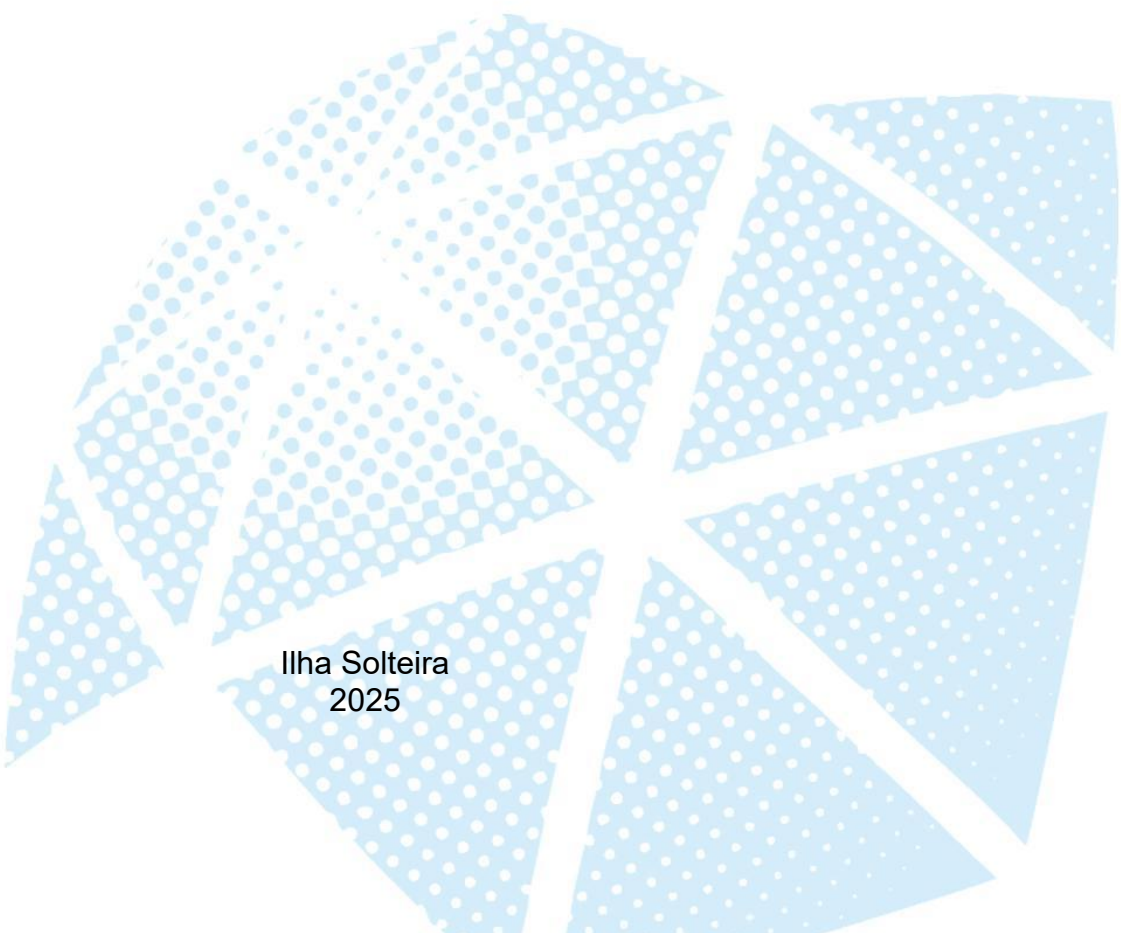


**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
FACULDADE DE ENGENHARIA
CÂMPUS DE ILHA SOLTEIRA**

FERNANDA NEVES LIMA

**CARACTERIZAÇÃO GENÉTICA E FENOTÍPICA DE POPULAÇÕES NATURAIS
DE *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze EM FITOFISIONOMIAS DA FLORESTA
OMBRÓFILA MISTA**



Ilha Solteira
2025

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA

FERNANDA NEVES LIMA

**CARACTERIZAÇÃO GENÉTICA E FENOTÍPCIA DE POPULAÇÕES NATURAIS
DE *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze EM FITOFISIONOMIAS NA FLORESTA
OMBRÓFILA MISTA**

Dissertação apresentada à Faculdade de Engenharia de Ilha Solteira – Unesp como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Agronomia na área de concentração em Sistemas de Produção.

Orientador: Prof. Dra. Ananda Virginia de Aguiar

Coorientador: Dra. Valderês Aparecida de Sousa

FICHA CATALOGRÁFICA

Desenvolvida pela Diretoria Técnica de Biblioteca e Documentação

L732c Lima, Fernanda Neves.
Caracterização genética e fenotípica de populações naturais de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze em fitofisionomias da floresta ombrófila mista / Fernanda Neves Lima. -- Ilha Solteira: [s.n.], 2025
78 f. : il.

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista. Faculdade de Engenharia de Ilha Solteira. Especialidade: Sistemas de Produção, 2025

Orientador: Ananda Virginia de Aguiar

Coorientador: Valderês Aparecidade de Sousa

Inclui bibliografia

1. Araucária. 2. Caracteres fenotípicos. 3. Genética de populações. 4. Microsatélites. 5. Variabilidade.

IMPACTO POTENCIAL DESTA PESQUISA

Este estudo contribui para a conservação de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze, espécie ameaçada de extinção e sensível às mudanças climáticas. Avaliou-se a diversidade genética de populações remanescentes em diferentes fitofisionomias, visando nortear estratégias de manejo que mantenham sua variabilidade genética, promovendo sua preservação e uso sustentável.

POTENTIAL IMPACT OF THIS RESEARCH

This study contributes to the conservation of *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze, critically endangered and climate change sensitive species. It evaluated the genetic diversity of remnant populations in different phytophysognomies, aiming to guide management strategies that preserve its genetic variability, ensuring its conservation and sustainable use.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA DISSERTAÇÃO: CARACTERIZACAO GENETICA E FENOTÍPICA DE Araucaria angustifolia (Bertol.) Kuntze EM FITOFISIONOMIAS DA FLORESTA OMBROFILA MISTA

AUTORA: FERNANDA NEVES LIMA

ORIENTADORA: ANANDA VIRGÍNIA DE AGUIAR

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de , especialidade: Sistemas de Produção pela Comissão Examinadora:



Documento assinado digitalmente
ANANDA VIRGÍNIA DE AGUIAR
Data: 24/02/2025 09:09:42-0300
Verifique em <https://validar.itl.gov.br>

Dra. ANANDA VIRGÍNIA DE AGUIAR (Participação Virtual)
Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária - EMBRAPA



Documento assinado digitalmente
LAZARO JOSE CHAVES
Data: 24/02/2025 08:36:00-0300
Verifique em <https://validar.itl.gov.br>

Prof. Dr. LAZARO JOSÉ CHAVES (Participação Virtual)
Escola de Agronomia / Universidade Federal de Goiás - UFG

Rafaella Mayrinck

Profa. Dra. RAFAELLA CARVALHO MAYRINCK (Participação Virtual)
Faculty of Forest and Environmental Management / University of New Brunswick - UNB (Canadá)

Ilha Solteira, 17 de fevereiro de 2025

Dedico este trabalho a mim
mesma por nunca desistir e
a *Araucaria angustifolia* (Bertol.)
Kuntze por resistir.

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus pela vida e meus anjos da guarda que me acompanham lá de cima.

Agradeço minhas irmãs, meus pais, minha tia Lisiane, minha prima Flávia, além da minha família e amigos por serem meu apoio. E aos meus suportes de quatro patas - Pinhão, Luna, Thanos, Tonya e Theodora.

Agradeço a Dra. Ananda Virginia de Aguiar pela oportunidade de realizar o mestrado, pela orientação e por todos os momentos de aprendizado que tivemos, saiba que você é uma pessoa muito importante para mim. E a Dra. Valderês Aparecida de Sousa pela coorientação e por todos os ensinamentos compartilhados, vocês são exemplos de pesquisadoras na minha vida.

A banca de qualificação, Dra. Karina Martins e Dra. Maria Teresa Gomes Lopes e a banca de defesa Dra. Rafaella Mayrinck e o Dr. Lázaro Chaves pelas considerações que contribuíram para melhora do estudo.

Toda gratidão a UNESP de Ilha Solteira pela estrutura, apoio e conhecimento. Aos professores e amigos que me acolheram e fizeram de Ilha minha casa, em especial a Laura Martins Araújo, Matheus Dutra, Natália Marques e Vinicius Marchi.

Agradeço também a Embrapa Florestas, em especial aos técnicos, o Laboratório de Análises Dendrocronológicas e o grupo de pesquisa Funpinus pela oportunidade de estágio e por me conectar com pessoas incríveis, em especial Bruno Marchetti, Kethelyn Sudário, Marianne Bernardes e Vitória Macedo.

A Universidade de New Brunswick, ao programa ELAP e a Dra. Rafaella Mayrinck pela oportunidade do estágio no Canadá, o que proporcionou uma experiência enriquecedora para minha vida profissional e pessoal e a realização de um sonho, Fredericton ganhou um espaço no meu coração.

Por fim, agradeço a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) pelo apoio financeiro e concessão da bolsa. E a empresa Gralha Azul Transmissão de Energia S.A pelo apoio financeiro dentro do projeto [Acordo de Cooperação Técnica e Financeira (SAIC/Embrapa nº 21500.20/0150-0)].

“O correr da vida embrulha tudo, a vida é assim: esquenta e esfria, aperta e daí afrouxa, sossega e depois desinquieta. O que ela quer da gente é coragem.”

Grande Sertão Veredas, Guimarães Rosa, 1956
GUIMARÃES ROSA, J. Grande sertão: veredas. Rio de Janeiro: **Nova Fronteira**, 1956.

RESUMO

Araucaria angustifolia (Bertol.) Kuntze, símbolo da Floresta Ombrófila Mista (FOM), apresenta distribuição heterogênea, ocupando distintas fitofisionomias ao longo dessa formação vegetal. A intensa exploração madeireira no século XIX e a fragmentação do habitat colocaram a espécie em risco crítico de extinção. Assim, conservar os remanescentes é essencial, visto que estudos apontam significativa diversidade genética que deve ser explorada e preservada. Este estudo, realizado em parceria entre a Embrapa Florestas e a empresa Engie S.A., teve como objetivo mensurar a variabilidade genética e fenotípica de populações naturais de *Araucaria angustifolia* em diferentes fitofisionomias da FOM no estado do Paraná. Foram amostradas árvores para mensuração de caracteres fenotípicos relacionados ao crescimento e à qualidade da madeira, além da coleta de material genético para análises moleculares com marcadores microssatélites e amostras de madeira para estudo dos anéis de crescimento. Cada conjunto de dados foi analisado com softwares específicos para o cálculo dos parâmetros necessários. A partir dos resultados, foram estimadas as distâncias genéticas, fenotípicas e geográficas entre as populações, investigando possíveis relações entre estas por meio do coeficiente de correlação de Pearson e do teste de Mantel. Os caracteres fenotípicos apresentaram heterogeneidade intra e interpopulacional, com a altura sendo o caráter de maior divergência fenotípica (P_{ST}). O estudo de anéis revelou idades variando entre 54 e 158 anos, com incremento médio anual semelhante entre populações (0,57 cm/ano). Os parâmetros genéticos revelaram alta variabilidade e elevado fluxo gênico elevado entre e dentro das populações, sem diferenças significativas na estrutura genética entre as distintas fisionomias. O agrupamento por cluster e a baixa distância genética apontaram um único grupo de populações, indicando ausência de diferenciação genética entre elas, apesar da fragmentação. No entanto, a distância fenotípica separou a população de Ipiranga, sugerindo possível adaptação local desta a condições ambientais específicas, reforçada pelo alto P_{ST} em relação ao coeficiente de diferenciação (F_{ST}). Portanto, há a presença de variabilidade fenotípica nas populações, independentemente do tipo de fitofisionomia. E uma alta diversidade genética foi encontrada em todas as populações, com destaque para a riqueza alélica. Isso destaca a importância de conservar a espécie, considerando tanto sua diversidade quanto seu papel ecológico. A combinação desses dados genéticos e fenotípicos oferece uma base sólida para criar estratégias eficazes de conservação, melhoramento genético e uso sustentável da espécie.

Palavras-chave: araucária; caracteres fenotípicos; genética de populações; microssatélites; variabilidade.

ABSTRACT

Araucaria angustifolia (Bertol.) Kuntze, symbol of the Mixed Ombrophilous Forest (FOM), has a heterogeneous distribution, occupying different phytophysiognomies within this vegetation formation. Intense logging in the 19th century and habitat fragmentation placed the species at critical risk of extinction. Therefore, conserving the remaining populations is essential, as studies indicate significant genetic diversity that must be explored and preserved. This study, conducted in partnership between Embrapa Florestas and the company Engie S.A., aimed to measure the genetic and phenotypic variability of natural populations of *Araucaria angustifolia* in different phytophysiognomies of the FOM in the state of Paraná, Brazil. Trees were sampled to measure phenotypic traits related to growth and wood quality, along with the collection of genetic material for molecular analyses using microsatellite markers, and wood samples for dendrochronological studies. Each dataset was analyzed using specific software to calculate the necessary parameters. Based on the results, genetic, phenotypic, and geographic distances between populations were calculated, and potential relationships among them were investigated using Pearson's correlation coefficient and the Mantel test. Phenotypic traits showed heterogeneity within and between populations, with height presenting the highest and most significant phenotypic divergence (P_{ST}). The growth ring study revealed tree ages ranging from 54 to 158 years, with a similar mean annual increment among populations (0.57 cm/year). Genetic parameters indicated high variability and elevated gene flow within and among populations, with no significant differences in genetic structure even across distinct phytophysiognomies. Cluster analysis and low genetic distance values pointed to a single population group, indicating an absence of genetic differentiation despite fragmentation. However, phenotypic distance separated the Ipiranga population, suggesting possible local adaptation to specific environmental conditions, reinforced by its high P_{ST} relative to the genetic differentiation coefficient (F_{ST}). There is clear phenotypic variability present in the populations, regardless of phytophysiognomy type. Furthermore, high genetic diversity was found in all populations, with particular emphasis on allelic richness. This highlights the crucial importance of conserving the species, considering both its diversity and its ecological role. Combining these genetic and phenotypic data provides a solid foundation for creating effective strategies for the species' conservation, genetic improvement, and sustainable use.

Keywords: microsatellites marker; Parana pine; phenotypic traits; populations genetics; variability.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1	- Ilustração do ciclo reprodutivo da <i>Araucaria angustifolia</i> (Bertol.) Kunzte.....	20
Figura 2	- Distribuição original da <i>Araucaria angustifolia</i> (Bertol.) Kunzte ao longo do Hemisfério Sul.....	23
Figura 3	- Perfil da Floresta Ombrófila Mista (Floresta com Araucária) da esquerda para a direita.....	25
Figura 4	- Mapa de localização e distância (km) entre das populações naturais de <i>Araucaria angustifolia</i> (Bertol.) Kuntze amostradas.....	49
Figura 5	- Boxplot dos valores dos caracteres fenotípicos das três populações amostradas de <i>Araucaria angustifolia</i> (Bertol.) Kuntze. A. Altura (m). B. Diâmetro à altura do peito (cm) C. Diâmetro de copa (m).....	54
Figura 6	- Matriz de correlação entre caracteres fenotípicos e média do incremento anual submetidas ao teste-t ($p < 0.05$) nas populações de <i>Araucaria angustifolia</i> (Bertol.) Kuntze amostradas.....	55
Figura 7	- Análises de estrutura populacional baseadas no método bayesiano utilizando o software <i>Structure</i> . A. Média do logaritmo da verossimilhança em relação aos valores de K. B. Gráfico de barras com o coeficiente de <i>membership</i> (Q) simétrico.....	58
Figura 8	- Dendrograma e valores de bootstrap da matriz de distância Euclidiana obtida nas três populações amostradas de <i>Araucaria angustifolia</i> (Bertol.) Kuntze.....	59
Figura 9	- A. Dendrograma da matriz de distância de Nei obtidas nas três populações amostradas de <i>Araucaria angustifolia</i> (Bertol.) Kuntze. B. Árvore consenso e valor de bootstrap da matriz de distância de Nei obtidas nas três populações amostradas de <i>Araucaria angustifolia</i> (Bertol.) Kuntze.....	60

LISTA DE TABELAS

Tabela 1	- Regiões de amostragem das populações naturais de <i>Araucaria angustifolia</i> (Bertol.) Kuntze no estado do Paraná e suas características edafoclimáticas.....	48
Tabela 2	- Análise descritiva, componentes de variâncias e divergência fenotípica entre populações (P_{ST}) dos caracteres fenotípicos das árvores de <i>Araucaria angustifolia</i> (Bertol.) Kuntze amostradas.....	53
Tabela 3	Resultados obtidos com estudos de anéis de crescimento nas três populações de <i>Araucaria angustifolia</i> (Bertol.) Kuntze.....	56
Tabela 4	- Parâmetros de diversidade genética analisados nas três populações de <i>Araucaria angustifolia</i> (Bertol.) Kuntze, utilizando oito loci microssatélite	57
Tabela 5	- Estatística F de Wright para <i>Araucaria angustifolia</i> (Bertol.) Kuntze para com base em oito loci microssatélite analisados.....	57
Tabela 6	- Correlações entre as matrizes de distâncias submetidas ao teste de Mantel (9.999 permutações)	61

LISTA DE SIGLAS E ABREVIATURAS

A	Número de alelos
Ar/Ra	Riqueza Alélica
BAGs	Bancos Ativos de Germoplasma
Cc	Célula da capa
Ce	Célula embriogênica
Cs	Célula do suspensor
CPA	Diâmetro de projeção de copa
DAP/DBH	Diâmetro a altura do peito
DNA	Ácido desoxirribonucleico
EHW	Equilíbrio de Hardy-Weinberg
F_{is}	Índice de fixação nas subpopulações
F_{it}	Índice de fixação na população total
FMA	Fungos micorrízicos arbusculares
FOM/MOF	Floresta Ombrófila Mista
F_{st}	Índice de diferenciação genética
H_e	Heterozigosidade esperada no Equilíbrio de Hardy-Weinberg ou diversidade gênica de Nei
H_o	Heterozigosidade observada
IPCC	Painel Intergovernamental sobre Mudanças Climáticas
IUCN	União Internacional para Conservação da Natureza
Ma	Aluvial
MI	Alto Montana
Mm	Montana
Ms	Submontana
P_{ST}	Divergência fenotípica entre populações

SUMÁRIO

1.	INTRODUÇÃO	14
1.1	OBJETIVOS GERAIS	16
1.2	OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	16
2	REVISÃO DE LITERATURA.....	17
2.1	EVOLUÇÃO E TAXONOMIA	17
2.2	CARACTERÍSTICAS DA ESPÉCIE.....	17
2.3	FENOLOGIA REPRODUTIVA	18
2.4	ECOLOGIA E USO COMERCIAL.....	20
2.5	DISTRIBUIÇÃO DA ARAUCÁRIA NA FLORESTA OMBRÓFILA MISTA.....	22
2.6	FITOFISIONOMIAS DA FLORESTA ÓMBROFILA MISTA	23
2.7	ESTUDOS DE DIVERSIDADE GENÉTICA DA ARAUCÁRIA	25
2.8	ESTRATÉGIAS DE CONSERVAÇÃO DA ARAUCÁRIA	28
	REFERÊNCIAS	30
3	CARACTERIZAÇÃO GENÉTICA E FENOTÍPICA DE POPULAÇÕES NATURAIS DE <i>Araucaria angustifolia</i> (BERTOL.) KUNTZE EM DIFERENTES FITOFISIONOMIAS DA FLORESTA ÓMBROFILA MISTA ...	44
3.1	INTRODUÇÃO.....	46
3.2	MATERIAL E MÉTODOS	47
3.2.1	<i>Amostragem das populações naturais</i>	<i>47</i>
3.2.2	<i>Coleta de dados fenotípicos</i>	<i>49</i>
3.2.3	<i>Estudos dos anéis de crescimento</i>	<i>50</i>
3.2.4	<i>Extração de DNA.....</i>	<i>50</i>
3.2.5	<i>Estudos de diversidade genética</i>	<i>51</i>
3.2.6	<i>Análises de estrutura genética populacional.....</i>	<i>52</i>
3.2.7	<i>Matrizes de distância entre as populações</i>	<i>52</i>
3.3	RESULTADOS	53
3.4	DISCUSSÃO.....	61
3.5	CONCLUSÕES.....	67
3.6	AGRADECIMENTOS.....	67
	REFERÊNCIAS	68

1 INTRODUÇÃO

Araucaria angustifolia (Bertol.) Kuntze, popularmente conhecida como pinheiro-do-paraná, é uma árvore essencial para o ecossistema da Floresta Ombrófila Mista (FOM). Sua presença favorece o desenvolvimento de diversas espécies da fauna e flora associadas ao bioma Mata Atlântica. Além de seu papel ecológico, sua distribuição restrita à região Sul e Sudeste do Brasil, leste do Paraguai e nordeste da Argentina a torna um símbolo cultural importante para as comunidades locais. Atualmente, além da extração madeireira regulamentada, o extrativismo do pinhão, sua semente, tem aumentado, evidenciando também seu valor econômico.

Considerada um fóssil vivo, a conífera araucária está presente no planeta há milhões de anos, mas teve seu território fragmentado em decorrência da urbanização e da expansão agrícola (Zurek *et al.*, 2024). A intensa exploração de sua madeira no século XIX, devido à elevada qualidade, contribuiu significativamente para a drástica redução de suas populações naturais, resultando à sua inclusão na lista de espécies como criticamente ameaçada de extinção (Thomas, 2013; IUCN, 2018). Esses fatores reforçam a urgência na conservação dos remanescentes da espécie.

A redução do seu habitat, aliada à longevidade da espécie e à sua dependência de um clima úmido e frio para eficiência do ciclo reprodutivo, dificulta ainda mais sua sobrevivência diante do cenário atual de mudanças climáticas (Simón *et al.*, 2018). A distribuição de araucária abrange as diferentes fitofisionomias da Floresta Ombrófila Mista (FOM), com ocorrência registrada em ambientes heterogêneos com variações de altitude, temperatura e precipitação (Roderjan *et al.*, 2002; Wrege *et al.*, 2017b). Apesar da baixa quantidade de remanescentes naturais, ainda há diversidade genética entre as populações. Estudos indicam a existência de dois grandes grupos genéticos da espécie ao longo da área de distribuição da espécie, o Norte e o Sul, além outras subdivisões (Stefenon *et al.*, 2019; Sousa *et al.*, 2020; Vasconcellos *et al.*, 2024).

A caracterização genética de espécies pode ser realizada com diferentes conjuntos de dados relacionados à diversidade genética. Destacam-se a análise molecular com uso de marcadores genéticos obtidos pela extração de DNA, e o uso de caracteres fenotípicos mensurados por parâmetros silviculturais (Kageyama e Jacob, 1980; Shimizu *et al.*, 2000; Sousa, 2001; Auler *et al.*, 2002; Sebben *et al.*, 2004;

Mantovani *et al.*, 2006; Duarte *et al.*, 2012; Ferreira *et al.*, 2012; Montagna *et al.*, 2012; Inza *et al.*, 2018; Montagna *et al.*, 2019; Sousa *et al.*, 2020; Resende *et al.*, 2021; Roque *et al.*, 2023).

A preservação do *pool gênico* da araucária é crucial para sua sobrevivência, sendo a fragmentação do habitat um dos fatores responsáveis por causar erosão genética (Nunes *et al.*, 2021). Essa perda pode comprometer sua capacidade adaptativa frente às mudanças ambientais, ameaçando sua ocorrência a longo prazo (Nei *et al.*, 1975; Ellstrand e Ellan, 1993; Young *et al.*, 1996).

