

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA

**ESTIMATIVAS DE HERDABILIDADES EM
POPULAÇÕES NATURAIS CONTÍNUAS E
FRAGMENTADAS DE *Araucaria angustifolia* (Bertol.)
Kuntze**

ERICA CRISTINA BUENO DA SILVA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA

**ESTIMATIVAS DE HERDABILIDADES EM
POPULAÇÕES NATURAIS CONTÍNUAS E
FRAGMENTADAS DE *Araucaria angustifolia* (Bertol.)
Kuntze**

ERICA CRISTINA BUENO DA SILVA

Prof. Dr. ALEXANDRE MAGNO SEBBENN
Orientador

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

**ILHA SOLTEIRA
2014**

FICHA CATALOGRÁFICA

Desenvolvido pelo Serviço Técnico de Biblioteca e Documentação

S586e Silva, Erica Cristina Bueno da.
Estimativas de herdabilidades em populações naturais contínuas e fragmentadas de *Araucaria angustifolia* (bertol.) Kuntze / Erica Cristina Bueno da Silva. -- Ilha Solteira: [s.n.], 2014
64 f.

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

Orientador: Alexandre Magno Sebbenn
Inclui bibliografia

1. Conservação genética. 2. Marcadores genéticos.
3. Caracteres de crescimento. 4. Araucária.



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

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO


TÍTULO: Estimativas de herdabilidades em populações naturais contínuas e fragmentadas de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze


AUTORA: ÉRICA CRISTINA BUENO DA SILVA

ORIENTADOR: Prof. Dr. ALEXANDRE MAGNO SEBBENN

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


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


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


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

Data da realização: 13 de fevereiro de 2014.

DEDICO

Aos meus amados pais João e Leonice, ao meu noivo Thiago e meus irmãos Tatiane e Fabiano.

AGRADECIMENTOS

A Deus, pela força espiritual para a realização deste trabalho.

Ao Prof. Dr. Alexandre Magno Sebbenn pela orientação e a oportunidade da realização deste trabalho. Agradeço pelos ensinamentos, amizade, confiança e incentivos que foram essenciais para conclusão deste trabalho e para minha formação acadêmica.

Ao Prof. Dr. Mario Luiz Teixeira de Moraes por todos esses anos de orientação e a Técnica Selma Maria Bozzite de Moraes pelos ensinamentos no laboratório e de vida, além de me fazer sentir parte de sua família, o meu muito obrigado por tudo Mamy e Papy.

Aos docentes e funcionários da Faculdade de Engenharia de Ilha Solteira/FEIS-UNESP pelos ensinamentos recebidos e amizade;

À Faculdade de Engenharia de Ilha Solteira/FEIS-UNESP pela oportunidade da realização do mestrado;

À FAPESP pela bolsa de estudos concedida (Processo 2012/10865-6) e ao Prof. Dr. Alexandre Magno Sebbenn pela orientação no projeto;

Aos funcionários da Fazenda de Ensino, Pesquisa e Extensão da Faculdade de Engenharia de Ilha Solteira/UNESP, em especial, Alonso A. da Silva, José Cambuim e Manoel F. R. Bonfim por sempre me ajudarem;

Ao técnico Alexandre Marques Silva e a zeladora Sandra Mara pelos ensinamentos e pela amizade;

Ao Prof. Dr. Mario Luiz de Teixeira Moraes e Prof. Dr. Rinaldo César de Paula pelas críticas e sugestões que só enriqueceram este trabalho;

À Prof^a. Dra. Camila Regina Silva Baleroni Recco e ao Prof. Dr. Pedro César dos Santos pelas sugestões apresentadas no exame de qualificação do mestrado;

À Pesquisadora da Embrapa Floresta Ananda Virgínea de Aguiar pela amizade e o enriquecimento da minha vida acadêmica.

Aos meus queridos e amados pais João e Leonice, pelo eterno orgulho de nossa caminhada, pelo apoio, compreensão, ajuda, e, em especial, por todo carinho ao longo deste percurso.

Aos meus irmãos Fabiano e Tatiane pelo carinho, compreensão e companheirismo de sempre, e não posso esquecer-me dos meus cunhados Alexandre, Gabriel e Anne Caroline pelo carinho.

Ao meu querido companheiro Thiago pelo amor, carinho, compreensão, paciência e pela ajuda nos momentos difíceis.

Aos funcionários da biblioteca da FEIS/UNESP, pelo apoio;

À equipe da Seção de Pós Graduação, especialmente a Márcia, Rafael, Graciele e Onilda, pelas explicações e eficiência no trabalho realizado;

Aos meus companheiros do Laboratório de Genética de Populações e Silvicultura pela ajuda e amizade;

Aos meus queridos amigos Thaisa, Marcela, Patrícia, Ricardo, Cecília, Janaína, Maiara, Darlin, Silvelise, Jéssyca Dondoni, Marcela Marques pelos momentos de alegria que foram fundamentais para que eu pudesse enfrentar as dificuldades desta caminhada, nunca esquecerei vocês porque estarão sempre aqui comigo;

Enfim a todos que contribuíram direta ou indiretamente, para a realização deste trabalho.

“A verdadeira viagem do descobrimento não
consiste em procurar novas paisagens,
mas em ter novos olhos”.

Marcel Proust

RESUMO

Os métodos baseados em marcadores genéticos para estimar o coeficiente de herdabilidade em populações naturais são importantes, visto que os métodos tradicionais baseados em teste de progênies são impraticáveis para este fim por introduzirem vícios devido às interações genótipo-ambientes, variações no sistema de reprodução e efeitos amostrais. O objetivo deste trabalho foi investigar o controle genético de caracteres de crescimento em populações contínuas e fragmentadas de *Araucaria angustifolia*. As seguintes questões que foram abordadas são: *i*) Existem diferenças nos níveis de herdabilidade entre diferentes populações e entre gerações de mesma população? e *ii*) Quais os níveis de herdabilidade em caracteres de crescimento em populações naturais? O presente estudo foi desenvolvido com duas populações de *A. angustifolia*, sendo uma delas localizada na Reserva Genética Florestal de Caçador (RGFC), no Planalto Norte do Estado de Santa Catarina, e a outra em um fragmento de floresta de 5,4 ha (população CENI) localizada em uma fazenda no planalto do Estado do Paraná, dentro das bacias do Iguaçu. As estimativas de herdabilidades foram realizadas utilizando-se dados de genótipos de indivíduos regenerantes e juvenis do fragmento CENI e juvenis da população RGFC. Foram utilizados quatro métodos para estimar o parentesco entre os indivíduos e três modelos de estimação do coeficiente de herdabilidade, implementados no programa Mark. As herdabilidades estimadas pela combinação de todos os métodos de estimação de parentesco e modelos de herdabilidade não foram significativamente diferentes de zero, indicando inadequação dos dados aos modelos ou ausência de controle genético. Um novo método para estimar a herdabilidade em populações naturais, baseado na reconstrução do pedigree, derivado de resultados de análise de maternidade e paternidade foi então proposto e aplicado. As estimativas de herdabilidade obtidas utilizando-se o método de reconstrução de parentesco foram mais coerentes do que as obtidas pelos métodos proposto por Ritland. Os resultados foram variáveis entre indivíduos regenerantes e juvenis, entre

caracteres e populações. Existe a tendência de um maior controle genético na fase de regenerantes do que juvenil das plântulas. A população fragmentada CENI apresentou, em geral, maiores valores de herdabilidade do que a natural, indicando maior potencial a responder a seleção natural. A principal conclusão deste estudo é que é difícil estimar herdabilidade em populações naturais, devido aos métodos de estimação, baseados em dados de marcadores genéticos, que podem resultar em estimativas de parentesco diferentes das reais, quando comparadas à reconstrução de parentesco, obtidas de análises de maternidade e paternidade.

Palavras chave: Árvores tropicais. Genética de populações. Herdabilidade. Parentesco.

Heritability estimates in natural populations of continuous and fragmented *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze

ABSTRACT

Marker-based methods for estimating the coefficient of heritability in natural populations are important because traditional methods may be impractical or introduce bias via interaction genotype-environmental effects, mating system variation and sampling effects. Thus, the aim of this study is to investigate the genetic control of growth traits in *Araucaria angustifolia* population continuous and fragmented. The following questions will be addressed: i) There are differences in the levels of heritability between different populations and between generations of the same population? and ii) What levels of heritability for growth traits in natural populations? This study was carried out using two populations of *A. angustifolia*, one being located in the Reserve Forest Genetics Caçador (RGFC), on the plateau north of the state of Santa Catarina, and other is in a small forest fragment of 5,4 ha (CENI) located on a farm in the highlands of the state of Paraná, in the basins of Iguaçu. The estimates of heritability were carried out using data of genotypes of regeneration and juveniles of CENI population and juvenile of RGFC population. We used four methods to estimate the relatedness between pairwise individuals and three models for estimating the heritability coefficient, all implemented in the Mark program. The heritability estimates for the combination of all methods of estimation of relatedness and heritability models were not significant different from zero, indicating the inadequacy of the data to the models. There is a tendency for a higher genetic control in the regeneration than juvenile stage. The CENI fragmented population had generally higher heritability than the RGFC natural population, indicating higher potential to respond to natural selection. The main conclusion of this study is the difficult to estimate heritability in natural populations due to estimation methods, based

on data from genetic markers, which can result in different estimates of real coancestry, compared the reconstruction of kinship, obtained from analysis of maternity and paternity

Keywords: Heritability. Population genetics. Relatedness. Tree species.

LISTA DE TABELAS

Tabela 1	Estimativas do coeficiente de herdabilidade no sentido restrito em nível de plantas individuais (h_i^2) para os caracteres silviculturais diâmetro à altura do peito (DAP), altura total e volume, em testes de procedências e progênies de <i>Araucaria angustifolia</i>	39
Tabela 2	Tamanho amostral (n), média e amplitude dos caracteres altura e diâmetro a altura do peito nos indivíduos adultos, plântulas e juvenis nas duas populações de <i>Araucaria angustifolia</i>	42
Tabela 3a	Estimativa do coeficiente médio de herdabilidade no sentido restrito (\hat{h}^2) para três classes de distâncias (sem critério, 25 e 50 m), três modelos e quatro diferentes métodos de estimação do coeficiente de parentesco para o caráter altura em indivíduos regenerantes do fragmento CENI de <i>Araucaria angustifolia</i> . IC a 95% é o intervalo de confiança a 95% de probabilidade. \hat{r} é a estimativa de parentesco entre dois pares de indivíduo; b_e é o declínio linear da correlação ambiental entre dois indivíduos e r_e é a média da correlação ambiental entre dois indivíduos.....	48
Tabela 3b	Estimativa do coeficiente médio de herdabilidade no sentido restrito (\hat{h}^2) para três classes de distâncias (sem critério, 25 e 50 m), três modelos e quatro diferentes métodos de estimação do coeficiente de parentesco para o caráter altura em indivíduos regenerantes do fragmento CENI de <i>Araucaria angustifolia</i> . IC a 95% é o intervalo de confiança a 95% de probabilidade. \hat{r} é a estimativa de parentesco entre dois pares de indivíduo; b_e é o declínio linear da correlação ambiental entre dois indivíduos e r_e é a média da correlação ambiental entre dois indivíduos.....	49
Tabela 4a	Estimativa do coeficiente médio de herdabilidade no sentido restrito (\hat{h}^2) para três classes de distâncias (sem critério, 25 e 50 m), três modelos e quatro diferentes métodos de estimação do coeficiente de parentesco para o caráter diâmetro a altura do peito (DAP) em indivíduos juvenis da população CENI de <i>Araucaria angustifolia</i> . IC a 95% é o intervalo de confiança a 95% de probabilidade. \hat{r} é a estimativa de parentesco entre dois pares de indivíduo; b_e é o declínio linear da correlação ambiental entre dois indivíduos e r_e é a média da correlação ambiental entre dois indivíduos.....	50
Tabela 4b	Estimativa do coeficiente médio de herdabilidade no sentido restrito (\hat{h}^2) para três classes de distâncias (sem critério, 25 e 50 m), três modelos e quatro diferentes métodos de estimação do coeficiente de parentesco para o caráter diâmetro a altura do peito (DAP) em	51

indivíduos juvenis da população CENI de *Araucaria angustifolia*. IC a 95% é o intervalo de confiança a 95% de probabilidade. \hat{r} é a estimativa de parentesco entre dois pares de indivíduo; b_e é o declínio linear da correlação ambiental entre dois indivíduos e r_e é a média da correlação ambiental entre dois indivíduos.....

- Tabela 5a** Estimativa do coeficiente médio de herdabilidade no sentido restrito (\hat{h}^2) para três classes de distâncias (sem critério, 10 e 20 m), três modelos e quatro diferentes métodos de estimação do coeficiente de parentesco para o caráter diâmetro a altura do peito (DAP) em indivíduos juvenis da população RGFC de *Araucaria angustifolia*. IC a 95% é o intervalo de confiança a 95% de probabilidade. \hat{r} é a estimativa de parentesco entre dois pares de indivíduo; b_e é o declínio linear da correlação ambiental entre dois indivíduos e r_e é a média da correlação ambiental entre dois indivíduos..... 52
- Tabela 5b** Estimativa do coeficiente médio de herdabilidade no sentido restrito (\hat{h}^2) para três classes de distâncias (sem critério, 10 e 20 m), três modelos e quatro diferentes métodos de estimação do coeficiente de parentesco para o caráter diâmetro a altura do peito (DAP) em indivíduos juvenis da população RGFC de *Araucaria angustifolia*. IC a 95% é o intervalo de confiança a 95% de probabilidade. \hat{r} é a estimativa de parentesco entre dois pares de indivíduo; b_e é o declínio linear da correlação ambiental entre dois indivíduos e r_e é a média da correlação ambiental entre dois indivíduos..... 53
- Tabela 6a** Estimativa do coeficiente médio de herdabilidade no sentido restrito (\hat{h}^2) para três classes de distâncias (sem critério, 10 e 20 m), três modelos e quatro diferentes métodos de estimação do coeficiente de parentesco para o caráter altura em indivíduos juvenis da população RGFC de *Araucaria angustifolia*. IC a 95% é o intervalo de confiança a 95% de probabilidade. \hat{r} é a estimativa de parentesco entre dois pares de indivíduo; b_e é o declínio linear da correlação ambiental entre dois indivíduos e r_e é a média da correlação ambiental entre dois indivíduos. 54
- Tabela 6b** Estimativa do coeficiente médio de herdabilidade no sentido restrito (\hat{h}^2) para três classes de distâncias (sem critério, 10 e 20 m), três modelos e quatro diferentes métodos de estimação do coeficiente de parentesco para o caráter altura em indivíduos juvenis da população RGFC de *Araucaria angustifolia*. IC a 95% é o intervalo de confiança a 95% de probabilidade. \hat{r} é a estimativa de parentesco entre dois pares de indivíduo; b_e é o declínio linear da correlação ambiental entre dois indivíduos e r_e é a média da correlação ambiental entre dois indivíduos. 55
- Tabela 7** Estimativa de herdabilidade com base na reconstrução de parentesco para as classes de distâncias (25, 50 e 100 m) para o caráter altura 58

(ALT) e diâmetro a altura do peito (DAP) em indivíduos regenerantes e juvenis da população CENI de *Araucaria angustifolia*.....

