

Herdabilidade em caracteres de crescimento em populações fragmentadas de *Copaifera langsdorffii* Desf. (Fabaceae)Heritability of Growth traits in fragmented popularions of *Copaifera langsdorffii* Desf. (Fabaceae)Thaiza Yuriko Kuboyama Kubota¹, Erica Cristina Bueno da Silva¹, Mario Luiz Teixeira de Moraes², Roberto Tarazi³ e Alexandre Magno Sebbenn⁴**Resumo**

O objetivo desse estudo foi investigar o controle genético de caracteres de crescimento nas fases iniciais de desenvolvimento de populações fragmentadas de *Copaifera langsdorffii* Desf., utilizando marcadores microssatélites. Para tanto, foram utilizadas duas populações de *C. langsdorffii*, uma localizada no parque municipal em São José do Rio Preto (SJRP) e uma na Estação Ecológica de Assis (EEA), ambas no Estado de São Paulo, Brasil. O modelo para estimar o coeficiente de herdabilidade consiste no método de regressão de uma medida de similaridade fenotípica e uma estimativa de parentesco entre pares de indivíduos. Os coeficientes de parentesco e herdabilidade foram estimados para três classes de distância (10, 20 e 30 m) dentro das populações. As estimativas de herdabilidade foram baixas (máximo de 0,15) para todos os caracteres, variando entre valores positivos para os indivíduos regenerantes da população SJRP e entre negativos a positivos para os juvenis da população EEA. Em termos evolutivos, estes resultados indicam poucas chances de alterar a média populacional dos caracteres estudados pela seleção natural, sendo os efeitos ambientais aleatórios mais fortes para alterar esta média. Os resultados também sugerem que a herdabilidade para altura reduz do estagio de regenerantes para juvenis, ou seja, a seleção natural em populações naturais é mais forte em fases iniciais de desenvolvimento das plantas.

Palavras-chave: copaíba; parentesco; população natural; potencial evolutivo; variação genética.

Abstract

The aim of this study is to investigate the genetic control of growth traits in the initial phases of development in fragmented populations of *Copaifera langsdorffii* Desf., using microsatellite markers. For the effect two populations of *C. langsdorffii* were used: a municipal park located in São José do Rio Preto (SJRP) and at Assis Ecological Station (AES), both in the state of São Paulo, Brazil. The model to estimate the heritability coefficient is the method of regression of a measure of phenotypic similarity and an estimate of kinship between paired individuals. The coefficients of relatedness and heritability were estimated for three classes of distance (10, 20 and 30 m) within populations. Estimates of heritability were low (maximum 0.15) for all traits, ranging from positive values for regenerating individuals of the population SJRP and from negative to positive for the juvenile population AES. In evolutionary terms, these results indicate little chance of changing the population mean of the characters studied by natural selection; with strong random environmental effects changing this average. The results also suggest that the heritability for height to decrease between regenerating to juvenile stage and the natural selection in natural populations is stronger in the early stages of plant development.

Keywords: copaíba; evolutionary potential; genetic variation; natural population; relatedness.

INTRODUÇÃO

O coeficiente de herdabilidade de um caráter qualitativo é um parâmetro que mede o quanto da variação fenotípica é de origem genética

(FALCONER; MACKAY, 1997). Esta pode ser explorada em programas de melhoramento genético pela seleção artificial (FALCONER; MACKAY, 1997), bem como pode ser pela alterada em populações naturais pela seleção natural

¹Pós-graduandas em Agronomia da Faculdade de Engenharia. UNESP – Universidade Estadual “Júlio de Mesquita Filho”. Caixa Postal: 31 - Ilha Solteira, 15385-000. E-mail: thaisayuriko@yahoo.com.br; erica_cbs@yahoo.com.br.

²Professor Titular, Departamento de Fitotecnia, Tecnologia de Alimentos e Sócio Economia. – Universidade Estadual “Júlio de Mesquita Filho”. Caixa Postal: 31 - Ilha Solteira, 15385-000. E-mail: teixeira@agr.feis.unesp.br.

³USP - Universidade de São Paulo – ESALQ – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”. Av. Pádua Dias, 11 - Caixa Postal 9 – 13.418-900- Piracicaba – SP. E-mail: robertotarazi@gmail.com.

⁴Pesquisador Científico e Doutor. IF - Instituto Florestal de São Paulo. Caixa Postal: 1322 - 01059-970. E-mail: alexandresebbenn@yahoo.com.br.