A caracterização das populações naturais informa sobre a variabilidade genética existente, fundamental para o manejo sustentável e preservação da espécie (Kageyama, 1987). Desde 1978, iniciativas vêm sendo desenvolvidas por empresas privadas em parceria com universidades e instituições de pesquisa, como a Embrapa Florestas, com objetivo de mensurar a diversidade genética das populações remanescentes e definir estratégias eficazes na conservação da araucária (Aguiar *et al.*, 2021). Os estudos envolvem a coleta de sementes, estabelecimento de coleções ativas de germoplasma e caracterização de material genético para a conservação *ex situ* e *in situ*.

Os dados obtidos a partir dessas análises contribuem para o enriquecimento dos bancos ativos de germoplasma (BAGs) e para o desenvolvimento programas de conservação e melhoramento genético da espécie. Essas informações são essenciais para a compreensão da distribuição genética da araucária e planejamento dessas estratégias de conservação e, conseqüentemente, sobrevivência da espécie.

1.1 OBJETIVOS GERAIS

Estimar a variabilidade genética e fenotípica de populações naturais de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze em diferentes fitofisionomias da Floresta Ombrófila Mista no estado do Paraná, visando, especialmente, ao fortalecimento de programas de conservação e melhoramento genético da espécie.

1.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- a) Estimar parâmetros genéticos de populações naturais com uso de marcadores microsatélites e caracteres fenotípicos;
- b) Contribuir para a compreensão da distribuição de Araucária com base na análise integrada de matrizes de distâncias genéticas, fenotípicas e geográficas;
- c) Fornecer informações sobre a diversidade genética da Araucária em diferentes fitofisionomias, contribuindo para o entendimento de sua variação intraespecífica e potencial adaptativo;
- d) Subsidiar o uso de acesso de germoplasma das populações de araucária e estratégias de coleta de material genético para programas de conservação e melhoramento genéticos de maneira efetiva.

2 REVISÃO DE LITERATURA

2.1 EVOLUÇÃO E TAXONOMIA

A primeira descrição botânica documentada por Mattos (1994) para a araucária foi feita por Giuseppe Bertoloni, em 1820, com o nome *Columbea angustifolia* Bertol. Em 1922, Carl Ernst Otto Kuntze a redescreveu como *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze (Ferri *et al.*, 2017). O termo *Araucaria* deriva da palavra chilena Arauco, em referência à resistência indígena contra os espanhóis, enquanto o epíteto específico *angustifolia* provém do latim e significa “folhas estreitas” (Reitz e Klein, 1966).

A família Araucariaceae é considerada uma das mais antigas entre as gimnospermas, com registros fósseis datados no Triássico Superior, aproximadamente há 237 milhões de anos (Dutra e Stranz, 2009). Engloba cerca de 40 espécies, distribuídas em três gêneros: *Araucaria*, *Agathis* e *Wollemia*, confirmados como monofiléticos por Barbieri e Stumpf (2008).

A distribuição do gênero *Araucaria* está concentrada no hemisfério Sul com cerca de 20 espécies que compartilham características morfológicas similares (Enright e Hill 1995; Farjo, 2010; Aguiar *et al.*, 2021). Estudos moleculares realizados por Setoguchi *et al.* (1998) e Stefenon *et al.* (2006) evidenciam que as duas espécies sul-americanas do gênero *Araucaria* (*A. angustifolia* e *A. araucana*) se diferenciam das demais a partir de um ancestral comum há aproximadamente 149 milhões de anos (Liu *et al.*, 2009).

2.2 CARACTERÍSTICAS DA ESPÉCIE

Araucária possui uma morfologia única que a distingue das demais árvores no ambiente natural. Conforme seu crescimento, sua copa apresenta ramos abertos e curvados para cima, o que confere formato caliciforme, com folhas aciculares e dispostas em espiral ao longo dos galhos (Ferri *et al.*, 2017). Os primeiros ramos são cilíndricos e verticilados, enquanto os ramos secundários, chamados grimpas, são alternados, caducos e se agrupam em feixes (Carmo *et al.*, 2021).

A casca da árvore é rugosa e escamosa, tornando-se mais espessa com a maturidade, atingindo de 50 cm a 120 cm de diâmetro à altura do peito (DAP). Em relação à altura, araucária é uma árvore imponente, frequentemente a maior do dossel da floresta, podendo alcançar de 10 m a 35 m (Reitz e Klein, 1966). Isso ocorre porque

é heliófila, que busca a luz do sol para seu desenvolvimento (Carmo *et al.*, 2021). Nos primeiros estágios de vida, a raiz primária predomina, porém com o crescimento da árvore, as raízes secundárias reduzem a dominância da raiz principal, apresentando uma distribuição expansiva similar à copa, o que contribui para sua estabilidade. A espécie estabelece simbiose com fungos micorrízicos arbusculares (FMA), que estimulam o crescimento das árvores ao promover maior absorção de água e nutrientes (Breuninger *et al.*, 2000; Zandavalli *et al.*, 2008).

Caracterizada como uma árvore longeva, sob condições ideais, pode viver por vários séculos. Estimativas de idade para árvores maduras dessa espécie variam, mas podem facilmente ultrapassar os 500 anos (Carvalho, 2003, Souza *et al.*, 2008). Algumas adaptações contribuíram para sua sobrevivência, como a modificação do grão de pólen para dispersão anemófila. Também a robustez da sua semente, o pinhão, e a independência da água no processo reprodutivo reprodução garantiram sucesso da espécie desde o final do Carbonífero até o Mesozoico (Barbieri e Stumpf, 2008).

2.3 FENOLOGIA REPRODUTIVA

A espécie é dioica e inicia sua idade reprodutiva entre 12 e 15 anos (Mattos, 1994). No entanto, estudos recentes identificaram genótipos com maturidade reprodutiva precoce, a partir de oito anos (Aguilar *et al.*, 2021). O megaestróbilos, estrutura feminina, localiza-se no ápice dos ramos da árvore e é composto por numerosas brácteas coriáceas que abrigam o óvulo (escama ovulífera). Já a estrutura reprodutiva masculina, o microestróbilos, é formada por escamas coriáceas dispostas em espiral, que se abrem para liberar o pólen, transportado pelo vento até o megaestróbilos para o cruzamento (Ferri *et al.*, 2017).

Modificações evolutivas como a perda da gota polinizadora, o desenvolvimento da micrópila especializada para recepção do pólen, a ausência de asas nos grãos polínicos e a germinação pelo nucelo em qualquer região da escama ovulífera após a chegada do pólen devido à umidade contribuíram positivamente para ao processo de fecundação (Figura 1) (Stewart, 1987).

O período de polinização da araucária varia conforme a região geográfica e é influenciado pelos fatores climáticos, como umidade e intensidade de ventos, além de aspectos genéticos (Reitz e Klein, 1966; Mantovani *et al.*, 2004; Anselmi *et al.*, 2006;

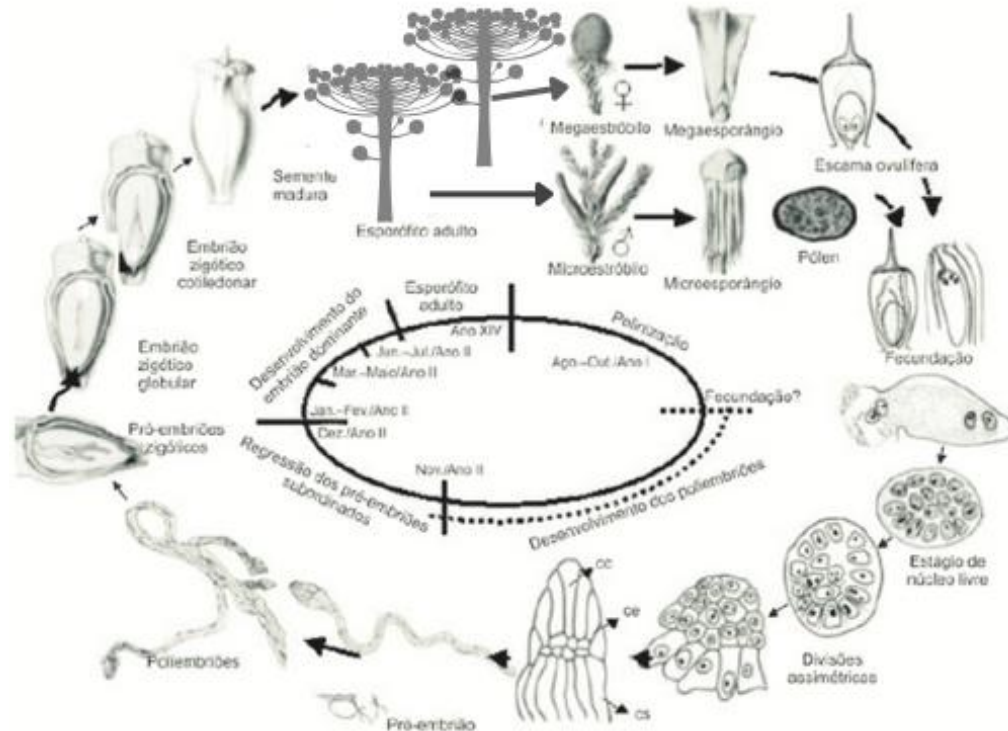
Goeten *et al.*, 2020). Em Santa Catarina, a polinização ocorre predominantemente entre os meses de agosto e setembro, enquanto que no Paraná é registrada no mês de outubro de acordo com a revisão feita por Aguiar *et al.* (2021) para a maioria das árvores dos pomares de sementes.

Nos estágios iniciais da embriogênese, ocorre a formação de núcleos livres anterior ao surgimento das paredes celulares (Barbieri e Stump, 2008; Goeten *et al.*, 2020). Após a formação dessas, inicia-se a elongação celular em grupos de células superiores e inferiores. As células inferiores formam as células de capa (Cc), as superiores formam as células do suspensor (Cs) e o grupo central origina às células embriogênicas (Ce), compondo conjuntamente o proembrião (Figura 01).

Após a polinização, decorrem cerca de 13 meses até a formação dos poliembriões (Goeten *et al.*, 2020). Contudo, apenas um desses embriões se desenvolve completamente na semente madura, em um processo que ocorre entre os meses de dezembro e junho, passando pelas fases globular, pré-cotiledonar e cotiledonar maduro (Figura 01) (Goeten *et al.*, 2020; Kuhn *et al.*, 2024). A maturação dos pinhões na pinha acontece entre 18 a 20 meses após a polinização. Embora haja registros de populações em que a maturação foi observada com 24 meses e até 32 meses (Mantovani *et al.*, 2004; Goeten *et al.*, 2020; Kuhn *et al.*, 2024).

Essa variação nos estágios de maturação pode ser atribuída ao fato de araucária ser uma espécie nativa ainda não domesticada, o que sugere a possível presença de variedades botânicas coexistindo em uma mesma região (Reitz e Klein, 1996; Medina-Macedo, 2015; Pires *et al.*, 2024).

Figura 1 – Ilustração do ciclo reprodutivo da *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kunzte



Fonte: Adaptado de Barbieri e Stumpf (2008).

2.4 ECOLOGIA E USO COMERCIAL

Assim como outras espécies florestais da Mata Atlântica, araucária desempenha um papel fundamental nas interações ecológicas com a fauna e a flora, contribuindo diretamente para a manutenção da biodiversidade no *hotspot* da Mata Atlântica, especialmente na Floresta Ombrófila Mista (FOM) (Lagos e Muller, 2007). Estima-se que aproximadamente 70 espécies da fauna local utilizem o pinhão como fonte de alimento (Miranda *et al.*, 2005; Dénes *et al.*, 2018). Além disso, a presença da araucária favorece o desenvolvimento do sub-bosque, criando condições propícias para o crescimento de espécies nativas como *Ilex paraguariensis* e *Ocotea porosa* (Signor *et al.*, 2015; Longhi *et al.*, 2018). Em programas de reflorestamento, a espécie é classificada como espécie secundária longeva, com potencial para formar novos capões (Carvalho, 2002; Aguiar *et al.*, 2021).

Uma alternativa promissora para a conservação da espécie tem sido a adoção de sistemas agroflorestais, nos quais araucária é integrada ao cultivo agrícola ou à pecuária em pequenas propriedades rurais (Rosot *et al.*, 2007). Em decorrência do valor cultural e social, a espécie também é uma escolha para projetos de paisagismo e arborização urbana, destacando-se pela forma singular de sua copa e seu forte

apelo identitário (Silveira e Fraga, 2015; Nodari *et al.*, 2018). Esse simbolismo cultural é ainda evidenciado nas regiões Sul e Sudeste brasileiras pela nomeação de municípios, como Araucária (PR) e Pinhão (PR) em sua homenagem, conforme registrado pelo IBGE (2021).

A madeira de araucária possui alta qualidade, composta por 58,3 % de celulose e 28,5 % de lignina, com fibras longas que conferem excelente rendimento na produção de papel (Carvalho, 1994). A partir da segunda metade do século XIX, a exploração de araucária dominou o mercado brasileiro de madeiras para movelaria e construção civil. Em 1963, 92 % das exportações madeireiras correspondiam à espécie, totalizando cerca de 100 milhões de árvores nativas transformadas em toras nas regiões Sul e Sudeste de acordo com dados do Instituto Nacional do Pinho (Wentz, 2004).

Apesar da relevância econômica, a intensa extração madeireira, aliada à expansão agrícola, provocou uma redução de mais de 90% da área original de araucária (Stefenon *et al.*, 2006; Bittencourt, 2007; Zanette e Wendling, 2017; Aguiar *et al.*, 2021). Como consequência, foi instituída a Resolução Conama nº 28/2001, que proíbe o corte de árvores naturais e restringe a exploração àquelas oriundas de plantios florestais, conforme legislação vigente (Brasil, 2012).

Atualmente, a principal contribuição econômica da araucária provém extrativismo e da comercialização do pinhão, sua semente. O consumo tem origem nas comunidades rurais e povos indígenas, sendo fortemente associado a tradições culturais e memórias afetivas, especialmente da infância (Silveira e Fraga, 2015; Carvalho *et al.*, 2019; Godoy *et al.*, 2021). Segundo dados do IBGE (2023), a produção de pinhão no período de 2020 a 2023 somou aproximadamente 38 toneladas, gerando um valor estimado em 160 mil reais para região Sul e Sudeste (IBGE, 2023). Além do consumo *in natura* e da crescente presença na gastronomia, pesquisas vêm sendo conduzidas para o aproveitamento do pinhão como matéria-prima da agroindústria (Cornejo *et al.*, 2014; Godoy *et al.*, 2021).

2.5 DISTRIBUIÇÃO DA ARAUCÁRIA NA FLORESTA OMBRÓFILA MISTA

A Floresta Ombrófila Mista (FOM), uma das formações vegetais do bioma Mata Atlântica, teve sua distribuição impactada pela pressão antrópica nas últimas décadas. Conhecida também como Mata das Araucárias, estima-se que atualmente a FOM ocupa apenas 4,3% da sua área original, o que corresponde a aproximadamente 1,2 milhões de hectares (Zurek *et al.*, 2024). Assim como araucária, essa vegetação tem sua ocorrência delimitada por um clima temperado, mais frio em comparação às demais vegetações, com índice pluviométrico elevado e chuvas regulares ao longo do ano, além de frequentes geadas (Wrege *et al.* 2017a).

Durante o último ciclo glacial, há aproximadamente 115 mil anos, registros paleobotânicos indicam que a distribuição de araucária se estendia até o Nordeste brasileiro, favorecido pelas condições climáticas frias (Behling, 2002; Behling e Pillar, 2007; Conceição *et al.*, 2016; Vasconcellos *et al.*, 2024). Com o aumento gradual da temperatura global no final do Pleistoceno e início do Holoceno, cerca de 20 mil anos, a sobrevivência da espécie foi comprometida (Bertoldo *et al.*, 2014; Rodríguez-Zorro *et al.*, 2022). Como resultado, a araucária passou a ser restrita a áreas de baixas latitudes e grandes altitudes, como a Serra da Mantiqueira e a Serra do Mar, além de regiões próximas a corpos d'água (Carlucci *et al.*, 2011; Kersten *et al.*, 2015; Stefenon *et al.*, 2019).

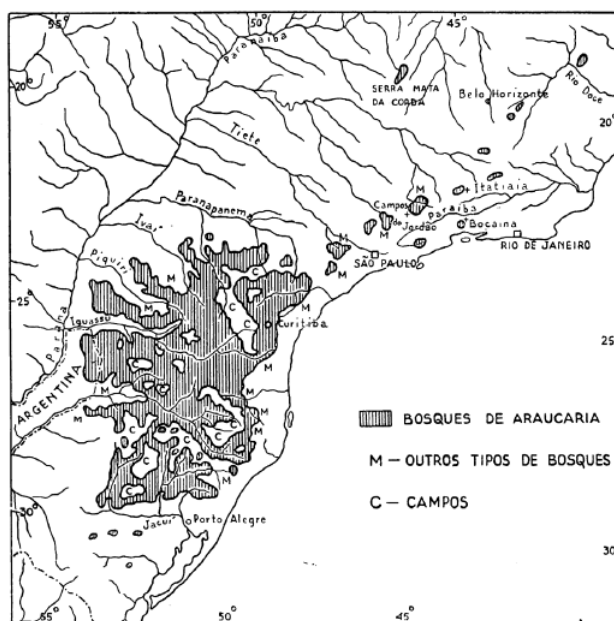
Com o fim da última glaciação (aproximadamente 11 mil anos atrás), as regiões Sul e Sudeste do país tornaram-se mais úmidas, favorecendo a recolonização de araucária no Planalto Meridional Brasileiro (Nodari *et al.*, 2018; Rodriguez-Zorro *et al.*, 2022). Além disso, a ocupação humana por povos indígenas também influenciou a dispersão da espécie, devido ao consumo do pinhão e à expansão territorial desses grupos (Pinaya *et al.*, 2019; Nodari e Sá, 2023).

Nas últimas décadas, a fragmentação da paisagem e o aumento progressivo da temperatura global voltaram a restringir a distribuição da espécie (IPCC, 2023). Ao contrário dos registros paleontológicos que evidenciam sua antiga presença no Nordeste brasileiro (Conceição *et al.*, 2016), a tendência atual é de retração contínua, o que é considerado preocupante. Nesse contexto, os estudos de modelagem de nicho ecológico e o mapeamento de cenários futuros tornaram-se ferramentas

essenciais para estratégias de preservação da espécie (Wrege *et al.*, 2016; Wrege *et al.*, 2017a; Fritzons *et al.*, 2018 a, b, c).

Embora diversos estudos recentes tenham aprofundado o conhecimento sobre a distribuição da espécie (Wrege *et al.*, 2009; Wrege *et al.*, 2017a), o trabalho clássico de Hueck (1953) ainda é amplamente citado, especialmente por sua contribuição pioneira na ilustração da ocorrência da araucária ao longo da FOM (Figura 2). Originalmente, a FOM estava presente em 40% da área do Paraná, 31% de Santa Catarina e 25% do Rio Grande do Sul. Ainda são observadas manchas esparsas no sul de São Paulo (3%), avançando até o sul de Minas Gerais e o estado do Rio de Janeiro, em regiões de altitude superior a 500 m (1%) (Serviço Florestal Brasileiro, 2019). Fora do Brasil, também há pequenas ocorrências na Argentina e no Paraguai, localizadas entre as latitudes 19°15 'S e 31°30' S e entre as longitudes 41°30'W e 54°30'W (Figura 2).

Figura 2 – Distribuição original da *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kunzte ao longo do Hemisfério Sul



Fonte: Hueck (1953).

2.6 FITOFISIONOMIAS DA FLORESTA ÓMBROFILA MISTA

A FOM assim como as demais vegetações da Mata Atlântica, está dividida em fitofisionomias, com base em levantamentos de cobertura vegetal realizados por meio de sensoriamento remoto, conforme critérios de classificação estabelecidos

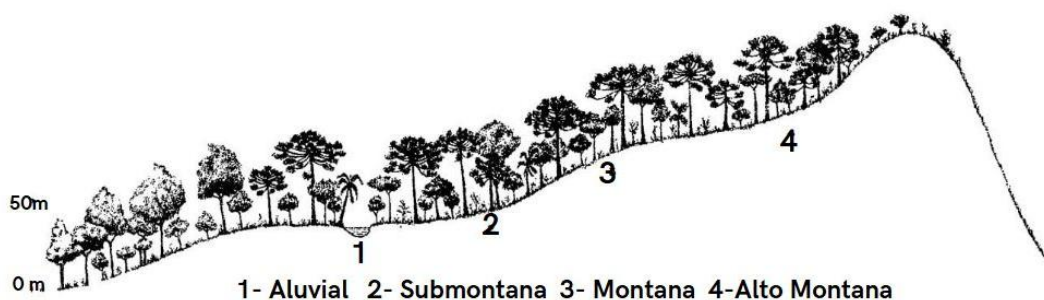
internacionalmente, mas adaptados às condições brasileiras (UNESCO, 1973; Veloso e Goes-Filho, 1982; IBGE, 1992). Segundo Wrege *et al.* (2017b), dois fatores cruciais para a expansão da FOM são as baixas temperaturas e a ocorrência de geadas para sobrevivência dos seus componentes. Além disso, a expansão das fitofisionomias Floresta Ombrófila Densa e Floresta Estacionária Semidecidual tem sido favorecida pelo clima quente e úmido atual, em comparação ao clima mais frio do passado (Klein, 1960; 1984). De acordo com Wrege *et al.* (2011), em épocas passadas, com o clima mais frio, a FOM era mais dispersa, ocorrendo em áreas mais extensas e em altitudes inferiores (Wrege *et al.*, 2011).

A FOM é classificada em quatro fitofisionomias: Alto Montana (MI), Montana (Mm), Submontana (Ms) e Aluvial (Ma) (Serviço Florestal Brasileiro, 2019b). De modo geral, a classificação proposta por Veloso *et al.* (1991) é baseada principalmente na altitude, o que influencia diretamente as condições edafoclimáticas e a composição florística da vegetação (Figura 3) (Hueck, 1972, Veloso *et al.*, 1991; Leite, 1994; Roderjan *et al.*, 2002; Wrege *et al.*, 2017b). Estudos fitossociológicos dessas fitofisionomias são fundamentais para compreender a estrutura e a dinâmica das formações vegetais, além de auxiliar na identificação de estratégias de conservação dos fragmentos remanescentes (Mendeiros *et al.*, 2005 Cappelatti; Schmitt, 2011; Kersten *et al.*, 2015).

A fitofisionomia da Alto Montana ocorre acima de 1.200 m de altitude, especialmente nas regiões do Planalto Curitiba e da Serra do Mar, onde predominam climas mais amenos, com maior presença de espécies arbustivas e herbáceas (Roderjan *et al.*, 2002). A fitofisionomias de Montana, considerada a mais representativa da FOM, encontra-se entre 800 m e 1.200 m de altitude, abrangendo o Planalto de Guarapuava e o centro-sul do Paraná, sendo caracterizada por floresta mais densa, com dominância de araucária e elevada ocorrência de espécies epífitas (Leite, 1994).

A fitofisionomia Submontana ocorre em regiões de vales e em altitudes entre 500 m e 800 m, no centro-norte do Paraná, representando uma área de transição entre a Floresta Ombrófila Densa e a FOM. Essa região apresenta solos profundos e férteis, porém com menor densidade de florestal (Roderjan *et al.*, 2002). Já a fitofisionomia Aluvial ocorre nas margens dos rios, sendo composta por espécies adaptadas a solos úmidos e sujeitos a encharcamento (Roderjan *et al.*, 2002).

