea *copaifera langsdorffii* (FABACEAE) / Thaisa Yuriko Kuboyama Kubota. -- Ilha Solteira: [s.n.], 2014
33 f.

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista. Faculdade de Engenharia de Ilha Solteira. Especialidade: Sistema de Produção, 2014

Orientador: Alexandre Magno Sebbenn
Inclui bibliografia

1. Copaíba. 2. Marcadores microssatélites. 3. Herdabilidade.
4. Melhoramento genético. 5. Conservação genética.



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
CAMPUS DE ILHA SOLTEIRA
FACULDADE DE ENGENHARIA DE ILHA SOLTEIRA



CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO: Herdabilidade em caracteres de crescimento de populações fragmentadas da espécie arbórea *Copaifera langsdorffii* (FABACEAE)

AUTORA: THAISA YURIKO KUBOYAMA KUBOTA

ORIENTADOR: Prof. Dr. ALEXANDRE MAGNO SEBBENN

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de MESTRE EM AGRONOMIA ,
Área: SISTEMAS DE PRODUÇÃO, pela Comissão Examinadora:

Prof. Dr. ALEXANDRE MAGNO SEBBENN
Instituto Florestal de São Paulo - Ifsp - Secret. do Meio Ambiente / Instituto de Botanica

Prof. Dr. MARIO LUIZ TEIXEIRA DE MORAES
Departamento de Fitotecnia, Tecnologia de Alimentos e Sócio Economia / Faculdade de Engenharia de Ilha Solteira

Prof. Dr. RINALDO CESAR DE PAULA
Departamento de Produção Vegetal / Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias de Jaboticabal

Data da realização: 14 de fevereiro de 2014.

DEDICO

Ao meu pai Massuki, minha mãe Irani, meu irmão Thiago e ao meu companheiro João Vitor, que me possibilitaram mais essa conquista, exemplos de vida fundamentais para minha vida pessoal e profissional.

AGRADECIMENTOS

A Deus, por tudo que tens feito na minha vida e por permitir a conclusão do mestrado;

Ao Prof. Dr. Alexandre Magno Sebbenn pela orientação, dedicação, amizade, ensinamentos e auxílio na concretização deste trabalho;

Ao Prof. Dr. Mario Luiz Teixeira de Moraes pelo profissionalismo, humildade, confiança e companheirismo, um verdadeiro exemplo de vida;

À Universidade Estadual Paulista – FEIS/UNESP, Campus de Ilha Solteira, pela oportunidade;

Aos professores doutores Mario Luiz Teixeira de Moraes e Rinaldo Cesar de Paula por terem aceitado o convite de participar da banca de defesa do mestrado, além das críticas e sugestões que aperfeiçoaram o trabalho.

Às Prof^{as}. Dr^{as}. Camila Regina Silva Baleroni Recco e Carla Renata Silva Baleroni Guerra pelas sugestões no exame de qualificação do mestrado.

Aos docentes e funcionários da Faculdade de Engenharia de Ilha Solteira – UNESP, pelo auxílio e amizade, principalmente ao Alexandre Marques da Silva;

À Selma Maria Buzetti de Moraes pelo carinho, dedicação e aprendizado;

À Erica Cristina Bueno da Silva e a Marcela Aparecida de Moraes pela amizade, confiança e pelos momentos maravilhosos que eu jamais esquecerei;

A todos meus amigos estagiários, em especial, Darlin, Silvelise, Patrícia, Cecília, Juliana, Mayara, Janaína, Ricardo, Walter Júnior, Samara e Angélica;

Aos funcionários da Fazenda de Ensino, Pesquisa e Extensão da Faculdade de Engenharia de Ilha Solteira/UNESP, principalmente José Cambuim e Alonso A. da Silva;

Às equipes de serviço da Biblioteca e Seção de Pós-Graduação pela ajuda e competência;

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo - FAPESP pelo apoio financeiro, concedido através da bolsa de pesquisa;

Aos revisores anônimos da FAPESP por acreditarem e acompanharem o projeto (Processo: 2012/10906-4);

A todos que diretamente e indiretamente contribuíram para a realização deste trabalho meu profundo agradecimento!

RESUMO

O conhecimento sobre o potencial evolutivo das populações naturais é fundamental para garantir a sobrevivência das espécies. A estimativa da herdabilidade é necessária para analisar quanto da variação fenotípica de caracteres estão sobre controle genético. O objetivo desse estudo foi investigar o controle genético de caracteres de crescimento nas fases iniciais de desenvolvimento de populações fragmentadas de *Copaifera langsdorffii*, utilizando marcadores microssatélites. Para tanto, foram utilizadas duas populações de *C. langsdorffii*, uma localizada no parque municipal em São José do Rio Preto (SJRP) e uma na Estação Ecológica de Assis (EEA), ambas no Estado de São Paulo, Brasil. O modelo para estimar o coeficiente de herdabilidade consiste no método de regressão de uma medida de similaridade fenotípica e uma estimativa de parentesco entre pares de indivíduos, executado no programa Mark. Ambos coeficientes de parentesco e herdabilidade foram estimados para três classes de distância (10, 20 e 30 m) dentro das populações. As estimativas de herdabilidade foram baixas (máximo de 0,146) para todos os caracteres, variando entre valores positivos para os indivíduos regenerantes da população SJRP e entre negativos a positivos para os juvenis da população EEA. Em termos evolutivos, estes resultados indicam poucas chances de alterar a média populacional dos caracteres estudados pela seleção natural, sendo os efeitos ambientais aleatórios mais fortes para alterar esta média. Este resultado, associado à tendência observada de redução no coeficiente de herdabilidade para altura entre indivíduos regenerantes para indivíduos juvenis também indica que este controle genético reduz com o desenvolvimento das plantas, ou seja, a seleção natural em populações naturais é mais forte em fases iniciais de desenvolvimento das plantas. Em suma, os resultados sugerem que não existem diferenças nos níveis de herdabilidade entre as duas populações e que a herdabilidade para os caracteres de crescimento é baixa em ambas as populações.

Palavras-chave: Copaíba. Parentesco. População natural. Potencial evolutivo. Variação genética.

ABSTRACT

The knowledge about the evolutionary potential of natural populations is critical to ensure the survival of the species. Heritability estimates are necessary to analyze how much of the phenotypic variation of traits are about genetic control. The aim of this study is to investigate the genetic control of growth traits in the initial phases of developing fragmented populations *Copaifera langsdorffii*, using microsatellite markers. Therefore, two populations of *C. langsdorffii* were used a municipal park located in São José do Rio Preto (SJRP) and at Assis Ecological Station (AES), both in the state of São Paulo, Brazil. The model to estimate the heritability coefficient is the method of regression of a measure of phenotypic similarity and an estimate of kinship between individuals, run the Mark programs. The coefficients of relatedness and heritability were estimated for three classes of distance (10, 20 and 30 m) within populations. Estimates of heritability were low (maximum 0.146) for all traits, ranging from positive values for regenerating individuals of the population SJRP and from negative to positive for the juvenile population AES. In evolutionary terms, these results indicate little chance of changing the population mean of the characters studied by natural selection, with the strongest environmental random effects to change this average. This result, coupled with the trend of reduction in the coefficient of heritability for height between regenerating juveniles individuals indicates also that the genetic control reduces the development of plants, in other words, natural selection in natural populations is stronger in the early stages of plant development. In short, the results suggest that there are no differences in the levels of heritability between the two populations and that the heritability for growth traits is low in both populations.