Tabela 8 Estimativa de herdabilidade com base na reconstrução de parentesco para as classes de distâncias (25, 50 e 100 m) para o caráter altura (ALT) e diâmetro a altura do peito (DAP) em indivíduos juvenis da população RGFC de *Araucaria angustifolia*.....

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	17
2 OBJETIVOS.....	19
3 JUSTIFICATIVA.....	20
4 HIPÓTESE DO PROJETO.....	21
5 REVISÃO DE LITERATURA.....	22
5.1 A ESPÉCIE.....	22
5.2 ESTIMATIVAS DE HERDABILIDADE UTILIZANDO CARACTERES QUANTITATIVOS E MOLECULARES.....	24
5.3 IMPORTÂNCIA DA HERDABILIDADE PARA O MELHORAMENTO E CONSERVAÇÃO DE ESPÉCIES ARBÓREAS NATIVAS.....	25
6 MATERIAL E MÉTODOS.....	27
6.1 ÁREAS DE ESTUDO.....	27
6.1.1 RESERVA GENÉTICA FLORESTAL DE CAÇADOR.....	27
6.1.2 FAZENDA LOCALIZADA NO ESTADO DO PARANÁ DENTRO DAS BACIAS DO IGUAÇÚ.....	29
6.2 ANÁLISES DE MICROSSATÉLITES.....	30
6.3 ESTIMATIVAS DE HERDABILIDADE.....	30
6.4 MÉTODOS PARA ESTIMAR A HERDABILIDADE.....	31
6.5 ESTIMATIVAS DE PARENTESCO.....	32
6.6 ESTIMATIVAS DE HERDABILIDADE BASEADO NA RECONSTRUÇÃO DO PEDIGREE.....	34
6.6.1 ANÁLISES DE PARENTESCO E RESULTADOS.....	34
6.6.2 ESTIMANDO HERDABILIDADE.....	36
7 RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	39

7.1 RESUMO DOS RESULTADOS DE PRÉVIOS ESTUDOS GENÉTICOS NAS POPULAÇÕES AQUI EM ESTUDO.....	39
7.2 CARACTERES QUANTITATIVOS DOS INDIVÍDUOS REGENERANTES E JUVENIS DAS POPULAÇÕES.....	41
7.3 ESTIMATIVAS DO COEFICIENTE DE PARENTESCO.....	42
7.4 HERDABILIDADE NAS POPULAÇÕES.....	45
7.5 ESTIMATIVAS DE HERDABILIDADE BASEADO NA RECONSTRUÇÃO DO PEDIGREE.....	56
8 CONCLUSÕES.....	59
REFERÊNCIAS.....	60

1 INTRODUÇÃO

Os ecossistemas naturais representam uma fonte imensurável de recursos genéticos atuais e futuros para o homem, tanto como fonte direta de produtos como para outros serviços. Grande parte desses recursos vem sendo destruída de modo irreversível, antes mesmo do seu inteiro conhecimento, exigindo medidas urgentes de sua conservação (KAGEYAMA, 1987). Devido a este fato, tornam-se necessários estudos mais aprofundados destas espécies em potencial. Assim, é importante o conhecimento da variabilidade fenotípica, resultado da ação conjunta dos efeitos genéticos e de ambiente. A herdabilidade refere-se à proporção da variabilidade observada (fenotípica) determinada pelos efeitos aditivos dos genes. Ela, também, mede o potencial de resposta da seleção artificial ou natural (MOUSSEAU et al., 1998).

A herdabilidade é o parâmetro populacional mais importante dentre os e não é um parâmetro constante. As estimativas de herdabilidade variam de acordo com os caracteres, o método de estimação, a variabilidade genética da população, os níveis de endogamia da população, o tamanho da amostra avaliada, o número e o tipo de ambiente avaliado, a unidade experimental considerada, a precisão na condução do experimento e da coleta de dados. Este parâmetro é de grande importância para a escolha dos métodos de melhoramento, dos locais para condução dos testes de avaliação da produtividade e do número de repetições, assim como a predição dos ganhos de seleção (BORÉM; MIRANDA, 2009). Para Falconer (1987) a mais importante função da herdabilidade no estudo genético do caráter métrico é o seu papel preditivo expressando a confiança do valor fenotípico como um guia para o valor genético, ou o grau de correspondência entre o valor fenotípico e o valor genético.

Os marcadores genéticos têm sido utilizados para medir parentescos e quantificar a herdabilidade em condições naturais (RITLAND, 2000), e os coeficientes de parentescos

desempenham um papel central em vários campos das ciências, incluindo genética quantitativa, genética de populações, genética da conservação e do comportamento social (LYNCH; RITLAND, 1999). Idealmente, estimadores de parentesco estimam a probabilidade de que partes dos genes entre indivíduos sejam idênticos por descendência (LYNCH, 1988).

Uma característica crítica dos métodos de estimação de herdabilidade baseados em marcadores é a necessidade de medir a ‘real’ variância do parentesco. A variância real de parentesco ocorre quando existe alguma mistura de parentes, tais como irmãos completos vs indivíduos não aparentados. A variação de parentesco entre subpopulações ou populações pode ocorrer a partir de taxas diferenciadas de deriva genética. Esse é um aspecto da estrutura da população raramente medido (RITLAND, 2000).

Neste contexto que se torna importante o estudos da *Araucaria angustifolia* que é uma conífera conhecida como pinheiro-do-paraná, pertencente à família Araucariaceae. (LORENZI, 2000; CARVALHO, 2002). É uma espécie que sofreu intensa exploração madeireira nos primeiros anos do século XX por volta de 1910, provocaram uma drástica redução da área das florestas originais na região (MEDEIROS et al., 2005).

2 OBJETIVOS

O objetivo deste trabalho foi investigar o controle genético de caracteres de crescimento em populações naturais contínuas e fragmentadas de *Araucaria angustifolia*. As seguintes questões foram abordadas:

1. Existem diferenças nos níveis de herdabilidade entre diferentes populações e entre gerações de uma mesma população?
2. Quais os níveis de herdabilidade em caracteres de crescimento nas populações naturais?

3 JUSTIFICATIVA

Enquanto muitos estudos têm medido herdabilidades em condições artificiais, os seus níveis em populações naturais são largamente especulativos, devido à diferença entre os ambientes naturais e artificiais. Esta dificuldade pode ser superada através de um método baseado no marcador para avaliar a herdabilidade (RITLAND, 1996b).

Este trabalho trará benefícios importantes tais como:

- a) Contribuir para programas de melhoramento e conservação genética, a partir do conhecimento da herdabilidade em populações naturais fragmentadas e contínuas de *Araucaria angustifolia*.
- b) Contribuir para a conservação *in situ* de espécies arbóreas localizadas em pequenos fragmentos florestais, a partir da dinâmica genética da população;
- c) Conhecer a herança quantitativa de caracteres de crescimento em populações naturais e com isso entender como a seleção natural atua sobre tais caracteres;
- d) Contribuir para o entendimento da biologia, genética e ecologia de espécies arbóreas nativas.

4 HIPÓTESE DO ESTUDO

Como o coeficiente de herdabilidade é uma característica de uma população em um determinado ambiente, espera-se que existam diferenças para este parâmetro entre as populações, sendo maior seu valor na população fragmentada do que na população natural, devido a menor competição entre plantas. Como as herdabilidades serão calculadas utilizando-se diferentes modelos e métodos de estimação de parentesco, também espera-se diferenças entre estes métodos e modelos.

5 REVISÃO DE LITERATURA

5.1 A espécie

A *Araucaria angustifolia* (Bertoloni) Otto Kuntze é conhecida como pinheiro-do-paraná. É uma conífera pertencente à família Araucariaceae. Etimologicamente *Araucaria* deriva de Arauco, região do Chile donde procede à espécie, *angustifolia*, do latim *angustus*, estreito, pontudo e *folium*, folha (CARVALHO, 2002). É uma planta perenifólia, heliófila, secundária longeva, característica de regiões de altitude onde forma as chamadas “matas de pinhais” ou Floresta Ombrófila Mista (LORENZI, 2000; CARVALHO, 2002).

No Brasil, a área original de Floresta Ombrófila Mista, era de aproximadamente 200.000 km², ocorrendo com maior intensidade nos Estados do Paraná (40%), Santa Catarina (31%), Rio Grande do Sul (25%), apresentando manchas esparsas no sul de São Paulo (3%), “internando-se” até o sul de Minas Gerais e Rio de Janeiro (1%) (MEDEIROS et al., 2005), além de ocorrer pequenas manchas no extremo nordeste da Argentina e no leste do Paraguai (CARVALHO, 2002).

Suas folhas são coriáceas, glabras, agudíssimo-pungentes, de 3 a 5 cm de comprimento. A árvore adulta possui copa alta, estratificada e múltipla, caliciforme ou em forma de taça e a jovem tem forma piramidal ou cônica. Um indivíduo adulto pode atingir de 20 a 50 m de altura, com tronco retilíneo, de 90 a 180 cm de diâmetro (LORENZI, 2000; CARVALHO, 2002).

Esta espécie é dióica, raramente planta monóica quando sofre trauma ou doença, apresentando suas estruturas reprodutoras em estróbilos masculinos e femininos. A produção de sementes inicia-se por volta dos 20 anos em povoamentos naturais, já em plantios artificiais pode iniciar sua produção entre 10 e 15 anos (CARVALHO, 2002). Seu ciclo

reprodutivo desde o aparecimento dos estróbilos até a produção de sementes leva de 20 a 24 meses (MANTOVANI et al., 2004). A polinização é feita principalmente pelo vento, mas durante a procura de alimento entre as folhas da árvore a ave grimpeiro (*Leptasthenura setaria*) acaba agindo como polinizador. A dispersão da semente é geralmente por autocoria, principalmente barocórica, mas algumas vezes é zoocórica feita por aves e roedores (CARVALHO, 2002).

A espécie é utilizada no artesanato, tem propriedades medicinais, no paisagismo e reflorestamento para recuperação ambiental. Mas, sua maior utilidade é a madeira que é leve, macia e pouco durável, sendo própria para forros, molduras, ripas, para confecção de cabos de vassoura, brinquedos, estrutura de móveis, palitos de fósforo, etc.; é amplamente cultivada no sul do país para produção de madeira e pasta celulósica (LORENZI, 2000; CARVALHO, 2002). A intensidade da exploração madeireira, desmatamentos e queimadas, substituição da vegetação por pastagens, agricultura, reflorestamentos homogêneos com espécies exóticas e a ampliação das zonas urbanas no sul do Brasil, iniciados nos primeiros anos do século XX por volta de 1910, provocaram uma drástica redução da área das florestas originais na região (MEDEIROS et al., 2005). Essa intensa exploração da indústria madeireira ocorreu devido à construção da ferrovia São Paulo – Rio Grande, a chegada da companhia Lumber e a crescente demanda por madeira no sudeste brasileiro, na Argentina e Uruguai (CARVALHO; NODARI, 2008).

Além da madeira, os pinhões constituem um alimento muito nutritivo e energético para alimentação humana, assim como para a fauna silvestre. Eles são fontes importantes de energia, cálcio e fosfato além de rico em proteína, lipídeos, açúcares totais e açúcares redutores, fibras, carboidratos (LORENZI, 2000; CARVALHO, 2002; HELM et al., 2005; OLVEIRA et al., 2008; WENDLING; DELGADO, 2008; ACORSI et al., 2009; FORLIN et al., 2009).

5.2 Estimativas de herdabilidade utilizando caracteres quantitativos e marcadores moleculares

A fragmentação florestal provoca a diminuição do número de indivíduos de uma população, favorecendo a perda de variação genética. Devido a isso estudos genético-ecológicos em espécies representativas, tanto em florestas não perturbadas como em matas secundárias, vêm mostrando o efeito das ações antrópicas em suas populações, auxiliando na definição dos parâmetros genéticos mais adequados para orientar e monitorar as ações nesses ecossistemas (KAGEYAMA et al., 1998).

Os métodos de estimativas de parentesco podem ser divididos dentro de duas principais classes: (1) estimadores de máxima verossimilhança (ML); (2) estimadores baseados nos métodos de momentos (MM). Estimadores ML são mais adequados a situação de parentescos discretos, como por exemplo, irmãos completos vs meios irmãos, devido a necessidade de ter-se uma prévia distribuição, enquanto os estimadores MM são projetados para estimar parentesco (probabilidade de identidade por descendência de alelos) em situações de parentescos contínuos (meios-irmãos, irmãos completos, irmãos de autofecundação, primos, não parentes, etc) (RITLAND, 2000).

O método de máxima verossimilhança primeiro utiliza os dados de marcadores genéticos para classificar os pares de indivíduos em distintas classes de parentesco predefinidas, e em seguida combina essas informações com os dados de caracteres quantitativos em um modelo de mistura para deduzir a herdabilidade e as correlações genéticas (MOSSEAU et al., 1998). De acordo com os pressupostos utilizados nas análises com o método padrão, as classes de parentesco nas análises corresponderam a pares de meios irmãos e pares de indivíduos não aparentados. Os níveis de significância e erro padrão das

herdabilidades e correlações genéticas para ambos os métodos podem ser obtidos por reamostragem bootstrap, sendo os indivíduos a unidade de reamostragem.

Mousseau et al. (1998) utilizaram um modelo linear para a estimativa da herdabilidade, baseado em dados de marcadores moleculares que não fez os pressupostos sobre a distribuição dos parentescos. Isso é apropriado para populações naturais, em que um espectro completo de possibilidades de parentescos pode ocorrer.

Ritland (1996a) utilizou um método dos momentos para inferir o grau de parentesco entre plantas a partir de semelhança nos seus fenótipos para marcadores genéticos codominantes. Herdabilidades são então estimadas por regressão das diferenças pareadas em valores de caracteres entre plantas em seu grau de parentesco.