Figura 3 – Perfil da Floresta Ombrófila Mista (Floresta com Araucária) da esquerda para a direita



Fonte: Adaptado de Veloso e Goes-Filho (1991).

2.7 ESTUDOS DE DIVERSIDADE GENÉTICA DA ARAUCÁRIA

Nas populações naturais de araucária, é comum observar indivíduos com variações em altura, diâmetro, formato de copa e nas características das sementes, como forma, tamanho, época de produção e coloração. Essas diferenças despertam o interesse de produtores e comunidades locais, que buscam compreender a origem dessa diversidade. Essa variação pode ser explicada pela presença de diferentes alelos nos genes das populações, ilustrando a diversidade genética existente (Bered *et al.*, 1997; De Lima *et al.*, 2015).

Quantificar essa diversidade é fundamental para a conservação, pois uma alta variabilidade genética é crucial para a adaptação e sobrevivência da espécie frente às mudanças ambientais e pressões externas (Fajardo *et al.*, 2016). Nos últimos anos, essa importância se intensificou devido às mudanças climáticas ocasionadas pelo aquecimento global (IPCC, 2023).

Os primeiros estudos conduzidos por Reitz e Klein (1966) descreveram nove variedades de araucária com base, principalmente, na morfologia do pinhão. Posteriormente, Mattos (1972) identificou outras cinco variedades, somando à descrição diferenças morfológicas dos indivíduos e a época de maturação. Ao longo dos anos, outros pesquisadores contribuíram para o avanço desses estudos, revelando novas variedades (Reitz e Klein, 1978; Mattos, 1994; Zechini *et al.*, 2012; Adan, 2016). Atualmente, reconhecem-se 17 variedades de araucária (Aguiar *et al.*, 2021).

A distribuição geográfica da araucária está relacionada com às condições climáticas e é compreendida por estudos de diversidade genética realizados por

análises moleculares. Sousa *et al.* (2020) relatam que houve uma expansão da espécie em direção à região Sul a partir das populações estabelecidas em São Paulo e Minas Gerais, evidenciada pela relação filogeográfica entre os haplótipos das populações do Sul, originados de um haplótipo comum do Norte há cerca de 20 mil anos, quando as condições climáticas eram favoráveis à sua expansão. Com as mudanças ao longo do tempo, acredita-se na existência de refúgios glaciais nas áreas de baixas latitudes do Brasil, devido à riqueza de haplótipos nessas regiões (Wrege *et al.*, 2017a; Stefenon *et al.*, 2019).

Essa distribuição dentro território brasileiro também se relaciona à formação de grupos genéticos (Stefenon *et al.*, 2008; Stefon *et al.*, 2019 Sousa *et al.*, 2020; Rodriguez-Zorro *et al.*, 2022). Há uma separação genética das populações de araucária em dois grupos principais, conforme a distribuição: um na região Sudeste (São Paulo e Minas Gerais) e outro no Sul (Paraná, Santa Catarina, Rio Grande do Sul e Argentina), além de pequenas subdivisões decorrentes desses grupos (Stefenon, 2007; Sousa *et al.*, 2020).

Esse padrão de distribuição genética também está presente em plantios comerciais (Stefenon *et al.* 2019). Mesmo com o processo de seleção, que mantém somente os indivíduos de interesse, o genótipo das plantações é similar ao das populações naturais das quais as matrizes foram coletadas, contribuindo para a conservação da diversidade genética.

A investigação da variabilidade genética de populações remanescentes de araucária, utilizando diferentes marcadores moleculares, revela valores diversos para os parâmetros genéticos heterozigosidade esperada (H_e) (entre 0,08 - 0,74) e heterozigosidade observada (H_o) (entre 0,08 - 0,91) (Kageyama; Jacob, 1980; Shimizu *et al.*, 2000; Sousa, 2001; Auler *et al.*, 2002; Sebben *et al.*, 2004; Mantovani *et al.*, 2006; Ferreira *et al.*, 2012; Inza *et al.*, 2018; Montagna *et al.*, 2019; Sousa *et al.* 2020). Essa variabilidade representa uma importante fonte de material genético, essencial para programas de conservação e recuperação da espécie.

Marcadores moleculares, amplamente utilizados, permitem analisar a frequência e distribuição dos alelos e genótipos dentro de cada população, além de identificar variações genéticas e determinar a estrutura genética da espécie (De lima *et al.*, 2015; Fajardo *et al.*, 2016).

Trabalhos como os de Moraes *et al.* (2020), Silva *et al.* (2017), Antiqueira *et al.* (2014) e Mori *et al.* (2011) exemplificam o uso de microsatélites (SSR - *Simple*

Sequence Repeats) em estudos de diversidade genética em espécies florestais. Esses marcadores moleculares são multialélicos e codominantes, fornecendo uma grande quantidade de informações sobre os processos micro evolutivos, que influenciam a variabilidade genética das populações (Turchetto-Zolet *et al.*, 2017).

A estimação de diversidade genética também pode ser realizada com base em caracteres fenotípicos, que são de fácil coleta e análise. O fenótipo de um indivíduo resulta da expressão de múltiplos genes influenciados pelo ambiente (Vencovsky, 1973). Os parâmetros genéticos obtidos por meio da análise fenotípica são valores numéricos que permitem fazer inferências sobre a estrutura genética de uma população. Esses parâmetros variam conforme a característica, a população e a idade dos indivíduos, devendo-se considerar o efeito ambiental (Leonardecz Neto *et al.*, 2003).

A análise de diversidade genética com caracteres fenotípicos é amplamente empregada em programas de melhoramento genético, pois indica a variabilidade fenotípica e o potencial de adaptação dos indivíduos, auxiliando a seleção dos genótipos superiores (Borém; Miranda, 2013). Também pode ser aplicada em programas de conservação, por representar uma forma eficaz e de menor custo para a estimação da diversidade genética (Recco *et al.*, 2016).

O estudo combinado de caracteres fenotípicos e marcadores moleculares proporciona uma visão mais abrangente da variabilidade genética de uma população (Shimizu *et al.*, 2000). Além disso, pesquisas que exploraram a distribuição geográfica e a diversidade genética de araucária fornecem dados relevantes sobre seu nicho ecológico (Sousa *et al.*, 2020).

É importante considerar que o efeito do ambiente sobre populações naturais pode dificultar a estimativa dos parâmetros genéticos (McKay; Latta., 2002). Por isso, programas de conservação e melhoramento genético são fundamentais para apoiar pesquisas de diversidade genética (Sousa *et al.*, 2012), uma vez que, em testes de procedências e progênies estabelecidos por meio de mudas seminais em condições controladas, os parâmetros genéticos podem ser estimados com maior acurácia (Duarte *et al.*, 2012).

De modo geral, os resultados dessas pesquisas são positivos e importantes para identificar áreas prioritárias para a preservação, determinar o status de conservação das populações e desenvolver planos de manejo que promovam a manutenção ou aumento da diversidade genética.

2.8 ESTRATÉGIAS DE CONSERVAÇÃO DA ARAUCÁRIA

A fragmentação do habitat natural da araucária, provocada pela expansão agrícola e urbana, aliada ao desmatamento decorrente da exploração madeireira no século XIX resultou na sua classificação como espécie criticamente ameaçada de extinção (Thomas, 2013; IUCN, 2018). Aspectos biológicos, como ciclo reprodutivo longo e dependência do clima úmido, agravam ainda mais essa situação, especialmente diante do atual cenário de mudanças climáticas.

Zurek *et al.* (2024) mapearam o histórico de desmatamento da araucária e identificaram cerca de 1,2 milhões de hectares remanescentes da FOM, que representa apenas 4,3 % da área original. Além disso, a vegetação remanescente encontra-se altamente fragmentada, com 99% dos fragmentos do tamanho de 50 hectares. Esse quadro é resultado da ausência de fiscalização eficaz por parte órgãos ambientais no setor madeireiro e também no desenvolvimento de estratégias para a conservação da espécie durante a fragmentação territorial.

A crescente preocupação com a vulnerabilidade da espécie impulsionou a criação de iniciativas por instituições de pesquisa, como a Embrapa Florestas, em parceria com empresas e órgãos governamentais (Aguiar *et al.*, 2021). Os estudos de inventário florestal tiveram início por volta da década de 1940, na Floresta Nacional (FLONA), quando diversas coleções ativas de germoplasma, provenientes de diferentes origens, foram estabelecidas nas dependências dessas instituições. Essas coleções vêm sendo mantida até os dias atuais.

Os primeiros passos para a proteção legal da araucária foram dados por meio da criação de políticas de manejo florestal, quando o remanescente de FOM já se encontravam abaixo de 20% da cobertura original (Zurek *et al.*, 2024). Nas décadas de 1970 e 1980, a Embrapa intensificou os esforços no plantio de novas coleções e na caracterização das já existentes, dando início oficial ao programa de conservação da espécie.

O movimento ambientalista da década de 1990 proporcionou o aumento dos estudos voltados à importância ecológica de araucária e à urgência de sua preservação. Em 1992, a espécie foi oficialmente incluída na lista das espécies "ameaçadas de extinção" no Brasil, tornando-se prioridade para ações de conservação (Bittercourt, 2007, Danner *et al.*, 2012).

Uma importante estratégia de conservação foi o estabelecimento dos Bancos Ativos de Germoplasma (BAGs), com objetivo de preservar a variabilidade genética da espécie. Para enriquecer esses bancos, são consideradas variações fenotípicas associadas ao crescimento e à produção de pinhão, bem como dados genéticos por meio de marcadores moleculares, como isoenzimas, microssatélites e SNPs.

Os programas de conservação também envolvem estratégias de conservação *in situ* e *on farm*, com o apoio de instituições públicas e privadas, além da participação de pequenos produtores (Aguilar *et al.*, 2021). Essas iniciativas se tornam especialmente relevantes diante do crescente interesse pela extração de pinhão como alternativa de uso sustentável da espécie.

Em 2020, a Embrapa Florestas, em parceria com a Gralha Azul Transmissão de Energia S.A. (subsidiária da Engie Brasil Energia), universidades nacionais e internacionais, produtores rurais, associações cooperativas e órgãos governamentais, como o IAPAR, IAP, EMATER, CODEPAR, ICMBIO e CPRA, iniciou um projeto de compensação ambiental. O objetivo da iniciativa é definir áreas prioritárias para o enriquecimento dos bancos ativos de germoplasma de araucária por meio da coleta de sementes, pólen e material propagativo em diferentes fitofisionomias da FOM no estado do Paraná. Esse esforço visa à preservação da espécie, promovendo sua conservação genética e garantindo a sustentabilidade dos ecossistemas associados.

REFERÊNCIAS

- ADAN, N.; ATCHINSON, J.; REIS, M. S.; PERONI, N. Local knowledge, use and management of ethnovarieties of *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze. in the Plateau of Santa Catarina, Brazil. **Economic Botany**, New York, v. 70, n. 4, p. 353-364, 2016. <https://doi.org/10.1007/s12231-016-9361-z>.
- AGUIAR, A. V.; SOUSA, V. A.; PINTO JÚNIOR, J. E.; MIKICH, S. B.; LIEBSCH, D. A. Araucária e suas especificidades. *In*: SOUSA, V. A. de; FRITZSON, E.; PINTO JÚNIOR, J. E.; AGUIAR, A. V. De. **Araucária: Pesquisa e Desenvolvimento no Brasil**. Brasília, DF: Embrapa Florestas, 2021. p. 37- 69. cap. 3. Disponível em: <http://www.alice.cnptia.embrapa.br/alice/handle/doc/1137523>. Acesso em: 24 abr. 2024.
- ANSELMINI, J. I.; ZANETTE, F.; BONA, C. Fenologia reprodutiva da *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze na região de Curitiba – PR. **Floresta e Ambiente**, Seropedica, v. 13, n. 1, p. 44–52, jan./mar. 2006.
- ANTIQUERA, L. M. O. R.; SOUZA, R. G. V. De C. e; BAJAY, M. M.; KAGEYAMA, P. Y. Genetic Structure and Diversity of *Copaifera langsdorffii* Desf. in Cerrado Fragment of the São Paulo State, Brazil. **Revista Árvore**, Viçosa, MG, v. 38, n. 4, p. 667-675, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0100-67622014000400010>.
- AULER, N. M. F.; REIS, M. S.; GUERRA, M. P.; NODARI, R. O. The genetics and conservation of *Araucaria angustifolia*: I. Genetic structure and diversity of natural populations by means of non-adaptive variation in the state of Santa Catarina, Brazil. **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v. 25, n. 3, p. 329-338, 2002. DOI: <https://doi.org/10.1590/S1415-47572002000300014>
- BERED, F.; BARBOSA NETO, J. F.; CARVALHO, F. I. F de. Marcadores moleculares e sua aplicação no melhoramento de plantas. **Fitotecnia- Ciência Rural**, Santa Maria, v. 27, n. 3, 1997. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0103-84781997000300026>
- GUERRA, M. P. *et al.* Araucária Evolução, ontogênese e diversidade genética. *In*: BARBIERI, R. L.; STUMPF, E. R. T. (ed.). **Origem e Evolução de Plantas Cultivadas**. Brasília, DF: Embrapa Clima Temperado, 2008. p. 149-184. cap. 06. Disponível em: <http://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/infoteca/handle/doc/1080470>. Acesso em: 24 abr. 2024.
- BEHLING, H. South and Southeast Brazilian grasslands during Late Quaternary times: a synthesis. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam, v. 177, n. 1-2, p. 19-27, 2002. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(01\)00349-2](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(01)00349-2)

BEHLING, H.; PILLAR, V. P. Late Quaternary vegetation, biodiversity and fire dynamics on the Southern Brazilian highland and their implication for conservation and management of modern Araucaria Forest and grassland ecosystems.

Philosophical Transaction of the Royal Society B, London, v. 362, n. 1478, p. 243-251, 2007. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1984>.

BORÉM, A.; MIRANDA, G. **Melhoramento de Plantas**. 6. ed. Viçosa: Editora UFV, 2013. 523 p.

BRASIL. Lei nº 12.651, de 25 de maio de 2012. Dispõe sobre a proteção da vegetação nativa; altera as Leis nº 6.938, de 31 de agosto de 1981, nº 9.393, de 19 de dezembro de 1996, e nº 11.428, de 22 de dezembro de 2006; revoga as Leis nº 4.771, de 15 de setembro de 1965, e nº 7.754, de 14 de abril de 1989; e dá outras providências. **Diário Oficial da União**: seção 1, Brasília, DF, ano 149, n. 102, 28 mai. 2012.

BREUNINGER, M.; EINIG, W.; MAGEL, E.; CARDOSO, E.; HAMPP, R. Mycorrhiza of Brazil Pine (*Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze). **Plant Biology**, West Sussex, v. 2, n. 1, p. 4-10, 2000. DOI: <https://doi.org/10.1055/s-2000-9177>.

CAPPELATTI, L.; SCHMITT, J. L. Flora Arbórea de Área de Floresta Ombrófila Mista Em São Francisco De Paula, RS, Brasil. **Pesquisa Botânica**, São Leopoldo, v. 62, p. 253- 261, 2011. Disponível em: <https://www.anchietano.unisinis.br/publicacoes/botanica/volumes/062/09.pdf>. Acesso em: 24 abr. 2024.

CARLUCCI, M. B.; JARENKOW, J. A.; DUARTE, L. D. S.; PILLAR, V. P. Conservação da Floresta com Araucária no extremo sul do Brasil. **Natureza & Conservação**, Curitiba, v. 9, n.1, p. 111-114, 2011. <https://doi.editoracubo.com.br/10.4322/natcon.2011.015>

CARMO, A. A. O. do; GODOY, R. C. B. de; SOUZA, L. A. de. Morfologia dos órgãos vegetativos e reprodutivos de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze (Araucariaceae). In: SOUSA, V. A. de; FRITZSONS, E.; PINTO JUNIOR, J. E.; AGUIAR, A. V. De. **Araucária**: Pesquisa e Desenvolvimento no Brasil. Brasília, DF: Embrapa Florestas, 2021. p. 35-47, cap. 2. Disponível em: <http://www.alice.cnptia.embrapa.br/alice/handle/doc/1137523>. Acesso em: 24 abr. 2024.

CARVALHO, P. E. R. **Espécies florestais brasileiras: Recomendações silviculturais, potencialidades e uso da madeira.** Colombo: Embrapa Florestas, 1994. 639 p. Disponível em: https://www.cnpf.embrapa.br/pesquisa/efb/temp/index_especies.html. Acesso em: 24 abr. 2024.

CARVALHO, P. E. R. **Pinheiro-do-Paraná.** Colombo: Embrapa Floresta, 2002. 17p. Circular Técnica, 60. Disponível em: <http://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/infoteca/handle/doc/304455>. Acesso em: 24 abr. 2024.

CARVALHO, P. E. R. **Espécies arbóreas brasileira: recomendações silviculturais, potencialidades e uso da madeira.** Colombo: Embrapa Informação Tecnológica; Brasília: Embrapa Florestas, 2003-2014. 1039 p. Disponível em: <http://www.alice.cnptia.embrapa.br/alice/handle/doc/305634>. Acesso em: 24 abr. 2024.

CARVALHO, N. R.; SILVA, A. W. B.; PEREIRA, V. S.; GOMES, L. A. A. Extensão universitária em comunidade rural: diálogos para conservação da *Araucaria angustifolia*. **Revista Conexão UEPG**, Ponta Grossa, v. 16, n. 01, 2020. Disponível em: <https://dialnet.unirioja.es/servlet/articulo?codigo=7127434>. Acesso em: 24 abr. 2024.

CORNEJO, F. E. P.; NOGUEIRA, R. I.; CARVALHO, C. W. P. de; GODOY, R. C. B. de; OLIVEIRA, A. H.; SANTOS, L. F. C.; BARRETO, A. G.; FREITAS, S. P. Descascamento e secagem de pinhão [*Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze] para a obtenção de farinha. **Comunicado Técnico**, Rio de Janeiro, v. 206, 2014. Embrapa Agroindústria de Alimentos. Disponível em: www.infoteca.cnptia.embrapa.br/infoteca/handle/doc/1003217. Acesso em: 24 abr. 2024.

DANNER, M. A.; ZANETTE, F.; RIBEIRO, J. Z. O cultivo da araucária para produção de pinhões como ferramenta para a conservação. **Pesquisa Florestal Brasileira**, Colombo, v. 32, n. 72, p. 441–449, 2012. DOI: <https://doi.org/10.4336/2012.pfb.32.72.441>.

DÉNES, F. V.; TELLA, J. L.; ZULIAN, V.; PRESTES, N. P.; MARTÍNEZ, J.; HIRALDO, F. Combined impacts of multiple non-native mammals on two life stages of a critically endangered neotropical tree. **Biol Invasions**, Dordrecht, v. 20, p. 3055–3068, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1758-4>.

DE LIMA, R. A.; LOPES, M. T. G.; BENTES, J. L. S.; VALENTE, M. S. F.; PEREIRA, J. O.; MUNIZ, G. I. B. Diversidade e estrutura genética de *Senna reticulata*. **Floresta**, Curitiba, v. 45, n. 3, p. 507–514, 2015. DOI: <https://doi.org/10.5380/ufv.v45i3.38079>.

DOĞAN, I.; DOĞAN, N. Statistical Measures for Genetic Differentiation: Review. **Türkiye Klinikleri Journal of Biostatistics**, Ankara, v. 8, n. 2, p. 180–186, 2016.

DUARTE, R. I.; SILVA, F. A. L. S.; SCHULTZ, J.; SILVA, J. Z. da; REIS, M. S. Características de Desenvolvimento Inicial em Teste de Progenie de uma População de Araucária na Flona de Três Barras-SC. **Biodiversidade Brasileira**, Pirassununga, v. 2, n. 2, p. 114-123, 2012. DOI: <https://doi.org/10.5336/biostatic.2016-50192>.

DUTRA, T. L.; STRANZ, A. Biogeografia, evolução e ecologia da família Araucariaceae: o que mostra a Paleontologia. *In*: **Floresta com araucária**: ecologia, conservação e desenvolvimento sustentável. Riberão Preto: Holos, 2009. p. 15-34. Disponível em: <https://npft.paginas.ufsc.br/files/2016/10/roberta-progenies.pdf>. Acesso em: 24 abr. 2024.

ELLSTRAND, N. C.; ELLAN, D.R. Population genetic consequences of small population sizes: implication for plant conservation. **Annual review of ecology, evolution and systematics**, Palo Alto, v. 24, p. 217-242, 1993. DOI: <https://doi.org/10.1146/ANNUREV.ES.24.110193.001245>

ENRIGHT, N. J.; HILL, R. S. (ed.). **Ecology of the Southern Conifers**. Melbourne: University Press, 1995. 342 p.

FARJO, A. **A handbook of the world's conifers**. Leiden: Brill, 2010. volume 2.

FAJARDO, C. G.; VIEIRA, F. A.; MOLINA, W. F. Conservação genética de populações naturais: uma revisão para Orchidaceae. **Biota Amazônia**, Macapá, v. 6, n. 3, p. 108-118, 2016. DOI: <http://dx.doi.org/10.18561/21795746/biotaamazonia.v6n3p108-118>

FERREIRA, D. K.; NAZARENO, A. G.; MANTOVANI, A.; BITTENCOURT, R.; SEBBEN, A. M.; REIS, M. S. Genetic analysis of 50-year-old Brazilian pine (*Araucaria angustifolia*) plantations: implications for conservation planning. **Conservation Genetics**, Dordrecht, v. 13, p. 435-442, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10592-011-0296-8>.

FERRI, G. K. Araucaria angustifolia: milhões de anos de história. **Revista História Catarina**, Lages, v. 86, p. 52-66, 2017.

FRITZONS, E.; MANTOVANI, L. E.; WREGGE, M. S. Fatores climáticos limitantes da distribuição da araucária no estado do Paraná e as implicações para sua restauração. **RA'E GA – O Espaço Geográfico em Análise**, Curitiba, v. 44, p. 258, 2018a. DOI: <http://dx.doi.org/10.5380/raega.v44i0.50259>.

FRITZONS, E.; WREGE, M. S.; MANTOVANI, L. E. Distribuição natural do pinheiro-do-Paraná no estado do Rio Grande do Sul, BR: a influência de fatores climáticos e geomorfológicos. **Revista Brasileira de Climatologia**, Curitiba, v. 22 p.118-132, 2018b. DOI: <https://doi.org/10.5380/abclima.v22i0.51315>.

FRITZONS, E.; WREGE, M. S.; MANTOVANI, L. E. Climatic aspects related to the distribution of Parana pine in the state of Santa Catarina. **Floresta**, Curitiba, v. 48, n. 4, p. 503-512, 2018c. DOI: <https://doi.org/10.5555/20193027754>.

GODOY, R. C. B.; DELIZA, R.; NEGRE, M. F. O.; SANTOS, G. G. Consumidor de pinhão: hábitos, atributos de importância e percepção. **Pesquisa Florestal Brasileira**, Colombo, v. 38, p. 1-8, 2021. DOI: <https://doi.org/10.4336/2018.pfb.38e201801655>.

GOETEN, D.; ROGGE-RENNER, G. D.; SCHMIDT, É. C. Updating embryonic ontogenesis in *Araucaria angustifolia*: from Burlingame (1915) to the present. **Protoplasma**, Wien, v. 257, p. 931-948, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00709-020-01481-5>.