Keywords: Copaíba. Relatedness. Natural population. Evolutionary potential. Genetic variation.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	10
2	OBJETIVO.....	12
3	HIPÓTESES.....	13
4	REVISÃO DE LITERATURA.....	14
4.1	A espécie <i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.....	14
4.2	Estimativa de herdabilidade.....	15
4.3	Populações naturais fragmentadas.....	16
5	MATERIAL E MÉTODOS.....	18
5.1	Locais de estudo e amostragem.....	18
5.2	Análises de microssatélites.....	18
5.3	Método para estimar a herdabilidade segundo Ritland (1996a).....	19
5.4	Estimativa de parentesco.....	18
6	RESULTADOS E DISCUSSÕES.....	20
6.1	Resultados observados em estudos genéticos utilizando os dados do presente estudo	20
6.2	Caracteres quantitativos dos indivíduos regenerantes e juvenis.....	21
6.3	Herdabilidade nas populações.....	21
7	CONCLUSÕES.....	25
	REFERÊNCIAS.....	26

1 INTRODUÇÃO

O coeficiente de herdabilidade é um parâmetro que mede o quanto da variação fenotípica é de origem genética, ou seja, quanto da variação observada nos caracteres de interesse está sob controle genético e pode ser manipulada pela seleção artificial (SEBBENN; VILAS BOAS; MAX, 2008b). A herdabilidade em populações naturais é estimada a partir da covariância entre o coeficiente de parentesco e a semelhança fenotípica entre caracteres quantitativos dos indivíduos (BESSEGA et al., 2011).

Caracteres controlados por um ou poucos locos gênicos apresentam herdabilidade alta, como resistência a pragas e doenças (MIRANDA et al., 2012; SILVA et al., 2013), produção de resina em espécies de *Pinus* (ROMANELLI; SEBBENN, 2004), densidade e caracteres anatômicos da madeira (SANTOS et al., 2008, 2010; TUNG et al., 2010, 2011). No entanto, caracteres tipicamente quantitativos como altura, diâmetro a altura do peito e volume de espécies arbóreas apresentaram baixos valores de herdabilidade (SEBBENN et al., 1994, 1995, 2008a, 2008b, 2008c, 2009a, 2009b, 2011a; FREITAS et al., 2008a, 2008b; GUERRA et al., 2009; MORAES et al., 2010; SATO et al., 2010; SOUZA et al., 2011; TAMBARUSSI et al., 2010; TUNG et al., 2011; BERTI et al., 2011; BATISTA et al., 2012; MORAES et al., 2012; SENNA et al., 2012; PIRES et al., 2013), visto que estes estão sob controle de muitos locos gênicos.

O grau de parentesco dos indivíduos geralmente não é conhecido em populações naturais. A abordagem clássica para estimar a herdabilidade e correlações genéticas envolvem métodos artificiais (testes de progênies) ao utilizar material com parentesco conhecido como: *i*) irmãos de autofecundações; *ii*) meios-irmãos; *iii*) irmãos completos; *iv*) irmãos de autofecundação e de cruzamentos (KLEUNEN; RITLAND, 2005).

A copaíba (*Copaifera langsdorffii* Desf.) pertencente à família Fabaceae, é uma espécie arbórea com ampla dispersão, ocorre em países da América do Sul como Argentina, Bolívia, Paraguai e Brasil (LORENZI, 2002). A polinização é realizada principalmente por abelhas e seus principais dispersores são as aves (CARVALHO, 2003). É uma planta hermafrodita e apresenta sistema de reprodução misto com até 8% de autofecundação, com predomínio de cruzamentos (OLIVEIRA; CARVALHO; ROSADO, 2002). A espécie pode ser encontrada como arbusto até árvore de grande porte e é utilizada na produção de madeira e óleo, além da arborização urbana e recuperação de áreas degradadas de preservação permanente. Apesar de sua importância econômica, a copaíba encontra-se na lista de espécies ameaçadas de extinção

no Estado de São Paulo. As populações estão sendo reduzidas, em muitos casos, ficam restritas a árvores isoladas em campos e pastagens (CARVALHO, 2003).

As populações naturais estão em ambientes variáveis, sendo necessário estudá-las em paisagens naturais, só assim é possível entender o potencial da seleção natural moldando a variação fenotípica. Desta forma, com o avanço tecnológico na área da biologia molecular surge a alternativa de estimar a herdabilidade e o parentesco utilizando marcadores microssatélites. Os marcadores microssatélites são unidades de pares de bases nitrogenadas (AT-CG) que se repetem ao longo do DNA capazes de detectar diferenças entre dois ou mais indivíduos (GRIFFITHS et al., 2002), ideais para estudos com populações naturais em que as informações genealógicas não estão diretamente disponíveis (MOUSSEAU; RITLAND; HEATH, 1998).

Segundo Ritland (1996a), a herdabilidade pode ser estimada através do método que envolve a regressão de caracteres quantitativos semelhantes sobre o parentesco estimado, utilizando marcadores genéticos em populações naturais. A estimativa de herdabilidade exige a presença da variância de parentesco, incorporada em ambientes compartilhados. O método visa organismos de vida longa, como as árvores que inseridas nas florestas apresentam dificuldades de manipulação experimental.

Estudos de estimativas de herdabilidade e parentesco em populações naturais baseados em marcadores microssatélites são atualmente escassos na literatura e muito mais estudos são necessários para entender a herança de caracteres quantitativos em tais condições, sem controle ambiental (QUELLER; GOODNIGHT, 1989; HEDRICK; RITLAND, 1990; RITLAND, 1996a, 1996b, 2000; LYNCH; RITLAND, 1999; KLAPER et al., 2001; WANG, 2002; RITLAND; TRAVIS, 2004; ANDREW et al., 2005; KLEUNEN; RITLAND, 2005).

2 OBJETIVO

O objetivo deste estudo é investigar o controle genético de caracteres de crescimento em populações fragmentadas de *Copaifera langsdorffii*. Mais especificamente pretende-se responder as seguintes questões:

1. Existem diferenças nos níveis de herdabilidade entre diferentes populações?
2. Quais os níveis de herdabilidade em caracteres de crescimento nas fases iniciais de desenvolvimento em populações naturais?

3 HIPÓTESES

As principais hipóteses deste projeto são – Estudos realizados com espécies arbóreas, utilizando ambientes controlados, como os testes de progênies tem detectado que o coeficiente de herdabilidade tende a diminuir na fase de plântula para a fase adulta. Neste estudo, o coeficiente de herdabilidade é estimado na fase de regeneração e na fase juvenil. Assim, espera-se que o coeficiente de herdabilidade seja maior na fase regenerante do que na fase juvenil.

4 REVISÃO DE LITERATURA

4.1 A espécie *Copaifera langsdorffii* Desf.

Copaifera langsdorffii Desfontaines, pertence à família Fabaceae e é comumente conhecida como pau-óleo ou, simplesmente, copaíba. A espécie possui ampla distribuição natural, ocorre em países como Argentina (nordeste), Bolívia (sul), Paraguai (norte) e no Brasil destaca-se por abranger todo território (da Amazônia a Santa Catarina). Sua grande plasticidade ecológica impressiona, podendo ser encontrada principalmente na Floresta Latifoliada da bacia do Paraná, ocorre tanto em floresta primária como em formações secundárias, sendo característica das formações de transição do Cerrado para Floresta Estacional Semidecidual (LORENZI, 2002; VEIGA JÚNIOR; PINTO, 2002; CARVALHO, 2003).

As copaíbas são árvores de grande porte, apresentam crescimento lento a moderado. Na Floresta Ombrófila Densa, na idade adulta, pode atingir 35 m de altura e 100 cm de diâmetro a altura do peito (DAP), e no Cerrado e na Caatinga apresentam porte menor, variando de 1,80 a 10 m de altura e podem alcançar de 25 a 40 m de altura e viver até 400 anos. O tronco é áspero, mede de 0,4 a 4 m de diâmetro e apresenta coloração escura. As folhas são compostas, alternas. Já o fruto é do tipo folículo com uma semente preta envolvida por um arilo de cor laranja, elementos valiosos na identificação. A floração e a frutificação não são uniformes entre as regiões (PEDRONI et al., 2002; VEIGA JÚNIOR; PINTO, 2002; CARVALHO, 2003).

A planta é hermafrodita com sistema de reprodução em que predomina os cruzamentos (MANOEL et al., 2012a, 2012b). Em populações naturais, o processo reprodutivo se inicia entre 20 e 30 anos de idade. A dispersão das sementes de copaíbas é feita, basicamente, por aves, como o tucanuçu (*Ramphastos toco*) e a gralha-do-campo (*Cyanocorax cristatellus*) e mamíferos, como o miqui (*Brachyteles arachnoides*) e o macaco-prego (*Cebus apella*) e ainda pode ser dispersa pelas águas dos rios, dispersão hidrocórica, devido sua ocorrência junto aos cursos de água. A polinização apresenta grande participação de abelhas (*Apis mellífera* e *Trigona spinipes*) (CARVALHO, 2003; SEBBENN et al., 2011a).