(RITLAND, 1996a). Em programas clássicos de melhoramento genético, a herdabilidade é estimada em testes de progênies, estabelecidos em condições experimentais controladas (plantas com origem materna ou materna e paterna conhecida, plantas com mesma idade e controle ambiental). Tal abordagem envolve a suposições de parentesco conhecido, como: *i*) irmãos de autofecundações; *ii*) meios-irmãos; *iii*) irmãos completos; *iv*) irmãos de autofecundação e de cruzamentos (KLEUNEN; RITLAND, 2005). Resultados obtidos em testes de progênies realizados com espécies arbóreas têm mostrado que caracteres controlados por um ou poucos locos apresentam herdabilidade alta, como por exemplo resistência a pragas e doenças (MIRANDA et al., 2012; SILVA et al., 2013), produção de resina em espécies de *Pinus* (ROMANELLI; SEBBENN, 2004), densidade e caracteres anatômicos da madeira (SANTOS et al., 2010; TUNG et al., 2010). Em contraste, caracteres quantitativos de crescimento de plantas, como altura, diâmetro a altura do peito (DAP) e volume das árvores apresentam em geral baixos valores de herdabilidade (SEBBENN et al., 1994, 1995; FREITAS et al., 2008; GUERRA et al., 2009; SATO et al., 2010; TAMBARUSSI et al., 2010; BATISTA et al., 2012; MORAES et al., 2012; SENNA et al., 2012; PIRES et al., 2013), visto que estes estão sob controle de muitos locos e consequentemente sobre maior efeito ambiental.

Em contraste, em populações naturais o parentesco entre os indivíduos não é conhecido, as plantas podem ter diferentes idade e o ambiente pode ser heterogêneo em termos de luminosidade e tipo de solo e a competição pode ser diferente entre plantas, dificultando a estimativa da herdabilidade de caracteres quantitativos. Entretanto, com os avanços das técnicas moleculares, novos métodos tem sido desenvolvidos para estimar a herdabilidade em populações naturais (MOUSSEAU et al., 1998). Por exemplo, Ritland (1996a) estimou a herdabilidade em populações naturais, utilizando regressão de caracteres quantitativos em plantas com fenótipos similares (DAP, altura, etc) sobre o parentesco estimado entre pares de indivíduos, calculado com base em dados de marcadores genéticos, como locos de isoenzimas e microssatélites. Este método exige a presença de variância de parentesco entre pares de plantas que ocorrem em um ambiente similar. O método tem sido utilizado em especial organismos de vida longa, como as árvores, que inseridas nas florestas não apresen-

tam as facilidades de condições experimentais controladas de testes de progênies (plantas de mesma idade, com similar espaçamento entre plantas e homogeneidade ambiental dentro dos blocos, resultando em maior controle ambiental). Devido a isso, estimativas de herdabilidade e parentesco em populações naturais baseados em marcadores microssatélites são atualmente escassos na literatura e muito mais estudos são necessários para entender a herança de caracteres quantitativos em tais condições, sem controle ambiental. Marcadores genéticos são ideais para estudos de herdabilidade de populações naturais, especialmente os microssatélites, que devido ao alto polimorfismo em termos de número de alelos, permitem estimar o grau de parentesco entre indivíduos com genealogia desconhecida. Alguns estudos sobre o tema podem ser encontrados em Queller e Goodnight (1989), Hedrick e Ritland (1990), Ritland (1996a, 1996b, 2000), Lynch e Ritland (1999), Klaper et al. (2001), Wang (2002), Ritland e Travis (2004), Andrew et al. (2005); Kleunen e Ritland (2005).

Copaifera langsdorffii Desf. (copaíba) pertencente à família Fabaceae e é uma espécie arbórea com ampla distribuição geográfica, que ocorre em países da América do Sul como Argentina, Bolívia, Paraguai e Brasil (LORENZI, 2002). A polinização é realizada principalmente por abelhas e seus principais dispersores de sementes são as aves (CARVALHO, 2003). É uma planta hermafrodita que produz sementes predominantemente por cruzamentos (SEBBENN et al., 2011; MANOEL et al., 2012a, 2012b; TARAZI et al., 2013a). A espécie pode ser encontrada em formato de arbusto até árvore de grande porte. É utilizada para a produção de madeira e óleo, além da arborização urbana e recuperação de áreas degradadas de preservação permanente (CARVALHO, 2003). Apesar de sua importância econômica e ecológica, suas populações estão sendo reduzidas e fragmentadas e em muitos casos, as árvores ocorrem isoladas em campos e pastagens.

O presente estudo de herdabilidade de caracteres de crescimento é o aprofundamento do conhecimento sobre o comportamento genético de populações naturais de *C. langsdorffii*. Em prévios estudos com a espécie foi investigado a herança, ligação e desequilíbrio de ligação de locos microssatélites, além da diversidade genética, estrutura genética espacial intrapopulacional, sistema de reprodução e a dispersão de pólen e sementes em duas populações fragmen-