HUECK, K. Distribuição e habitat natural do pinheiro do paraná (*Araucaria angustifolia*). **Botânica**, São Paulo, v. 10, p. 5-24, 1953. Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Universidade de São Paulo. DOI: <https://doi.org/10.11606/issn.2318-5988.v10i1p5-24>.

HUECK, K. **As florestas da América do Sul**: ecologia, composição e importância econômica. [S. l.]: Polígono - UNB, 1972. 466 p.

INZA, M. V.; AGUIRRE, N. C.; TORALES, S. L.; PAHR, N. M.; FASSOLA, H. E.; FORNES, L. F.; ZELENER, N. Genetic variability of *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze in the Argentinean Parana Forest and implications for management and conservation. **Trees**, Heidelberg, v. 32, n. 4, p. 1135-1146, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00468-018-1701-4>

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA – IBGE. Manual técnico da vegetação brasileira. **Séries Manuais técnicos em geociências**, Rio de Janeiro: IBGE, 1992. 92 p.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA – IBGE. **Produtos da extração vegetal e da silvicultura (PEVS), 2023**. Rio de Janeiro: IBGE, 2024.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA – IBGE. **Lista de municípios do estado do Paraná**. Rio de Janeiro: IBGE, 2022.

INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE – IPCC. **Climate change 2023**: synthesis report. Contribution of working groups I, II and III to the sixth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Geneva: IPCC, 2023. p. 35-115. DOI: <https://doi.org/10.59327/IPCC/AR6-9789291691647>.

INTERNATIONAL UNION FOR CONSERVATION OF NATURE – IUCN. 2024. **The IUCN red list of threatened species**. Gland: IUCN, 2024. Version 2024-2. Disponível em: <https://www.iucnredlist.org>. Acesso em: 24 abr. 2024.

KAGEYAMA, P. Y.; JACOB, W. S. Variação genética entre e dentro de populações de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze. **IPEF**, Piracicaba, v. 115, p. 1-8, 1980.

KAGEYAMA, P. Y. Conservação *in situ* de recursos genéticos de plantas. **IPEF**, Piracicaba, v. 35, p. 7-37, 1987. Disponível em: <https://www.ipef.br/publicacoes/scientia/nr35/cap01.pdf>. Acesso em: 24 abr. 2024.

KERSTEN, R.A.; BORGIO, M.; GALVÃO, F. Floresta Ombrófila Mista: aspectos fitogeográficos, ecológicos e métodos de estudo. *In*: FELFILI, J. M. *et al.* (ed.). **Fitossociologia no Brasil**: métodos e estudos de casos. Epífita: Viçosa, MG, v. 1. p.156-177, 2015.

KLEIN, R. M. O aspecto dinâmico do pinheiro brasileiro. **Sellowia**, Itajaí, v. 12, p. 17-48, 1960.

KLEIN, R. M. Aspectos dinâmicos da vegetação do sul do Brasil. **Sellowia**, Itajaí, v. 36, p. 5-54, 1984.

KUHN, S. A.; NOGUEIRA, F. M.; SCHURER, T.; MARIATH, J. E. A. Reproductive biology of the "Brazilian pine" (*Araucaria angustifolia* - *Araucariaceae*): the pollen tube growth and the seed cone development. **Plant Reproduction**, v. 37, n. 1, p.1-13, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00497-023-00473-8>.

LAGOS, A. R.; MULLER, B. L. A. Hospot brasileiro: Mata Atlântica. **Saúde e Ambiente em Revista**, Duque de Caxias, v. 2, n. 2, p. 35-45, 2007.

LEITE, P. F. **As diferentes unidades fitoecológicas da Região Sul do Brasil. Proposta de Classificação**. 1994. 106 f. Tese (Doutorado em Engenharia Florestal) – Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 1994. Disponível em: <http://educapes.capes.gov.br/handle/1884/26579>. Acesso em: 24 abr. 2024.

LEONARDECZ-NETO, E.; VENCOSKY, R.; SEBBEN, A. M. Ajuste para Competição entre plantas em teste progênies e procedências de essências florestais. **Scientia Forestalis**, Piracicaba, v. 63, p.136-149, 2003. Disponível em: <https://www.ipef.br/publicacoes/scientia/nr63/cap11.pdf>. Acesso em: 24 abr. 2024.

LIU, N., ZHU, Y., WEI, Z.; CHEN, J.; WANG, Q.; JIAN, S.; ZHOU, D.; SHI, J.; YANG, Y.; ZHONG, Y. Phylogenetic relationships and divergence times of the family Araucariaceae based on the DNA sequences of eight genes. **Chinese Science Bulletin**, Beijing, v.54, p. 2648-2655, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11434-009-0373-2>.

LONGHI, R. V.; SCHNEIDER, P. R.; LONGHI, S. J.; MARAGON, G. P.; COSTA, E. A. Growth Dynamics of Araucaria after Management Interventions in Natural Forest. **Forest Management**, v. 25, n. 2, P. 1-10, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1590/2179-8087.026415>.

MANTOVANI, A.; MORELLATO, L. P. C.; REIS, M. S. Fenologia reprodutiva e produção de sementes em Araucaria angustifolia (Bertol.) Kuntze. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 27, n. 4, p. 787-796, 2004. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0100-84042004000400017>.

MANTOVANI, A.; MORELLATO, L. P. C.; REIS, M. S. Internal genetic structure and outcrossing rate in a natural population of Araucaria angustifolia (Bertol.) Kuntze. **Journal of Heredity**, v. 97, n. 5, p. 466-472, 2006. DOI: <https://doi.org/10.1093/jhered/esl031>.

MATTOS, J. R. **O pinheiro-brasileiro**. São Paulo: Grêmio Politécnico, 1972. 620 p.

MATTOS, J. R. **O pinheiro-brasileiro**. Artes Gráficas Princesa, Lages, Santa Catarina, Brazil, 1994.

MCKAY, J. K.; LATTA, R. G. Adaptive population divergence: markers, QTL and traits. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 17, p. 285–291, 2002. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02478-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02478-3).

MEDEIROS, J.; SAVI, M.; BRITO, B. Seleção de áreas para criação de Unidades de Conservação na Floresta Ombrófila Mista. **Biotemas**, v. 18, n. 2, p. 33-50, 2005. DOI: <https://doi.org/10.5007/biotemas.v18i2.21411>.

MEDINA-MACEDO, L., SEBBENN, A.M., LACERDA, A.E.B., RIBEIRO, J.Z., SOCCOL, C.R., BITTENCOURT, J.V.M., 2015. High levels of genetic diversity through pollen flow of the coniferous Araucaria angustifolia (Bertol.) Kuntze: a landscape level study in Southern Brazil. **Tree Genetic Genomes**, v. 11, p. 1–14., 2015. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11295-014-0814-1>.

MIRANDA, J.M.D. Dieta de Sciurus ingrami Thomas (Rodentia, Sciuridae) em um remanescente de Floresta com Araucária, Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, Curitiba, v. 22, n. 4, p.1141-1145, 2005. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0101-81752005000400047>.

MONTAGNA, T.; FERREIRA, D. K.; STEINER, F.; SILVA, F. A. L. S.; BITTENCOURT, R.; SILVA, J. Z.; MANTOVANI, A.; REIS, M. S. A Importância das Unidades de Conservação na Manutenção da Diversidade Genética de Araucária [*Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze] no estado de Santa Catarina. **Biodiversidade Brasileira**, v. 2, n. 2, p.17-24, 2012. DOI: <https://doi.org/10.37002/biodiversidadebrasileira.v2i2.270>.

MONTAGNA, T.; LAUTERJUNG, M.B.; COSTA, N.C.F. da; BERNARDI, A.P.; CANDIDO-RIBEIRO, R.; REIS, M.S. dos. Guidelines for seed collection of *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze: A genetic, demographic and geographic approach. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 438, p. 10-17, 2019. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.02.006>.

MORAES, M.C.; MENGARDA, L.H.G.; CANAL, G.B.; PEREIRA, P.M.; FERREIRA, A.; FERREIRA, M.F.S. Diversidade genética de matrizes e progênes de *Euterpe edulis* Mart. em área manejada e em populações naturais por marcadores microsatélites. **Ciência Florestal**, Santa Maria, v. 30, n. 2, p. 583-594, 2020. <https://doi.org/10.5902/1980509837647>.

MORI, N.T.; MORAES, M.L.T.; MORITA, C.M.; MORI, E.S. Genetic Diversity between and within populations of *Handroanthus heptaphyllus* (Vell.) Mattos using microsatellite markers. **Cerne**, Lavras, v. 18, n. 1, p. 9-15, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0104-77602012000100002>.

NEI, M.; MARUYAMA, T.; CHAKRABORTY, R. The bottleneck effect and genetic variability in populations. **Evolution**, v. 29, p.1-10, 1973. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.70.12.3321>.

NODARI, E.S; SÁ, J.O. Colonização e transformação de paisagens na floresta com araucárias no século XX. **Estudos Históricos**, Rio de Janeiro, v. 36, n. 80, p. 1-20, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1590/S2178-149420230309>.

NODARI, E.S.; CARVALHO, M.M.X.; ZARTH, P.A. **Fronteiras fluidas: florestas com araucárias na América Meridional**. Oikos: São Leopoldo, 2018. 291 p.

NUNES, A.C.P.; RESENDE, M.D.V. de; SANTOS, G.A dos; FREITAS, A.F. Conservação genética de espécies florestais nativas: número de progênes e indivíduos a conservar para garantir a perpetuação da espécie no ambiente. **Boletim Técnico, SIF**, Viçosa, MG, v. 5, p.1-6, 2021. Disponível em: <https://sif.org.br/wp-content/uploads/2021/07/Boletim-05.pdf>. Acesso em: 10 jan. 2025.

PIRES, V.C.M.; GUIMARÃES, C.C.; MORAES, T.P.E.; DIONISIO, L.F.S.; MORAES, C.B.; SILVA, E.A.A. Caracterização morfofisiológica de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze para identificação de árvores matrizes. **Ciência Florestal**, Santa Maria, v. 34, n. 4, p. 1-22, 2024. DOI: <https://doi.org/10.5902/1980509868288>.

RECCO, C.R.S.B.; SANTOS, W.; SOUZA, D.C.L.; CAMBUIM, J.; MORAES, M.A. de; SILVA, A.M. da; FREITAS, M.L.M.; MORAES, M.L.T. de. Variação fenotípica para caracteres silviculturais em populações de *Aspidosperma* spp. sem estrutura de progênes. **Revista Instituto Florestal**, v. 28, n. 1, p. 49-57, 2016. DOI: <http://dx.doi.org/10.4322/rif.2016.003>.

REITZ, R.; KLEIN, R.M. **Araucariceae**. Flora ilustrada Catarinense. Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí, Santa Catarina, Brazil, 1966.

REITZ, R.; KLEIN, R.M.; REIS, A. **Projeto madeira de Santa Catarina**. Sellowia, 1978. 320 p.

RESENDE, R.T.; SILVA, P.I.T.; SILVA-JUNIOR, O.B.; FREITAS, M.L.M.; SEBBEN, A.M.; SOUSA, V.A.; AGUIAR, A.V. de; GRATTAPAGLIA, D. Age trends in genetic parameters for growth performance across country-wide provenances of the iconic conifer tree *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze show strong prospects for systematic breeding and early selection. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 501, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119671>.

RODERJAN, C. V.; GALVÃO, F.; KUNIYOSHI, Y. S.; & HATSCHBACK, G. As unidades fitogeográficas do estado do Paraná. **Ciência e Ambiente**, Santa Maria, v. 24, p. 75-92, 2002. DOI: <https://cienciaeambiente.com.br/shared-files/2372/?075-092.pdf>.

RODRÍGUEZ-ZORRO, P.A. LEDRU, M.P.; FAVIER, C.; BARD, E.; BICUDO, D.C.; GARCIA, M.; MARQUARDT, G.; ROSTEK, F.; SAWAKUCHI, A.O.; SIMON, Q.; TACHIKAWA, K. Alternate Atlantic Forest and climate phases during the early Pleistocene 41 kyr cycles in southeastern Brazil. **Quaternary Science Reviews**, Oxford, v. 286, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2022.107560>.

ROQUE, R.H.; SEBBEN, A.M.; BOSHIER, D.H.; FILHO, A.F.; TAMBARUSSI, E.V. Logging Affects Genetic Diversity Parameters in an *Araucaria angustifolia* Population: An Endangered Species in Southern Brazil. **Forests**, v. 14, 2023. DOI: <https://doi.org/10.3390/f14051046>.

ROSOT, M.A. Manejo Florestal de Uso Múltiplo: uma alternativa contra a extinção da floresta com Araucária. **Pesquisa Florestal Brasileira**, Colombo, v.55, p. 75-85, 2007. Disponível em:

<https://www.alice.cnptia.embrapa.br/alice/bitstream/doc/314156/4/PFB55p7585.pdf>.

Acesso em: 10 jan. 2025.

PINAYA, J. L. D., Cruz, F.W., Ceccantini, G.C.T et al. Brazilian montane rainforest expansion induced by Heinrich Stadial 1 event. **Science Reports**, v. 9, p. 17912, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-019-53036-1>.

SEBBEN, A.M.; PONTINHA, A.A.S.; FREITAS, S.A.; FREITAS, J.A. Variação genética em cinco procedências de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze no sul do estado de São Paulo. **Revista do Instituto Florestal de São Paulo**, São Paulo, v. 16, n. 2, p. 91-99, 2004. DOI: <https://doi.org/10.24278/2178-5031.2004162458>.

SERVIÇO FLORESTAL BRASILEIRO. **Florestas do Brasil**: em resumo. Brasília, DF: Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento, 2019a. 212 p.

SERVIÇO FLORESTAL BRASILEIRO (SFB). **Sistema Nacional de Informações Florestais – SNIF**. Brasília, 2019b. Disponível em: <http://snif.florestal.gov.br/pt-br/>. Acesso em: 10 ago. 2024.

SETOGUCHI, H.; OSAWA, T. A.; PINTAUD, J. C.; JAFFRÉ, T.; VEILLON, J. M. Phylogenetic relationships within Araucariaceae are based on rbcL gene sequences. **American Journal of Botany**, Lancaster, v. 85, p. 1507-1516, 1998. DOI: <https://doi.org/10.2307/2446478>.

SHIMIZU, J.Y.; JAEGER, P.; SOPCHAKI, S.A. Variabilidade Genética em uma população remanescente de Araucárias no Parque Nacional do Iguaçu, Brasil. **Boletim de Pesquisa Florestal**, Colombo, n. 41, p. 18-36, 2000. DOI: <http://www.alice.cnptia.embrapa.br/alice/handle/doc/280595>.

SIGNOR, P.; GOMES, G.S.; WATZLAWICK, L.F. Produção de erva-mate e conservação de Floresta com Araucária. **Pesquisa Florestal Brasileira**, Colombo, v. 35, n. 83, p. 199-208, 2015. DOI: <https://doi.org/10.4336/2015.pfb.35.83.898>.

SILVA, L.C.C; LEMOS, R.C.; CARVALHO, C.G.I.; GOOD-GOD, P.I.V.; OLIVEIRA, L.O. de; COSTA, M.D.L.; PIOVESAN, N.D.; MOREIRA, M.A. Genetic Diversity and Structure of Macaw Palm: Implications for Genetic Variability sampling. **Revista Árvore**, Viçosa, MG, v. 41, n. 5, 2017. DOI: <http://doi.org/10.1590/1806-90882017000500008>.

SILVEIRA, H.M.; FRAGA, N.C. Fogo de (no) chão: Pinhão, Quirera e Chimarrão – A comida como base cultural da região do Contestado. **Revista Núcleo de Estudos Paranaenses (NEP)**. Curitiba, v.1, n. 1, p. 303-327, 2015. DOI: <https://doi.org/10.5380/nep.v1i1.43275>.

SIMON, B.E.; LATORRE, F.; ROTUNDO, C. Study of the reproductive phenology of *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze in two environments of Argentina: Its application to the management of a species at risk. **Global Ecology and Conservation**, v.16, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2018.e00483>.

SOUZA, A. F.; FORGIARINI, C.; LONGHI, S. J.; BRENA, D. A. Regeneration patterns of a long-lived dominant conifer and the effects of logging in southern South America. **Acta Oecologica**, v. 34, n. 2, p. 221-232, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.actao.2008.05.013>.

SOUSA, V. A. **Population genetic studies in *Araucaria angustifolia* (Bertol.) O. Kuntze**. Göttingen: Cuvillier Verlag, 2001. 161 p.

SOUSA, V. A; AGUIAR, A. V. **Programa de melhoramento genético de araucária da Embrapa Florestas**: situação atual e perspectivas. Colombo: Embrapa Florestas, 2012. 17 p. (Documentos, 237). Disponível em: <http://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/infoteca/handle/doc/931330>. acesso em: 10 jan. 2025.

SOUSA, V.A.; REEVES, P.; REILLE, A.; AGUIAR, A.V.; STEFENON, V.M.; RICHARD, C.M. Genetic diversity and biogeographic determinants of population structure in *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze. **Conservation Genetics**, v. 21, n. 3, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10592-019-01242-9>.

SOUSA, A.F.; CORTEZ, L. S.R; LONGHI, S.J. Native Forest management in subtropical South America: long-term effects of logging and multiple use on forest structure and diversity. **Biodiversity Conservation**, n. 21, p.1953-1969, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10531-012-0287-1>.

STEFENON, V. M.; NODARI, R. O.; REIS, M. S. Padronização de protocolo AFLP e sua capacidade informativa para análise da diversidade genética em *Araucaria angustifolia*. **Scientia Forestalis**, Piracicaba, n. 64, p. 163-171, 2003.

STEFENON, V.M.; GAILING, O.; FINKELDEY, R. Phylogenetic relationship within genus *Araucaria* (Araucariaceae) assessed by means of AFLP fingerprints. **Silvae Genetica**, v. 55, p. 45-52, 2006. DOI: <https://doi.org/10.1515/sg-2006-0007>.

STEFENON, V. M.; GAILING, O.; FINKELDEY, R. Genetic Structure of *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze (Araucariaceae) Populations in Brazil: Implications for the in situ Conservation of Genetic Resources. **Plant Biology**, v. 9, p. 516- 525, 2007. DOI: <https://doi.org/10.1055/s-2007-964974>.

STEFENON, V. M.; GAILING, O.; FINKELDEY, R. The role of gene flow in shaping genetic structures of the subtropical conifer species *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze. **Plant Biology**, Stuttg, v. 10, p. 356-364, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2008.00048.x>.

STEFENON, V. M.; KLABUNDE, G.; LEMOS, R. P. M., ROGALSKI, M.; NODARI, R. O. Phylogeography of plastid DNA sequences suggests post-glacial southward demographic expansion and the existence of several glacial refugia for *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze. **Science Reports**. v. 9, p. 27-52, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-019-39308-w>.

STEWART, W. N. **Paleobotany and the evolution of plants**. Cambridge, Cambridge University Press, 1987. 405 p. DOI: <http://dx.doi.org/10.1002/gj.3350200108>.

THOMAS, P. *Araucaria angustifolia*. **The IUCN Red List of Threatened Species** 2013. DOI: <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.20131.RLTS.T32975A2829141.en>.

TURCHETTO-ZOLET, A. C.; TURCHETTO, C.; GUZMAN, F.; SILVA-ARIAS, G.A.; SPERB-LUDWIG, F.; VETO, N. M. **Marcadores Moleculares na Era Genômica: Metodologias e Aplicações**. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética, 2017.

UNESCO. **International classification and mapping of vegetation**. Paris: UNESCO, 1973. 3 p. (Ecology and Conservation, 6).

VASCONCELLOS, M.M. VARELA, S.; REGINATO, M.; CARNAVAL, A.C.; MICHELANGELI, F.A. Evaluating the impact of historical climate and human groups in the *Araucaria* Forest of eastern South America. **Ecography**, Copenhagen, v. 7, p. 2-16, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1111/ecog.06756>.

VELOSO, H. P.; GÓES-FILHO, L. Fitogeografia brasileira: classificação fisionômico-ecológica da vegetação neotropical. Boletim Técnico Projeto Radam Brasil. p. 1982. (Vegetação, 85).

VELOSO, H. P.; RANGEL-FILHO, A. L. R.; LIMA, J. C. A. **Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal**. IBGE - DERMA Rio de Janeiro, 124p. 1991.

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

WENDLING, I.; ZANETTE, F. **Araucária**: particularidades, propagação e manejo de plantios. Embrapa, Brasília, DF, 2017. 159 p. Disponível em: <http://www.alice.cnptia.embrapa.br/alice/handle/doc/1070994>. Acesso em: 10 jan. 2025.

WENTZ, L. I. M. **Os caminhos da madeira**: região norte do Rio Grande do Sul (1902–1950). Passo Fundo: UPF, 2004.

WREGE, M. S.; HIGA, R. C. V.; BRITEZ, R. M.; GARRASTAZU, M. C.; SOUSA, V. A.; CARAMORI, P. H.; RADIN, B.; BRAGA, H. J. Climate change and conservation of *Araucaria angustifolia* in Brazil. **Unasylva**, v. 60, p. 30-33, 2009. Disponível em: <https://www.fao.org/4/i0670e/i0670e07.pdf>. Acesso em: 10 jan. 2025.

WREGE, M. S.; STEINMETZ, S.; REISSER JR, C.; ALMEIDA, I. R. **Atlas Climático da Região Sul do Brasil: Estados do Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul**. Pelotas: Embrapa Clima Temperado; Colombo: Embrapa Florestas, 2011. 336 p.

WREGE, M.S.; SOUSA, V.A.; FRITZSON, E.; SOARES, M.T.S.; AGUIAR, A.V. Predicting Current and future geographical distribution of *Araucaria* niche modeling. **Environmental and Ecology Research**, v. 4, p. 269-279, 2016. DOI: <https://doi.org/10.13189/eer.2016.040506>.

WREGE, M.S.; FRITZSON, E.; SOARES, M.T.S.; BOGNOLA, I.A.; SOUSA, V.A.; SOUSA, L.P.; GOMES, J.B.V.; AGUIAR, A.V.; GOMES, G.C.; MATOS, M.F.; SCARANTE, A.G.; FERRER, R.S. Distribuição natural e habitat de *Araucária* frente às mudanças climáticas globais. **Pesquisa Florestal Brasileira**. Colombo, v. 37, n. 91, p. 331-346, 2017a. DOI: <https://doi.org/10.4336/2017.pfb.37.91.1413>.

WREGE, M.S.; GARRASTAZU, M.C.; FRITZSON, E.; SOUSA, V.A.; AGUIAR, A.V. Plant Vegetation Types in the State of Paraná and the New Scenarios Defined by Global Climate Change. **Ambiência**, Guarapuava, v. 13, n. 3, p. 600-615, 2017b. DOI: <https://dx.doi.org/10.5935/ambiencia.2017b.03.05>.

YOUNG, A.; BOYLE, T.; BROWN, T. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. **Tree**, v.11, n. 10, p. 413-418, 1996. DOI: [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)10045-8](https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)10045-8).

ZANDEVALLI, R.B.; STURMER, S.L.; DILLENBURG, L.R. Species richness of arbuscular mycorrhizal fungi in forests with *Araucaria* in Southern Brazil. **Hoehnea**, v. 35, n. 1, p. 63-68, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1590/S2236-89062008000100003>

ZECHINI, A.A.; SCHUSSLER, G.; SILVA, J.Z.; MATTOS, A.G.; PERONI, N.;
MONTOCANI, A.; REIS, M.S. Produção, comercialização e identificação de
variedades de pinhão no entorno da Floresta Nacional de Três Barras- SC.
Biodiversidade brasileira, v. 2, 2, p. 74-82, 2012. DOI:
<https://doi.org/10.37002/biodiversidadebrasileira.v2i2.275>.