A espécie possui importante valor econômico no Brasil por causa de usa madeira com densidade de 0,70 g/cm³, indicada para a construção civil, como vigas, caibros, ripas, batente de portas e janelas, confecção de móveis (LORENZI, 2002). Outro destaque é o óleo

extraído de seu tronco que pode ser utilizado na área apícola e medicinal, além dos estudos comprovarem sua utilização como combustível em motores diesel, na indústria de cosméticos, plásticos e aditivos para resina, tintas e vernizes (CARVALHO, 2003).

Apesar da sua importância ecológica e econômica a espécie encontra-se, no sudeste do Brasil apenas em fragmentos florestais. Na literatura, há poucos estudos relacionados à espécie, no entanto, alguns estudos revelam populações de copaíbas com estruturação genética espacial significativa (SEBBENN et al., 2011a; TARAZI et al., 2013b) além de alta diversidade genética em populações, determinados a partir de marcadores microssatélites (CIAMPI; BRONDANI; GRATTAPAGLIA, 2000; MARTINS et al., 2008).

4.2 Estimativa de herdabilidade

Os coeficientes de herdabilidade medem o quanto da variação fenotípica é de origem genética. A herdabilidade varia de 0 a 1, valores iguais à zero, indica ausência de controle genético de um caráter, então, a média populacional pode ser alterada apenas atuando sobre o ambiente da população; valores maiores que zero, indicam a presença de controle genético de um caráter, e neste caso a média populacional pode ser alterada pela seleção de genótipos com características desejáveis. Quanto maior a herdabilidade, maior o controle genético do caráter (FALCONER, 1987).

O conhecimento da herdabilidade é imprescindível na conservação *in situ*, pois permite conhecer o poder que a seleção natural tem para mudar a média populacional e no melhoramento genético permite conhecer o poder de alterar a média populacional pela seleção artificial de indivíduos com características desejáveis para serem os pais das novas gerações. A ausência de variação genética hereditária representa uma restrição fundamental para a evolução (MOUSSEAU; RITLAND; HEATH, 1998).

Segundo Borém e Miranda (2009), as estimativas de herdabilidade variam por diversos fatores como: a característica; o método de estimação; a diversidade na população; o nível de endogamia da população; o tamanho da amostra avaliada; o número e tipo de ambientes considerados; a unidade experimental considerada; a precisão na condução do experimento e da coleta de dados. A herdabilidade pode ser calculada no sentido amplo (razão entre a variância genotípica e a variância fenotípica) e no sentido restrito (razão entre variância aditiva e fenotípica).

Em populações naturais de espécies florestais não há informações genealógicas disponíveis, assim uma alternativa possível é o uso de marcadores moleculares. A

herdabilidade é estimada a partir da estimativa de covariância de parentesco e semelhança fenotípica (BESSEGA et al., 2011).

Ritland (2000) destaca a importância da análise conjunta dos marcadores genéticos e dos fenótipos a nível individual, para fazer inferências genéticas sobre as características quantitativas, tais como os níveis de herdabilidade na natureza. Outros estudos utilizando marcadores moleculares para estimar a herdabilidade podem ser observados em *Oncorhynchus tshawytscha* (MOUSSEAU; RITLAND; HEATH, 1998); *Quercus laevis* (KLAPER et al., 2001); *Eucalyptus melliodora* (ANDREW et al., 2005); *Mimulus guttatus* (KLEUNEN; RITLAND, 2005); *Prosopis alba* (Leguminosae) (BESSEGA et al., 2011).

As estimativas de herdabilidade podem ser calculadas por diferentes métodos. Na literatura observa-se que estudos sobre herdabilidade são tradicionalmente estimados em ambientes artificiais, os testes de progênies, como *Astronium fraxinifolium* (AGUIAR et al., 2001); *Eucalyptus camaldulensis* (MORAES et al., 2007a); *Balfourodendron riedelianum* (SEBBENN et al., 2007); *Gallesia integrifolia* (FREITAS et al., 2008a); *Tabebuia heptaphylla* (FREITAS et al., 2008b), entre outros. No entanto, os testes de progênies adicionam vícios provocados pelas interações genótipo ambientes, variações no sistema de reprodução e efeitos amostrais. Alternativas para a obtenção de estimativas de herdabilidade são os métodos baseados em marcadores genéticos (RITLAND, 1996a; LYNCH; RITLAND, 1999; WANG, 2002; RITLAND; TRAVIS, 2004).

Os marcadores genéticos são importantes por tornar possível o estudo de organismos de vida longa, com difícil cultura e manipulação, ou seja, experimentos na natureza. Os marcadores genéticos fornecem informações sobre o parentesco entre indivíduos de linhagens desconhecias. Assim, o conhecimento da herdabilidade e outros componentes genéticos expressos no campo podem ser analisados com maior veracidade (QUELLER; GOODNIGHT, 1989; RITLAND, 1996a).

4.3 Populações naturais fragmentadas

A perda e a fragmentação de hábitat naturais pela atividade humana são fenômenos universais. A exploração excessiva do meio ambiente desencadeia a diminuição da biodiversidade. Grandes áreas de florestas tropicais contínuas estão rapidamente se tornando fragmentos, levando a uma crescente necessidade de informações sobre a reprodução e respostas genéticas de espécies arbóreas a perturbações (NASON; HAMRICK, 1997; PRIMARK; RODRIGUES, 2001; AGUIAR et al., 2006).

A redução na taxa de cruzamento e o aumento da correlação de paternidade em árvores localizadas em ambientes altamente antropizados têm sido atribuídos ao aumento do isolamento das árvores, redução no tamanho da vizinhança reprodutiva e alterações no comportamento dos polinizadores, desencadeada pela fragmentação de hábitat. Estas consequências tendem a aumentar a frequência de cruzamentos correlacionados e endogâmicos nas populações remanescentes. O aumento da endogamia pode desencadear a depressão endogâmica, sendo esta mais severa em espécies predominantemente de cruzamento, as quais geralmente mentem altos níveis de carga genética (NASON; HAMRICK, 1997; MORAES; KAGEYAMA; SEBBENN, 2007).

A fragmentação pode também causar a perda de genes específicos, alterações na frequência gênica e induzir mudanças nos padrões de diversidade genética, como a heterozigotidade, sistema de cruzamento, parentesco, fluxo gênico e tamanho efetivo da população (JENNINGS et al., 2001; HAWLEY et al., 2005; LOWE et al., 2005; BITTENCOURT; SEBBENN, 2007; CLOUTIER et al., 2007; MOARES; SEBBENN, 2011; MANOEL et al., 2012).

A teoria prevê que a fragmentação do hábitat deverá conduzir à ruptura de sistemas de cruzamento de plantas, levando ao aumento da endogamia e diferenciação entre populações e a erosão da variabilidade genética dentro das populações, além de potencializar o efeito de borda, levando a extinções e invasão de outras espécies. Os principais fatores que afetam a dinâmica de fragmentos florestais são: tamanho, forma, grau de isolamento, tipo de vizinhança e histórico de perturbações (VIANA; TABANEZ; MARTINS, 1992).

A perda de variação genética pode reduzir a capacidade de uma população responder a futuras mudanças ambientais, de modo que a probabilidade de extinção é maior, ou, na melhor das hipóteses, as oportunidades para a evolução são limitadas. Assim, estudos da diversidade genética, fluxo gênico contemporâneo, sistema de reprodução e distribuição espacial de genótipos em populações fragmentadas são fundamentais para o entendimento detalhado das consequências desses processos sobre as populações remanescentes, permitindo o delineamento de estratégias para a conservação *in situ* e *ex situ*, bem como para a coleta de sementes em árvores matrizes para fins de recuperação ambiental (NASON; HAMRICK, 1997; AGUIAR et al., 2008; SEBBENN et al., 2011b).