5.3 Importância da herdabilidade para o melhoramento e conservação de espécies arbóreas nativas

Os recursos naturais representam uma fonte imensurável de recursos genéticos atuais e potenciais para o homem, tanto como fonte direta de produtos como para obtenção de outros serviços. Grande parte desses recursos vem sendo destruída de modo irreversível, antes mesmo do seu inteiro conhecimento, exigindo medidas urgentes de sua conservação. Ademais, a exploração desses recursos tem levado a uma depressão dos ecossistemas, com alterações profundas no mesmo e consequências, às vezes, desastrosas ao meio ambiente (KAGEYAMA, 1987).

A conservação das populações naturais e, conseqüentemente, da sua diversidade genética, somente será possível quando esta estiver acoplada com alternativas que possibilite renda às populações e aos proprietários de terras. O manejo sustentável de populações naturais só será viável quando se conhecerem os processos biológicos responsáveis pela

sustentabilidade das espécies (RAPOSO, 2007). Sendo assim, a manutenção da variabilidade genética é questão primordial para o sucesso dos programas de melhoramento e de conservação, uma vez que o progresso genético com a prática da seleção depende necessariamente da existência de variabilidade na população (ROCHA et al., 2009).

A diversidade genética ou a variabilidade devida a diferenças nos alelos pode ocorrer em diferentes níveis: a) entre espécies dentro de ecossistemas, b) entre populações dentro de espécies e c) entre indivíduos dentro de populações da espécie. A caracterização desses diferentes níveis de diversidade é imprescindível para o planejamento da conservação genética (KAGEYAMA, 1987). Segundo Freitas et al. (2006), a conservação dos recursos genéticos, mesmo para as populações que apresentam alta taxa de variabilidade genética e estão fora da lista de espécies ameaçadas de extinção, é fundamental para as futuras gerações, no que diz respeito ao melhoramento da espécie e ao aproveitamento de genes específicos de interesse.

Com os estudos dos parâmetros genéticos, principalmente a herdabilidade, é possível realizar uma alta intensidade de seleção visando, principalmente, à formação de um pomar para produção de sementes para plantio comerciais (PIRES et al., 2013).

6 MATERIAL E MÉTODOS

6.1 Áreas de estudo

6.1.1 Reserva Genética Florestal de Caçador (RGFC)

O presente estudo foi desenvolvido com duas populações de *A. angustifolia*, sendo uma delas na Reserva Genética Florestal de Caçador (RGFC), no Planalto Norte do Estado de Santa Catarina. A RGFC está localizada no município de Caçador-SC na região meio-oeste, à aproximadamente 15 km do centro da cidade de Caçador, possuindo uma área total de 772 ha. A Reserva pertence à Empresa de Pesquisa Agropecuária e Extensão Rural de Santa Catarina (EPAGRI) – Estação Experimental de Caçador, que detém o título de posse em regime de comodato com a Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA). A RGFC está localizada entre latitudes 26°49' e 26°53' S e longitudes 50°59' e 50°53' W, compreendendo altitudes de 900 a 1.104 m. O clima da região é do tipo Cfb de Köppen (mesotérmico úmido sem estação seca definida, verões frescos, com ocorrência de geadas severas e frequentes no inverno). Os solos predominantes na região são denominados de nitossolo e latossolos (PUCHALSKI, 2004). A cobertura vegetal original desta região é descrita por Klein (1960) como vegetação Ombrófila Mista com predominância de indivíduos de *A. angustifolia* bem desenvolvidos associados principalmente à *Ocotea porosa*, *Ilex paraguariensis* e *Dicksonia sellowiana*.

A escolha dessa área para o estudo se deve ao fato de ser uma floresta natural de Araucária e possuir um histórico de baixa exploração. Atualmente, a RGFC representa um dos maiores remanescentes contínuos com vegetação característica da Floresta Ombrófila Mista no Estado de Santa Catarina. O histórico de exploração da área foi de corte seletivo há

aproximadamente 80 anos, sendo que é considerada como mata secundária em avançado estado de sucessão (PUNCHALSKI, 2006). Foram realizados levantamentos demográficos em uma parcela permanente de 72.000 m² (300 x 240 m), dividida em sub-parcelas de 100 m² (10 x 10 m) para facilitar a localização e avaliação das plantas, visando verificar a densidade e frequência de indivíduos de *A. angustifolia*. Dentro desta área, todos os indivíduos de *A. angustifolia* foram mapeados e mensurados. As plantas foram mapeadas com coordenadas x e y para as análises de distribuição e de estrutura genética espacial. A altura total das plantas foi avaliada, com auxílio de régua dendrométrica para indivíduos jovens e o diâmetro à altura do peito (diâmetro a 1,3 m de altura da árvore - DAP) para indivíduos com altura acima de 1,50 m. Em todos os indivíduos que apresentaram DAP acima de 20 cm foi feita a sexagem, verificando-se a existência de estruturas reprodutivas (estróbilos), com o auxílio de binóculos, em três momentos em um intervalo de um ano para a confirmação do sexo. Aqueles indivíduos que apresentaram estruturas reprodutivas foram denominados adultos e quando ausentes não reprodutivos. A área de estudo (parcela) em um primeiro momento tinha as seguintes dimensões: 51.000 m² (300 x 170 m) e em 2009 ela foi ampliada para 72.000 m² (300 x 240 m), para estudo genético. Quando da ampliação, foi também realizada a identificação e avaliação demográfica de todos os indivíduos de Araucária e nos indivíduos adultos (DAP maior que 20 cm) foi feito também a determinação do sexo. Nesta população, a genotipagem foi realizada com nove locos microssatélites (SANT'ANNA et al., 2013) e estes dados foram utilizados aqui para cálculos do coeficiente de herdabilidade pelos diferentes métodos de estimação.

6.1.2 Fazenda localizada no Estado do Paraná dentro das bacias do Iguaçu (CENI)

Esta área de estudo é um fragmento de floresta de 5,4 ha localizado em uma fazenda no planalto do Estado do Paraná dentro das bacias do Iguaçu (latitude 25° 57'S e longitude 52° 11' W). Geologicamente, a área é formada a partir Triássico/Cretáceo vulcânica (Trapp) flui da formação Serra Geral. O clima é de transição entre subtropical (Cfa) a temperado (Cfb), segundo a classificação de Köppen. Os intervalos médios anuais de precipitação são de 1.800 a 2.100 mm e temperatura média anual varia de 16 a 20 °C. A vegetação natural da região foi floresta de *A. angustifolia* associada com espécies folhosas. A fragmentação nesta área data entre 1920 e 1980 e da paisagem atual compreende um mosaico de manchas de terras agrícolas, pastagens, estepe remanescente, áreas urbanas e florestais. O fragmento de estudo é cercado por atividade agrícola intensiva e pastagens e não tem qualquer outra floresta de Araucária (km > 4) nas proximidades. No entanto, é possível observar árvores isoladas ou pequenos grupos de árvores na paisagem. Antes de 1980, este fragmento foi também explorado por corte seletivo. No local há 124 árvores masculinas e 104 árvores femininas, resultando nas densidades respectivas de 22,96 machos, 19,26 fêmeas e 42,22 árvores/ha. O diâmetro na altura do peito (DAP) variou de 14,0 a 129,9 cm, a altura variou de 7 a 27 m, e idade variou provavelmente de 46 a 250 anos. A distância mínima entre dois machos, duas fêmeas; machos e fêmeas foi de 3; 3,2 e 4 m, a máxima foi de 289,8; 334 e 331 m, e a média foi de 98,4, 108,1, e 104,3 m. As árvores mais próximas espacialmente pertencem a um pequeno grupo de 11 árvores adultas situado em área de pastagem. Nesta população foram avaliados regenerantes, juvenis e indivíduos adultos, todos para oito locos microsatélites, e apenas os juvenis e regenerantes tiveram o DAP e a altura mensurados. Os resultados da genotipagem foram utilizados aqui para cálculos do coeficiente de herdabilidade pelos diferentes métodos de estimação.

6.2 Análises de microssatélites

Para determinar o parentesco do RGFC foi feito a extração do DNA para genotipagem dos indivíduos utilizando o método de Mazza e Bittencourt (2000) e a amplificação e procedimento de detecção para oito locos microssatélites foram descritos por Salgueiro et al. (2005). Os oito loci utilizados foram CRCAc2, AG23, Ag62, AG45, CRCAc1, AG20, AG56 e AG94. O DNA do fragmento CENI foi extraído a partir de folhas, utilizando o procedimento desenvolvido pela Stefenon et al. (2004). Os genótipos de todas as amostras foram avaliados em nove locos microssatélites, ou seja, CRCA1 e CRCA2 (SCOTT et al., 2003), Aang01 (SCHMIDT et al., 2007), AG20, AG23, AG45, AG56, Ag62 e AG94 (SALGUEIRO et al., 2005). Todo o processo de extração e genotipagem para determinar o parentesco entre os indivíduos desta população foram descritos por Bittencourt e Sebbenn (2007) para população de RGFC e Sant'anna et al. (2013) para fragmento CENI.

Os resultados da genotipagem que determinou o grau de parentesco dos indivíduos foram utilizados apenas para cálculos do coeficiente de herdabilidade juntamente com os caracteres quantitativos pelos diferentes métodos de estimação propostos por (RITLAND; TRAVIS, 2004).

6.3 Estimativas de herdabilidade

As herdabilidades foram estimadas para três modelos distintos, considerando três distâncias espaciais possíveis entre os indivíduos e quatro métodos de estimar o parentesco.

Os três modelos utilizados para estimar a herdabilidade são:

$$\text{i) } E(X_i X_j) = r_{ij} h^2; \quad (1)$$

$$\text{ii) } E(X_i X_j) = r_{ij} h^2 + r_e, \quad (2)$$

$$\text{iii) } E(X_i X_j) = r_{ij} h^2 + r_e + b_e d_{ij}. \quad (3)$$

Em que, $X_i X_j$ é o produto dos valores de caracteres nos dois indivíduos (depois de ser normalizado para variáveis de média zero e variância um), r_{ij} é a estimativa de parentesco entre dois pares de indivíduos i e j ; h^2 é a herdabilidade; r_e é a correlação média ambiental entre os dois indivíduos, e b_e é a redução linear de correlação ambiental que é uma função da distância espacial entre os dois indivíduos, d_{ij} . O parentesco foi estimado por quatro métodos: (RITLAND, 1996^a; LYNCH; RITLAND, 1999; QUELLER; GOODNIGHT, 1989; WANG, 2002). O intervalo de confiança a 95% de probabilidade das estimativas foi estimado por reamostragem bootstraps (é usado para encontrar erros de estimativas). Todas estas estimativas foram calculadas utilizando-se o Programa Mark versão 3.1 (RITLAND, 2006).

6.4 Métodos para estimar a herdabilidade

Para o estimador de herdabilidade, primeiramente é definido um “fenótipo similar”, $Z = [(Y - u)(Y' - u)]/V$, em que u e V são a média fenotípica e a variância entre os fenótipos, e os Y_s são medidas de traço de cada indivíduo. A herdabilidade é então estimada como covariância de Z com parentes $r(C_{Zr})$, dividido pela variância real do parentesco (V_r) estimada entre pares de indivíduos:

$$\hat{h}^2 = \frac{C_{Zr}}{2V_r} \quad (\text{RITLAND, 1996a}) \quad (4)$$

A variância entre os pares de parentesco é dada por:

$$\text{var}(r_{ij}) = \text{avg} \left[\frac{(\sum_k w_k \hat{r}_{ij,k})^2 - \sum_k w_k^2 \hat{r}_{ij,k}^2}{1 - \sum_k w_k^2} \right] \quad (\text{RITLAND, 2000}) \quad (5)$$

em que, r_{ij} é a estimativa de parentesco para pares de indivíduos i e j , calculados para cada loco k ; w_k é o valor utilizado em cada loco e corresponde à heterozigosidade esperada em equilíbrio de Hardy-Weinberg para o loco k . A variância é a média sobre todos os pares.

A similaridade fenotípica (Z_{ij}) em um caráter entre dois indivíduos i (Y_i) e j (Y_j) foi estimada por:

$$Z_{ij} = \frac{(Y_i - U)(Y_j - U)}{V} \quad (\text{RITLAND, 1996a}) \quad (6)$$

em que U e V são a média do caráter na amostra e a variância de Y , respectivamente, na população. Entre todos os pares, o Z_{ij} e a média da correlação fenotípica:

$$Z_{ij} = 2r_{ij}h^2 + r_e + e_{ij} \quad (\text{RITLAND; TRAVIS, 2004}) \quad (7)$$

em que r_{ij} é o coeficiente de parentesco, r_e a correlação devido à partilha de ambientes (assumida constante para todos os pares), e e_{ij} o erro aleatório. Este é um modelo linear, portanto, com amostras de vários pares de indivíduos, pode-se estimar a herdabilidade com a regressão:

$$\hat{h}^2 = \frac{\text{Cov}(Z_{ij}, r_{ij})}{2\text{Var}(r_{ij})} \quad (\text{RITLAND; TRAVIS, 2004}) \quad (8)$$

em que $\text{Cov}(Z_{ij}, r_{ij})$ é a covariância entre parentesco estimado e similaridade fenotípica, e $\text{Var}(r_{ij})$ é a real variância de parentesco. Se a variância real de parentesco é estatisticamente não significativa, em seguida, pelo menos, a presença de variação genética pode ser determinada por testes positivo de $\text{Cov}(Z_{ij}, r_{ij})$.

6.5 Estimativas de parentesco

A herdabilidade nas populações foi estimada utilizando-se quatro métodos para o cálculo do parentesco entre pares de indivíduos. A primeira medida de parentesco utilizada foi

a proposta por Ritland (1996a), baseada no método dos momentos. O grau de parentesco foi definido a partir da média de dois alelos homólogos entre indivíduos:

$$\hat{r} = \frac{[(\delta_{ik} + \delta_{il})/p_i] + [(\delta_{jk} + \delta_{jl})/p_j] - 1}{4(n-1)} \quad (9)$$

em que n é o número de alelos no loco e p_i é a frequência do alelo A_i . O símbolo δ é uma medida de identidade por descendência dos alelos. Por exemplo, se o primeiro indivíduo tem alelos A_i e A_j e o segundo A_k e A_l , os alelos $A_i = A_k$, então $\delta_{ik}=1$ e se $A_i \neq A_k$, então $\delta_{ik}=0$, etc. Observando que há quatro comparações entre pares entre dois indivíduos. Uma estimativa multilocus é obtida pela soma da estimativa dos locos individuais, ponderados por $(n-1)$.