3 CARACTERIZAÇÃO GENÉTICA E FENOTÍPICA DE POPULAÇÕES NATURAIS DE *Araucaria angustifolia* (BERTOL.) KUNTZE EM DIFERENTES FITOFISIONOMIAS DA FLORESTA ÓMBROFILA MISTA¹

Genetic Characterization of *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze Populations Across Phytophysionomies in the Mixed Ombrophilous Forest

Lima, Fernanda Neves¹; Sousa, Valderês Aparecida de ²; Souza, Bruno Marchetti de; Santos, Andreia Taborda; Silva, Sérgio Ricardo; Mayrinck, Rafaella Carvalho; Mattos, Patrícia Povoá; Aguiar, Ananda Virginia de

Abstract: *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze, an iconic and critically endangered species of the Mixed Ombrophilous Forest (FOM), has a heterogeneous distribution across distinct phytophysionomies. Habitat fragmentation and intensive logging during the 19th century placed the species at high risk of extinction, making the conservation of remnant populations essential due to their significant genetic diversity. This study, conducted through a partnership between Embrapa Florestas and Engie S.A., aimed to evaluate the genetic and phenotypic variability of natural Parana pine populations across different FOM phytophysionomies in the state of Paraná, Brazil. Trees were sampled for genetic characterization through the assessment of growth traits, wood quality attributes, collection of genomic material for microsatellite (SSR) marker analysis, and extraction of wood cores for dendrochronological studies. Based on the evaluated parameters, genetic, phenotypic, and geographic distances among populations were calculated, and their correlations assessed using Pearson's correlation coefficient and the Mantel test. Phenotypic heterogeneity was observed both within and between populations, with tree height showing the greatest phenotypic divergence (P_{ST}). Tree ages ranged from 54 to 158 years, with a similar mean annual increment across sites (0.57 cm/year). Molecular data revealed high genetic variability, particularly high allelic richness in all three populations ($R_s = 9.35$). Gene flow was detected among populations, with no significant genetic differentiation between phytophysionomies, indicating a single genetic group. However, the Ipiranga population showed divergence in phenotypic (Euclidean) distance and P_{ST} values, suggesting potential local adaptation driven by natural selection. In conclusion, the high phenotypic and genotypic variability found across all three phytophysionomies highlights the resilience of *Araucaria angustifolia*. These findings emphasize the importance of considering the dynamic

¹ Pretende-se submeter o presente artigo para a revista "Annals of Forest Research" (Conceito Qualis A3), cujo as normas para os autores estão descritas: <https://www.afrjournal.org/index.php/afr/authorguidlines>

interplay of genetic, environmental, and historical factors in the conservation and sustainable management of this species.

Keywords: microsatellite marker (SSR), Parana Pine, phenotypic traits, population genetics, variability.

Resumo: *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze, espécie símbolo e atualmente criticamente ameaçada da Floresta Ombrófila Mista (FOM), apresenta distribuição heterogênea entre distintas fitofisionomias. A fragmentação do habitat e a exploração madeireira intensa no século XIX colocaram a espécie em elevado risco de extinção, tornando essencial a conservação das populações remanescentes devido à sua significativa diversidade genética. Este estudo, realizado em parceria entre a Embrapa Florestas e a Engie S.A., teve como objetivo avaliar a variabilidade genética e fenotípica de populações naturais de araucária em diferentes fitofisionomias da FOM no estado do Paraná. Foram amostradas árvores para caracterização genética por meio da avaliação de características de crescimento, atributos da qualidade da madeira, coleta de material genômico para análise com marcadores microssatélites (SSR) e extração de testemunhos de madeira para estudos dendrocronológicos. Com base nos parâmetros avaliados, calcularam-se as distâncias genética, fenotípica e geográfica entre as populações, e suas correlações foram analisadas por meio do coeficiente de correlação de Pearson e do teste de Mantel. Observou-se heterogeneidade fenotípica tanto intra quanto entre populações, sendo a altura da árvore o caráter com maior divergência fenotípica (P_{ST}). As idades das árvores variaram de 54 a 158 anos, com incremento médio anual semelhante entre os sítios (0,57 cm/ano). Os dados moleculares revelaram alta variabilidade genética, com destaque para a elevada riqueza alélica nas três populações ($R_s = 9,35$). Houve fluxo gênico entre as populações, sem diferenciação genética significativa entre as fitofisionomias, indicando a formação de um único grupo genético. No entanto, a população de Ipiranga apresentou divergência quanto à distância fenotípica (Euclidiana) e aos valores de P_{ST} , sugerindo possível adaptação local resultante da seleção natural. Conclui-se que a alta variabilidade fenotípica e genotípica observada nas três fitofisionomias destaca a resiliência da *Araucaria angustifolia*. Esses resultados reforçam a importância de considerar a interação dinâmica entre fatores genéticos, ambientais e históricos nas estratégias de conservação e uso sustentável da espécie.

Palavras-chave: araucária, caracteres fenotípicos, genética de populações, microssatélites, variabilidade.

3.1 INTRODUÇÃO

Introduction

Araucaria angustifolia (Bertol.) Kuntze has been classified as a “critically endangered” species by the International Union for Conservation of Nature (IUCN) since 2018, underscoring the urgent need for conservation efforts. In the recent years, several initiatives have been implemented to protect the species, including a Brazilian law enacted in 2012 that strictly prohibits the logging of its natural populations (Brazil, 2012).

Commonly known as Parana pine, *A. angustifolia*, is an essential component of the Atlantic Forest, particularly within the Mixed Ombrophilous Forest (MOF). Historically, the species was widely distributed across southern and southeastern Brazil, as well as in regions of Argentina and small population in Paraguay, especially in the Meridional plateau region (Brazilian Forest Service, 2019). Within the MOF, *A. angustifolia* occurs across diverse phytophysiognomies, including high montane, montane, submontane, and alluvial, characterized by varying edaphoclimatic conditions, particularly altitude and precipitation (Roderjan *et al.*, 2002; Wrege *et al.*, 2017b).

The species thrives at altitudes above 500 meters in regions with a *Cfb* climate (Köppen classification), marked by high rainfall and frequent frost. Moisture availability is a critical requirement for its survival (Wrege *et al.*, 2017). As a dioecious and allogamous species, *A. angustifolia* has a long reproductive cycle, lasting between 18 and 32 months after pollination, influenced by both environmental and genetic factors (Goeten *et al.*, 2020; Aguiar *et al.*, 2021; Kuhn *et al.*, 2024). Ecologically, the Parana pine plays a crucial role in the MOF ecosystem, fostering interaction with a ride of flora and fauna diversity within the Atlantic Forest, a recognized global biodiversity hotspot (Miranda *et al.*, 2005; Lagos & Muller, 2007; Signor *et al.*, 2015; Dénes *et al.*, 2018; Longhi *et al.*, 2018).

Climate change further threatens the species, as its reproductive success depends on specific wet and cold conditions that are becoming increasingly unpredictable (Wrege *et al.*, 2016). Additionally, anthropogenic pressures such as extensive logging in the 19th century and ongoing habitat fragmentation from agriculture and urban development have drastically reduced its range. Today, only 4.5% of the original MOF remains well conserved (Zurek *et al.*, 2024).

Habitat heterogeneity influences the species’ distribution, and some studies have suggested the existence of ecotypes as a result of local adaptation (Friztons *et al.*, 2018 a, b, c). Among the remaining natural populations, morphological differences have been observed, and recent studies have identified several potential varieties of Parana pine (Reitz & Klein, 1978;

Mattos, 1994; Zechini *et al.*, 2012; Adan, 2016). Seventeen varieties have been described to date, differing in seed production timing, seed shape and color, canopy architecture, and reproductive cycle duration as Aguiar *et al.* (2021) reviewed.

The existence of varieties and ecotypes highlights the genetic diversity of the species, despite the severe decline reduction in the natural population. Several studies have aimed done to characterize this genetic variability, like Shimizu *et al.* (2000), Sousa (2001), Auler *et al.* (2002), Sebbenn *et al.* (2004), Mantovani *et al.* (2006), Ferreira *et al.* (2012), Inza *et al.* (2018), Montagna *et al.* (2019), and Sousa *et al.* (2020) have published important works contributing to the genetic characterization of the species.

Genetic variability can be assessed using both molecular markers and phenotypic traits, each with its strengths and limitations in terms of cost, precision and sensitivity. Combining both approaches enhances results reliability and supports the development of an effective conservation strategies (Aguiar *et al.*, 2011; Sanson *et al.*, 2024). Conservation initiatives by research institutions and private companies aim to preserve allelic diversity through reforestation programs, sustainable practices, and utilization-based conservation (Aguiar *et al.*, 2021).

This study is part of a collaborative project involving Embrapa Forest, partners, and Engie (Gralha Azul) Energy S.A. Its objectives are to estimate the genetic variability of natural populations of Paraná pine across different phytophysiognomies in the state of Paraná, Brazil, using both genotypic and phenotypic data, and to provide recommendations for sustainable and effective conservation and management strategies for the species.

3.2 MATERIAL E MÉTODOS

Material and Methods

3.2.1 Amostragem das populações naturais

Natural Populations Sampling

After a previous study to identify and understand the distribution of phytophysiognomies at MOF, three natural populations of *A. angustifolia* were randomly sampled to preserve the genetic representation of the species according to their environmental conditions. A total of 105 trees were sample, located in natural fragments in three regions in Parana State: Castro, General Carneiro, and Ipiranga (Figure 1). Each region represents a distinct phytophysiognomy of the Mixed Ombrophilous Forest (Table 1).

The Ipiranga region, representing the Montane phytophysiology, is a well-conserved natural population enhanced by human intervention. The property owners collected seeds from the region and cultivated seedlings, which were then replanted in the same area. As a result, this region is considered both natural and planted.

Tabela 1. Regiões de amostragem das populações naturais de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze no estado do Paraná e suas características edafoclimáticas.

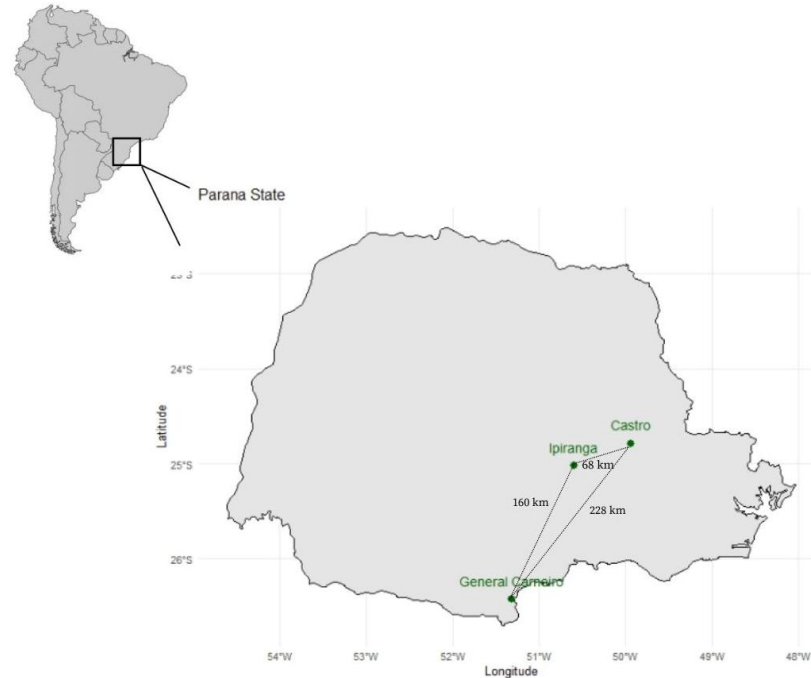
Table 1. Information about the regions where the *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze natural populations sampled.

Region	Castro	General Carneiro	Ipiranga
Number of sampled trees	39	28	38
MOF phytophysionomies	Aluvial	High montane	Montane
Altitude (m)	1,033	1,230	870
Geographic coordinate	24° 47' 32" S 50° 0' 42" W	26° 25' 40" S 51° 18' 57"W	25° 01' 26" S 50° 35' 02"W
Average Annual Precipitation (mm)	1,600	1,800	1,500

Source: Authors, 2025.

Figura 4. Mapa de localização e distância (km) entre das populações naturais de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze amostradas.

Figure 1. Sampling locations and geographical distance (km) of natural populations of *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze.



Source: Autors, 2025.

3.2.2 Coleta de dados fenotípicos

Phenotypic data collection and analysis

Phenotypic data were collected from the three different regions to assess the variation among the trees for growth and wood quality traits. Tree height (m) was measured using a Vertex IV hypsometer, while stem circumference (cm) was measured using a measuring tape at diameter at breast height (1.30 m above the ground). The crown projection area (cm) was determined using a 50 m tape measure, extending it across the crown with the plant's center as the reference point. The stem circumference data (*CAP*) were subsequently used to calculate the diameter at breast height (DBH) using the following equation:

$$DBH = CAP / \pi$$

For wood quality assessment, an acoustic equipment based on ultrasonic wave was used to efficiently determine the dynamic modulus of elasticity (*MOEd*) by measuring ultrasonic wave speed and wood density (Lindström, Harris, and Nakada, 2002). In this study, the Treesonics equipment was employed, featuring two transducers: one positioned at the stem near

the ground and the other one meter above, both aligned in the same direction. The wave speed propagation was calculated using the average of three measurements:

$$V = 1,000 \times 1,000v + 1,4$$

The V = propagation speed (m.s⁻¹); v = average speed (three measurements); 1,4 = correction factor. The first “1,000” is from the equation and the second accounts for the one-meter distance between the transducers, which is converted to millimeters. The MOEd was calculated following this equation:

$$MOEd = (V^2) \times \rho \times (10^{-6})$$

Where V and ρ represent, respectively the propagation speed (m.s⁻¹) and the apparent density (kg. m⁻³). The second one is typically calculated from the cores sampled. However, in this study, the cores were specifically used for ring data analysis. For the MOEd calculation, a literature-based value of 550 kg.m⁻³ was adopted (Maineri & Chimelo., 1989; Mattos *et al.*, 2006; Misio *et al.*, 2017; Curto *et al.*, 2021).

The obtained data were normalized and analyzed using the agricolae R package for descriptive statistics (Mendiburu & Mendiburu, 2020). Also, graphs were generated using the ggplot2 package. in R software (Wickham, 2016) to better illustrate the results.

3.2.3 Estudos dos anéis de crescimento

Growth ring data studies

An increment core was extracted from each tree at diameter at breast height using a Pressler auger. The samples were air-dried, correctly placed on wooden supports, and sanded with sandpaper. Only the highest-quality cores, based on the visibility of growth rings, were selected for analysis, totaling 74 trees.

Growth rings were delimited, counted, and measured using a stereoscopic microscope and a measuring table (LINTAB 6.0 – Frank Rinn Distributors, Germany) connected to a computer. Ring widths were measured with a precision of 0.01 mm. Descriptive analyses were performed on the most reliable data to calculate the average annual increment between populations, as well as across different diameter at breast height (DBH) classes.

3.2.4 Extração de DNA

Genotyping procedure

Cambium tissue samples were collected from 105 trees, corresponding to the number of individuals sampled in each population (Table 1). The samples were dried at room temperature

in tubes containing silica gel. The samples were then disrupted using a Mixer Mill MM 300 (Qiagen). Genomic DNA was extracted using DNasy 96 Plant Kit (Qiagen). Genotypes of all samples were scored at eight species-specific loci (*Aang01*, *Aang03*, *Aang14*, *Aang15*, *Aang27*, *Aang28*, *Aang37*, *Aang43*) (Schimdt *et al.*, 2007).

The PCR reaction mix consisted of 10 ng template DNA, 1X GoTaq® Flexi Buffer, 1.5 mM MgCl₂, 0.2 mM dNTPs, 2.5 U GoTaq® Flexi DNA Polymerase (Promega), 2.0 pmol reverse primer, 0.4 pmol 5' tailed forward primer, and 2.0 pmol of labeled M13 primer (CAC GACGTT GTA AAA CGA C), in 10 µL total volume. The thermal cycling regime was carried out in Peltier Thermal Cycler PTC 200 and consisted of a denaturing step at 94 °C, 3 min; followed by 10 touchdown cycles of 94 °C for 30 s; 65–1 °C/cycle for 30 s; 72 °C for 45 s with subsequent amplification of 30 cycles at 94 °C for 30 s; 55 °C for 30 s; 72 °C for 45 s, and final extension of 72 °C for 7 min. The PCR products were multiplexed and diluted for analysis in Hi-Di Formamide. The internal molecular weight standard for the ABI3130xl was Genescan 600-LIZ. Fragment sizes were evaluated and scored using GeneMapper Version 4.0 Software.

3.2.5 Estudos de diversidade genética

Phenotypic and Genetic diversity studies

The phenotypic data collected was used to assess the degree of phenotypic divergence between populations (P_{ST}) for each trait evaluated (Leinonen *et al.*, 2008; Pujol *et al.*, 2008; Novaes *et al.*, 2018; Mota *et al.*, 2020). P_{ST} was calculated based on variance components obtained from linear mixed models, assuming an outcrossing mating system. The formula used was:

$$P_{ST} = \frac{\sigma_B^2}{\sigma_B^2 + \frac{2\sigma_W^2}{1+F_{IS}}},$$

where σ_B^2 represents the variance among populations (between-group genetic variance), σ_W^2 corresponds to the residual variance (within-population variation), and F_{IS} is the inbreeding coefficient, which was calculated with the molecular data. These analyzes were made building a script using the lme4 and lme4Test packages at R software (Bates *et al.*, 2015; Kuznestova *et al.*, 2017).

Genetic variability was estimated using FSTAT software with the Fisher test and molecular markers differentiation (Goudet, 2006). The Hardy-Weinberg equilibrium tests were performed as linkage disequilibrium test for individual locus and for pairs of loci (3,200 permutations). Genetic diversity parameters were obtained, including the mean number of

alleles per locus (A), allelic richness per locus and sample (R_s), expected heterozygosity or Nei diversity (H_e), and observed heterozygosity (H_o). The parameters of genetic structure as F statistic parameters (Wright, 1943): F_{st} , F_{is} (inbreeding estimator f), and F_{it} were measured based on H_o and H_e frequencies.

3.2.6 Análises de estrutura genética populacional

Population Genetic Structure Analysis

Bayesian assignment analysis, performed using the software STRUCTURE 2.2.3 (Pritchard *et al.*, 2000), was employed to identify distinct genetic clusters and estimate admixture in multilocus genotypes without prior population origin information. Population structure was analyzed using the admixture and correlated allele frequency models with 10,000 burn-in interactions and 100,000 Markov chain Monte Carlo (MCMC) replications. The number of K was tested from 1 to 10, with 10 replicates running for each K .

The most probable number of clusters (K) was determined by the membership coefficient (Q), which indicates the cluster to which each individual is most likely to belong. To confirm the results, the average logarithm of the likelihood for each K ($\ln P(K)$) was used, with the smallest value indicating the most probable K .

3.2.7 Matrizes de distância entre as populações

Distance matrices among populations

Three distinct distance matrices were constructed using the obtained data. Euclidean distance was calculated from phenotypic data and the annual increment average, Nei distance from the molecular data, and a geographic distance matrix was generated using the GPS coordinates of each tree. Dendrograms were created to illustrate the relationships among populations for the Euclidean distance (Ward D.2 method) and Nei distance (UPGMA cluster). Cluster support was assessed through Bootstrap Probability (BP) and the more reliable Approximately Unbiased (AU) p -value, calculated using multiscale bootstrap resampling. Pearson correlation coefficients (r) were calculated between the matrices. The significance of these correlations was evaluated using the Partial Mantel test with 9,999 permutations. All analyses were conducted in R software, utilizing the distances, ade4, adegenet, phanrgon, pv.clust, vegan, and ggplot2 packages (Dray & Dufour, 2007; Suzuki & Shimodaira, 2006; Jombart, 2008; Schliep, 2011; Wickham, 2016; Oksanen, F.J.; Miller *et al.*, 2019).

3.3 RESULTADOS

Results

The results show variation across all analyzed phenotypic traits (Table 2), which is typical in studies of natural populations. This variability arises from population overlapping and the diverse age range within these populations (Table 3). This illustrates that phenotypic data reflect the influence of both environmental and genetic factors.

Tabela 2. Análise descritiva, componentes de variâncias e divergências fenotípicas entre populações (P_{ST}) dos caracteres fenotípicos de indivíduos *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze amostradas.

Table 2. Descriptive statistics, variance components, and phenotypic divergence between populations (P_{ST}) of Phenotypic traits of *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze trees.

Traits	H (m)	CPA(m)	DBH (cm)	V (m.s ⁻¹)	MOEd (MPa)
Mean	19.48	12.50	55.63	2390.4	3241.53
Variance	11.81	15.10	145.90	121.39	179.50
Standard deviation	3.44	3.89	12.08	425.71	1107.08
CV (%)	17.64	31.10	21.71	17.80	34.15
Maximum	27.00	23.00	91.67	3296.00	5974.91
Minimum	13.00	6.00	30.24	1389.40	1061.74
σ^2_B	1192.00	2.85	2.62	24.31	13.29
σ^2_W	121.35	9.93	13.18	10.55	136.38
p-value	0.00*	0.00*	0.00*	0.08	0.09
P_{ST}	0.83	0.12	0.09	0.10	0.04

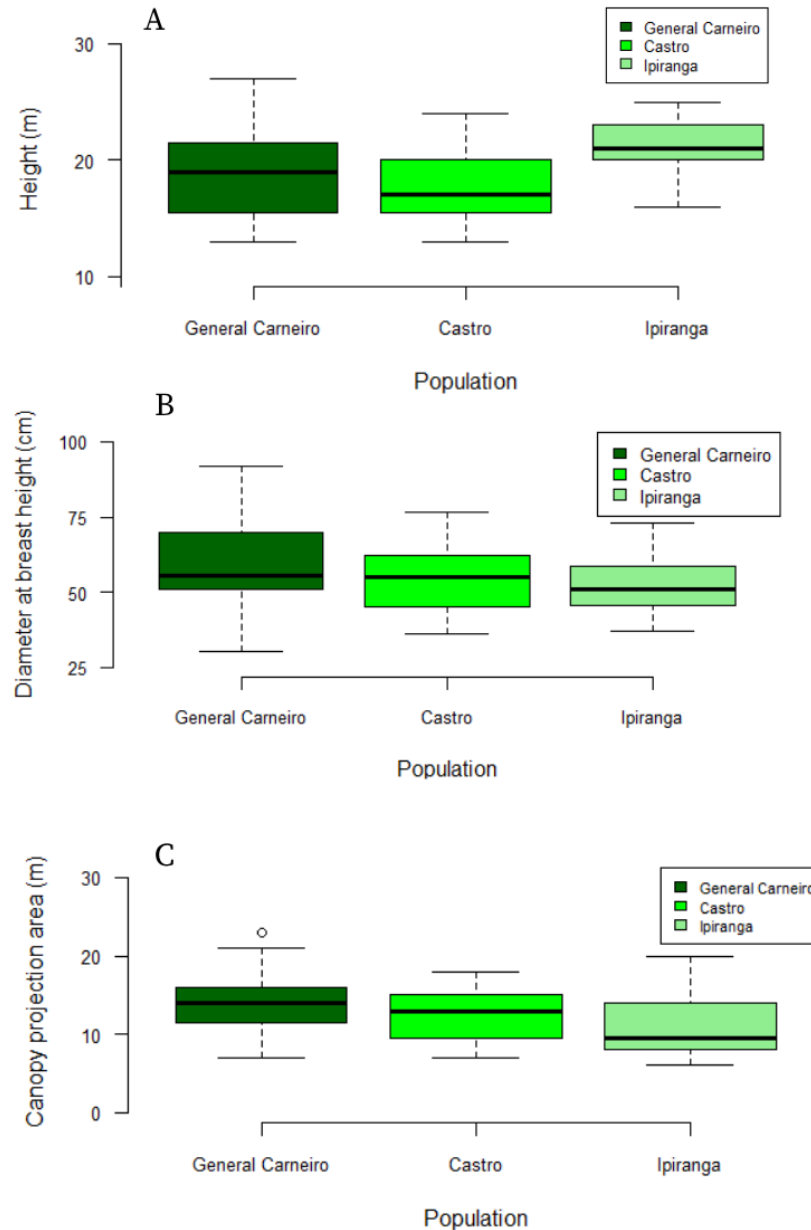
H- height; CPA; canopy projection area; DBH- diameter at breast height; V- propagation speed; MOEd- dynamic modulus of elasticity; CV- coefficient of variation; σ^2_B - variance among populations; σ^2_W - variance within populations (residual); P_{ST} - phenotypic divergence between populations; $p < 0.05$.