5 MATERIAL E MÉTODOS

5.1 Locais de estudo e amostragem

O estudo foi realizado em duas populações naturais de *C. langsdorffii*, localizadas nos municípios de São José do Rio Preto (SJRP) e Assis (EEA), ambas localizadas no Estado de São Paulo, sudeste do Brasil.

A população SJRP, refere-se a um parque (20°46'44,14"S e 49°2'17,70"W) que possui 4,8 ha. O clima é tropical, com inverno seco e verão úmido. A altitude é de 489 m e a precipitação média mensal varia de 16 a 241 mm. A temperatura média anual é de 25,3°C. A vegetação da região é caracterizada como Floresta Atlântica Estacional Semidecidual. A população de *C. langsdorffii* no fragmento florestal está geograficamente isolada, sob forte perturbação antrópica. Atualmente, o parque está cercado pela cidade e pastagens. Para o estudo foram mapeados e medidos a altura de 128 indivíduos regenerantes, com aproximadamente 2 anos de idade (SEBBENN et al., 2011a).

A população EEA, está localizada na Estação Ecológica de Assis (22°33'20" a 22°37'41"S e 50°24'4" a 50°21'27"W), no município de Assis. Abrange uma área total de 1.760,64 ha. Sua altitude média é de 500 m. A temperatura varia de 18°C nos meses mais frios a 22°C nos meses mais quentes. A precipitação anual gira em torno de 1.480 mm e ocorrem geadas esporádicas (DURIGAN et al., 1998). A área de estudo possui uma parcela de estudo de 10,24 ha de cerradão fechado dentro da estação ecológica, estratégia utilizada para diminuir os custos da pesquisa. Foram mapeados e medidos a altura e o DAP (diâmetro a altura do peito) de 147 juvenis de *C. langsdorffii*, com idade acima de 4 anos (TARAZI et al., 2010).

5.2 Análises de microssatélites

A análise do DNA foi baseada em oito sequências simples repetidas (SSR) desenvolvidas para marcadores microssatélites (CIAMPI et al., 2000) da espécie arbórea *Copaifera langsdorffii* (CL01, CL02, CL06, CL20, CL27, CL32, CL34 e CL37). A extração de DNA foi realizada a partir de tecidos foliares utilizando o protocolo Doyle e Doyle (1990). Todo o processo de extração e genotipagem para determinar o parentesco dos indivíduos foi realizado por Ana Cristina Magalhães de Carvalho para a população de São José do Rio Preto (SEBBENN et al., 2011a) e Roberto Tarazi (TARAZI et al., 2010) para a população de Assis.

5.3 Método para estimar a herdabilidade segundo Ritland (1996a)

A estimativa da herdabilidade é baseada na “similaridade fenotípica”. O valor de um caráter quantitativo para o par é de ordem i indivíduos, Y_i para o primeiro indivíduo e Y_i' para o segundo indivíduo é:

$$Z_i = \frac{(Y_i - U)(Y_i' - U)}{V}$$

em que U e V são a média e a variância da amostra, em que os Y s são as medidas dos caracteres nos indivíduos. Entre todos os pares, o Z_i é a média igual à correlação fenotípica. É importante ressaltar que os valores dos caracteres devem ser transformados para ter uma média igual à zero (0) e desvio padrão (SD) igual a um (1). A transformação z permite a população apresentar estas características:

$$Z_i = \frac{\Sigma(Y_i - U)}{SD}$$

Para N pares de indivíduos parentes, o estimador de herdabilidade é

$$\hat{h}^2 = \frac{C_{Zr}}{2V_r}$$

em que, C_{Zr} é a covariância entre similaridade fenotípica (Z_i) e o parentesco estimado (r) entre os indivíduos e, V_r é a variância de parentesco da amostra de todos os pares i .

A herdabilidade e coeficiente de parentesco foram estimados pelo método de Ritland (1996a), executado no Programa de Análise de Marcador Genético – MARK, escrito por Kermit Ritland, versão 3.1., 2006.

5.4 Estimativa de parentesco

Neste estudo, utilizou-se o estimador de parentesco de Ritland (1996a). Primeiro, define-se o genótipo dos indivíduos como $A_i A_j$ e $A_k A_l$, utilizando variáveis indicadoras, δ_{ij} . Sendo, $\delta_{ij} = 1$ se forem o mesmo alelo ou $\delta_{ij} = 0$ se forem diferentes. Entre dois indivíduos (quatro alelos), há quatro δ 's, um para cada comparação par a par de alelos, dentro e entre os indivíduos. O estimador de parentesco é

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

em que n é o número de alelos no loco, e p_i a frequência do alelo A_i na população (estimada a partir da amostra da população). Uma estimativa multicócos é obtida pela soma da estimativa dos locos individuais, ponderados por $(n-1)$.

6 RESULTADOS E DISCUSSÃO

6.1 Resultados observados em estudos genéticos utilizando os dados do presente estudo

Este estudo de herdabilidade é o aprofundamento do conhecimento sobre o comportamento genético de populações naturais de *C. langsdorffii*. Em prévios estudos foi estudada a herança e a segregação dos locos microssatélites, a diversidade genética, a estrutura genética espacial intrapopulacional, o sistema de reprodução e a dispersão realizada e efetiva de pólen e sementes em duas populações altamente fragmentadas do Estado de São Paulo, a população EEA (TARAZI et al., 2010, 2013a, 2013b) e a população SJRP (CARVALHO et al., 2010; SEBBENN et al., 2011a; MANOEL et al., 2012a, 2012b). Nestes estudos foi observado que os oito locos microssatélites segregavam nas proporções esperadas 1:1 e ausência de desequilíbrio de ligação (TARAZI et al., 2010; SEBBENN et al., 2011a), o que os torna adequados para a utilização em estudos de genética de populações, visto que estes marcadores moleculares podem ser considerados marcadores genéticos com herança Mendeliana. Estes oito locos também apresentaram um alto polimorfismo em termos de número de alelos e heterozigidade em ambas as populações, o que os torna também adequados para a presente investigação do controle genético de caracteres quantitativos. Por exemplo, para o total dos oito locos foram detectados 186 alelos nas 112 árvores adultas e 132 alelos nos 128 regenerantes da população SJRP (SEBBENN et al., 2011a) e 130 alelos nas 57 árvores adultas e 132 alelos nos 147 juvenis da população EEA (TARAZI et al., 2013b). A heterozigidade observada (H_o) foi significativamente diferente entre os regenerantes e juvenis, em relação às árvores adultas de ambas as populações (SEBBENN et al., 2011a; TARAZI et al., 2013b), embora mesmo que os valores mínimos tiveram sido altos (mínimo de 0,745 nos adultos da população de SJRP e de 0,752 nos juvenis da população EEA), novamente confirmando o potencial desta bateria de locos para o estudo da herança de caracteres quantitativos nestas populações. Associado a estes altos níveis de polimorfismo, o indicador mais forte do potencial de estudar a herança de caracteres quantitativos nestas duas populações, pela estimativa de herdabilidade é a presença de significativa estrutura genética espacial intrapopulacional detectadas nos indivíduos regenerantes e nos adultos da população SJRP (SEBBENN et al., 2011a) e nos juvenis da população EEA (TARAZI et al., 2013b). A presença de estrutura genética espacial intrapopulacional indica que existem indivíduos parentes agregados dentro destas populações, condição esta fundamental para estimar herdabilidades em caracteres quantitativos. De fato, foi esta a grande motivação de realizar a

presente investigação. Finalmente, ressalta-se também outros resultados importantes observados em estudos genéticos destas duas populações, como a presença de endogamia (medida pelo índice de fixação) significativa em todas as fases ontogênicas (adultos, jovens, regenerantes e sementes de polinização aberta), altas taxa de cruzamentos ($t_m > 0,7$), variação individual na taxa de cruzamento e baixa taxa de imigração realizada e efetiva de pólen e sementes (SEBBENN et al., 2011a; MANOEL et al., 2012a, 2012b; TARAIZI et al., 2013a, 2013b). No entanto, para o presente estudo, foram utilizados apenas indivíduos regenerantes (SJRP) e juvenis (EEA) das populações fragmentadas de *C. langsdorffii*, com a finalidade de estudar as estimativas de parentesco e herdabilidades nas fases iniciais de desenvolvimento da planta.