O estimador de parentesco de Lynch e Ritland (1999) é dado pela expressão:

$$\hat{r} = \frac{p_i(\delta_{jk} + \delta_{jl}) + p_j(\delta_{ik} + \delta_{il}) - 4p_i p_j}{(1 + \delta_{ij})(p_i + p_j) - 4p_i p_j} \quad (10)$$

em que, o primeiro genótipo, por exemplo $A_i A_j$, é o genótipo “referência”; p_i e p_j são a frequência dos alelos A_i e A_j , respectivamente. Para estimativas multilocus, cada loco é ponderado proporcionalmente pelo inverso do $2p_i p_j / [(1 + \delta_{ij})(p_i + p_j) - 4p_i p_j]$. Este é um estimador da medida assimétrica de parentesco, uma vez que se baseia no genótipo esperado do segundo indivíduo, dado o primeiro (em oposição ao estimador Ritland (1996a), que é baseado na probabilidade conjunta de ambos genótipos).

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

$$\hat{r} = \frac{0.5(\delta_{jk} + \delta_{jl} + \delta_{ik} + \delta_{il}) - p_i - p_j}{1 + \delta_{ij} - p_i - p_j} \quad (11)$$

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

$$\hat{r} = 1 - \frac{c_1 - c_1 P_1 - c_2 P_2 - c_3 P_3}{c_1 - c_1 e_1 - c_2 e_2 - c_2 e_3}, \quad (12)$$

Neste estimador o genótipo dos indivíduos é resumido em um conjunto de quatro indicadores, P_i e duas classes de constantes, c_i e e_i . Para mais detalhes ver (WANG, 2002).

6.6 Estimativas de herdabilidade baseadas na reconstrução do pedigree

6.6.1 Análises de parentesco e resultados

O pedigree dos regenerantes e juvenis de ambas as populações foram reconstruídos com base nos resultados publicados das análises de parentesco (maternidade e paternidade), apresentados em Bittencourt e Sebbenn (2007) para a população CENI e Sant'anna et al. (2013) para a população RGFC. Tais análises de parentesco foram realizadas com base no método de máxima verossimilhança de Meagher e Thompson (1986) e utilizando o programa CERVUS (MARSHALL et al, 1998; KALINOVSKI et al., 2007). Como nestas populações foram realizadas a sexagem de todos os indivíduos adultos, as maternidades e as paternidades dos regenerantes e juvenis foram realizadas comparando o trio, regenerante-fêmeas-machos e juvenil-fêmeas-machos. Todas as fêmeas e os machos concorreram para serem parentes dos regenerantes e juvenis. As maternidades e paternidades foram determinadas com base na estatística Δ (MARSHALL et al., 1998). Para encontrar os valores críticos de Δ para os trios (regenerante-fêmeas-machos e juvenil-fêmeas-machos) foram conduzidas simulações com o programa Cervus; foram utilizadas 50.000 repetições, uma taxa de erro de locos com erros de 0,01 e os níveis de confiança de 80 e 95%. A probabilidade de encontrar um compatível parente dentro das populações, quando na realidade este está fora da população (fluxo gênico crítico, *CGF*) foi determinada com base em Dow e Ashley (1998): $CGF = 1 - (1 - P_{nExc}^n)$, em que P_{nExc} é a probabilidade combinada de não excluir o verdadeiro par de parentes e n é o número de machos e fêmeas candidatos encontrados como putativos parentes dos regenerantes e juvenis. A dispersão de pólen foi medida pela distância entre a árvore fêmea e a masculina, determinadas como putativos parentes e a distância de dispersão de sementes

como a distância entre os juvenis ou regenerantes e a putativa mãe determinada pela análise de maternidade.

Para a população CENI, os principais resultados obtidos foram: A exclusão de paternidade para o primeiro parente, quando nenhum dos parentes é conhecido foi de 0,931, indicando substancial polimorfismo para resolver as maternidade e paternidades. A árvore mãe foi determinada para todos os 66 regenerantes e 92 juvenis amostrados, indicando ausência de imigração de sementes. A árvore paterna foi determinada para todos os 66 e 92 regenerantes e juvenis, respectivamente, sendo que dois regenerantes e seis juvenis tinham o pai localizado fora do fragmento, em um pequeno grupo de 11 árvores distantes a 1,7 km do fragmento. O coeficiente médio de coancestria entre os regenerantes e a mãe foi de $0,249 \pm 0,031$ (média \pm desvio padrão) e entre o pai determinado e os regenerantes foi de $0,271 \pm 0,035$. Para os juvenis, estas estimativas foram, respectivamente, de $0,258 \pm 0,020$ e $0,254 \pm 0,025$. O erro padrão médio a 95% indica que estes valores são significativamente maiores do que zero. A distância de dispersão de sementes determinada em função dos 66 juvenis e 92 regenerantes variou de 0,35 a 291 m, com média de 92 m. Aproximadamente 38% dos regenerantes e 47% dos juvenis cresceram dentro de um raio de 60 m de distância da árvore mãe e 60 e 67% dentro de 100 m, respectivamente (BITTENCOURT; SEBBENN, 2007).

Para a população RGFC, os principais resultados obtidos foram: dois dos 223 indivíduos foram excluídos da análise porque foram genotipados para menos do que quatro locos. A probabilidade de não exclusão de paternidade para o par de parentes foi baixa (0,00002), indicando que os locos tinham alto poder de resolver as maternidade e paternidade dos juvenis. Dos 221 juvenis, a mãe foi encontrada para 210 e o pai para 208, o que indica uma imigração realizada na parcela de 7,2 ha de sementes e pólen de 6 e 5%, respectivamente. A distância de dispersão de sementes determinada variou de 6 a 318 m, com média de 131 m

e mediana de 133 m. Aproximadamente 91% dos juvenis cresceram dentro de um raio de 250 m de distância das árvores mães (SANT'ANNA et al., 2013).

6.6.2 Estimando herdabilidades

Os resultados das análises de parentesco apresentados acima foram utilizados para estimar a herdabilidade nas duas populações em uma planilha Excel. Pares de indivíduos regenerantes ou juvenis que tiveram os pais determinados puderam ter seu parentesco determinado (reconstruído), como também estimado. As estimativas de parentesco entre pares de indivíduos foram obtidas utilizando-se o coeficiente de coancestria (LOISELLE et al., 1995) e o programa Spagedi 1.3 (HARDY; WEKEMANS, 2002). Por exemplo, dois regenerantes que têm o mesmo parental materno, mas pais diferentes, são meios-irmãos maternos, logo tem uma coancestria esperada de 0,125; dois regenerantes que têm o mesmo parental paterno, mas mães diferentes são meios-irmãos paternos, mas tem também uma coancestria esperada igual 0,125; dois regenerantes que são filhos da mesma mãe e mesmo pai são irmãos-completos, logo tem uma coancestria esperada de 0,25. Entre estes pares de indivíduos foi também calculado a coancestria, de forma que se tinham duas estimativas, uma com o valor esperado e uma com o valor estimado.

Os indivíduos que eram irmãos (completos ou meios irmãos) foram pareados para em seguida determinar a distância entre os mesmos. Por exemplo, se um indivíduo apresentava três irmãos era formado um total de seis combinações. Depois de formado todos os pares acrescentou-se a coancestria calculada pelo programa Spagedi. A planilha do Excel passou a ter uma coluna com a coancestria calculada, coancestria estimada, nome do indivíduo, coordenadas X e Y, caráter quantitativo (altura e DAP), formando um primeiro bloco e depois o seu par com a mesma sequência de colunas (segundo bloco). Na coluna após o caráter

quantitativo do segundo par foi calculado a distância (D) entre os pares utilizando as coordenadas geográficas, sendo calculada por Pitágoras: $\sqrt{(x_1 - x_2)^2 + (y_1 - y_2)^2}$. Após o cálculo das distâncias a coluna foi organizada em ordem crescente para esta distância a fim de determinar-se a herdabilidade para diferentes classes de distância entre os indivíduos. Concluída esta etapa os dados quantitativos (altura e DAP) foram transformados utilizando a transformação Z:

$$Z = \frac{(x_i - \bar{x})}{\sigma}, \quad (13)$$

em que: Z é o valor transformado, x_i é o caráter quantitativo, \bar{x} é a média e σ é o desvio padrão. O procedimento do cálculo requer a retirada dos indivíduos repetidos, para tanto é necessário o cálculo da média do caráter avaliado da população total. Para isso coloca-se a primeira linha do segundo bloco logo após a última linha do primeiro bloco, depois é feita a ordenação pela coluna do nome do indivíduo. É importante que todas as colunas estejam devidamente em seus locais. Ao término da organização todas as linhas repetidas devem ser eliminadas, mantendo apenas um representante de cada indivíduo. Agora já é possível o cálculo da média e o desvio padrão. Concluída esta etapa é feita a transformação destes dados e depois se faz a média e estima-se o desvio padrão destes dados transformados (nesse caso a média é igual a 0 e o desvio padrão é igual a 1). Em seguida, utiliza-se os valores da planilha original e transforma os dados dos dois blocos.

O cálculo da média é orientado pela distância que se pretende trabalhar. Por exemplo, é preciso fazer a média da altura até 50 m, então os dados utilizados serão referentes à distância pretendidas. Posteriormente, ocorre a eliminação dos indivíduos repetidos, o cálculo da média e a transformação dos dados. Após a transformação dos dados para Z é feito o cálculo de Z para dados transformados (Z) para cada classe de distância de acordo com as fórmulas:

$$Z = \frac{(x_1 - 0) * (x_2 - 0)}{1} \quad (14)$$

Em seguida é calculada a média de Z (transformada) e a média da coancestria. A herdabilidade é então calculada por:

$$\hat{h}^2 = \frac{C_{Zr}}{2V_r}, \quad (15)$$

sendo, que C_{Zr} é a covariância entre Z e o coeficiente de parentesco (r) e V_r a variância do coeficiente de parentesco. Para os indivíduos regenerantes e juvenis da população CENI foram estimadas herdabilidades para as classes de distância de 25, 50 e 100 m e para os juvenis da população RGFC a herdabilidade foi estimada para as classes de distância de 10, 20, 50 e 100 m.

7 RESULTADOS E DISCUSSÃO

7.1 Resumo dos resultados de prévios estudos genéticos nas populações aqui em estudo

Até este momento, estudos sobre a herdabilidade de caracteres de crescimento em populações de *A. angustifolia* têm sido realizados em testes de procedências e progênies de populações submetidas a programas de conservação *ex situ* e melhoramento florestal (Tabela 1). Contudo, faltam estudos sobre o controle genético de caracteres de crescimento em condições naturais, informação esta que pode ser fundamental, tanto para a conservação genética, visto descrever qual o potencial da seleção natural para alterar a média populacional de tais caracteres, como para o melhoramento florestal *in situ*. Este é justamente o objetivo deste trabalho.

Tabela 1- Estimativas do coeficiente de herdabilidade no sentido restrito em nível de plantas individuais (h_i^2) para os caracteres silviculturais diâmetro à altura do peito (DAP), altura total e volume, em testes de procedências e progênies de *Araucaria angustifolia*.

Idade (anos)	DAP	Altura	Volume	Autor
3,5	0,030 a 0,640	0,120 a 0,560	--	Kageyama e Jacob, (1980)
3,5	0,310	0,470	--	Pires et al. (1983)
18	0,402	0,376	0,248	Sebbenn et al. (2003)
21	0,059	0,053	0,053	Sebbenn et al. (2003)

Fonte: Silva (2014).

Os dados moleculares e quantitativos utilizados para desenvolver este estudo foram gerados em prévios trabalhos sobre a herança e a segregação dos locos, a diversidade genética, a endogamia a estrutura genética espacial intrapopulacional, o sistema de

reprodução e a dispersão realizada e efetiva de pólen e sementes em duas populações, uma altamente fragmentada no estado do Paraná, fragmento CENI (BITTENCOURT; SEBBENN, 2007), e outra, localizada dentro de uma parcela de 7,2 ha, estabelecida na Reserva Genética Florestal de Caçador, RGFC (SANT'ANNA et al., 2013). Nestes prévios estudos foi observado que os oito locos microssatélites segregavam nas proporções esperadas 1:1 e ausência de desequilíbrio de ligação (BITTENCOURT, 2007), o que os torna adequados para utilização em estudos de genética de populações, visto que isto confirma que estes marcadores moleculares são marcadores genéticos. Estes oito locos também apresentaram altos níveis de polimorfismo em termos de número de alelos e heteroziguidade em ambas as populações e em todas as gerações avaliadas, o que os torna também adequados para a presente investigação da magnitude da herança genética de caracteres quantitativos. No fragmento CENI, na amostra total de indivíduos adultos, regenerantes e juvenis foram detectados de 4 a 16 alelos entre os oito locos avaliados, média de 9,6 alelos e total de 77 alelos. A heteroziguidade observada variou entre os locos de 0,047 a 0,758, com média de 0,511. O índice de fixação foi significativamente maior que zero para as plântulas (0,197), os juvenis (0,129) e adultos (0,150), sugerindo endogamia na população (BITTENCOURT; SEBBENN, 2007). Por sua vez, na parcela estabelecida na RGFC, na amostra total de 513 indivíduos adultos e juvenis foram detectados de 3 a 22 alelos entre os nove locos avaliados, média de 9,56 alelos e total de 86 alelos. A heteroziguidade observada variou entre os locos de 0,225 a 0,789, com média de 0,559. O índice de fixação foi significativamente maior que zero para os indivíduos juvenis (0,163) e adultos (0,093), também sugerindo endogamia na população (SANT'ANNA et al., 2013). O potencial de estudar a herança de caracteres quantitativos nestas duas populações advém da presença de significativa estrutura genética espacial intrapopulacional detectadas nas plântulas, juvenis e adultos do fragmento CENI (BITTENCOURT; SEBBENN, 2007) e nos juvenis e adultos da população RGFC

(SANT'ANNA et al., 2013). A estrutura genética espacial intrapopulacional foi significativa nas plântulas, juvenis e adultos do fragmento CENI até a distância de aproximadamente 50 m (BITTENCOURT; SEBBENN, 2007) e nos juvenis e adultos da população RGFC até a distância de 20 m (SANT'ANNA et al., 2013). A presença de estrutura genética espacial intrapopulacional é um indicativo de que existem indivíduos parentes agregados dentro destas populações, condição esta fundamental para estimar herdabilidades em caracteres quantitativos em populações naturais. Ainda, na população fragmentada CENI foi detectada ausência de imigração de sementes (0%), baixa imigração de pólen (3 a 7%) e dispersão de sementes entre as distâncias de 0,35 a 291 m, com média de 92 m (BITTENCOURT; SEBBENN, 2007). Na parcela estabelecida na população da RGFC foi detectada imigração de pólen de 6%, imigração de sementes de 5% e dispersão de sementes entre as distâncias de 6 a 318 m, com média de 131 m (SANT'ANNA et al., 2013).