Source: Authors, 2025.

The wide range in height (H), canopy projection area (CPA) and diameter at breast height (DBH) indicates differences in the trees' growth rate. A comparison of populations for selected traits in Figure 2 shows Ipiranga (Montane) as the population with the highest average height (21.29 m), while General Carneiro (High Montane) exhibits the highest average for DBH (60 cm) and CPA (14.23 m). These observed variations could be attributed to a combination of genetic factors and environmental conditions, both of which influence the growth and development of the trees in varying ways.

Figura 5. Boxplot dos valores dos caracteres fenotípicos das três populações amostradas de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze. **A.** Altura (m). **B.** Diâmetro à altura do peito-DBH (cm) **C.** Diâmetro de copa (m).

Figure 2. Boxplot of the phenotypic traits values in the three sampled populations of *Araucaria angustifolia* **B.** Diameter at breast height (cm) **C.** Crown projection area (m).



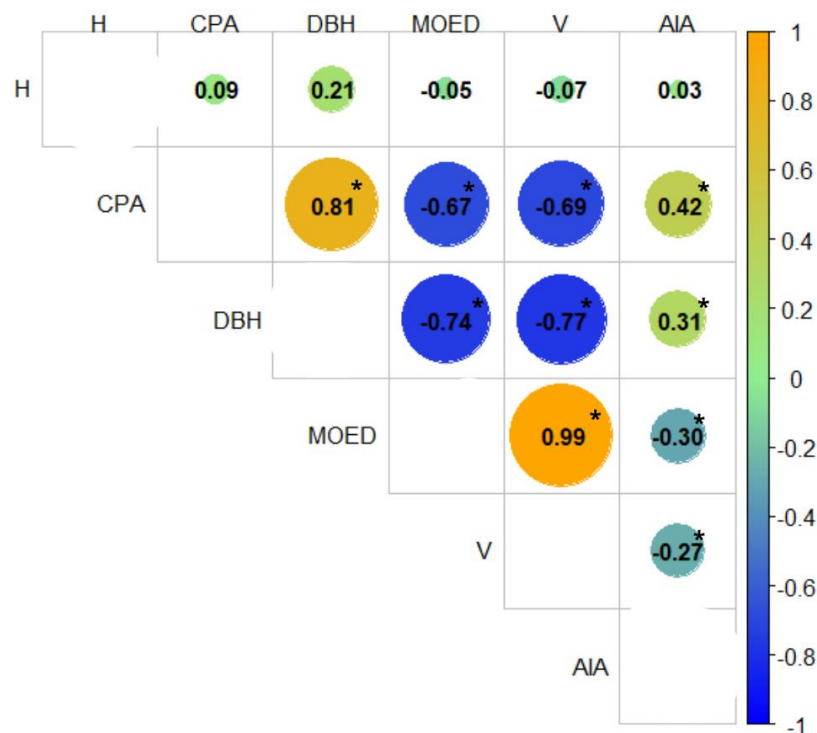
Source: Authors, 2025

The phenotypic trait height (H) showed the highest among-population variance ($\sigma^2_B = 1,192$) and P_{ST} (0.83), indicating strong phenotypic divergence between populations. In contrast, the traits MOEd ($P_{ST} = 0.04$) and V ($P_{ST} = 0.10$) exhibited low phenotypic divergence between populations, with the most variation occurring within populations. Significant P_{ST} was detected only for H, canopy projection area (CPA), and diameter at breast height (DBH) ($p < 0.05$).

Correlation analysis showed how genetics, wood quality and growth traits influence each another. Such insights can be used to predict outcomes and identify key factors affecting growth or health. The correlation matrix among phenotypic traits, including the annual increment average was subjected to a t-test in R software ($p < 0.05$). The results showed significant positive and negative correlations between all the traits, except for H (Figure 3). DBH and CPA exhibit a strong and positive association, as do MOEd and V, which is expected because V is required to calculate MOEd. Mean annual increment average had positive and low-moderate correlation with the growth traits and negative correlation with the wood quality traits.

Figura 6. Matriz de correlação entre caracteres fenotípicos e média do incremento anual submetidas ao teste-t ($p < 0.05$) nas populações de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze amostradas.

Figure 3. Correlation matrix between phenotypic traits and annual increment average submitted to t-test ($p < 0.05$).



H- height; CPA; canopy projection area; DBH- diameter at breast height; MOEd- dynamic modulus of elasticity; V- propagation speed; AIA- annual increment average.

Source: Authors, 2025.

For the growth rings, the different phytophysiognomies of MOF slightly affected the growth pattern of the trees (Table 3). Among the studied populations, General Carneiro (High

Montane) exhibited the highest average annual increment (0.58 cm/year) compared to the others, both at 0.56 cm/year. All sampled populations are fragments of MOF surrounded by agricultural landscapes. The presence of both young and old trees suggests that the forest maintains a natural structure, and the age distributions indicate that these populations were established over 54 years ago.

Tabela 3. Resultados obtidos nos estudos de anéis de crescimento nas três populações de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze.

Table 3. Results obtained from growth ring studies in the three populations of *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze.

	Castro	General Carneiro	Ipiranga
Mean Annual increment(cm/year)	0.56	0.58	0.56
Age (Years)	62 - 158	54- 148	71- 143
Diameter at breast height (cm)	45 – 62	39 – 77	37 - 73

Source: Authors, 2025.

Our Hardy-Weinberg test results indicate no significant deviation from equilibrium for individual loci. This finding is further reinforced by the genetic variability analysis (Table 4), where the expected (H_e) and observed (H_o) heterozygosity values were equal for two populations and only slightly higher for the third, all indicating strong genetic diversity.

The Castro (Alluvial) population, despite having the lowest number of sampled trees (28), exhibited the highest Nei diversity index (H_e). This index represents the probability that two randomly selected alleles from a population will differ (Nei, 1973). Even the lowest H_e value, observed in the General Carneiro population (0.73), is a strong indicator of genetic diversity for the species. In contrast, the Ipiranga (Montane) population showed a higher H_o than H_e , which could suggest outbreeding.

Further assessing genetic variability within populations, we analyzed the allelic composition across the eight loci. The results revealed a total of 106 alleles (A), with an average of 9.91 alleles per locus across all populations. The Ipiranga (Montane) population displayed the highest average number of alleles per locus ($A = 10.11$) (Table 4). The number of alleles per locus ranged from three (A_{ang37}) to 25 (A_{ang15}) among the loci. This high allelic diversity in the Ipiranga population is consistent with its known history of enrichment and better conservation compared to the other populations. Furthermore, the allelic richness (R_s),

calculated using a standardized sample size of 28 individuals (the minimum population sample size), remained consistently high across all populations.

Tabela 4. Parâmetros de diversidade genética analisados nas três populações de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze, utilizando oito loci de microssatélites.

Table 4. Estimate of genetic diversity parameters in three populations of *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze using 8 microsatellite loci.

	<i>N</i>	<i>A</i>	<i>R_s</i>	<i>H_e</i>	<i>H_o</i>	<i>f</i> (<i>F_{IS}</i>)
General Carneiro (High Montane)	39	9	8.78	0.73	0.73	0.00
Castro (Aluvial)	28	9.44	9.80	0.78	0.78	0.00
Ipiranga (Montane)	38	10.11	9.46	0.76	0.77	-0.01
Mean		9.31	9.35	0.75	0.76	0

N - number of samples; *A* - mean number of alleles per locus; *R_s* - allelic richness; *H_e* - expected heterozygosity; *H_o* - observed heterozygosity; *f* - inbreeding coefficient

Source: Authors, 2025.

To further explore the how genetically structured the populations are and the mating patterns within the populations, the inbreeding coefficient (*f*) was calculated. The results showed that the inbreeding coefficient was zero for General Carneiro (High Montane) and Castro (Alluvial) indicating random mating, and negative for Ipiranga (Montane) (-0.01), reflecting a slightly excess of heterozygosity (Table 4). The *F*-statistics, which assesses the genetic structure of the populations and their differentiation, revealed zero values across loci (Table 5). One locus (*Aang03*) had significant value, which can be related to a selection pressure. These findings conclude that the three populations are not genetically structured, that high gene flow occurs among within and among them, and that inbreeding is absent or low for the loci analyzed (Table 5).

Tabela 5. Estatística *F* de Wright para *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze com base em oito loci microssatélites analisados.

Table 5. Estimate of Wrigth's *F*-statistics for *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze based on 8 microsatellite loci.

	<i>Aang14</i>	<i>Aang27</i>	<i>Aang43</i>	<i>Aang01</i>	<i>Aang15</i>	<i>Aang28</i>	<i>Aang37</i>	<i>Aang03</i>
<i>F_{IS}</i>	0.02	-0.06	-0.03	0.00	-0.01	0.05	0.10	-0.16*
<i>F_{IT}</i>	0.06	-0.05	-0.03	0.01	-0.01	0.07	0.08	-0.14*
<i>F_{ST}</i>	0.04	0.00	0.01	0.01	0	0.02	-0.01	0.01

F_{IS} - Inbreeding coefficient within individuals relative to their population; *F_{IT}* - Inbreeding coefficient within individuals relative to all populations; *F_{ST}* - Genetic differentiation among subpopulations.

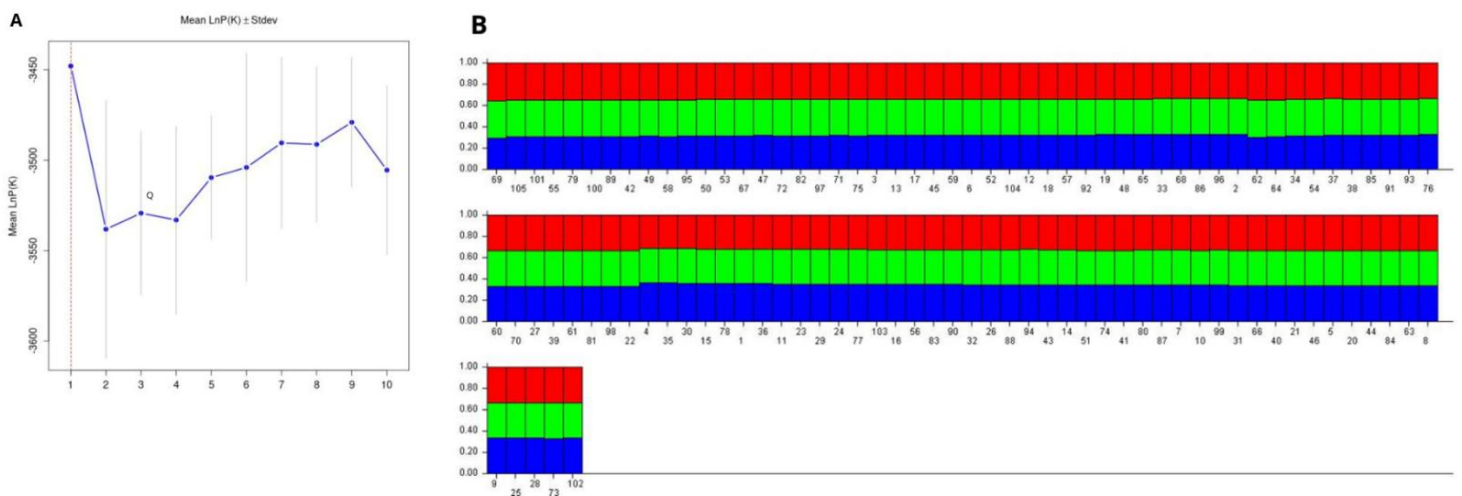
Source: Autors, 2025.

Bayesian analyses, which identify population clusters, indicated that despite sampling from three distinct regions, all trees belonged to a single genetic cluster, with no evidence of a

genetic structure between them (Figure 4). This result is supported by the higher values of mean logarithm of likelihood for a single cluster and the symmetric on the membership coefficient (Q). Thus, although these three populations differed in phytophysiognomies and were geographically distant, gene flow was observed between them.

Figura 7. Análises de estrutura populacional baseadas no método bayesiano utilizando o software *Structure*. **A.** Média do logaritmo da verossimilhança em relação aos valores de K . **B.** Gráfico de barras com o coeficiente de membership (Q) simétrico.

Figure 4. Population structure analyses based on the Bayesian method using the software *Structure*. **A.** Mean logarithm of likelihood values for different K values. **B.** Bar plot showing the symmetric membership coefficient (Q).

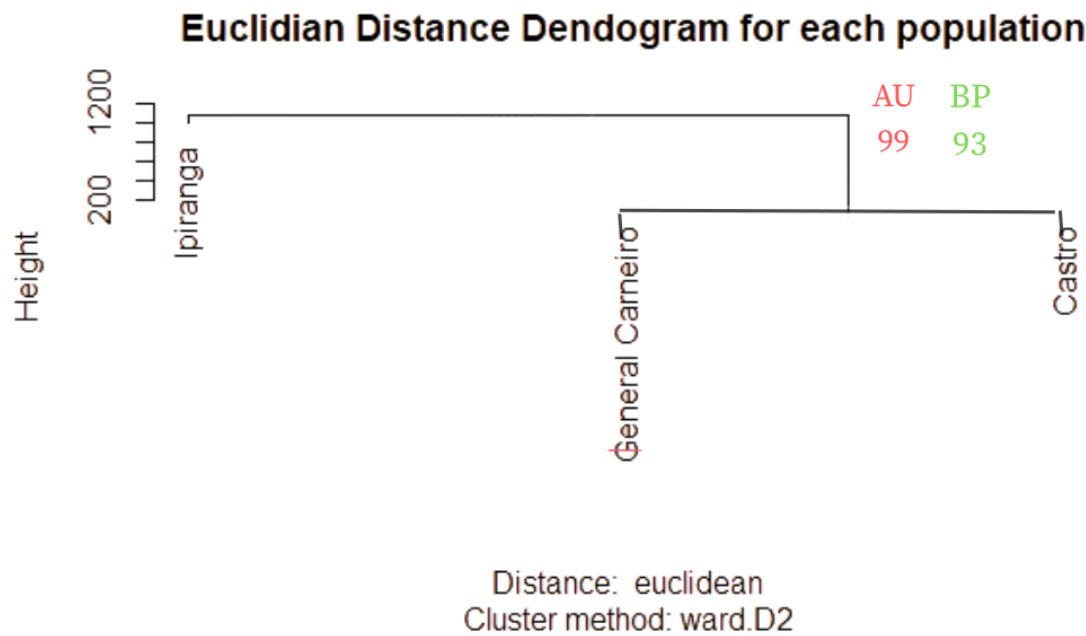


Source: Authors, 2025.

Euclidean distance, calculated from phenotypic data—including the annual increment average—resulted in a dendrogram (Figure 5) that clustered General Carneiro and Castro together, with Ipiranga positioned on a more distant branch. This is different from the geographical location between the three populations (Figure 1).

Figura 8. Dendrograma e valores de *bootstrap* da matriz de distância Euclidiana obtida nas três populações amostradas de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze.

Figure 5. Dendrograms and bootstrap values of the Euclidian distance matrix obtained from the three sampled populations of *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze.



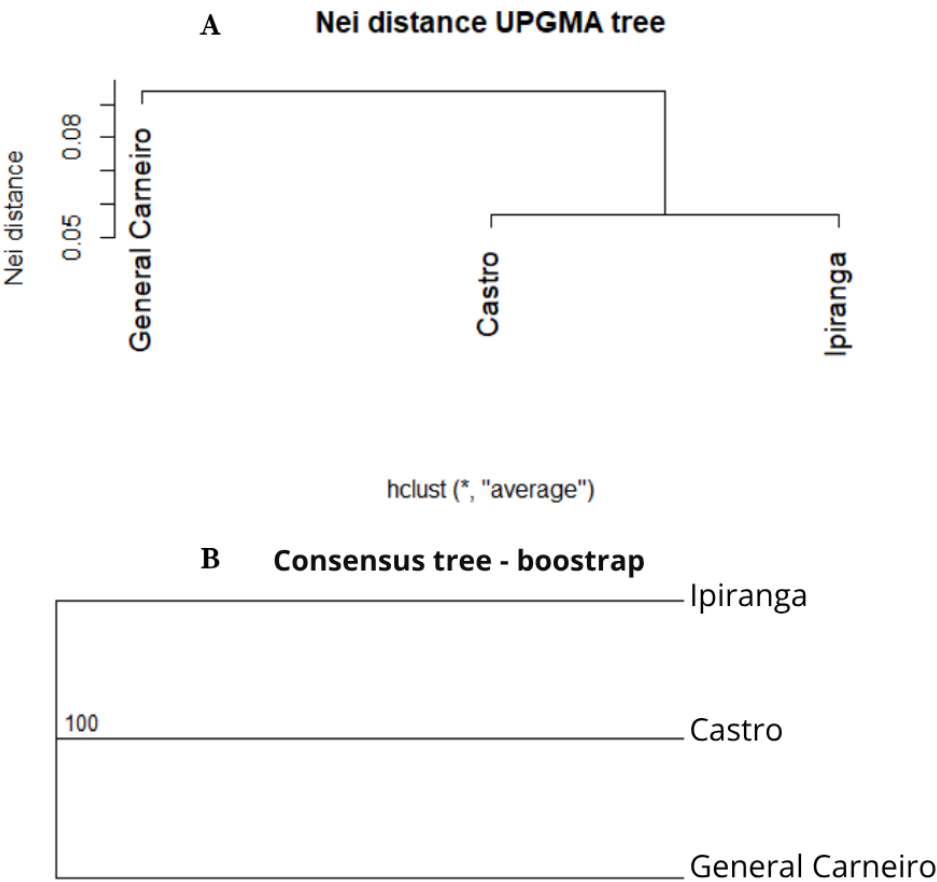
AU- Approximately Unbiased p- value; BP- Bootstrap Probability p-value

Source: Autors, 2025.

The Nei's distance values were very low between the populations Although the dendrogram grouped Castro and Ipiranga separately from General Carneiro (Figure 6A), the consensus tree with bootstrap support grouped all three populations together, reinforcing the absence of genetic structure among the analyzed populations.

Figura 9. A. Dendrograma da matriz de distância de Nei obtidas nas três populações amostradas de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze. **B.** Árvore consenso e valor de *bootstrap* da matriz de distância de Nei obtidas nas três populações amostradas de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze.

Figure 6. A. Dendrogram of the Nei distance matrix obtained from the three sampled populations of *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze. **B.** Consensus tree and bootstrap value of the Nei distance matrix obtained from the three sampled populations of *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze.



Source: Autors, 2025.

Correlation analysis among genetic, geographical, and phenotypic distance matrices is essential for understanding their relationships. As shown in Table 6, there was a high but non-significant positive correlation between Nei's genetic and geographical distances ($r = 0.91$). The correlations between Nei's genetic and Euclidean distances ($r = 0.36$), and between geographical and Euclidean distances ($r = 0.25$), were both positive, low and non-significant. These results are likely due to the low dimensionality of the matrices, which reduces the statistical power of the Partial Mantel test (Diniz-Filho *et al.*, 2013).

Tabela 6. Correlações entre as matrizes de distâncias submetidas ao teste de Mantel (9.999 permutações).

Table 6. Correlation among distances matrices submitted to the Mantel test (9,999 permutations).

	Nei distance	Geographical distance	Euclidian distance
Nei distance	-		
Geographical distance	0.91 ^{ns}	-	
Euclidian distance	0.36 ^{ns}	0.25 ^{ns}	-

Source: Authors, 2025.

3.4 DISCUSSÃO

Discussion

A resilient and healthy forest consists of trees of varying sizes, reflecting overlapping generations and a complex forest structure (Sandeville, 2009; Faria *et al.*, 2018). In this study, significant variation was observed among sampled trees in key growth traits such as height (H), canopy projection area (CPA), and diameter at breast height (DBH). Differences in wood quality, particularly regarding wood density and stiffness, were also detected, which are likely influenced by a combination of genetic and environmental factors (Longhi *et al.*, 2018) (Table 1).

These findings underscore the heterogeneity present in growth patterns, wood quality, and canopy size within the Parana pine populations, with important implications for forest management and conservation strategies. The observed growth rate differences among trees of the same species may result from genetic diversity (Miranda *et al.*, 2018), climatic conditions (Wrege *et al.*, 2017), or forest dynamics (Canetti *et al.*, 2014). Similar variability has been reported in other studies involving *A. angustifolia* under distinct phytophysiognomies and edaphoclimatic contexts (Ricken *et al.*, 2022).

The Montane phytophysiognomy at Ipiranga is characterized by higher species biodiversity and higher tree density (Roderjan *et al.*, 2002), which align with the population's highest recorded values for H, but comparatively lower CPA and values (Figure 2). This pattern can be explained by the helophytic nature of Parana pine, which tends to prioritize vertical growth to compete for sunlight (Reitz and Klein, 1966). This growth strategy has also been documented by Ricken *et al.* (2022) for populations located in montane phytophysiognomy.

In contrast, the General Carneiro population, located at an altitude of 1,230 meters within the High Montane phytophysiognomy, is characterized by lower tree density and reduced biodiversity (Roderjan *et al.*, 2002). Under these conditions, trees tend to allocate more

resources toward radial growth, resulting in the higher DBH values observed (Figure 2). Additionally, as noted by Lawton (1982), wind stress associated with higher altitudes can promote this growth strategy, with trees preferring diameter expansion over vertical growth to enhance structural stability.

Propagation speed (V) and dynamic modulus of elasticity (MOEd) are non-destructive methods used to predict wood quality and indirectly provide insights into tree health and the growth potential (Wang *et al.*, 2007). Accordingly, the strong correlation between these traits (0.99) was expected, as both parameters are closely linked to wood mechanical properties (Bucur *et al.*, 2023). Furthermore, the natural tendency of Parana pine to shed lower branches when shaded results in a positive strong correlation between DBH and CPA (0.81), as trees with larger with larger diameters tend to have more compact projection areas (Cisneros *et al.*, 2019).

The negative correlation between CPA and DBH with MOEd and V reflect physiological and biomechanical trade-offs between trees size and structural integrity (Krajnc *et al.*, 2019). Larger and faster-growing trees, with wider diameters and larger crowns, may produce wood that is less dense and more flexible, thereby reducing both MOEd and V. These correlations illustrate the dynamic balance that trees must maintain between growth, structural strength, and adaptation to environmental conditions (Pretzsch, 2009).