6.2 Caracteres quantitativos dos indivíduos regenerantes e juvenis

Os indivíduos regenerantes da população de SJRP tinham altura média de 21 cm, variando de 7 a 116 cm. Os juvenis da população de EEA apresentam altura média de 6,61 m, variando de 3 a 12 m e DAP médio de 7,41 cm, variando de 5 a 10 cm (Tabela 1).

Tabela 1- Tamanho amostral (n), média, amplitude e desvio padrão dos caracteres altura e DAP nos indivíduos regenerantes (SJRP) e juvenis (EEA) das populações de *Copaifera langsdorffii*.

População	Caráter	n	Média	Amplitude	Desvio padrão
SJRP*	Altura	128	21,00 cm	7,00-116,00 cm	16,12 cm
EEA**	Altura	147	6,61 m	3,00-12,00 m	1,97 m
EEA**	DAP	147	7,41 cm	5,00-10,00 cm	1,55 cm

* Regenerantes ** Juvenis

Fonte: Kubota (2014).

6.3 Herdabilidade nas populações

Os coeficientes parentesco e a herdabilidade foram estimados para três classes de distância (10, 20 e 30 m) dentro das populações (Tabela 2). Estas estimativas envolviam apenas pares de indivíduos regenerantes e juvenis que estavam distantes entre si dentro destas classes. Ressalta-se que estas classes foram definidas com base nos resultados das análises da estrutura genética espacial intrapopulacional dos regenerantes da população SJRP (SEBBENN et al., 2011a) e juvenis da população EEA (TARAIZI et al., 2013b), que mostram

significante estruturação genética espacial em curtas distâncias. A estruturação genética espacial foi significativa para os regenerantes da população SJRP até 20 m (SEBBENN et al., 2011a) e até 40 m para os juvenis da população EEA (TARAZI et al., 2013b).

Tabela 2- Distância (m), número de pares, parentesco (\hat{r}), intervalo de confiança a 95% de probabilidade, herdabilidade (\hat{h}^2) e intervalo de confiança a 95% de probabilidade dos caracteres altura e diâmetro à altura do peito (DAP) nas populações de *Copaifera langsdorffii*.

População	Caráter	Distância (m)	Nº de pares	\hat{r}	Intervalo de confiança a 95% de probabilidade	\hat{h}^2	Intervalo de confiança a 95% de probabilidade
SJRP*	Altura	10	698	-0,002	-0,005 a 0,010	0,104	0,000 a 0,204
	Altura	20	1282	-0,004	-0,007 a -0,001	0,146	0,053 a 0,232
	Altura	30	1845	-0,005	-0,007 a 0,001	0,117	0,004 a 0,246
EEA**	Altura	10	311	0,001	-0,003 a 0,002	0,096	-0,008 a 0,236
	Altura	20	1021	-0,001	-0,003 a 0,000	0,077	-0,027 a 0,171
	Altura	30	1889	-0,002	-0,004 a -0,001	0,069	-0,008 a 0,168
	DAP	10	311	0,001	-0,003 a 0,002	0,078	-0,064 a 0,238
	DAP	20	1021	-0,001	-0,003 a 0,000	0,034	-0,057 a 0,130
	DAP	30	1889	-0,002	-0,004 a -0,001	0,042	-0,039 a 0,129

* Regenerantes ** Juvenis

Fonte: Kubota (2014).

As estimativas médias de parentesco entre pares de indivíduos dentro das classes foram baixas e inclusive negativas, variando de valores -0,005, referente à altura para uma distância de 30 m, população SJRP a 0,001 para caracteres de altura e DAP para uma distância de 10 m, população EEA (Tabela 2). As estimativas de herdabilidades foram também baixas (máximo de 0,146) para todos os caracteres, variando entre valores 0,104 a 0,146 (altura) para os indivíduos regenerantes da população SJRP e entre 0,034 (DAP) a 0,096 (altura) para os juvenis da população EEA.

Embora o coeficiente de herdabilidade seja uma característica de uma população em um determinado ambiente (FALCONER, 1987; VENCOVSKY; BARRIGA, 1992), como os indivíduos regenerantes da população SJRP apresentaram maiores valores de herdabilidade para altura do que os indivíduos juvenis da população EEA, pode se inferir um padrão de redução do controle genético dos caracteres com o desenvolvimento das plantas. Este padrão já foi observado em outros estudos de herdabilidade em árvores, baseados em testes de progênies, onde existe um maior controle ambiental (SEBBENN et al., 1994, 1995;

ROMANELLI; SEBBENN, 2004). Portanto, isso sugere robustos resultados obtidos, mesmo considerando que muito mais pesquisas são necessárias para se fazer tal forte afirmação sobre a dinâmica do controle genético de caracteres quantitativos em populações naturais. Em populações naturais, tal padrão pode ser explicado pela seleção natural eliminando indivíduos endogâmicos ou devido à mortalidade aleatória causada pela predação, doenças, pragas ou outras causas aleatórias.

Ressalta-se que o coeficiente de herdabilidade no sentido restrito nos diz quanto da variação fenotípica observada em um caráter quantitativo é herdável devido aos efeitos de genes aditivos, transferidos dos indivíduos parentais para seus descendentes (FALCONER, 1987). Por isso, este importante parâmetro genético permite saber qual o potencial ou, o poder de alterar a média de um caráter em uma população, pela seleção artificial. O mesmo princípio se aplica as populações naturais. O coeficiente de herdabilidade nos diz qual é o poder de alterar a média de um caráter pela seleção artificial, bem como no presente caso, baseado na estimativa em populações naturais.

Na literatura, estudos sobre estimativas de herdabilidade em populações naturais baseados em marcadores genéticos são limitados principalmente quando o assunto refere-se a populações arbóreas. Na Tabela 3, estão expostos resultados de estudos de herdabilidade em populações naturais de *Eucalyptus melliadora*.

Tabela 3- Resultados de estimativas de herdabilidade para caracteres quantitativos em população natural de *Eucalyptus melliadora* com base em dados de marcadores genéticos.

Caráter	Distância de corte (m)	\hat{h}^2
Sideroxylonal	Sem	0,554
Cineole	Sem	0,345
PEGBC	Sem	0,224
Nitrogênio	Sem	1,033
Sideroxylonal	60	0,890
Cineole	60	0,723
PEGBC	60	-0,276
Nitrogênio	60	0,770

Fonte: Andrew et al. (2005).

Portanto, em termos evolutivos, nossos resultados indicam poucas chances de alterar a média populacional dos caracteres estudados pela seleção natural, sendo os efeitos ambientais aleatórios mais fortes para alterar esta média. Isso parece também lógico, visto que o

desenvolvimento das plantas sugere que estes indivíduos estão teoricamente adaptados ao ambiente.

A comparação dos valores obtidos para altura e DAP na população EEA, embora os intervalos de confiança a 95% de probabilidade se sobreponham e indica ausência de diferenças significativas entre os caracteres, sugere a tendência da altura estar sob um maior controle genético do que o DAP, visto que as maiores médias para todas as três classes de distância (10, 20 e 30 m) em que esta herdabilidade foi estimada. Tal resultado têm sido também observado em muitos outros estudos realizados em testes de progênies (SEBBENN et al., 1995, 1999), indicando que os nossos resultados suportam as prévias conclusões de que a altura de planta apresenta um maior controle genético. Ressalta-se que resultados contrários a estes ou, maior herdabilidade para DAP do que altura, também foram detectados em estudos com espécies arbóreas (SEBBENN et al., 1994). Comparando as três classes de distância (10, 20 e 30 m) em que o coeficiente de herdabilidade foi estimado, observou-se a tendência de redução deste parâmetro com o aumento da distância entre os indivíduos juvenis para a altura e o DAP na EEA, mas não claramente para a altura dos indivíduos regenerantes da população de SJRP. Este contraste indica que muito mais estudos são necessários para entender o controle genético de caracteres de crescimento em populações naturais de árvores. Contudo, isso pode ser um artefato da fase ontogênica ou uma característica tipicamente populacional.