7.2 Caracteres quantitativos dos indivíduos regenerantes e juvenis das populações

Embora a população CENI seja um pequeno fragmento florestal, o DAP médio dos indivíduos adultos ($65,70 \pm 27,72$ cm) é maior, mas não significativamente diferente de RGFC ($57,2 \pm 29,41$ cm, Tabela 2). Ambas as populações foram submetidas ao corte seletivo no passado (> 30 anos atrás) e esta diferença pode ter várias causas, como características dendrométricas populacionais associadas à adaptação ao ambiente, diferentes intensidade de corte, tempo do último corte e etc. Contudo, é difícil fazer qualquer afirmação, devido à falta de informações sobre o histórico de vida destas populações. Igualmente, os juvenis do fragmento CENI tinham maior DAP ($15,66 \pm 6,79$ cm) e altura ($7,99 \pm 2,72$ m) do que os da RGFC (DAP = $6,03 \pm 3,76$ cm; Altura = $1,97 \pm 1,66$ m). A densidade de indivíduos adultos é

também diferente, sendo praticamente o dobro no fragmento do que na RGFC. Em suma, estas duas populações apresentam características demográficas distintas.

Tabela 2- Tamanho amostral (n), média e intervalo dos caracteres altura e diâmetro á altura do peito nos indivíduos adultos, plântulas e juvenis nas duas populações de *Araucaria angustifolia*.

População	Geração	Caráter	n	Densidade (indivíduos/ha)	Média	Intervalo	Desvio Padrão
Fragmento CENI	Adultos	DAP	228	42,22	65,70 cm	14,0-129,9 cm	27,72 cm
	Adultos	Altura	228	--	17,68 m	6,0-27,0 m	3,85 m
	Plântulas	Altura	66	12,22	2,47 m	0,35-3,00 m	4,88 m
	Juvenis	DAP	92	17,04	15,66 cm	6,05-38,52 cm	6,79 cm
	Juvenis	Altura	92	--	7,99 m	3,2-20 m	2,72 m
População RGFC	Adultos	DAP	290	20,71	57,2 cm	18,1-147,1 cm	29,41 cm
	Juvenis	DAP	221	15,90	6,03 cm	0,3-23,0 cm	3,76 cm
	Juvenis	Altura	221	--	1,97 m	0,2-6,40 m	1,66 m

Fonte: Silva (2014).

7.3 Estimativas do coeficiente de parentesco

Comparando as estimativas de parentesco entre os três modelos ($h^2; h^2$ e $r_e; h^2, r_e$ e b_e), estas não mudaram dentro dos quatro métodos, em nenhuma das populações (Fragmento florestal - CENI; Reserva Genética Florestal de Caçador - RGFC), gerações (regenerantes e juvenis) ou caracteres (DAP e altura), visto que as médias foram estimativas sempre para os mesmos pares de indivíduos (Tabelas 3a a 6b). Por exemplo, na população CENI (Tabela 3a e 3b), o estimador de Ritland (1996) produziu os valores de 0,053, 0,063 e 0,058 para as classes de distância (sem critério, 25 e 50 m) independentemente do modelo (h^2, h^2 e r_e e, h^2, r_e e b_e). O mesmo é válido para os demais quatro estimadores de parentesco, ou seja, o método de estimação não é afetado pelo modelo utilizado.

Comparando as estimativas entre as três classes de distância (sem critério, 25 e 50 m na população CENI e, sem critério, 10 e 20 m na população RGFC), os valores foram diferentes, pois as médias envolviam diferentes pares de indivíduos (dados não mostrados). Por exemplo, a classe “sem critério” envolvia todos os pares de indivíduos e as demais um número sempre menor, em especial nas classes de 25 m (CENI) e 10 m (RGFC). Contudo, neste caso o método de Ritland (1996a) apresentou valores sempre positivos, similares entre as três classes de distância e sempre significativamente maiores do que zero. Por exemplo, os regenerantes da população CENI apresentaram valores de 0,053, 0,063 e 0,058 nas classes de distância, sem critério, 25 e 50 m (Tabela 3a e 3b), respectivamente, os juvenis da população CENI apresentaram valores de 0,060, 0,069 e 0,063 e nas classes de distância, sem critério, 25 e 50 m, respectivamente (Tabela 4a e 4b) e os juvenis da população RGFC valores de 0,014, 0,020 e 0,018, respectivamente (Tabela 5a e 5b). Ressalta-se que o estimado de Ritland (1996a), é na verdade um estimador de coancestria entre pares de indivíduos (mede a probabilidade de um alelo amostrado em um loco homólogo em um indivíduo ser idêntico por descendência a outro amostrado em outro indivíduo) e não um estimador clássico de parentesco, que em geral utiliza um indivíduo como referência e mede a probabilidade de um alelo amostrado em um loco homólogo em um indivíduo ser idêntico por descendência a outros dois alelos de outro indivíduo (indivíduo de referência). Os valores médios obtidos na população CENI para ambos indivíduos regenerantes e juvenis aproximam-se do esperado entre primos de primeiro grau (0,0625) e são mais baixos do que o esperado em indivíduos primos de segundo grau (0,0325) na população RGFC.

O estimador de Lynch e Ritland (1999) foi altamente variável entre as três classes de distância, sendo que em muitos casos, os valores foram negativos (ver Tabela 3a), sugerindo ausência de parentesco e em outros os valores foram altos, como no caso da população RGFC, na classe de distância de 10 m (0,263). De acordo com o intervalo de confiança a 95%

de probabilidade, nenhuma das estimativas obtidas é significativamente diferente de zero. De fato, este estimador apresentou um intervalo de confiança muito fora do esperado para uma medida baseada em correlação (-1 a 1), assumindo valores de < -3 a > 1 (Tabelas 3a, 3b, 4a, 4b, 5a e 5b), o que sugere que este estimador não foi adequado para o conjunto de dados utilizados, em termos de número de locos e polimorfismo em termos de número de alelos nos locos.

O estimador de Queller e Goodnight (1989) foi um dos que apresentou os maiores valores de parentesco, sendo em um caso até maior do que a unidade (1,124, Tabela 3b). Embora, geralmente não tão variável entre as três classes de distâncias consideradas nas duas populações (com exceção dos regenerantes da população CENI, Tabela 3a e 3b), seus valores em termos de parentesco sugerem um parentesco muito maior dentro das populações do que o método de Ritland (1996a), isto é sugere um parentesco, por exemplo, de irmãos completos (0,5) na população RGFC (Tabela 5), enquanto o de Ritland (1996a) sugere um parentesco até menor do que o de primos de segundo grau. Estes resultados contrastantes estão associados aos métodos de estimação. Ritland (1996a), como já comentado é um estimador de coancestria e os demais são de parentesco. Ainda, com exceção do método de Ritland (1996a), o de Queller e Goodnight (1989) e demais assumem o Equilíbrio de Hardy-Weinberg, o que não é verdade para nenhuma destas gerações e populações, como apresentado no primeiro tópico deste trabalho. Ainda, ressalta-se que este estimador também apresentou um intervalo de confiança fora do esperado para uma medida baseada em correlação (-1 a 1), no caso dos regenerantes da população CENI (Tabela 3a e 3b), o que também sugere que este estimador não foi o mais adequado para o conjunto de dados desta geração e população especificamente. Contudo, o estimador de Queller e Goodnight (1989), em geral teve um comportamento melhor do que o de Lynch e Ritland (1999), se

considerarmos os valores médios e seus respectivos intervalos de confiança ocorrendo dentro do intervalo esperado para uma medida de correlação (entre -1 a 1).

O estimador de Wang (2002) foi o que apresentou os maiores valores de parentesco na população RGFC. Contudo, em contraste, os valores foram inconsistentes no caso dos indivíduos juvenis da população CENI (Tabela 4a e 4b), onde se estimou valores negativos, variando entre as três classes de distância de -2,181 a -16,348. É óbvio que neste caso os resultados estão associados às características do conjunto de dados (número de locos, alelos por locos, frequências alélicas e número de indivíduos). Por outro lado, sugere ausência de parentesco na respectiva população. Este estimador também apresentou os maiores intervalos de confiança, fora do esperado para uma medida baseada em correlação (-1 a 1), o que também sugere que este estimador não foi o mais adequado para o conjunto de dados desta geração e população especificamente.

Em suma, de acordo com os resultados apresentados acima, o estimador de Ritland (1996a) teve o melhor desempenho, visto que os valores médios, bem como o intervalo de confiança a 95% de probabilidade encontram-se dentro da extensão esperada por um estimador de parentesco (no caso, medido como uma coancestria), baseado em uma medida de correlação (entre -1 a 1).

7.4 Herdabilidade nas populações

As estimativas de herdabilidades foram obviamente variáveis entre os métodos de estimar o coeficiente de parentesco, modelos de estimação e classes de distância em que estas estimativas foram calculadas (Tabelas 3, 4, 5 e 6). Nenhuma das estimativas obtidas foi estatisticamente diferente de zero, de acordo com o intervalo de confiança a 95% de probabilidade. De fato, em muitos casos, os valores estavam fora da extensão esperada para o

coeficiente de herdabilidade (0 a 1), o que indica inadequação dos dados aos modelos de estimação.

A estimativa do declínio da curva de correlação ambiental (b_e) foi, em geral, não significativamente diferente de zero (Tabelas 3 a 6), com exceção dos regenerantes da população CENI (Tabela 3), na classe de distância sem critérios, onde os valores foram positivos e altos. Igualmente, a estimativas da correlação ambiental (r_e) foi também, em geral, não significativamente diferentes de zero (Tabelas 3 a 6), o que, juntamente com os resultados de b_e , segundo Ritland e Ritland (1996) sugere uma fraca estruturação genética no espaço. De fato, isso já havia sido observado para estas populações pela análise de estrutura genética espacial, em especial na população RGFC (BITTENCOURT; SEBBENN, 2007; SANT'ANNA et al., 2013).

O método de Ritland (1996a) tem sido utilizado para estimar a herdabilidade em populações naturais de poucas plantas, mas infelizmente, em geral, os resultados tem sido frustrantes (KLAPER et al., 2001). Estimativas significantes de herdabilidade têm sido obtidas para caracteres adaptativos em *Mimulus guttatus*, uma espécie anual do hemisfério norte (RITLAND; RITLAND, 1996). Nesta espécie, os autores detectaram herdabilidades variando de 0,5 a 0,7. Comparando estes resultados com os obtidos em testes de progênies, Ritland e Ritland (1996) observaram que em condições naturais as herdabilidade eram maiores do que em condições controladas, como testes de progênies, o que sugere que a herdabilidade natural de caracteres em plantas pode ser maior do que medida em condições controladas. Com base no método de Ritland (1996a), significantes herdabilidades foram observadas para um componente secundário (sideroxylonal), em *Eucalyptus melliodora*, com valores variando de 0,49 a 0,61, em função do modelo utilizado (ANDREW et al., 2005). Por outro lado, estimativas de herdabilidade na conífera *Abies amabilis* resultaram em valores pouco

confiáveis devido à estimativa da variância no parentesco terem sido muito incertas (RITLAND; TRAVIS, 2004), como no presente caso.

A maior dificuldade na utilização do programa Mark (RITLAND, 2006) foi o fato de para realizar o cálculo da herdabilidade o programa leva em consideração a similaridade fenotípica (que é determinado pelo ambiente e idade dos indivíduos) e o coeficiente de parentesco entre os indivíduos. Sendo assim, a estimativa da herdabilidade pode ser influenciada: 1) pela idade das plantas, pois elas podem ser parentes, mas por serem de diferentes idades os seus fenótipos podem ser diferentes, resultando em valores negativos; 2) ou podem ter o mesmo fenótipo, mesma idade, mas não serem parentes, também resultando em valores negativos. O ideal seria fazer um prévio agrupamento dos indivíduos parentes com fenótipo similar para os caracteres de interesse, pois plantas com idades diferentes tendem a ter fenótipos diferentes e plantas com mesmas idades têm maior probabilidade de terem fenótipo similar. Dessa forma, indivíduos não parentes, mas com fenótipo similar e indivíduos parentes, mas com fenótipos diferentes seriam excluídos das análises. Apenas indivíduos parentes e com fenótipos similares seriam utilizados nos cálculos.

Tabela 3a- Estimativa do coeficiente médio de herdabilidade no sentido restrito (\hat{h}^2) para três classes de distâncias (sem critério, 25 e 50 m), três modelos e quatro diferentes métodos de estimação do coeficiente de parentesco para o caráter altura em indivíduos regenerantes do fragmento CENI de *Araucaria angustifolia*. IC a 95% é o intervalo de confiança a 95% de probabilidade. \hat{r} é a estimativa de parentesco entre dois pares de indivíduo; b_e é o declínio linear da correlação ambiental entre dois indivíduos e r_e é a média da correlação ambiental entre dois indivíduos.

Classes de distâncias	Modelos	RITLAND 1996			LYNCH E RITLAND, 1999		
		\hat{h}^2 (IC a 95%)	\hat{h}^2, r_e (IC a 95%)	\hat{h}^2, r_e, b_e (IC a 95%)	\hat{h}^2 (IC a 95%)	\hat{h}^2, r_e (IC a 95%)	\hat{h}^2, r_e, b_e (IC a 95%)
sem critério	\hat{r}	0,053 (0,045 a 0,058)	0,053 (0,045 a 0,058)	0,053 (0,045 a 0,058)	-0,186 (-2,031 a 1,091)	-0,186 (-2,031 a 1,091)	-0,186 (-2,031 a 1,091)
	\hat{h}^2	0 (-1,929 a 1,403)	-9,242 (-13,704 a 3,164)	0,031 (-0,97 a 0,15)	0,005 (-0,433 a 0,362)	3,720 (-8,56 a 7,564)	-6,835 (-45,827 a 5,316)
	r_e	-	-0,015 (-0,039 a -0,024)	-0,015 (-0,039 a -0,024)	-	0,179 (-0,038 a 0,331)	0,179 (-0,038 a 0,331)
	b_e	-	-	0,096 (0,023 a 0,143)	-	-	0,486 (0,223 a 0,743)
	\hat{r}	0,063 (0,045 a 0,066)	0,063 (0,045 a 0,066)	0,063 (0,045 a 0,066)	0,207 (-1,014 a 1,236)	0,207 (-1,014 a 1,236)	0,207 (-1,014 a 1,236)
25 m	\hat{h}^2	2,68 (-4,343 a 6,59)	-0,022 (-0,108 a 0,037)	-0,020 (-0,132 a 0,034)	0,475 (-2,187 a 3,019)	2,506 (-78,811 a 54,836)	2,48 (-58,965 a 205)
	r_e	-	-0,015 (-0,046 a -0,022)	-0,015 (-0,046 a -0,022)	-	0,447 (0,098 a 0,771)	0,447 (0,098 a 0,771)
	b_e	-	-	0,096 (-0,027 a 0,195)	-	-	0,475 (-3,835 a 9,795)
	\hat{r}	0,058 (0,050 a 0,062)	0,058 (0,050 a 0,062)	0,058 (0,050 a 0,062)	-0,313 (-1,524 a 0,984)	-0,313 (-1,524 a 0,984)	-0,313 (-1,524 a 0,984)
50 m	\hat{h}^2	3,387 (-4,107 a 7,411)	0,051 (-1,325 a 0,779)	0,349 (-0,372 a 0,389)	0,159 (-1,498 a 0,666)	2,662 (-70,003 a 86,024)	0,190 (-6,144 a 1,268)
	r_e	-	0,447 (0,078 a 0,730)	0,447 (0,078 a 0,730)	-	0,179 (-0,002 a 0,347)	0,179 (-0,002 a 0,347)
	b_e	-	-	0,377 (-1,798 a 5,444)	-	-	0,315 (-2,042 a 0,729)

Fonte: Silva (2014).