The phenotypic divergence between populations (P_{ST}) is considered a reasonable substitute of the quantitative traits across populations (Q_{ST}) and it is used in wild studies, when species are not suitable for the breeding designs that allow the estimation of genetic additive variance (σ^2_A) (Merila and Crnokrak, 2001; Brommer *et al.*, 2011; Leinonen *et al.*, 2013).

The main challenge, however, when using P_{ST} analysis to estimate genetic differentiation in quantitative traits, is that environmental factors can significantly confound both within- and among-population variance components (Pujol *et al.*, 2008; Leinonen *et al.*, 2013). This means P_{ST} might underestimate true differentiation if within-population environmental variance is high, or overestimate it if environmental differences between populations are a strong driver of phenotypic divergence (Brommer *et al.*, 2011). Consequently, a high P_{ST} does not necessarily hypothesize the occurrence of local adaptation, as it could merely reflect phenotypic plasticity (Gentili *et al.*, 2018).

Our P_{ST} analysis (Table 1) revealed significant phenotypic divergence for height (H), as indicated by a high P_{ST} value of 0.83. This substantial divergence for H among populations suggests the potential influence of local adaptation. Sallum *et al.*, (2015) also found a possible local adaptation in a study with the shell traits of *Onithochiton neglectus*. In contrast, other

phenotypic traits like canopy projection area (CPA) and diameter at breast height (DBH) exhibited low, though significant, P_{ST} values (CPA = 0.12 and DBH = 0.09). These lower values suggest that most variation for CPA and DBH is maintained within populations, potentially due to phenotypic plasticity, that represents a way to adjust phenotypes to the environmental heterogeneity, which generates morphological diversity in a population (Halama and Reznick, 2001). Novaes *et al.*, (2018) also found low P_{ST} values in a study with the fruits and seed traits of *Eugenia dysenterica*.

Overall, these findings highlight the importance of considering environmental and population-level differences in conservation and breeding strategies, particularly for highly divergent traits like H. Conversely, the low P_{ST} values for CPA and DBH imply that selection for these characteristics could be more broadly applied across populations.

The study of growth rings is a crucial as it reflects the tree's response to environmental variables such as altitude, light availability, temperature, and humidity (Worbes *et al.*, 2002). The mean annual increment exhibited from a low to moderate correlation with other traits, being positively associated with growth traits like CPA (0.42) and DBH (0.31), and negatively related to wood quality traits. This pattern is consistent with previous research, indicating that these traits are interconnected and influenced by the tree's ability to capture resources such as light and nutrients, thereby affecting growth rates and ring formation (Wimmer, 2002; Hess *et al.*, 2018). While traits like CPA and DBH are typically positively correlated with growth rates, there is often a trade-off, with rapid growth potentially leading to lower wood density and suboptimal structural properties as trees prioritize quick cell expansion (Mankowski *et al.*, 2020). This trade-off is a critical consideration for forest management, particularly in breeding programs aiming to optimize both productivity and timber quality (Longhi *et al.*, 2018; Roque *et al.*, 2023).

Parana pine exhibits well-defined growth rings, facilitating their study and interpretation (Mattos, 2011). The mean annual increment obtained (Table 3) was influenced by various factors, including age, management practices, tree density, soil conditions, and rainfall (Dillburg *et al.*, 2009; Zanon & Finger, 2010; Huss *et al.*, 2020). Previous studies have reported growth rates ranging from 0.30 to 0.96 cm/year in natural Parana pine populations (Hess and Schneider *et al.*, 2010; Stepka *et al.*, 2012; Hess *et al.*, 2018; Lambrecht *et al.*, 2019; Ricken *et al.*, 2022), consistent with the values obtained in this study. These findings confirm the expected healthy growth patterns of the populations studied and provide critical insights for forest health assessments and development of conservation and sustainable for forest health

assessments and the development of conservation and sustainable management strategies (Braz *et al.*, 2012).

The presence of overlapping generations, with both young and old trees, has been reported in other natural populations (Koch and Correa, 2010; Hess *et al.*, 2018; Ricken *et al.*, 2022). The demographic structure suggests that, despite historical overexploitation and the species' inherently slow growth (Zanette & Wendling, 2017), Parana pine populations have demonstrated considerable resilience to environmental changes. This resilience is a key factor in the natural regeneration of Parana pine, which is influenced by ecological and genetic factors. While the species is light-demanding, it exhibits moderate shade tolerance during juvenile stages, allowing for regeneration under canopy cover and in open areas, as evidenced by the presence of overlapping generations in all studied phytophysiognomies (Table 3). Successful regeneration depends on viable seeds availability and favorable growth conditions, though factors such as seed predation and competition from understory vegetation can limit seedling establishment (Santos *et al.*, 2015). Nevertheless, studies have documented successful natural regeneration in secondary forests and forest openings, indicating the species' capacity to recover under suitable conditions (Soares, 1979; Santos *et al.*, 2015).

Understanding these dynamics is crucial for developing effective conservation strategies for *A. angustifolia*, especially considering the importance of resilience in the context of climate change (O'hara *et al.*, 2014; Cysneiros *et al.*, 2023). Additionally, genetic diversity in natural populations is shaped by forest dynamics (Janes and Hamilton, 2017; Kulevicz *et al.*, 2020). In this study it is notable that the Ipiranga population, which has been enriched and is better conserved than others, exhibits higher genetic variability, which may explain some of the observed patterns.

The mean number of alleles per locus (A) parameter is influenced by sampling strategies and molecular markers used (Faleiro, 2007). Sousa *et al.* (2020) using the same loci with 120 individuals, reported a range of 4 to 18 alleles per locus, averaging of 11.13. Similar findings have been reported by for Bittencourt and Sebben (2007, 2008, 2009), Patreze and Tsai (2010), Medina and Macedo *et al.* (2015) and Roque (2023). The number of alleles observed reflects substantial genetic diversity, which is essential for enhancing population resilience and adaptability to environmental changes (Torres-Florez *et al.*, 2017). Compared to Sousa *et al.* (2020), who reported lower allelic richness average ($R_s = 3.7$), this study recorded a higher value ($R_s = 9.4$), aligning with the range found in other studies (4.9 – 12) (Stefon *et al.*, 2008; Sousa *et al.*, 2020; Roque *et al.*, 2023). Allelic richness is a robust indicator of populations' evolutionary potential, and is critical for conservation efforts, as maintaining a diverse allele

helps mitigate the impacts of climate changes (Foulley, 2006; Caballero & García-Dorado, 2013; Greenbaum *et al.*, 2014).

The overall average genetic diversity value ($H_e = 0.75$) is considered high compared to previous studies on Parana pine, where values ranged from 0.08 to 0.77 (Bittencourt and Sebben, 2008; Patreze and Tsai, 2010; Medina-Macedo *et al.*, 2015; Pádua, 2015; Roque *et al.*, 2023). Sousa *et al.* (2020), for instance, reported lower averages ($H_o = 0.61$; $H_e = 0.67$) using the same loci.

Additionally, gene flow was detected among the populations, reinforcing their conservation status and health. This pattern is consistent with the species' reproductive biology, which relies on wind (anemochory) for pollen dispersal and animal for effective seed dispersal (Signor *et al.*, 2015; Dénes *et al.*, 2018). The low levels of breeding observed further support the presence of extensive gene flow, supported by the dioecious nature of *A. angustifolia*, which promotes cross-pollination and genetic variability (Sousa and Hattemer, 2003; Stefenon *et al.*, 2008; Aguiar *et al.*, 2021).

While the use of P_{ST} as an approximation of Q_{ST} is accepted in literature, the inherent problems are well-known. Specially, it should always be evaluated with sensitivity analyses because both within- and among-population components of variance can be confounded by environmental effects. (Brommer *et al.*, 2011; Leinonen *et al.*, 2013; Wood *et al.*, 2021). A comparison of P_{ST} values (Table 2) with genetic differentiation among populations (F_{ST}) values (Table 5) reveals that phenotypic divergence among populations is greater than neutral genetic differentiation. This suggests that environmental conditions substantially influence population variation (Wood *et al.*, 2021). Similar results were reported by Banjpai *et al.* (2022) for *Eruca sativa*, demonstrating high phenotypic divergence with low genetic differentiation in distinct environments. This often suggests that divergent natural selection is driving greater phenotypic differentiation than expected under genetic drift. In other words, populations are adapting to their local environments, leading to more pronounced trait differences.

Present on Earth for approximately 200 million years, Parana pine thrived during the Triassic period under cold and wet conditions (Ferri *et al.*, 2017). Over geological timescales, particularly during Pleistocene, significant climatic fluctuations in southern Brazil, driven by glacial and interglacial cycles influenced the species' occurrence and distribution (Zanette & Wendling, 2017; Stefenon *et al.*, 2019; Rodríguez-Zorro *et al.*, 2022).

Before the last glacial period, Parana pine occupied regions extending from the south to the northwest of Brazil, where cooler climates prevailed (Behling, 2002; Behling e Pillar, 2007; Vasconcellos *et al.*, 2024). However, as temperatures rose during the early Holocene, around

20,000 years ago, the species to become restricted to lower latitudes and higher altitudes (Carlucci *et al.*, 2011; Bertoldo *et al.*, 2014; Kersten *et al.*, 2015; Stefenon *et al.*, 2019). By the end of the last glacial period, environmental conditions favored the expansion of Parana pine in southern regions, marking a relatively recent phase in its evolutionary history (Nodari *et al.*, 2018; Rodríguez-Zorro *et al.*, 2022).

Human activities likely influenced this distribution, with the movement of indigenous people and later colonizers facilitating seed dispersal (Pinaya *et al.*, 2019; Sá *et al.*, 2023). Thus, despite ancient evolutionary history, the current distribution of Parana pine has been shaped by both climatic and anthropogenic forces (Vasconcellos *et al.*, 2024). These dynamics may have contributed to reduced genomic diversity, and less distinct genetic structure within southern populations (Martín *et al.*, 2014). However, gene flow appears to mitigate the negative impacts of fragmentation (Stefenon *et al.*, 2008).

Data from this study suggest that the populations were likely established at least in the last century (Table 3), during a period when the Mixed Ombrophilous Forest (MOF) was less degraded (Sousa *et al.*, 2021). These findings are consistent with other molecular studies that also failed to identify well-defined genetic groups among southern populations (Stefenon *et al.*, 2019; Sousa *et al.*, 2020; Souza *et al.*, 2024).

The discrepancies observed between the distance matrices are critical for understanding population characterization. Measures of genetic distance, such as Nei's, reflects neutral variation shaped by evolutionary process like mutation, genetic drift, and limited gene flow (Rodrigues and Diniz-Filho, 1998; Hendry and Taylor, 2004). Given the fragmented distribution of MOF forests, where Parana pine occurs, the low and no significant Nei's distance (Figure 6) reinforce that the findings of a shared genetic structure across the three studied populations (Figure 4 and Table 5).

Phenotypic distance, represented by Euclidean measures, capture traits influenced by both genetic and environmental conditions, such as soil quality (structure, depth, and fertility), competition, and climate (e.g., rainfall, temperature, and relative humidity) (Borém and Miranda, 2013). The divergence between the dendrogram structure and the geographical proximity of populations suggests the influence of local adaptations, a hypothesis supported by the elevated P_{ST} values observed (Table 2).

These contrasting patterns emphasize that Parana pine populations are shaped by a complex interplay of historical genetic processes, such as the recent distribution after the last glaciation (Rodríguez-Zorro *et al.*, 2022), and adaptive responses to distinct environmental pressures (Souza *et al.*, 2024). Also, these results illustrate that factors beyond spatial proximity,

including environmental pressures, historical events and local adaptation, may play significant roles in shaping both genetic and phenotypic variation in these Parana pine populations.

Overall, the findings illustrate the complex interactions between genetic diversity, environmental pressures, and spatial distribution. Previous studies by Aguiar *et al.* (2011) and Sanson *et al.* (2024) have reported low correlations between phenotypic and genetic data, underscoring the intricate dynamics that influence both genetic and phenotypic variation in natural populations. These interactions provide valuable insights into the drivers of diversity and offer important implications for conservation strategies.

The observed genetic variability is promising for the *in-situ* conservation of the Parana pine. Regardless of the elected phytophysiognomy for conservation, the persistence of substantial levels of genetic diversity suggests that even fragmented landscapes hold potential for effective conservation efforts. *In situ* conservation emerges as a promising approach to the genetic diversity observed in these populations, as it allows the continued action of natural selective forces and adaptation to environmental conditions (Faria *et al.*, 2018; FAO, 2025)

This finding is particularly relevant given that all three studied phytophysiognomies exhibited high levels of genetic diversity. Therefore, in prioritizing areas for conservation, it is essential to assess parameters such as the effective population size, pollen flow, and the genetic variability of the fragments (Montagna *et al.*, 2012; Vencosky *et al.*, 2012; Medina-Macedo *et al.*, 2015; Paludo *et al.*, 2016). Additionally, it is important to consider the critical role played by the environmental conditions in occurrence and persistence of the species (Fritzens *et al.*, 2018 a, b, c), especially in the context of ongoing climate change.

3.5 CONCLUSÕES

Conclusions

This research on *Araucaria angustifolia* across different phytophysiognomies in Paraná highlights the complex interplay of genetics, environment, and historical factors driving the species' diversity. While significant phenotypic variation reflects adaptive responses in the three populations, genetic diversity is consistently high and uniform across populations, with robust gene flow preventing genetic structuring. The identified high allelic richness is a valuable asset for conservation. To enhance *in situ* conservation and enrich the germplasm bank, expanded population sampling in Paraná is recommended, alongside continued integration of molecular and phenotypic data for more effective strategies.

3.6 AGRADECIMENTOS

Acknowledgements

The energy transmission company Engie S.A. for their financial support to the project, all the technicians from Embrapa Floresta, and Luciano from the Embrapa's Experimental Field in Ponta Grossa. And this study was also financed in part by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) – Finance Code 001.

REFERÊNCIAS

References

- Adan, N., Atchinson, J., Reis, M.S., Peroni, N., 2016. Local knowledge, use and management of ethnovarieties of *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze in the Plateau of Santa Catarina, Brazil. *Economic Botany* 70(4): 353–364. <https://doi.org/10.1007/s12231-016-9361-z>
- Aguiar, A.V., Moura, N.F., Moura, M.F., Zucchi, M.I., Vencovsky, R., Chaves, L.J., 2011. Relação entre a variação genética de caracteres quantitativos e marcadores moleculares em subpopulações de cagaiteira (*Eugenia dysenterica* DC). *Revista Brasileira de Fruticultura* 33(1): 157–169. <https://doi.org/10.1590/S0100-29452011000100021>
- Aguiar, A.V., Sousa, V.A., Friztons, E., Júnior, J.E.P., Mikich, S.B., Liebsch, D., 2021. A Araucária e suas especificidades (Cap. 03). In A. V. Aguiar, V. A. Sousa, E. Friztons, J. E. P. Júnior, S. B. Mikich, & D. Liebsch (eds.), *Araucária: Pesquisa e Desenvolvimento no Brasil* (1ª ed.). Embrapa Florestas. <http://www.alice.cnptia.embrapa.br/alice/handle/doc/1137523>
- Auler, N.M.F., Reis, M.S., Guerra, M.P., Nodari, R.O., 2002. The genetics and conservation of *Araucaria angustifolia*: I. Genetic structure and diversity of natural populations by means of non-adaptive variation in the state of Santa Catarina, Brazil. *Genetics and Molecular Biology* 25(3): 329–338. <https://doi.org/10.1590/S1415-47572002000300014>
- Bajpai, P. K., Weiss, H., Dvir, G., Hanin, N., Wasserstrom, H., & Barazani, O. (2022). Phenotypic differentiation and diversifying selection in populations of *Eruca sativa* along an aridity gradient. *BMC Ecology and Evolution*, 22, Article 40. <https://doi.org/10.1186/s12862-022-02014-9>
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1-48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Bittencourt, J.M., Sebbenn, A.M., 2007. Patterns of pollen and seed dispersal in a small, fragmented population of the wind-pollinated tree *Araucaria angustifolia* in southern Brazil. *Heredity* 99(6): 580–591. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6801019>
- Bittencourt, J.M., Sebbenn, A.M., 2008. Pollen movement in a continuous forest of *Araucaria angustifolia*, inferred from paternity and TWOGENER analysis. *Conservation Genetics* 9(4): 855–868. <https://doi.org/10.1007/s10592-007-9411-2>
- Bittencourt, J.M., Sebbenn, A.M., 2009. Genetic effects of forest fragmentation in high-density *Araucaria angustifolia* populations in Southern Brazil. *Tree Genetics & Genomes* 5(4): 573–582. <https://doi.org/10.1007/s11295-009-0210-4>

- Borem, A., Miranda, G., 2013. *Melhoramento de Plantas*. 6ª ed. Editora UFV, Viçosa, 523 p.
- Brazil. (2012). *Lei nº 12.651, de 25 de maio de 2012*. Dispõe sobre a proteção da vegetação nativa; altera as Leis nº 6.938, de 31 de agosto de 1981, nº 9.393, de 19 de dezembro de 1996, e nº 11.428, de 22 de dezembro de 2006; revoga as Leis nº 4.771, de 15 de setembro de 1965, e nº 7.754, de 14 de abril de 1989; e dá outras providências. *Diário Oficial da União*, Brasília, DF. https://www.planalto.gov.br/ccivil_03/_ato2011-2014/2012/lei/112651.html
- Brazilian Florest Service, 2019. Florestas do Brasil - em resumo. Brasília, DF: Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento, 212p.
- Brommer, J. E. (2011). Whither Pst? The approximation of Qst by Pst in evolutionary and conservation biology. *Journal of Evolutionary Biology*, 24(6), 1160–1168. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2011.02268.x>
- Bucur, V., 2023. A review on acoustics of wood as a tool for quality assessment. *Forests* 14: 1545. <https://doi.org/10.3390/f14081545>
- Caballero, A., García-Dorado, A., 2013. Allelic diversity and its implications for the rate of adaptation. *Genetics* 195 (4): 1373–1384. <https://doi.org/10.1534/genetics.113.158410>
- Canetti, A., Ruy, C. C., Mattos, P. P. de, Braz, E. M., 2014. Dinâmica de crescimento de espécies de um remanescente de Floresta Ombrófila Mista em Colombo, PR. *Pesquisa Florestal Brasileira* 34(77): 31–37. <https://doi.org/10.4336/2014.pfb.34.77.602>
- Cisneros, A. B., Moglia, J. G., Álvarez, J. A., 2019. Morfometria de copa en *Prosopis alba* Griseb. *Ciência Florestal* 29 (2): 863–884. <https://doi.org/10.5902/1980509826846>
- Curto, R. D. A., Mattos, P. P. de, Braz, E. M., Netto, S. P., Zachow, R., 2021. Massa específica básica da madeira de *Araucaria angustifolia* em povoamento superestocado. *Pesquisa Florestal Brasileira* 36 (85): 51–59. <https://doi.org/10.4336/2016.pfb.36.85.963>
- Cysneiros, V. C., Pelissari, A. L., Pellico Netto, S., Machado, S. A., Figueiredo Filho, A., 2023. Population structure of *Araucaria angustifolia* under distinct forest protection status: implications for management and conservation. *Journal of Forestry Research* 34: 1437–1446. <https://doi.org/10.1007/s11676-023-01603-8>
- Dénes, F. V., Tella, J. L., Zulian, V., Prestes, N. P., Martínez, J., Hiraldo, F., 2018. Combined impacts of multiple non-native mammals on two life stages of a critically endangered Neotropical tree. *Biological Invasions* 20: 3055–3068. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1758-4>
- Diniz-Filho J.A, Soares T.N, Lima J.S, Dobrovolski R., Landeiro V.L, de Campos Telles M.P, Rangel T.F, Bini L.M. (2013) Mantel test in population genetics. *Genet Mol Biol*. 36(4): 475–85. <https://doi.org/10.1590/S1415-47572013000400002>
- Dillenburg, L.; Franco, A. M. S.; Coutinho, A. L.; Körndorfer, C. L.; Clebsch, C. C.; Duarte, L. S.; Ferla, L.; Rosa, L. M. G.; Silva, L. G. R.; Garbin, M. L.; Mósen, M.; Zandavalli, R. B.;

Yamasaki, S. Ecophysiological aspects of *Araucaria angustifolia* regeneration. 2009. Araucaria Forest: Ecology, Conservation and Sustainable Development. Ribeirão Preto: *Holos*, 1: 57–65.

Dray, S., & Dufour, A.-B. (2007). Theade4Package: Implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*, 22(4). <https://doi.org/10.18637/jss.v022.i04>

Faleiro, F. G., 2007. Marcadores genético-moleculares aplicados a programas de conservação e uso de recursos genéticos. *Embrapa Cerrados*, Planaltina, DF, 102 p.
<http://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/infoteca/handle/doc/570287>

FAO. 2025. *The Second Report on the State of the World's Forest Genetic Resources*. FAO Commission on Genetic Resources for Food and Agriculture Assessments, 2025. Rome.
<https://doi.org/10.4060/cd4838en>

Faria, A. B. C., 2018. Conservação e saúde das araucárias: fundamentos legais e ecossistêmicos. 1ed. *Juruá*, Curitiba, 104 p.

Ferreira, D. K., Nazareno, A. G., Mantovani, A., Bittencourt, R., Sebben, A. M., Reis, M. S., 2012. Genetic analysis of 50-year-old Brazilian pine (*Araucaria angustifolia*) plantations: implications for conservation planning. *Conservation Genetics* 13: 435–442.
<https://doi.org/10.1007/s10592-011-0296-8>

Ferri, G. K., 2017. *Araucaria angustifolia*: milhões de anos de história. *Revista História Catarina* 86: 52–66.

Fritzons, E., Mantovani, L.E., Wrege, M.S., 2018a. Fatores climáticos limitantes da distribuição da araucária no estado do Paraná e as implicações para sua restauração. *RAE GA – O Espaço Geográfico em Análise* 44: 258. <https://doi.org/10.5380/raega.v44i0.50259>

Fritzons, E., Wrege, M.S., Mantovani, L.E., 2018b. Distribuição natural do pinheiro-do-Paraná no estado do Rio Grande do Sul, BR: a influência de fatores climáticos e geomorfológicos. *Revista Brasileira de Climatologia* 22: 118–132. <https://doi.org/10.5380/abclima.v22i0.51315>

Fritzons, E., Wrege, M.S., Mantovani, L.E., 2018c. Climatic aspects related to the distribution of Parana pine in the state of Santa Catarina. *Floresta* 48: 503.
<https://doi.org/10.5555/20193027754>

Foulley, J., Ollivier, L., 2006. Estimating allelic richness and its diversity. *Livestock Science* 101: 150–158. <https://doi.org/10.1016/j.livprodsci.2005.10.021>

Gentili, R.; Solari, A.; Diekmann, M.; Duprè, C.; Monti, G.S; Armiraglio, S.; Assini, S.; Citterio, S. (2018), Genetic differentiation, local adaptation and phenotypic plasticity in fragmented populations of a rare forest herb. *PeerJ* 6:e4929 <https://doi.org/10.1007/peerj.4929>

Goeten, D., Rogge-Renner, G.D., Schmidt, É.C., 2020. Updating embryonic ontogenesis in *Araucaria angustifolia*: from Burlingame (1915) to the present. *Protoplasma* 257: 931–948.
<https://doi.org/10.1007/s00709-020-01481-5>

Goudet, J., Büchi, L., 2006. The effects of dominance, regular inbreeding, and sampling design on QST, an estimator of population differentiation for quantitative traits. *Genetics* 172(2): 1337–1347.

<https://doi.org/10.1534/genetics.105.050583>.