7 CONCLUSÕES

Não existem diferenças nos níveis de herdabilidade entre as duas populações. A herdabilidade para os caracteres de crescimento é baixa em ambas as populações, o que indica que a seleção natural tem poucas chances de alterar a média populacional de caracteres como altura e DAP.

REFERÊNCIAS

- AGUIAR, A. V.; BORTOLOZO, F. R.; MORAES, M. L. T.; SÁ, M. E. Determinação de parâmetros genéticos em populações de Gonçalo-alves (*Astronium fraxinifolium*) através das características fisiológicas da semente. **Scientia Forestalis**, Piracicaba, n. 60, p. 89-97, 2001.
- AGUIAR, R.; ASHWORTH, L.; GALETTO, L.; AIZEN, M. A. Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. **Ecology Letters**, Arizona, v. 9, n. 3, p. 968-980, 2006.
- AGUIAR, R.; QUESADA, M.; ASHWORTH, L.; VONNE HERRERIAS DIEGO; LOBO, J. Genetic consequences of habitat fragmentation in plant populations: susceptible signals in plant traits and methodological approaches. **Molecular Ecology**, Oxford, v. 17, n. 24, p. 5177-5188, 2008.
- ANDREW, R. L.; PEAKALL, I. R.; WALLIS, J. T.; WOOD, E. J.; KNIGHT; FOLEY, W. J. Marker-based quantitative genetics in the wilds?: the heritability and genetic correlation of chemical defenses in *Eucalypts*. **Genetics**, Austin, v. 171, n. 4, p. 1989-1998, 2005.
- BATISTA, C. M.; FREITAS, M. L. M.; MORAES, M. A.; ZANATTO, A. C. S.; SANTOS, P. C.; ZANATA, M.; MORAES, M. L. T.; SEBBENN, A. M. Estimativas de parâmetros genéticos e a variabilidade entre e dentro de procedências de *Handroanthus vellosi*. **Pesquisa Florestal Brasileira**, Colombo, v. 32, n. 71, p. 269-276, 2012.
- BERTI, C. L. F.; FREITAS, M. L. M.; ZANATTO, A. C. S.; MORAES, E.; MORAES, M. L. T.; SEBBENN, A. M. Variação genética, herdabilidades e ganhos na seleção para caracteres de crescimento e forma em teste de progênes de polinização aberta de *Eucalyptus cloeziana*. **Revista do Instituto Florestal**, São Paulo, v. 23, n. 1, p. 13-26, 2011.
- BESSEGA, C.; SAIDMAN, B. O.; DARQUIER, M. R.; EWENS, M.; FELKER, P.; VILARDI, J. C. Accuracy of dominant markers for estimation of relatedness and heritability in an experimental stand of *Prosopis alba* (Leguminosae). **Tree Genetics & Genomes**, Berlin, v. 7, n. 1, p. 103-115, 2011.
- BITTENCOURT J. M.; SEBBENN, A. M. Patterns of pollen and seed dispersal in a small fragmented population of a wind pollinated *Araucaria angustifolia* in southern Brazil. **Heredity**, Edimburgo, v. 99, n. 6, p. 580-591, 2007.
- BORÉM, A.; MIRANDA, G. V. **Melhoramento de plantas**. 5. ed. Viçosa, MG: Ed. UFV, 2009. 529 p.

CARVALHO, P.E.R. **Espécies arbóreas brasileiras**. Brasília: Embrapa - Informação tecnológica, 2003. v. 1, 1039 p.

CARVALHO, A. C. M.; FREITAS, M. L. M.; MORAES, S. M. B.; MORAES, M. L. T.; STRANGHETTI, V.; ALZATE-MARIN, A. L.; SEBBENN, A. M. Diversidade genética, endogamia e fluxo gênico em pequena população fragmentada de *Copaifera langsdorffii*. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 33, n. 4, p. 599-606, 2010.

CIAMPI, A. Y.; BRONDANI, R. P. V.; GRATTAPAGLIA, D. Desenvolvimento de marcadores microssatélites para *Copaifera langsdorffii* Desf. (copaíba) Leguminosae – Caesalpinoideae e otimização de sistemas fluorescentes de genotipagem multiloco. **Boletim de Pesquisa da Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia**, Brasília, v. 16, p. 1-40, 2000. (Boletim de Pesquisa 16).

CLOUTIER, D.; KANASHIRO, M.; CIAMPI, A. Y.; SCHOEN, D. J. Impact of selective logging on inbreeding and dispersal in an Amazonian tree population of *Carapa guianensis* Aubl. **Molecular Ecology**, Oxford, v. 16, n. 4, p. 797-809, 2007.

DOYLE, J. J.; DOYLE, J. L. Isolation of plant DNA from fresh tissue. **Focus**, Rockville, v. 12, n. 27, p. 13-15, 1990.

DURIGAN, G.; CONTIERI, W. A.; FRANCO, G. A. D. C.; GARRIDO, M. A. O. Indução do processo de regeneração da vegetação de cerrado em área de pastagem, Assis, SP. **Acta Botânica Brasileira**, Brasília, v. 12, n. 3, p. 421-429, 1998.

FALCONER, D. S. **Introdução à genética quantitativa**. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa, 1987, 279 p.

FREITAS, M. L. M.; SEBBENN, A. M.; ZANATTO, A. C. S.; MORAES, E.; MORAES, M. A. Variação genética para caracteres quantitativos em populações de *Gallesia integrifolia* (Spreng.) Harms. **Revista Instituto Florestal**, São Paulo, v. 20, n. 2, p. 165-173, 2008a.

FREITAS, M. L. M.; SEBBENN, A. M.; ZANATTO, A. C. S.; MORAES, E.; HAYASHI, P. H.; MORAES, M. L. T. Variação e parâmetros genéticos em dois bancos de germoplasma de *Tabebuia heptaphylla* (Velloso) Toledo. **Revista Instituto Florestal**, São Paulo, v. 20, n. 1, p. 13-22, 2008b.

GRIFFITHS, A. J. F.; MILLER, J. H.; SUZUKI, D. T.; LEWONTIN, R. C.; GELBART, W. M. **Introdução à genética**. Guanabara Koogan: [s.n.], 2002. n. 7, 794 p.

GUERRA, C. R. S. B.; MORAES, M. L. T.; SILVA, C. L. S. P.; CANUTO, D. S. O.; ANDRADE, J. A. C.; FREITAS, M. L. M.; SEBBENN, A. M. Estratégias de seleção dentro de progênies em duas populações de *Myracrodruon urundeuva* Fr. All. **Scientia Forestalis**, Piracicaba, v. 37, n. 81, p. 79-87, 2009.

HAWLEY, G. J.; SCHABERG, P. G.; DEHAYES, D. H.; BRISSETTE, J. Silviculture alters the genetic structure of an eastern hemlock forest in Maine, USA. **Journal of Forest Research**, Canadian, v. 35, n. 1, p. 143-150, 2005.

HEDRICK, P. W.; RITLAND K. Gametic disequilibrium and multilocus estimation of selfing rates. **The Journal of Heredity**, Edimburgo, v. 65, p. 343-347, 1990.

JENNINGS, S. B.; BROWN, N. D.; BOSHIER, D. H.; WHITMORE, T. C.; LOPES, J. C. A. Ecology provides a pragmatic solution to the maintenance of genetic diversity in sustainably managed tropical rain forests. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 154, p. 1-2, 2001.

KLAPER, R.; RITLAND, K.; MOUSSEAU, T. A.; HUNTER, M. D. Heritability of phenolics in *Quercus laevis* inferred using molecular markers. **The Journal of Heredity**, Edimburgo, v. 92, n. 5, p. 421-426, 2001.

KLEUNEN, M. V.; RITLAND, K. Estimating heritabilities and genetic correlations with marker-based methods: an experimental test in *Mimulus guttatus*. **The Journal of Heredity**, Edimburgo, v. 96, n. 4, p. 368-375, 2005.

LORENZI, H. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. Nova Odessa: Instituto Plantarum, 2002. 640 p.