Tabela 3b- Estimativa do coeficiente médio de herdabilidade no sentido restrito (\hat{h}^2) para três classes de distâncias (sem critério, 25 e 50 m), três modelos e quatro diferentes métodos de estimação do coeficiente de parentesco para o caráter altura em indivíduos regenerantes do fragmento CENI de *Araucaria angustifolia*. IC a 95% é o intervalo de confiança a 95% de probabilidade. \hat{r} é a estimativa de parentesco entre dois pares de indivíduo; b_e é o declínio linear da correlação ambiental entre dois indivíduos e r_e é a média da correlação ambiental entre dois indivíduos.

Classes de distâncias	Modelos	QUELLER E GOODNIGHT, 1989			WANG, 2002		
		\hat{h}^2 (IC a 95%)	\hat{h}^2, r_e (IC a 95%)	\hat{h}^2, r_e, b_e (IC a 95%)	\hat{h}^2 (IC a 95%)	\hat{h}^2, r_e (IC a 95%)	\hat{h}^2, r_e, b_e (IC a 95%)
sem critério	\hat{r}	0,308 (-0,992 a 2,076)	0,308 (-0,992 a 2,076)	0,308 (-0,992 a 2,076)	0,174 (-6,781 a 5,925)	0,174 (-6,781 a 5,925)	0,174 (-6,781 a 5,925)
	\hat{h}^2	0,671 (-0,485 a 0,268)	0,005 (-1,563 a 0,213)	-0,004 (-0,565 a 0,962)	-0,134 (-0,122 a 0,262)	0,671 (-0,666 a 0,869)	0,713 (-0,848 a 0,158)
	r_e	-	-0,014 (-0,048 a -0,005)	-0,014 (-0,048 a -0,005)	-	-0,016 (-0,049 a -0,023)	-0,016 (-0,049 a -0,023)
	b_e	-	-	0,095 (-0,504 a 0,328)	-	-	-0,318 (-0,551 a 0,635)
	\hat{r}	0,509 (-0,796 a 2,726)	1,124 (-0,948 a 2,598)	1,124 (-0,948 a 2,598)	-0,210 (-3,178 a 7,833)	-0,210 (-3,178 a 7,833)	-0,210 (-3,178 a 7,833)
25 m	\hat{h}^2	0,518 (-0,944 a 1,501)	0,475 (-7,298 a 0,863)	0,481 (-2,595 a 3,55)	0,411 (-1,005 a 0,345)	0,520 (-1,637 a 1,336)	0,331 (-0,555 a 1,386)
	r_e	-	0,447 (0,135 a 0,672)	0,447 (0,135 a 0,672)	-	0,443 (0,064 a 0,765)	0,443 (0,064 a 0,765)
	b_e	-	-	0,375 (-0,22 a 1,487)	-	-	0,829 (-1,231 a 2,295)
	\hat{r}	0,829 (0,094 a 2,518)	0,829 (0,094 a 2,518)	0,829 (0,094 a 2,518)	0,244 (-2,958 a 6,325)	0,244 (-2,958 a 6,325)	0,244 (-2,958 a 6,325)
50 m	\hat{h}^2	-0,302 (-2,277 a 0,183)	0,159 (-2,976 a 0,373)	-0,159 (-0,998 a 0,444)	2,768 (-3,918 a 0,649)	-0,301 (-0,505 a 1,417)	0,569 (-0,400 a 1,495)
	r_e	-	0,179 (0,006 a 0,356)	0,179 (0,006 a 0,356)	-	0,176 (-0,050 a 0,368)	0,176 (-0,050 a 0,368)
	b_e	-	-	0,559 (-1,536 a 0,819)	-	-	0,588 (-2,961 a 1,852)

Fonte: Silva (2014).

Tabela 4a- Estimativa do coeficiente médio de herdabilidade no sentido restrito (\hat{h}^2) para três classes de distâncias (sem critério, 25 e 50 m), três modelos e quatro diferentes métodos de estimação do coeficiente de parentesco para o caráter diâmetro a altura do peito (DAP) em indivíduos juvenis da população CENI de *Araucaria angustifolia*. IC a 95% é o intervalo de confiança a 95% de probabilidade. \hat{r} é a estimativa de parentesco entre dois pares de indivíduo; b_e é o declínio linear da correlação ambiental entre dois indivíduos e r_e é a média da correlação ambiental entre dois indivíduos.

Classes de distâncias	Modelos	RITLAND 1996			LYNCH E RITLAND, 1999		
		h^2 (IC a 95%)	h^2, r_e (IC a 95%)	h^2, r_e, b_e (IC a 95%)	h^2 (IC a 95%)	h^2, r_e (IC a 95%)	h^2, r_e, b_e (IC a 95%)
sem critério	\hat{r}	0,060 (0,053 a 0,062)	0,060 (0,053 a 0,062)	0,060 (0,053 a 0,062)	-0,232 (-3,134 a 0,995)	-0,232 (-3,134 a 0,995)	-0,232 (-3,134 a 0,995)
	\hat{h}^2	-0,011 (-0,987 a 2,708)	0,305 (-4,031 a 5,301)	0,346 (-3,739 a 3,542)	0,054 (-0,251 a 0,156)	0,054 (-0,731 a 0,196)	0,049 (-0,868 a 0,169)
	r_e	-	-0,029 (-0,338 a 0,195)	-0,029 (-0,338 a 0,195)	-	0,005 (-0,371 a 0,114)	0,005 (-0,371 a 0,114)
	b_e	-	-	0,00 (-0,001 a -0,001)	-	-	0,00 (-0,001 a 0,001)
	\hat{r}	0,069 (0,059 a 0,074)	0,069 (0,059 a 0,074)	0,069 (0,059 a 0,074)	0,263 (-2,621 a 2,27)	0,263 (-2,621 a 2,27)	0,263 (-2,621 a 2,27)
25 m	\hat{h}^2	24,115 (-70,925 a 50,925)	23,30 (-23,244 a 37,897)	20,609 (-53,041 a 60,488)	-0,161 (-1,188 a 0,442)	-0,161 (-0,889 a 0,531)	-0,171 (-2,505 a 0,568)
	r_e	-	-1,675 (-36,242 a 1,183)	-1,675 (-36,242 a 1,183)	-	0,028 (-0,270 a 0,336)	0,028 (-0,27 a 0,336)
	b_e	-	-	0,00 (-0,060 a 0,015)	-	-0,004 (-0,042 a 0,030)	-0,004 (-0,042 a 0,030)
	\hat{r}	0,065 (0,057 a 0,069)	0,065 (0,057 a 0,069)	0,065 (0,057 a 0,069)	0,090 (-2,643 a 0,911)	0,090 (-2,643 a 0,911)	0,090 (-2,643 a 0,911)
50 m	\hat{h}^2	1,924 (-12,533 a 271,102)	1,943 (-12,947 a 73,354)	2,124 (-43,447 a 15,443)	-0,213 (-1,146 a 0,443)	-0,213 (-0,619 a 0,647)	-0,201 (-0,659 a 0,318)
	r_e	-	-0,139 (-5,099 a 0,806)	-0,139 (-5,099 a 0,806)	-	0,018 (-0,499 a 0,176)	0,018 (-0,499 a 0,176)
	b_e	-	-	0,00 (-0,014 a 0,004)	-	-0,003 (-0,015 a 0,004)	-0,003 (-0,015 a 0,004)

Fonte: Silva (2014).

Tabela 4b- Estimativa do coeficiente médio de herdabilidade no sentido restrito (\hat{h}^2) para três classes de distâncias (sem critério, 25 e 50 m), três modelos e quatro diferentes métodos de estimação do coeficiente de parentesco para o caráter diâmetro a altura do peito (DAP) em indivíduos juvenis da população CENI de *Araucaria angustifolia*. IC a 95% é o intervalo de confiança a 95% de probabilidade. \hat{r} é a estimativa de parentesco entre dois pares de indivíduo; b_e é o declínio linear da correlação ambiental entre dois indivíduos e r_e é a média da correlação ambiental entre dois indivíduos.

Classes de distâncias	Modelos	QUELLER E GOODNIGHT, 1989			WANG, 2002		
		h^2 (IC a 95%)	h^2, r_e (IC a 95%)	h^2, r_e, b_e (IC a 95%)	h^2 (IC a 95%)	h^2, r_e (IC a 95%)	h^2, r_e, b_e (IC a 95%)
sem critério	\hat{r}	0,537 (0,422 a 0,916)	0,537 (0,422 a 0,916)	0,537 (0,422 a 0,916)	-2,181 (-8,941 a 5,057)	-2,181 (-8,941 a 5,057)	-2,181 (-8,941 a 5,057)
	\hat{h}^2	0,022 (-1,133 a 0,554)	0,022 (-0,097 a 0,197)	0,022 (-0,337 a 0,261)	0,041 (-0,034 a 0,072)	-0,086 (-0,144 a 0,023)	-0,086 (-0,673 a 0,401)
	r_e	-	-0,023 (-0,313 a 0,030)	-0,023 (-0,313 a 0,030)	-	0,003 (-0,09 a 0,097)	0,003 (-0,090 a 0,097)
	b_e	-	-	0,00 (-0,001 a 0,000)	-	-	0,003 (-0,004 a 0,005)
	\hat{r}	0,561 (-0,266 a 1,014)	0,561 (-0,266 a 1,014)	0,561 (-0,266 a 1,014)	-16,29 (-92,335 a 7,902)	-16,29 (-92,335 a 7,902)	-16,29 (-92,335 a 7,902)
25 m	\hat{h}^2	0,044 (-0,619 a 0,385)	0,044 (-0,454 a 1,623)	0,017 (-0,976 a 0,718)	0,126 (-0,236 a 0,223)	0,126 (-1,526 a 0,084)	0,126 (-0,167 a 0,089)
	r_e	-	-0,042 (-1,348 a 0,141)	-0,042 (-1,348 a 0,141)	-	-0,005 (-1,000 a 1,105)	-0,005 (-1,000 a 1,105)
	b_e	-	-	-0,010 (-0,027 a 0,000)	-	-	-0,006 (-0,037 a 0,006)
	\hat{r}	0,527 (-0,332 a 0,848)	0,527 (-0,332 a 0,848)	0,527 (-0,332 a 0,848)	-16,348 (-73,498 a 7,591)	-16,348 (-73,498 a 7,591)	-16,348 (-73,498 a 7,591)
50 m	\hat{h}^2	-0,061 (-0,737 a 0,182)	-0,061 (-0,458 a 0,547)	-0,060 (-0,522 a 0,517)	-0,198 (-0,202 a 0,091)	-0,198 (-0,177 a 0,146)	-0,198 (-0,674 a 0,065)
	r_e	-	0,019 (-0,536 a 0,185)	0,019 (-0,536 a 0,185)	-	0,008 (-0,224 a 0,351)	0,008 (-0,224 a 0,351)
	b_e	-	-	-0,001 (-0,005 a 0,002)	-	-	0,008 (-0,012 a 0,002)

Fonte: Silva (2014).

Tabela 5a- Estimativa do coeficiente médio de herdabilidade no sentido restrito (\hat{h}^2) para três classes de distâncias (sem critério, 10 e 20 m), três modelos e quatro diferentes métodos de estimação do coeficiente de parentesco para o caráter diâmetro a altura do peito (DAP) em indivíduos juvenis da população RGFC de *Araucaria angustifolia*. IC a 95% é o intervalo de confiança a 95% de probabilidade. \hat{r} é a estimativa de parentesco entre dois pares de indivíduo; b_e é o declínio linear da correlação ambiental entre dois indivíduos e r_e é a média da correlação ambiental entre dois indivíduos.

Classes de distâncias	Modelos	RITLAND 1996			LYNCH E RITLAND, 1999		
		h^2 (IC a 95%)	h^2, r_e (IC a 95%)	h^2, r_e, b_e (IC a 95%)	h^2 (IC a 95%)	h^2, r_e (IC a 95%)	h^2, r_e, b_e (IC a 95%)
sem critério	\hat{r}	0,014 (0,010 a 0,017)	0,014 (0,010 a 0,017)	0,014 (0,010 a 0,017)	0,216 (-0,453 a 1,154)	0,216 (-0,453 a 1,154)	0,216 (-0,453 a 1,154)
	\hat{h}^2	-0,005 (-1,242 a 2,188)	-0,005 (-1,242 a 2,188)	-0,005 (-1,184 a 2,154)	0,086 (-0,485 a 0,623)	0,086 (-0,485 a 0,623)	0,084 (-0,717 a 0,566)
	r_e	-	0,000 (-0,064 a 0,025)	0,000 (-0,064 a 0,025)	-	-0,032 (-0,489 a 0,230)	-0,032 (-0,489 a 0,230)
	b_e	-	-	-0,010 (-1,200 a 0,020)	-	-	0,00 (-0,001 a 0,001)
	\hat{r}	0,020 (0,008 a 0,030)	0,020 (0,009 a 0,03)	0,020 (0,009 a 0,030)	0,638 (-2,323 a 2,568)	0,638 (-2,348 a 2,058)	0,638 (-2,348 a 2,058)
10 m	\hat{h}^2	0,000 (-104,403 a 342,317)	-4,821 (-28,957 a 47,991)	-6,091 (-46,394 a 50,799)	-0,823 (-6,498 a 9,32)	-0,823 (-5,052 a 4,007)	-0,106 (-11,511 a 2,533)
	r_e	-	0,353 (-5,343 a 1,911)	0,353 (-5,343 a 1,911)	-	-0,269 (-0,341 a 0,630)	-0,269 (-0,341 a 0,630)
	b_e	-	-	-0,020 (-0,809 a 0,175)	-	-	0,071 (-0,433 a 0,533)
	\hat{r}	0,018 (0,012 a 0,024)	0,018 (0,013 a 0,026)	0,018 (0,013 a 0,026)	0,011 (-1,137 a 1,385)	0,011 (-1,313 a 1,486)	0,011 (-1,313 a 1,486)
20 m	\hat{h}^2	-3,415 (-56,808 a 121,995)	-3,422 (-64,19 a 32,518)	-2,680 (-40,067 a 64,548)	0,609 (-2,938 a 2,84)	0,609 (-15,761 a 1,621)	0,688 (-14,198 a 1,396)
	r_e	-	0,196 (-4,351 a 1,156)	0,196 (-4,351 a 1,156)	-	-0,106 (-2,551 a 1,848)	-0,106 (-2,551 a 1,848)
	b_e	-	-	-0,004 (-0,048 a 0,148)	-	-	0,016 (-0,114 a 0,111)

Fonte: Silva (2014).