Greenbaum, G., Templeton, A.R., Zarmi, Y., Bar-David, S., 2014. Allelic richness following population founding events – A stochastic modeling framework incorporating gene flow and genetic drift. *PLoS ONE* 9(12): e115203. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0115203>

Halama, K. J., & Reznick, D. N. (2001). Adaptation, optimality, and the meaning of phenotypic variation in natural population. *Adaptationism and optimality* (pp. 242–272). Cambridge University Press.

Hendry, A. P., Taylor, E. B., 2004. How much of the variation in adaptive divergence can be explained by gene flow? An evaluation using lake-stream stickleback pairs. *Evolution* 58(10): 2319–2331.

<https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2004.tb01606.x>.

Hess, A. F., Schneider, P. R., 2010. Crescimento em volume de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze em três regiões do Rio Grande do Sul, Brasil. *Ciência Florestal* 20(1): 107–122.

<https://doi.org/10.5902/198050981765>.

Hess, A. F., Loiola, T., Souza, I. A., Minatti, M., Ricken, P., Borsoi, G. A., 2018. Forest management for the conservation of *Araucaria angustifolia* in Southern Brazil. *Floresta* 48(3): 373–382.

<https://doi.org/10.5380/uf.v48i3.55452>

Huss, J., Dobner Jr., M., Paixão, C. A., ten Caten, A., & Siminski, A. (2020). Regeneration of *Araucaria angustifolia* in pine plantations in the South of Brazil – a silvicultural approach. *Scientia Forestalis*, 48(127), e3265. <https://doi.org/10.18671/scifor.v48n127.16>

Inza, M. V., Aguirre, N. C., Torales, S. L., Pahr, N. M., Fassola, H. E., Fornes, L. F., Zelener, N., 2018. Genetic variability of *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze in the Argentinean Parana Forest and implications for management and conservation. *Trees* 32(4): 1135–1146.

<https://doi.org/10.1007/s00468-018-1701-4>

IUCN. 2024. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2024-2. <https://www.iucnredlist.org>. Acesso em 24/04/2024.

Janes, J. K., & Hamilton, J. A. (2017). Mixing It Up: The Role of Hybridization in Forest Management and Conservation under Climate Change. *Forests*, 8(7), 237.

<https://doi.org/10.3390/f8070237>

Jombart, T. (2008). adegenet: a R package for the multivariate analysis of genetic markers. *Bioinformatics*, 24(11), 1403–1405. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btn129>

Koch, Z., Corrêa, M. C., 2010. Araucária: a floresta do Brasil meridional = Araucaria: the meridional Brazil forest. *Olhar Brasileiro*, Curitiba, 168 p.

- Krajnc, L., Farrelly, N., & Harte, A. M., 2019. Evaluating timber quality in larger diameter standing trees: Rethinking the use of acoustic velocity. *Holzforschung*, 73(9): 797–806. <https://doi.org/10.1515/hf-2018-0232>
- Kuhn, S.A., Nogueira, F.M., Schürer, T., Mariath, J.E.A., 2024. Reproductive biology of the "Brazilian pine" (*Araucaria angustifolia* - Araucariaceae): the pollen tube growth and the seed cone development. *Plant Reproduction* 37(1): 1-13. <https://doi.org/10.1007/s00497-023-00473-8>
- Kulevicz, R.A., Oliveira, O.S.de, Pompeu, N., Silva, B.A da, Souza, E.C. de, 2020. Analysis of forests' genetic vulnerability and arguments to reduce deforestation. *Ambiente & Sociedade* 23: 1-12. <https://doi.org/10.1590/1809-4422asoc20170222r2vu2020L1AO>.
- Kuznetsova, A., Brockhoff, P. B., & Christensen, R. H. B. (2017). lmerTest Package: Tests in Linear Mixed Effects Models. *Journal of Statistical Software*, 82(13), 1-26. <https://doi.org/10.18637/jss.v082.i13>
- Lagos, A. R., Muller, B. L. A., 2007. Hotspot Brasileiro: Mata Atlântica. *Saúde e Ambiente em Revista* 2(2): 35–45.
- Lambrecht, F. R.; Balbinot, R.; Mattos, P. P. de; Braz, E. M.; Trautenmüller, J. W.; Canetti, A. 2019. Competição em floresta natural de araucária na região noroeste do Rio Grande do Sul-Brasil. *Scientia Forestalis* 47: 121, 131-138 <https://doi.org/10.18671/scifor.v47n121.13>
- Lawton, R.O. (1982) Wind stress and elfin stature in a Montane rain forest tree: an adaptive explanation. *American Journal of Botany*, 69, 1224–1230. <https://doi.org/10.2307/2442746>
- Leinonen, P., O'Hara, R. B., Cano, J. M., & Merilä, J. (2008). Comparative analysis of quantitative trait and neutral marker divergence: a review. *Journal of Evolutionary Biology*, 21(1), 1-17. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2007.01445.x>
- Leinonen, T., McCairns, R. S., O'Hara, R. B., & Merilä, J. (2013). QST–FST comparisons: Evolutionary and ecological insights from genomic heterogeneity. *Nature Reviews Genetics*, 14(3), 179–190. <https://doi.org/10.1038/nrg3395>
- Lindström H., Harris P., and Nakada R. 2002. Methods for measuring stiffness of young trees. *Holz Roh- Werkst.* 60(3): 165–174. <https://doi.org/10.1007/S00107-002-0292-2>
- Longhi, R.V., Schneider, P.R., Longhi, S.J., Maragon, G.P., Costa, E.A., 2018. Growth dynamics of *Araucaria* after management interventions in natural forest. *Forest Management* 25(2). <https://doi.org/10.1590/2179-8087.026415>
- Mainieri, C., & Chimelo, J.P. (1989). *Fichas de características das madeiras brasileiras*. São Paulo: IPT. 418 p.
- Mantovani, A., Morellato, L. P. C., & Reis, M. S. (2006). Internal genetic structure and outcrossing rate in a natural population of *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Kuntze. *Journal of Heredity*, 97(5), 466–472. <https://doi.org/10.1093/jhered/esl031>

Mattos, J. R. (1994). *O pinheiro-brasileiro*. Artes Gráficas Princesa, Lages, Santa Catarina, Brazil.

Mattos, P. P., Santos, A. T., Rivera, H., Oliveira, Y. M. M., Rosot, M. A. D., Garrastazu, M. C. (2007b). Crescimento de *Araucaria angustifolia* na Reserva Florestal Embrapa/Epagri, Caçador, SC. *Pesquisa Florestal Brasileira*, Colombo, 55: 107-114.

<http://www.alice.cnptia.embrapa.br/alice/handle/doc/314164>

Mankowski, P., Burawska-Kupniewska, I., Krzosek, S., Grzeskiewicz, M. Influence of Pine (*Pinus sylvestris* L.) Growth Rings Width on the Strength Properties of Structural Sawn Timber. *BioResources* 15(3), 5402-5416.

Mattos, J. R. de (2011). *O pinheiro brasileiro*. Ed. da UFSC, Florianópolis, 608 p.

Medina-Macedo, L., Sebben, A. M., Lacerda, A. E. B., Ribeiro, J. Z., Soccol, C. R., Bittencourt, J. V. M., 2015. High levels of genetic diversity through pollen flow of the coniferous *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze: a landscape-level study in Southern Brazil. *Tree Genetics & Genomes* 11: 1–14.

<https://doi.org/10.1007/s11295-014-0814-1>.

Mendiburu, F. de; Mendiburu, Z. de. 2020 agricolae: Statistical Procedures for Agricultural Research. Versão 1.3-5. <https://CRAN.R-project.org/package=agricolae>.

Merilä, J., & Crnokrak, P. (2001). Comparison of quantitative trait and neutral molecular marker divergence: a review of empirical estimates. *Journal of Evolutionary Biology*, 14(6), 892-901 <http://dx.doi.org/10.1046/j.1420-9101.2001.00348.x>

Miller, D. L., Rexstad, E., Thomas, L., Marshall, L., Laake, J. L., 2019. Distance Sampling in R. *Journal of Statistical Software* 89(1): 1–28. <https://doi.org/10.18637/jss.v089.i01>.

Miranda, J. M. D. (2005). Dieta de *Sciurus ingrami* Thomas (Rodentia, Sciuridae) em um remanescente de Floresta com Araucária, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 22(4): 1141–1145.

<https://doi.org/10.1590/S0101-81752005000400047>

Miranda, Z. P., Guedes, M. C., Rosa, S. A., & Schöngart, (2018). The volume increment modeling and subsidies for the management of the tree *Mora paraensis* (Ducke) Ducke based on the study of growth rings. *Trees - Structure and Function*, 32(1): 277–286. <https://doi.org/10.1007/s00468-017-1630-7>.

Mota, E. E. S., Novaes, C. R. D. B., Silva, L. B., & Chaves, L. J. (2020). Structure of the phenotypic variability of fruit and seeds of *Dipteryx alata* Vogel (Fabaceae). *Revista Brasileira de Fruticultura*, 42(1), e-003. <https://doi.org/10.1590/0100-29452020003>

Montagna, T., Ferreira, D. K., Steiner, F., Silva, F. A. L. S. da, Bittencourt, R., Silva, J. Z. da, Mantovani, A., & Reis, M. S. (2012). A importância das unidades de conservação na manutenção da diversidade genética de araucária [*Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze] no estado de Santa Catarina. *Biodiversidade Brasileira*, 2(2), 17–24. <https://doi.org/10.37002/biodiversidadebrasileira.v2i2.270>

- Montagna, T., Lauterjung, M.B., Costa, N.C.F. da, Bernardi, A.P., Candido-Ribeiro, R., Reis, M.S. dos, 2019. Guidelines for seed collection of *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze: A genetic, demographic and geographic approach. *Forest Ecology and Management* 438: 10-17. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.02.006>.
- Nei, M., 1973. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proc Natl Acad Sci U S A* 70(12): 3321-3323. <https://doi.org/10.1073/pnas.70.12.3321>.
- Novaes, C. R. D. B., Mota, E. E. S., Oliveira, A. P., Melo, R. C., & Kuhlmann, M. (2018). Structure of the phenotypic variability of fruit and seed traits in natural populations of *Eugenia dysenterica* DC. (Myrtaceae). *Revista Brasileira de Fruticultura*, 40(3), e-843. <https://doi.org/10.1590/0100-29452018843>
- O'Hara, K., 2014. *Multitaged Silviculture: Managing Complex Forest Stand Structures*. Oxford, Oxford Academic. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198703068.001.0001>.
- Oksanen, F.J., *et al.* (2017) *Vegan: Community Ecology Package*. R package Version 2.4-3. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Pádua, J. A. R. de, 2015. *Diversidade e estrutura genética de populações naturais de Araucaria angustifolia (Araucariaceae) no estado de Minas Gerais*. Tese (Doutorado em Engenharia Florestal), Universidade Federal de Lavras, Lavras, 127 p.
- Paludo, G. F.; Duarte, R. I.; Bernardi, A. P.; Mantovani, A.; Reis, M. S. D. (2016) The size of *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze entering into reproductive stages as a basis for seed management projects. *Revista Arvore*, 40(4): 683–691 <https://doi.org/10.1590/0100-67622016000400013>
- Patreze, C.M., Tsai, S.M., 2010. Intrapopulational genetic diversity of *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze is different when assessed on the basis of chloroplast or nuclear markers. *Plant Syst Evol*, 284: 111–122. <https://doi.org/10.1007/s00606-009-0238-9>.
- Pinaya, J.L.D., Cruz, F.W., Ceccantini, G.C.T., *et al.*, 2019. Brazilian montane rainforest expansion induced by Heinrich Stadial 1 event. *Science Reports*, 9: 17912. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-53036-1>.
- Pretzsch, H., 2009. *Forest dynamics, growth and yield*. Springer, München, 664 p.
- Pritchard, J.K., Stephens, M., Donnelly, P., 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155(2): 945–959. <https://doi.org/10.1093/genetics/155.2.945>.
- Pujol, B., Wilson, A. J., Ross, R. I. C., & Pannell, J. R. (2008). Are QST–FST comparisons for natural populations meaningful? *Molecular Ecology*, 17(22), 4782–4785. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03958.x>
- Reitz, R., Klein, R.M., 1966. *Araucariceae*. Flora ilustrada Catarinense. Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí, Santa Catarina, Brazil.

Reitz, R., Klein, R.M., Reis, A., 1978. *Projeto Madeira de Santa Catarina*. Sellowia, p. 28-30, 320 p.

Reitz, R., Klein, R.M., 1966. *Araucariceae*. Flora ilustrada Catarinense. Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí, Santa Catarina, Brazil.

Reitz, R., Klein, R.M., Reis, A., 1978. *Projeto Madeira de Santa Catarina*. Sellowia, p. 28-30, 320 p.

Resende, M.D.V., 2007. Selegen-REML/BLUP: sistema estatístico e seleção genética computadorizada via modelos lineares mistos. Colombo: Embrapa Florestas, 359p.

<http://www.alice.cnptia.embrapa.br/alice/handle/doc/290975>

Resende, R.T., Silva, P.I.T., Silva-Junior, O.B., Freitas, M.L.M., Sebben, A.M., Sousa, V.A., Aguiar, A.V. de, Grattapaglia, D., 2021. Age trends in genetic parameters for growth performance across country-wide provenances of the iconic conifer tree *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze show strong prospects for systematic breeding and early selection. *Forest Ecology and Management* 501: 1191671. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119671>.

Ricken, P., Póvoa de Mattos, P., Muñoz Braz, E., Hess, A. F., Yoshihiro Nakajima, N., & Tuyoshi Hosokawa, R., 2022. Growth models for *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze in different ecological gradients in the state of Santa Catarina. *Floresta*, 52(4): 450–457. <https://doi.org/10.5380/rf.v52i4.71978>.

Rodrigues, F.M., Diniz-Filho, J.A.F., 1998. Hierarchical structure of genetic distances: Effects of matrix size, spatial distribution and correlation structure among gene frequencies. *Genetics and Molecular Biology* 21(2): 217–228. <https://doi.org/10.1590/S1415-47571998000200010>

Rodríguez-Zorro, P.A., Ledru, M.P., Favier, C., Bard, E., Bicudo, D.C., Garcia, M., Marquardt, G., Rostek, F., Sawakuchi, A.O., Simon, Q., Tachikawa, K., 2022. Alternate Atlantic Forest and climate phases during the early Pleistocene 41 kyr cycles in southeastern Brazil. *Quaternary Science Reviews* 286: 107560. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2022.107560>.

Roderjan, C. V., Galvão, F., Kuniyoshi, Y. S., & Hatschback, G., 2002. As unidades fitogeográficas do estado do Paraná. *Ciência e Ambiente*: 24, 75-92. <https://cienciaeambiente.com.br/shared-files/2372/?075-092.pdf>

Roque, R.H., Sebben, A.M., Boshier, D.H., Filho, A.F., Tambarussi, E.V., 2023. Logging Affects Genetic Diversity Parameters in an *Araucaria angustifolia* Population: An Endangered Species in Southern Brazil. *Forests* 14: 1046. <https://doi.org/10.3390/f14051046>.

Sá, D. N. de, Nodari, E. S., Gerhardt, M., 2023. Colonização e transformação de paisagens na floresta com araucárias no século XX. *Estudos Históricos* 36(80): 1–22. <https://doi.org/10.1590/S2178-149420230309>.

Salloum, P. M., Lavery, S. D., de Villemereuil, P., & Santure, A. W. (2023). Local adaptation in shell shape traits of a brooding chiton with strong population genomic differentiation. *Evolution*, 77(1), 210–220. <https://doi.org/10.1093/evolut/qpac011>

Sandeville, E., 2010. A Dinâmica Natural das Florestas. *Paisagem E Ambiente* 27: 53-70.

<https://doi.org/10.11606/issn.2359-5361.v0i27p53-70>

Sanson, I., Homczinski, I., Roque, R.H., Brobowski, R., Peres, F.S.B., Tambarussi, E.V. Molecular and quantitative genetic analysis of the neotropical tree *Jacaranda micrantha* Cham. *Revista Brasileira de Ciências do Solo*, 48(2): 133-153. <https://doi.org/10.1590/01047760202430013353>.

Santos, G. N. dos, Higuchi, P., Silva, A. C., Farias, K. J., Machado, F. D., Duarte, E., Fernandes, C., Vieira, F., Amaral, R. S., Aguiar, V. de, Walter, F. F., Mores, B., & Reis, M. A. 2018. Regeneração Natural Em Uma Floresta Com Araucária: Inferências Sobre O Processo De Construção Da Comunidade De Espécies Arbóreas. *Ciência Florestal*, 28(2) : 483–494. <https://doi.org/10.5902/1980509832029>

Schmidt, A.B., Ciampi, A.Y., Guerra, M.P., Nodari, R.O., 2007. Isolation and characterization of microsatellite markers for *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae). *Molecular Ecology Notes* 7(2): 340-342.

Schliep, K. P. (2011). phangorn: Phylogenetic analysis in R. *Bioinformatics*, 27(4), 592–593. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq706>

Sebben, A.M., Pontinha, A.A.S., Freitas, S.A., Freitas, J.A., 2004. Variação genética em cinco procedências de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze no sul do estado de São Paulo. *Revista do Instituto Florestal de São Paulo* 16(2): 91-99. <https://doi.org/10.24278/2178-5031.2004162458>

Shimizu, J.Y., Jaeger, P., Sopchaki, S.A., 2000. Variabilidade Genética em uma população remanescente de Araucárias no Parque Nacional do Iguaçu, Brasil. *Boletim de Pesquisa Florestal* 41: 18-36. <http://www.alice.cnptia.embrapa.br/alice/handle/doc/280595>

Signor, P., Gomes, G.S., Watzlawick, L.F., 2015. Produção de erva-mate e conservação de Floresta com Araucária. *Pesquisa Florestal Brasileira* 35(83): 199–208. <https://doi.org/10.4336/2015.pfb.35.83.898>.

Sousa, V.A., 2001. Population genetic studies in *Araucaria angustifolia* (Bertol.) O. Kuntze. Cuvillier Verlag, 161 p.

Sousa, V.A., Hattemer, H.H. 2003. Pollen dispersal and gene flow by pollen in *Araucaria angustifolia*. *Australian Journal of Botany* 51(3) 309 – 317. <https://doi.org/10.1071/BT02037>

Sousa, V.A., Reeves, P., Reille, A., Aguiar, A.V., Stefenon, V.M., Richard, C.M., 2020. Genetic diversity and biogeographic determinants of population structure in *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze. *Conservation Genetics Springer* 21(3). <https://doi.org/10.1007/s10592-019-01242-9>

Sousa, A.F., Cortez, L.S.R., Longhi, S.J., 2021. Native forest management in subtropical South America: long-term effects of logging and multiple use on forest structure and diversity. *Biodiversity Conservation* 21: 1953-1969. <https://doi.org/10.1007/s10531-012-0287-1>

Souza, B.M. 2024. Genotype-by-environment interaction effects adaptation and stability

of *Khaya senegalensis* progenies in different climatic conditions of Brazil: migration and genomic association studies of fifteen *Araucaria angustifolia* populations. *Thesis (P.h.d)* State University of Sao Paulo- Faculty of Engineering 140p.

Stefenon, V.M., Gailing, O., Finkeldey, R., 2008. The role of gene flow in shaping genetic structures of the subtropical conifer species *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze. *Plant Biology (Stuttg)* 10: 356–364. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2008.00048.x>

Stefenon, V.M., Klabunde, G., Lemos, R.P.M., Rogalski, M., Nodari, R.O., 2019. Phylogeography of plastid DNA sequences suggests post-glacial southward demographic expansion and the existence of several glacial refugia for *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze. *Science Reports* 9: 27-52. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-39308-w>

Stepka, T.F., 2012. *Modelagem do crescimento e dendrocronologia em árvores nativas de Araucaria angustifolia, Cedrela fissilis e Ocotea porosa no sul do Brasil*. Tese (Doutorado em Engenharia Florestal), Universidade Federal do Paraná, 186 f.

Suzuki, R., & Shimodaira, H. (2006). Pvcclust: an R package for assessing the uncertainty in hierarchical clustering. *Bioinformatics*, 22(12), 1540–1542. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btl117>

Torres-Florez, J.P., Johnson, W.E., Nery, M.F., et al., 2018. The coming of age of conservation genetics in Latin America: what has been achieved and what needs to be done. *Conservation Genetics* 19: 1–15. <https://doi.org/10.1007/s10592-017-1006-y>.

Vencovsky, R., Chaves, L. J., & Crossa, J. (2012). Variance effective population size for dioecious species. *Crop Science*, 52(1), 79–85. <https://doi.org/10.2135/cropsci2011.07.0360>

Wendling, I., Zanette, F., 2017. *Araucária: particularidades, propagação e manejo de plantios*. Embrapa, Brasília, 159 p. <http://www.alice.cnptia.embrapa.br/alice/handle/doc/1070994>

Wickham H., 2016. Ggplot2: Elegant graphics for data analysis. 2nd ed. Cham, Switzerland: Springer International Publishing. 260 p. ([Use R!](#))

Wimmer, R. Wood anatomical features in tree-rings as indicators of environmental change. *Dendrochronologia* 20: 21-36 <https://doi.org/1125-7865/02/20/1-2-21>

Worbes, M., 2002. One hundred years of tree-ring research in the tropics – a brief history and an outlook to future challenges. *Dendrochronologia* 20(1–2): 217–231. <https://doi.org/10.1078/1125-7865-00018>.

Wrege, M.S., Sousa, V.A., Fritzsons, E., Soares, M.T.S., Aguiar, A.V., 2016. Predicting current and future geographical distribution of *Araucaria* niche modeling. *Environmental and Ecology Research* 4: 269-279. <https://doi.org/10.13189/eer.2016.040506>

Wrege, M.S., Fritzsons, E., Soares, M.T.S., Bognola, I.A., Sousa, V.A., Sousa, L.P., Gomes, J.B.V., Aguiar, A.V., Gomes, G.C., Matos, M.F., Scarante, A.G., Ferrer, R.S., 2017a. Distribuição natural e habitat de *Araucária* frente às mudanças climáticas globais. *Pesquisa Florestal Brasileira* 37(91): 331-346. <https://doi.org/10.4336/2017.pfb.37.91.1413>

Wrege, M.S., Garrastazu, M.C., Fritzsons, E., Sousa, V.A., Aguiar, A.V., 2017b. Plant vegetation types in the state of Paraná and the new scenarios defined by global climate change. *Ambiência* 13(3): 600-615. <https://dx.doi.org/10.5935/ambiencia.2017b.03.05>.

Wright S, 1943. Isolation by distance. *Genetics* 28: 114–138. <https://doi.org/10.1093/genetics/28.2.114>

Wood, Z. T., Wiegardt, A. K., Barton, K. L., Clark, J. D., Homola, J. J., Olsen, B. J., King, B. L., Kovach, A. I., & Kinnison, M. T. (2021). Meta-analysis: Congruence of genomic and phenotypic differentiation across diverse natural study systems. *Evolutionary Applications*, 14(10), 2448–2464. <https://doi.org/10.1111/eva.13264>

Zanon, M. L. B.; Finger, C. A. G. (2010) Relationship of meteorological variables with the growth of *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze trees in planted stands. *Ciência Florestal*, Santa Maria, 20(3): 467–476. ISSN 0103-9954

Zechini, A.A., Schussler, G., Silva, J.Z., Mattos, A.G., Peroni, N., Montocani, A., Reis, M.S., 2012. Produção, comercialização e identificação de variedades de pinhão no entorno da Floresta Nacional de Três Barras-SC. *Biodiversidade Brasileira* 2(2): 74-82. <https://doi.org/10.37002/biodiversidadebrasileira.v2i2.275>