LOWE, A. J.; BOSHIER, D.; WARD, M.; BACLES, C. F.; NAVARRO, C. Genetic resource impacts of habitat loss and degradation, reconciling empirical evidence and predicted theory for Neotropical trees. **Heredity**, Londres, v. 95, n. 4, p. 255-273, 2005.

LYNCH, M.; RITLAND, K. Estimation of pairwise relatedness with molecular markers. **Genetics**, Austin, v. 152, n. 4, p. 175-1766, 1999.

MANOEL, R. O.; ALVES, P. F.; DOURADO, C. L.; GAINO, A. P. S. C.; FREITAS, M. L. M.; MORAES, M. L. T.; SEBBENN, A. M. Contemporary pollen flow, mating patterns and effective population size inferred from paternity analysis in small fragmented population of the Neotropical tree *Copaifera langsdorffii* Desf. (Leguminosae-Caesalpinioideae). **Conservation Genetic**, Nova York, v. 13, n. 3, p. 613-623, 2012a.

- 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, 2012b.
- MARTINS, K.; SANTOS, J. D.; GAIOTTO, F. A.; MORENO, M. A.; KAGEYAMA, P. Y. Estrutura genética populacional de *Copaifera langsdorffii* Desf. (Leguminosae – Caesalpinioideae) em fragmentos florestais do Pontal do Paranapanema, SP, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 31, n. 1, p. 61-69, 2008.
- MIRANDA, A. C.; MORAES, M. L. T.; TAMBARUSSI, E. V.; FURTADO, E. L.; MORI, E. S.; SILVA, P. H. M.; SEBBENN, A. M. Heritability for resistance to *Puccinia psidii* winter rust in *Eucalyptus grandis* hill ex maiden in southwestern Brazil. **Tree Genetics & Genomes**, Berlin, v. 9, n. 2, p. 321-329, 2012.
- MORAES, E.; ZANATTO, A. C. S.; FREITAS, M. L. M.; MORAES, M. L. T.; SEBBENN, A. M. Variação genética, interação genótipo solo e ganhos na seleção em teste de progênes de *Corymbia citriodora* Hook em Luiz Antônio, São Paulo. **Scientia Forestalis**, Piracicaba, v. 38, n. 85, p. 11-18, 2010.
- MORAES A. M.; ZANATTO, A. C. S.; MORAES, E.; SEBBENN, A. M.; FREITAS, M. L. M. Variação genética para caracteres silviculturais em progênes de polinização aberta de *Eucalyptus camaldulensis* em Luiz Antônio – SP. **Revista Instituto Florestal**, São Paulo, v. 19, n. 2, p. 113-118, 2007.
- MORAES, M. A.; VALÉRIO FILHO, V. V.; RESENDE, M. D.; SILVA, A. M.; MANOEL, R. O.; FREITAS, M. L. M.; MORAES, M. L. T.; SEBBENN, A. M. Produtividade, estabilidade e adaptabilidade em progênes de *Myracrodruon urundeuva* F.F. & M.F. Alemão - Anacardiaceae. **Scientia Forestalis**, Piracicaba, v. 40, n. 93, p. 69-76, 2012.
- MORAES, M. L. T.; KAGEYAMA, P. Y.; SEBBENN, A. M. Sistema de reprodução em pequenas populações fragmentas e em árvores isoladas de *Hymenaea stigonocarpa*. **Scientia Forestalis**, Piracicaba, n. 74, p. 75-86, 2007.
- MORAES, M. L. T.; SEBBENN, A. M. Pollen dispersal between isolated trees in the Brazilian savannah: a case study of the Neotropical tree *Hymenaea stigonocarpa*. **Biotropica**, Hoboken, v. 43, n. 2, p. 192-199, 2011.
- MOUSSEAU, T. A.; RITLAND, K.; HEATH, D. D. A novel method for estimating heritability using molecular markers. **The Journal of Heredity**, Edimburgo, v. 80, p. 218-224, 1998.

NASON, J. D.; HAMRICK, J. L. Reproductive and genetic consequences of forest fragmentation: two case studies of neotropical canopy trees. **Heredity**, Londres, v. 88, n. 4, p. 264-276, 1997.

OLIVEIRA, A. F.; CARVALHO, D.; ROSADO, S. C. S. Taxa de cruzamento e sistema reprodutivo de uma população natural de *Copaifera langsdorffii* Desf. Na região de Lavras (MG) por meio de isoenzimas. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 25, n. 3, p. 331-338, 2002.

PEDRONI, F.; SANCHEZ, M.; SANTOS, F. A. M. Fenologia da copaíba (*Copaifera langsdorffii* Desf. – Leguminosae, Caesalpinioideae) em uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 25, n. 2, p. 183-194, 2002.

PIRES, V. C. M.; MARTINS, K.; VILAS BÔAS, O.; FREITAS, M. L. M.; SEBBENN, A. M. Variabilidade genética de caracteres silviculturais em progênies de polinização aberta de *Pinus caribaea* var. *bahamensis*. **Scientia Forestalis**, Piracicaba, v. 41, n. 97, p. 113-119, 2013.

PRIMACK, R. B.; RODRIGUES, E. **Biologia da conservação**. Londrina: Planta, 2001. 328 p.

QUELLER, D. C.; GOODNIGHT, K. F. Estimating relatedness using genetic markers. **Evolution**, Lancaster, v. 43, n. 2, p. 258-275, 1989.

RITLAND, K. A marker-based method for inferences about quantitative inheritance in natural populations. **Evolution**, Lancaster, v. 50, n. 3, p. 1062-1073, 1996a.

RITLAND, K. Estimators for pairwise relatedness and individual inbreeding coefficients. **Genetical Research**, Cambridge, v. 67, n. 2, p. 175-185, 1996b.

RITLAND, K. Marker-inferred relatedness as a tool for detecting heritability in nature. **Molecular Ecology**, Oxford, v. 9, p. 1195-1204, 2000.

RITLAND, K.; TRAVIS, S. Inferences involving individual coefficients of relatedness and inbreeding in natural population of *Abies*. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 197, n. 1-3, p. 171-180, 2004.

RITLAND, K. **Mark – genetic marker analysis program**. Columbia: University of British, 2006. Disponível em: <<http://genetics.forestry.ubc.ca/ritland/programs.html>>. Acesso em: 8 julh. 2012.

ROMANELLI, R. C.; SEBBENN, A. M. Parâmetros genéticos e ganhos na seleção para produção de resina em *Pinus elliottii* var. *elliottii*, no Sul do Estado de São Paulo. **Revista Instituto Florestal**, São Paulo, v. 16, n. 1, p. 11-23, 2004.

SANTOS, F. W.; FLORSHEIM, S. M. B.; LIMA, I. L.; TUNG, E. S. C.; SILVA, J. M.; FREITAS, M. L. M.; MORAES, M. L. T.; SEBBENN, A. M. Variação genética para a densidade básica da madeira e caracteres silviculturais em uma população base de *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh. **Revista do Instituto Florestal**, São Paulo, v. 20, n. 2, p. 185-194, 2008.

SANTOS, F. W.; MORAES, M. L. T.; FLORSHEIM, S. M. B.; LIMA, I. L.; SILVA, J. M.; FREITAS, M. L. M.; SEBBENN, A. M. Variação genética para caracteres anatômicos e retração volumétrica e sua correlação com a densidade básica da madeira em uma população base de *Eucalyptus camaldulensis* Dehn. **Scientia Forestalis**, Piracicaba, v. 38, n. 86, p. 159-170, 2010.

SATO, A. S.; LIMA, I. L.; FREITAS, M. L. M.; TONIATO, M. T. Z.; ZIMBACK, L.; SEBBENN, A. M. Genetic variation among and within provenances and progenies of *Corymbia maculate* (Hook.) K. D. Hill and L. A. S. Johnson, in Pederneiras, SP. **Cerne**, Lavras, v. 16, n. 1, p. 60-67, 2010.

SEBBENN, A. M.; PIRES, C. L. S.; STORK, L.; ROSA, P. R. F. Variação genética em progênes de meios irmãos de *Pinus caribaea* Mor. var. *bahamensis* bar. et. gol. na Região de Bebedouro, SP. **Revista do Instituto Florestal**, São Paulo, v. 6, n. 1, p. 63-73, 1994.