Tabela 5b- Estimativa do coeficiente médio de herdabilidade no sentido restrito (\hat{h}^2) para três classes de distâncias (sem critério, 10 e 20 m), três modelos e quatro diferentes métodos de estimação do coeficiente de parentesco para o caractere diâmetro a altura do peito (DAP) em indivíduos juvenis da população RGFC de *Araucaria angustifolia*. IC a 95% é o intervalo de confiança a 95% de probabilidade. \hat{r} é a estimativa de parentesco entre dois pares de indivíduos; b_e é o declínio linear da correlação ambiental entre dois indivíduos e r_e é a média da correlação ambiental entre dois indivíduos.

Classes de distâncias	Modelos	QUELLER E GOODNIGHT, 1989			WANG, 2002		
		h^2 (IC a 95%)	h^2, r_e (IC a 95%)	h^2, r_e, b_e (IC a 95%)	h^2 (IC a 95%)	h^2, r_e (IC a 95%)	h^2, r_e, b_e (IC a 95%)
sem critério	\hat{r}	0,577 (0,497 a 0,611)	0,577 (0,497 a 0,611)	0,577 (0,497 a 0,611)	0,884 (-4,506 a 8,190)	0,884 (0,015 a 0,989)	0,884 (-23,80 a 5,443)
	\hat{h}^2	-0,032 (-1,010 a 0,268)	-0,032 (-1,010 a 0,268)	-0,029 (-0,301 a 0,428)	-0,003 (-0,083 a 0,055)	-0,003 (-0,083 a 0,055)	-0,003 (-0,152 a 0,072)
	r_e	-	0,021 (-0,510 a 0,134)	0,021 (-0,510 a 0,134)	-	0,005 (-0,043 a 0,060)	0,005 (-0,043 a 0,060)
	b_e	-	-	0,00 (0,00 a 0,00)	-	-	0,00 (-0,001 a 0,001)
10 m	\hat{r}	0,546 (0,365 a 0,700)	0,638 (-2,621 a 1,562)	0,546 (0,446 a 0,642)	0,834 (-7,482 a 8,189)	0,834 (-24,086 a 8,414)	0,834 (-30,337 a 6,010)
	\hat{h}^2	0,032 (-1,816 a 1,158)	-0,824 (-7,762 a 4,445)	0,023 (-2,848 a 0,469)	-0,047 (-4,599 a 0,732)	-0,047 (-1,968 a 0,503)	-0,048 (-1,910 a 2,115)
	r_e	-	0,082 (-0,272 a 1,365)	0,082 (-0,272 a 1,365)	-	0,142 (-0,794 a 2,012)	0,142 (-0,794 a 2,012)
	b_e	-	-	0,003 (-0,058 a 0,073)	-	-	0,001 (-0,115 a 0,082)
20 m	\hat{r}	0,532 (0,269 a 0,613)	0,532 (0,397 a 0,635)	0,532 (0,397 a 0,635)	0,847 (-7,339 a 8,282)	0,847 (-84,433 a 8,563)	0,847 (-84,433 a 3,499)
	\hat{h}^2	0,017 (-1,011 a 2,192)	0,021 (-3,596 a 0,493)	0,025 (-2,634 a 1,254)	-0,010 (-0,779 a 0,309)	-0,010 (-1,458 a 0,180)	-0,009 (-1,942 a 1,158)
	r_e	-	0,109 (-0,778 a 0,842)	0,109 (-0,778 a 0,842)	-	0,131 (-0,161 a 1,372)	0,131 (-0,161 a 1,372)
	b_e	-	-	-0,002 (-0,026 a 0,014)	-	-	-0,002 (-0,442 a 0,013)

Fonte: Silva (2014).

Tabela 6a- Estimativa do coeficiente médio de herdabilidade no sentido restrito (\hat{h}^2) para três classes de distâncias (sem critério, 10 e 20 m), três modelos e quatro diferentes métodos de estimação do coeficiente de parentesco para o caráter altura em indivíduos juvenis da população RGFC de *Araucaria angustifolia*. IC a 95% é o intervalo de confiança a 95% de probabilidade. \hat{r} é a estimativa de parentesco entre dois pares de indivíduo; b_e é o declínio linear da correlação ambiental entre dois indivíduos e r_e é a média da correlação ambiental entre dois indivíduos.

Classes de distâncias	Modelos	RITLAND 1996			LYNCH E RITLAND, 1999		
		h^2 (IC a 95%)	h^2, r_e (IC a 95%)	h^2, r_e, b_e (IC a 95%)	h^2 (IC a 95%)	h^2, r_e (IC a 95%)	h^2, r_e, b_e (IC a 95%)
sem critério	\hat{r}	0,014 (0,010 a 0,017)	0,014 (0,010 a 0,017)	0,014 (0,010 a 0,017)	0,216 (-0,453 a 1,154)	0,216 (-0,453 a 1,154)	0,216 (-0,453 a 1,154)
	\hat{h}^2	-0,005 (-0,967 a 3,803)	0,834 (-0,967 a 3,803)	-0,005 (-0,831 a 3,781)	-0,003 (-0,520 a 0,440)	-0,003 (-0,520 a 0,440)	0,00 (-1,571 a 0,659)
	r_e	-	-0,021 (-0,08 a -0,001)	-0,021 (-0,08 a -0,001)	-	-0,004 (-0,197 a 0,092)	-0,004 (-0,197 a 0,092)
	b_e	-	-	0,008 (0,00 a 0,00)	-	-	0,00 (-0,008 a 0)
	\hat{r}	0,020 (0,008 a 0,030)	0,020 (0,009 a 0,03)	0,020 (0,009 a 0,030)	0,638 (-2,323 a 2,568)	0,638 (-2,348 a 2,058)	0,638 (-2,348 a 2,058)
10 m	\hat{h}^2	0,000 (-1,618 a 3,674)	-31,332 (-72,524 a 96,429)	-10,722 (-53,865 a 303,245)	-0,767 (-3,879 a 3,067)	-0,767 (-2,480 a 2,910)	-0,120 (-2,314 a 0,751)
	r_e	-	0,966 (-2,145 a 1,204)	0,966 (-2,145 a 1,204)	-	0,832 (-0,523 a 1,282)	0,832 (-0,523 a 1,282)
	b_e	-	-	-0,047 (-0,287 a 2,361)	-	-	0,064 (-0,367 a 0,294)
	\hat{r}	0,018 (0,012 a 0,024)	0,018 (0,013 a 0,026)	0,018 (0,013 a 0,026)	0,011 (-1,137 a 1,385)	0,011 (-1,313 a 1,486)	0,011 (-1,313 a 1,486)
20 m	\hat{h}^2	-11,841 (-96,036 a 49,256)	-11,852 (-17,532 a 12,945)	-8,372 (-46,794 a 120,867)	0,622 (-5,167 a 3,073)	0,622 (-2,230 a 2,488)	0,645 (-2,256 a 1,860)
	r_e	-	0,382 (-2,860 a 0,215)	0,382 (-2,860 a 0,215)	-	0,161 (-1,253 a 1,382)	0,161 (-1,253 a 1,382)
	b_e	-	-	-0,017 (-0,064 a 0,291)	-	-	0,005 (-0,188 a 0,101)

Fonte: Silva (2014).

Tabela 6b- Estimativa do coeficiente médio de herdabilidade no sentido restrito (\hat{h}^2) para três classes de distâncias (sem critério, 10 e 20 m), três modelos e quatro diferentes métodos de estimação do coeficiente de parentesco para o caráter altura em indivíduos juvenis da população RGFC de *Araucaria angustifolia*. IC a 95% é o intervalo de confiança a 95% de probabilidade. \hat{r} é a estimativa de parentesco entre dois pares de indivíduo; b_e é o declínio linear da correlação ambiental entre dois indivíduos e r_e é a média da correlação ambiental entre dois indivíduos.

Classes de distâncias	Modelos	QUELLER E GOODNIGHT, 1989			WANG, 2002		
		h^2 (IC a 95%)	h^2, r_e (IC a 95%)	h^2, r_e, b_e (IC a 95%)	h^2 (IC a 95%)	h^2, r_e (IC a 95%)	h^2, r_e, b_e (IC a 95%)
sem critério	\hat{r}	0,577 (0,497 a 0,611)	0,577 (0,497 a 0,611)	0,577 (0,497 a 0,611)	0,884 (-4,506 a 8,190)	0,884 (0,015 a 0,989)	0,884 (-23,80 a 5,443)
	\hat{h}^2	0,018 (-1,922 a 0,895)	0,018 (-1,922 a 0,895)	0,022 (-0,860 a 1,217)	0,008 (-0,067 a 0,056)	0,008 (-0,067 a 0,056)	0,008 (-0,076 a 0,097)
	r_e	-	-0,015 (-0,712 a 0,485)	-0,015 (-0,712 a 0,485)	-	-0,012 (-0,061 a 0,035)	-0,012 (-0,061 a 0,035)
	b_e	-	-	0,00 (0,00 a 0,00)	-	-	0,00 (0,00 a 0,00)
	\hat{r}	0,546 (0,365 a 0,700)	0,638 (-2,621 a 1,562)	0,546 (0,446 a 0,642)	0,834 (-7,482 a 8,189)	0,834 (-24,086 a 8,414)	0,834 (-30,337 a 6,010)
10 m	\hat{h}^2	-0,025 (-1,264 a 0,904)	-0,770 (-8,587 a 2,158)	-0,051 (-4,783 a 0,605)	0,048 (-2,116 a 0,464)	0,048 (-0,570 a 1,061)	0,051 (-3,170 a 1,343)
	r_e	-	0,834 (-0,485 a 3,040)	0,834 (-0,485 a 3,040)	-	0,302 (-0,080 a 0,949)	0,302 (-0,080 a 0,949)
	b_e	-	-	-0,007 (-0,047 a 0,054)	-	-	-0,006 (-0,081 a 0,041)
	\hat{r}	0,532 (0,269 a 0,613)	0,532 (0,397 a 0,635)	0,532 (0,397 a 0,635)	0,847 (-7,339 a 8,282)	0,847 (-84,433 a 8,563)	0,847 (-84,433 a 3,499)
20 m	\hat{h}^2	-0,387 (-6,436 a 3,549)	-0,380 (-2,630 a 6,482)	-0,350 (-21,889 a 1,129)	0,027 (-0,556 a 0,323)	0,027 (-2,242 a 0,151)	0,031 (-1,078 a 1,098)
	r_e	-	0,367 (-5,001 a 1,112)	0,367 (-5,001 a 1,112)	-	0,143 (-0,884 a 0,528)	0,143 (-0,884 a 0,528)
	b_e	-	-	-0,012 (-0,254 a 0,001)	-	-	-0,011 (-0,092 a 0,010)

Fonte: Silva (2014).

7.5 Estimativas de herdabilidade baseadas na reconstrução do pedigree

Devido aos resultados obtidos utilizando-se o programa Mark, foi proposta outra estratégia para medir o controle genético de caracteres de crescimento no campo, baseado no resultados de análises de parentesco (maternidade e paternidade) realizadas nestas duas populações de *A. angustifolia* (BITTENCOURT; SEBBENN, 2007; SANT'ANNA et al., 2013). Com base na análise de paternidade é possível reconstruir todo o pedigree dos indivíduos regenerantes e juvenis e determinar os diferentes níveis de parentesco entre eles (meios-irmãos, irmãos completos, não parentes, etc). Assim, herdabilidades podem ser estimadas apenas utilizando-se os pares de indivíduos que realmente são parentes. Ainda, neste caso, dois métodos podem ser utilizados, um baseado na estimativa do parentesco entre pares de indivíduos parentes e outro baseado no parentesco esperado entre pares de indivíduos, dado os resultados das análises de maternidade e paternidade.

A coancestria média observada entre pares de indivíduos (variou de 0,021 a 0,197) foi sempre menor do que a estimada (variou de 0,136 a 0,306) (Tabelas 7 e 8). Isso decorre do fato de que alguns valores estimados foram negativos ou abaixo do esperado pelo parentesco determinado pela análise de maternidade e paternidade.

Na população CENI, as estimativas de herdabilidade para os regenerantes, em geral se encontram dentro da distribuição esperada para este parâmetro, ou seja, entre 0 e 1, com algumas exceções, como por exemplo a do caráter altura para estimativas utilizando a coancestria esperada pela reconstrução do parentesco (Tabela 7). Estes valores maiores do que a unidade podem ser atribuídos à baixa variação no parentesco, que é o denominador da expressão utilizada e baseada em covariância entre o parentesco e o caráter. Também se observa a tendência do caráter altura apresentar maior herdabilidade do que o DAP, sugerindo que este tem maior controle genético. O caráter DAP apresentou a tendência de reduzir com a distância espacial entre os pares dos parentes. Já a altura, não apresenta esta tendência. Comparando resultados obtidos com a coancestria estimada e esperada, as baseadas na

coancestria esperada apresentam maiores valores, provavelmente devido a menor variação no parentesco entre pares de indivíduos.

Os juvenis da população CENI, apresentaram em geral menores valores de herdabilidade do que os regenerantes, indicando um menor controle genético neste estágio de desenvolvimento. Para o caráter altura os valores estimados foram em geral negativos com exceção da distância de 25 m, onde a herdabilidade foi baixa (0,114). Já o DAP foi maior nas distâncias de 25 e 50 m, indicando um substancial controle genético ainda nesta fase de desenvolvimento das plantas. Em suma, os resultados indicam que regenerantes têm maior variação genética e o controle genético dos caracteres é maior do que nos juvenis, logo têm maior potencial para responder as variações ambientais e seleção natural.

Na população RGFC, as estimativas de herdabilidade foram estimadas para as distâncias de 25, 50 e 100 m, porque o número de pares de indivíduos na distância até 10 m eram muito baixo (<5). Nesta população, algumas estimativas de herdabilidade se encontram fora da distribuição esperada para o parâmetro (entre 0 e 1) (Tabela 8). Para a altura de plantas apenas os valores na classe de distância de 100 m foram coerentes, sendo a herdabilidade estimada pelo parentesco esperado maior do que a obtida pelo parentesco estimado. Nesta população, também se observa que o caráter DAP apresenta a tendência a maiores valores que a altura. O DAP não apresenta um padrão de aumentar ou diminuir com as distâncias entre 50 e 100 m. Comparando os juvenis de ambas as populações, observa-se em geral, menor herdabilidades na RGFC.

Comparando os resultados obtidos pelo programa Mark e os obtidos com base na reconstrução do pedigree, pode-se concluir que os últimos foram mais coerentes, com valores menos fora do padrão de variação de zero a 1. Estas análises claramente mostram a dificuldade de se estimar herdabilidade em populações naturais, mesmo com o método proposto, com base em análise de parentesco.

Tabela 7- Estimativa de herdabilidade com base na reconstrução de parentesco para as classes de distâncias (25, 50 e 100 m) para o caráter altura (ALT) e diâmetro a altura do peito (DAP) em indivíduos regenerantes e juvenis da população CENI de *Araucaria angustifolia*.

Parâmetros	Regenerantes			Juvenis		
	25 m	50 m	100 m	25 m	50 m	100 m
Coancestria estimada: Θ_{estim}	0,096	0,055	0,021	0,197	0,164	0,130
ALT - h^2	0,624	0,550	0,650	0,114	-0,231	-0,225
DAP - h^2	0,482	0,429	0,240	0,206	0,934	-0,506
Coancestria esperada: Θ_{esp}	0,143	0,136	0,268	0,241	0,193	0,185
ALT - h^2	1,650	2,130	1,793	-0,085	-0,724	-0,651
DAP - h^2	0,672	0,828	0,492	0,352	1,881	-0,662

Fonte: Silva (2014).

Tabela 8- Estimativa de herdabilidade com base na reconstrução de parentesco para as classes de distâncias (25, 50 e 100 m) para o caráter altura (ALT) e diâmetro a altura do peito (DAP) em indivíduos juvenis da população RGFC de *Araucaria angustifolia*.

Parâmetros	25 m	50 m	100 m
Coancestria estimada: Θ_{estim}	0,024	0,036	0,043
ALT - h^2	-0,265	-0,133	0,064
DAP - h_2^2	0,024	0,662	0,194
Coancestria esperada: Θ_{esp}	0,288	0,304	0,306
ALT - h^2	-0,614	-0,641	0,582
DAP - h_2^2	-0,200	2,120	0,994

Fonte: Silva (2014).

8 CONCLUSÕES

Não foram encontradas diferenças significativas entre os valores de herdabilidades calculados com estimativas de parentesco entre pares de indivíduos pelos métodos de estimação de parentesco de (RITLAND, 1996^a; LYNCH; RITLAND, 1999; QUELLER; GOODNIGHT, 1989; WANG, 2002).

Os métodos de estimação de parentesco e os modelos de estimação de herdabilidade em populações naturais não foram adequados para o conjunto de dados utilizados, devido a grandes diferenças nos fenótipos das plantas, devido a sobreposição de gerações.

Os valores de herdabilidade estimados com base na reconstrução do pedigree foram coerentes, com valores variando dentro da extensão esperada do parâmetro, ou seja, entre 0 a 1.

Os indivíduos regenerantes do fragmento CENI possuem uma maior variação genética e controle genético nos caracteres do que os juvenis da população RGFC, logo têm maior potencial para responder a seleção natural.

O caráter que apresentou maior herdabilidade foi a altura dos regenerantes do fragmento CENI e na população RGFC foi o DAP.

REFERÊNCIAS

ACORSI, D. M.; BEZERRA, J. R. M. V.; BARÃO, M. Z.; RIGO, M. Viabilidade do processamento de biscoitos com farinha de pinhão. **Ambiência - Revista do Setor de Ciências Agrárias e Ambientais**, Guarapuava, v. 5, n. 2, p. 207-212, 2009. ISSN: 1808-0251.

ANDREW, R. L.; PEAKALL, I. R.; WALLIS, J. T.; WOOD, E. J.; KNIGHT; FOLEY, W. J. Marker-based quantitative genetics in the wilds?: the heritability and genetic correlation of chemical defenses in *Eucalypts*. **Genetics**, Austin, v. 171, n. 4 p. 1989-1998, 2005.

BITTENCOURT, J. V. M. Proposta para conservação genética da *Araucaria angustifolia*. **Pesquisa Florestal Brasileira**, Colombo, n. 55, p. 87 - 93, 2007.

BITTENCOURT, J. V. M.; SEBBENN, A. M. Patterns of pollen and seed dispersal in a small, patterns of pollen and seed dispersal in a small, *Araucaria angustifolia* in southern Brazil. **Heredity**, Londres, v. 99, p. 580-591, 2007.

BORÉM, A.; MIRANDA, G. V. **Melhoramento de plantas**. 5. ed. Viçosa- MG: Editora UFV, 2009. 529 p.

CARVALHO, M. M. X.; NODARI, E. S. As origens da indústria madeireira e do desmatamento da floresta de araucária no Médio Vale do Iguaçu (1884-1920). **Revista Cadernos de CEOM – Bens culturais e Ambientais**, Chapecó, v. 21, n. 29, p. 63-81, 2008.

CARVALHO, P. E. R. **Pinheiro-do-paraná**. Colombo: Embrapa Florestas, 2002. 17 p. (Comunicado Técnico, 60). ISSN 1517-5278.

DOW, B. D.; ASHLEY, M. V. High levels of gene flow in bur oak revealed by paternity analysis using microsatellites. **Journal of Heredity**, Washington, v. 89, n. 1, p. 62-70, 1998.

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

FORLIN, D.; BEZERRA, J. R. M. V.; RIGO, M.; BASTOS, R. G.; KOPF, C. Viabilidade do processamento de pães com farinha de pinhão e iogurte. **Ambiência - Revista do Setor de Ciências Agrárias e Ambientais**, Guarapuava, v. 5, n. 1, p. 93-100, 2009. ISSN: 1808-0251.

FREITAS, M. L. M.; AUKAR, A. P. A.; SEBBENN, A. M.; MORAES, M. L. T.; LEMOS, E. G. M. Variação genética em progênies de *Myracrodruon urundeuva* F.F. & M.F. alemão em três sistemas de cultivo. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 30, n. 3, p. 319-329. 2006.

HARDY, O.; VEKEMANS, X. SPAGeDI: a versatile computer program to analyze spatial genetic structure at the individual or population levels. **Molecular Ecology Notes**, Oxford, v. 2, n. 4, p. 618-620, 2002.

HELM, C. V.; FACCIN, M.; SANTOS, M. C. A. Elaboração de massa alimentícia enriquecida com farinha de pinhão (*Araucaria angustifolia*). **RUBS**, Curitiba, v. 1, n. 4, p. 29-30, 2005. suplemento 1

KAGEYAMA, P. Y.; JACOB, W. S. Variação genética entre e dentro de populações de *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze.. Piracicaba: IPEF, 1980. 7p. (Circular Técnica 115). ISSN: 0100.3453. Trabalho apresentado no I Encontro da IUFRO sobre a Problemática da Araucária – Curitiba – PR. – Brasil

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

KAGEYAMA P. Y.; GANDARA, F. B.; SOUZA, L. M. I. Consequências genéticas da fragmentação sobre populações de espécies arbóreas. **SÉRIE TÉCNICA IPEF**, Piracicaba, v. 12, n. 32, p. 65-70, 1998.

KALINOWSKI, S. T; TAPER, M. L.; MARSHALL, T. C. Revising how the computer program CERVUS accommodates genotyping error increases success in paternity assignment. **Molecular Ecology**, Oxford, v. 16, n. 5, p. 1099-1106, 2007.

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

KLEIN, R. M. Aspectos dinâmicos do pinheiro brasileiro. **Sellowia**, Itajaí, v. 12, n. 12, p. 17-44, 1960.

LOISELLE, B. A.; SORK, V. L.; NASON, J.; GRAHAM, C. Spatial genetic structure of a tropical understory shrub, *Psychotria officinalis* (Rubiaceae). **American Journal Botany**, v. 82, n. 11, p. 1420-1425, 1995.

LORENZI, H. **Árvores brasileiras**: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. 3. ed. Nova Odessa: Instituto Plantarum, 2000. v. 1, 352 p.

LYNCH, M. Estimation of relatedness by DNA fingerprinting. **Molecular Biology and Evolution**, Chicago, v. 5, n. 5, p. 584–599, 1988.

LYNCH, M.; RITLAND, K. Estimation of pairwise relatedness with molecular markers. **Genetics**, Austin, v. 152, n. 4, p. 1753–1766, 1999.

MANTOVANI, A.; MORELLATO, L. P. C.; REIS, M. S. Fenologia reprodutiva e produção de sementes em *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 27, n. 4, p.787-796, 2004.

MARSHALL, T. C.; SLATE, J.; KRUK, L. E. B.; PEMBERTON, J. M. Statistical confidence for likelihood-based paternity inference in natural populations. **Molecular Ecology**, Oxford, v. 7, n. 5, p. 639-655, 1998.

MAZZA, M. C. M.; BITTENCOURT, J. V. M. Extração de DNA de tecido de *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae). **Boletim Pesquisa Florestal**, Colombo, n. 41, p. 12–17, 2000.

MEAGHER, T. R.; THOMPSON, E. Analysis of parentage for naturally established seedlings of *Chamaelirium luteum* (Liliaceae). **Ecology**, Washington, v. 68, n. 4, p. 803–812, 1987.

MEDEIROS, J. D.; SAVI, M.; BRITO, B. F. A. Seleção de áreas para criação de Unidades de Conservação na Floresta Ombrófila Mista. **Biotemas**, Florianópolis, v. 2, n. 18, p. 33-50, 2005.

MOUSSEAU, T. A.; RITLAND, K.; HEARTH, D. A novel method for estimating heritability using molecular markers. **Heredity**, Londres, v. 80, p. 218-224, 1998.

OLVEIRA, K. P.; SANTOS, M. S.; SCHEMIN, M. H. C. Caracterização físico-químico da semente e resíduo da *Araucaria angustifolia*. Ponta Grossa: [s.n.], 2008. (Série em Ciência e Tecnologia de Alimentos: agroindústria, energia e meio ambiente). ISBN: 978-85-7014-041-8.

PIRES, C. L. S.; BARBIN, D.; GURFINKEL, J.; MARCONDES, M. A. P. Teste de progênies de *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze em Campos do Jordão. In: CONGRESSO FLORESTAL BRASILEIRO, 4., 1983, Belo Horizonte. **Anais...** Belo Horizonte: [s.n.], 1983. p. 437-439.

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

PUCHALSKI, A. **Variações edafo-climáticas e ocorrência natural da *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Kuntze no estado de Santa Catarina**. 2004. 75 f. Dissertação

(Mestrado em Recursos Genéticos Vegetais)- Centro de Ciências agrárias, Universidade Federal de Santa Catarina, 2004.

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

RAPOSO, A. **Estrutura genética e fluxo gênico de populações naturais de andiroba (*Carap guianensis* Aubl., Meliaceae) visando o manejo e a conservação da espécie.** 2007. 150 f. Tese (Doutorado em Agronomia) - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz-ESALQ, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2007.

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

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

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

RITLAND, K. **Mark – genetic marker analysis program.** Columbia: University of British, 2006. Disponível em: <<http://genetics.forestry.ubc.ca/ritland/programs.html>>. Acessado em: 27 maio 2012.

RITLAND, K.; RITLAND, C. Inference about quantitative inheritance based on natural population structure in the yellow monkeyflower, *Mimulus guttatus*. **Evolution**, Lancaster, v. 50, n. 3, p. 1074-1082, 1996.

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

ROCHA, R. B.; ROCHA, M. G. B.; SANTANA, R. C.; VIEIRA, A. H. Estimação de parâmetros genéticos e seleção de procedências e famílias *Dipteryx alata* Vogel (Baru) utilizando metodologia de REML/BLUP E E(QM). **Cerne**, Lavras, v. 15, n. 3, p. 331-338, 2009.

SALGUEIRO, F.; CARON, H.; SOUSA, M. I. F.; KREMER, A.; MARGIS, R. Characterization of nuclear microsatellite loci in South American Araucariaceae species. **Molecular Ecology - Notes**, Oxford, v. 5, n. 2, p. 256–258, 2005.

SANT'ANNA, C. S.; SEBBENN, A. M.; KLABUNDE, G. H. F.; BITTENCOURT, R.; NODARI, R. O.; MANTOVANI, A.; REIS, M. S. Realized pollen and seed dispersal within a continuous population of the dioecious coniferous Brazilian pine [*Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze]. **Conservation Genetics**, Netherlands v. 14, n. 3, p. 601–613, 2013.

SCHMIDT, A. B.; CIAMPI, A. Y.; GUERRA, M. P.; NODARI, R. O. Desenvolvimento e caracterização de marcadores microssatélites (SSRs) para *Araucaria angustifolia* (Bert.), O. Kuntze. **Molecular Ecology Notes**, Oxford, n. 7, p. 340–342, 2007.

SCOTT, L. J.; SHEPHER, R.; HENRY, R. J. Utility and evolution of microsatellites in the Araucariaceae. **Plant Systematics and Evolution**, Vienna, v. 236, p. 115–123, 2003.

SEBBENN, A. M.; PONTINHA, A. A. S.; GIANNOTTI, E.; KAGEYAMA, P. Y. Variação genética entre e dentro de procedências de *Araucaria angustifolia* no sul do Estado de São Paulo. **Revista Instituto Florestal**, São Paulo, v. 15, n. 2, p. 109-124, 2003.

STEFENON, V. M.; NODARI, R. O.; GUERRA, M. P. Genética e conservação de *Araucaria angustifolia*: III. Protocolo de extração de DNA e capacidade informativa de marcadores RAPD para análise da diversidade genética em populações naturais. **Biotemas**, Florianópolis, n. 17, p. 47–63, 2004.

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

WENDLING, I.; DELGADO, M. E. Produção de mudas de araucária em tubetes. Colombo: Embrapa Florestas, 2008. 8 p. (Comunicado Técnico, 201). ISSN 1517-5030.