SEBBENN, A. M.; PIRES, C. L. S.; SALDANHA, H. X.; ZANATTO, A. C. S. Teste de progênes de polinização livre de *Pinus tecunumanii* (Eq. Et Per.) styles de San Rafael Del Norte, na região de São Simão, SP. **Revista do Instituto Florestal**, São Paulo, v. 7, n. 2, p. 241-251, 1995.

SEBBENN, A. M.; SIQUEIRA, A. C. F. M.; VENCOVSKY, R.; MACHADO, J. A. R.; MACHADO, J. A. R. Interação genótipo x ambiente na conservação *ex situ* de *Peltophorum dubium* (Spreng) Taub. em duas regiões do Estado de São Paulo. **Revista do Instituto Florestal**, São Paulo, v. 11, n. 1, p. 65-78, 1999.

SEBBENN, A. M.; FREITAS, M. L. M.; ZANATTO, A. C. S.; MORAES, E.; MORAES, M. A. Conservação *ex situ* e pomar de sementes em banco de germoplasma de *Balfourodendron riedelianum*. **Revista Instituto Florestal**, São Paulo, v. 19, n. 2, p. 101-112, 2007.

SEBBENN, A. M.; ARANTES, F. C.; FREITAS, M. L. M.; VILAS BOAS, O. Genetic variation in an international provenance-progeny test of *Pinus caribaea* Mor. var. *bahamensis* Bar. et Gol., in São Paulo, Brazil. **Silvae Genetica**, Frankfurt, v. 57, n. 4-5, p. 181-187,

2008a.

SEBBENN, A. M.; VILAS BOAS, O.; MAX, J. C. M. Altas herdabilidades e ganhos na seleção para caracteres de crescimento em teste de progênies de polinização aberta de *Pinus elliottii* Engelm var. *elliottii*, aos 25 anos de idade em Assis-SP. **Revista do Instituto Florestal**, São Paulo, v. 20, n. 2, p. 95-102, 2008b.

SEBBENN, A. M.; VILAS BOAS, O.; MAX, J. C. M. Variação genética, herdabilidades e ganhos na seleção para caracteres de crescimento em teste de progênies de *Pinus caribaea* var. *bahamensis* aos 20 anos de idade em Assis-SP. **Revista do Instituto Florestal**, São Paulo, v. 20, n. 2, p. 103-115, 2008c.

SEBBENN, A. M.; FREITAS, M. L. M.; ZANATTO, A. C. S.; MORAES, E. Seleção dentro de progênies de polinização aberta de *Cariniana legalis* Mart. O. Ktze (Lecythidaceae), visando à produção de sementes para recuperação ambiental. **Revista do Instituto Florestal**, São Paulo, v. 21, n. 1, p. 27-37, 2009a.

SEBBENN, A. M.; FREITAS, M. L. M.; ZANATTO, A. C. S.; MORAES, E.; MORAES, M. A. Comportamento da variação genética entre e dentro de procedências e progênies de *Gallesia integrifolia* Vell. Moq. para caracteres quantitativos. **Revista do Instituto Florestal**, São Paulo, v. 21, n. 2, p. 151-163, 2009b.

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**, Edimburgo, v. 106, n. 1, p. 134-145, 2011a.

SEBBENN, A. M.; VILAS BOAS, O.; MAX, J. C. M.; FREITAS, M. L. M. Estimativa de parâmetros genéticos e ganhos na seleção para caracteres de crescimento em teste de progênies de *Pinus caribaea* var. *hondurensis* e var. *bahamensis*, em Assis-SP. **Revista do Instituto Florestal**, São Paulo, v. 22, n. 2, p. 279-288, 2011b.

SENN, S. N.; FREITAS, M. L. M.; ZANATTO, A. C. S.; MORAES, E.; ZANATA, M.; MORAES, M. L. T.; SEBBENN, A. M. Variação e parâmetros genéticos em teste de progênies de polinização livre de *Peltophorum dubium* (Sprengel) taubert em Luiz Antônio. **Scientia Forestalis**, Piracicaba, v. 40, n. 95, p. 345-352, 2012.

SILVA, P. H. M.; MIRANDA, A. C.; MORAES, M. L. T.; FURTADO, E.; ALVARES, C.; STAPE, J.; SENTELHAS, P.; MORI, E. S.; SEBBENN, A. M. Selecting for rust (*Puccinia psidii*) resistance in *Eucalyptus grandis* in São Paulo State, Brazil. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 303, n. 1, p. 91-97, 2013.

SOUZA, C. S.; FREITAS, M. L. M.; MORAES, M. L. T.; SEBBENN, A. M. Estimativas de parâmetros genéticos para caracteres quantitativos em progênies de polinização aberta de *Eucalyptus urophylla*. **Floresta**, Curitiba, v. 41, n. 4, p. 847-856, 2011.

TAMBARUSSI, E. V.; SEBBENN, A. M.; MORAES, M. L. T.; ZIMBACK, L.; PALOMINO, E. C.; MORI, E. S. Estimative of genetic parameters in progeny test of *Pinus caribaea* Morelet var. *hondurensis* Barret e amp; golfari by quantitative traits and microsatellite markers. **Bragantia**, Campinas, v. 69, n. 1, p. 39-47, 2010.

TARAZI, R.; SEBBENN, A. M.; MOLLINARI, M.; VENCOVSKY, R. Mendelian inheritance, linkage and linkage disequilibrium in microsatellite loci of *Copaifera langsdorffii* Desf. **Conservation Genetic Resources**, Cambridge, v. 2, n. 1, p. 201-204, 2010.

TARAZI, R.; SEBBENN, A. M.; KAGEYAMA, P. Y.; VANCOVSKY, R. Edge effects enhance selfing and seed harvesting efforts in the insect-pollinated Neotropical tree *Copaifera langsdorffii* (Fabaceae). **Heredity**, Edinburgh, v. 110, n. 6, p. 578-585, 2013a.

TARAZI, R.; SEBBENN, A. M.; KAGEYAMA, P. Y.; VENCOVSKY, R. Long-distance dispersal in a fire- and livestock-protected savanna. **Ecology and Evolution**, West Sussex, v. 3, n. 4, p. 1003-1015, 2013b.

TUNG, E. S. C.; FREITAS, M. L. M.; FLORSHEIM, S. M. B.; LIMA, I. L.; LONGUI, E. L.; SANTOS, F. W.; MORAES, M. L. T.; SEBBENN, A. M. Variação genética para caracteres silviculturais e anatômicos da madeira em progênies de *Myracrodruon urundeuva* (Engler) Fr. Allem. **Scientia Forestalis**, Piracicaba, v. 38, n. 87, p. 499-508, 2010.

TUNG, E. S. C.; FREITAS, M. L. M.; FLORSHEIM, S. M. B.; LIMA, I. L.; LONGUI, E. L.; MORAES, M. L. T.; SEBBENN, A. M. Variação, divergência e correlações genéticas entre caracteres silviculturais e densidade básica da madeira em progênies de *Myracrodruon urundeuva* (Engler) Fr. Allem. **Revista do Instituto Florestal**, São Paulo, v. 23, n. 1, p. 1-12, 2011.

VEIGA JÚNIOR, V. F.; PINTO, A. C. O gênero *Copaifera*. **Química Nova**, São Paulo, v. 25, n. 2, p. 273-286, 2002.

VENCOVSKY, R.; BARRIGA, P. **Genética biométrica no fitomelhoramento**. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética, 1992. 486 p.

VIANA, V. M.; TABANEZ, A. A. J.; MARTINS, J. L. A. Restauração e manejo de fragmentos florestais. In CONGRESSO NACIONAL SOBRE ESSÊNCIAS NATIVAS, 2., São Paulo, 1992. **Anais...** São Paulo: Instituto Florestal de São Paulo, 1992. p. 400-407.

WANG, J. An estimator for pairwise relatedness using molecular markers. **Genetics**, Austin, v. 160, n. 3, p. 1203-1215, 2002.