tadas do Estado de São Paulo, a população São José do Rio Preto, SJRP (CARVALHO et al., 2010; SEBBENN et al., 2011; MANOEL et al., 2012a, 2012b) e a população Estação Ecológica de Assis, EEA (TARAZI et al., 2010, 2013a, 2013b). Nestes estudos foi observado que os locos microsátélites segregavam nas proporções esperadas 1:1 e ausência de desequilíbrio de ligação (TARAZI et al., 2010; SEBBENN et al., 2011), o que os torna adequados para a utilização em estudos de genética de populações. Os oito locos utilizados também apresentaram um alto polimorfismo em termos de número de alelos e heterozigiosidade em ambas as populações, o que os torna também adequados para a presente investigação do controle genético de caracteres quantitativos. Por exemplo, para o total dos oito locos foram detectados 132 alelos em 128 regenerantes da população SJRP (SEBBENN et al., 2011) e 132 em 149 juvenis amostrados na população EEA (TARAZI et al., 2013b), o que mostra o potencial desta bateria de locos utilizados para o estudo da herança de caracteres quantitativos nestas populações, visto a possibilidade de estimar o parentesco entre pares de regenerantes e juvenis em ambas as populações. Associado ao altos níveis de polimorfismo dos locos microsátélites, o indicador mais forte do potencial de estudar a herança de caracteres quantitativos nestas duas populações, pela estimativa de herdabilidade é a presença de significativa estrutura genética espacial intrapopulacional detectadas nos indivíduos regenerantes da população SJRP (SEBBENN et al., 2011) e nos juvenis EEA (TARAZI et al., 2013b). A presença de estrutura genética espacial intrapopulacional indica que existem indivíduos parentes agregados dentro destas populações, condição esta fundamental para estimar herdabilidade em caracteres quantitativos.

Dentro deste contexto, o objetivo deste estudo foi investigar o controle genético de caracteres de crescimento nas fases iniciais de desenvolvimento de indivíduos regenerantes e juvenis em populações naturais de *C. langsdorffii*, utili-

zando um modelo que permite o cálculo dos coeficientes de parentesco e herdabilidade em populações naturais.

MATERIAL E MÉTODOS

Locais de estudo e amostragem

O estudo foi realizado em duas populações naturais de *C. langsdorffii*, localizadas nos municípios de São José do Rio Preto (SJRP) e Assis (EEA), ambas localizadas no Estado de São Paulo, sudeste do Brasil. A SJRP refere-se a um parque (20°46'44,14" S e 49°2'17,70" W) que possui 4,8 ha. O clima é tropical, com inverno seco e verão úmido. A altitude é de 489 m e a precipitação média mensal varia de 16 a 241 mm. A temperatura média anual é de 25,3°C. A vegetação da região é caracterizada como Floresta Atlântica Estacional Semidecidual. A população de *C. langsdorffii* no fragmento florestal está geograficamente isolada, sob forte perturbação antrópica. Atualmente, o parque está cercado pela cidade e pastagens. Em prévio estudo da diversidade e estrutura genética espacial da população foi mapeados, medidos a altura e amostrados tecidos foliares de 128 indivíduos regenerantes, os quais tinham altura média de 21 cm, variando de 7 a 116 cm (Tabela 1).

A EEA, está localizada na Estação Ecológica de Assis (22°33'20" a 22°37'41" S e 50°24'4" a 50°21'27" W), no município de Assis. Abrange uma área de 1.760,64 ha. Sua altitude média é de 500 m. A temperatura varia de 18° C nos meses mais frios a 22° C nos meses mais quentes. A precipitação anual gira em torno de 1.480 mm e ocorrem geadas esporádicas (DURIGAN et al., 1998). Nesta área foi estabelecida uma parcela de 10,24 há, onde foram mapeados, medidos a altura e o DAP (diâmetro a altura do peito) e amostrados tecidos foliares de 149 juvenis de *C. langsdorffii*, com idade acima de 4 anos (TARAZI et al., 2013b). Os indivíduos apresentam altura média de 6,61 m, variando de 3 a 12 m e DAP médio de 7,41 cm, variando de 5 a 10 cm (Tabela 1).

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

Table 1. Sample size (n), average, amplitude and standard deviation of the characters height and DBH regenerating individuals (SJRP) and juveniles (EEA) in the population of *Copaifera langsdorffii*.

População	Caráter	n	Média	Amplitude	DP	Autores
SJRP-Regenerantes	Altura	128	21,0 cm	7,0-116,0 cm	16,1 cm	Sebbenn et al. (2011)
EEA-Juvenis	Altura	149	6,6 m	3,0-12,0 m	2,0 m	Tarazi et al. (2013a)
EEA-Juvenis	DAP	149	7,4 cm	5,0-10,0 cm	1,5 cm	Tarazi et al. (2013a)

DP e o desvio padrão.

Análises de microssatélites

A análise do DNA foi baseada em oito sequências simples repetidas (SSR) desenvolvidas para marcadores microssatélites (CIAMPI et al., 2000) da espécie arbórea *Copaifera langsdorffii* (CL01, CL02, CL06, CL20, CL27, CL32, CL34 e CL37). A extração de DNA foi realizada a partir de tecidos foliares utilizando o protocolo Doyle e Doyle (1990)

Estimativa dos coeficientes de parentesco e herdabilidade

A estimativa da herdabilidade pelo método de Ritland (1996a) e baseada na medida conjunta da similaridade fenotípica de um caráter quantitativo, a distância física entre indivíduos e o genótipo destes. Contudo, segundo Ritland (1996a) e importante que os valores dos caracteres sejam transformados para ter uma média igual à zero (0) e desvio padrão (DP) igual a um (1), a fim de aproximar este de uma distribuição normal. A transformação z permite a população apresentar estas características:

$$z_i = \frac{(Y_i - U)}{DP}$$

em que z_i é o valor do caráter transformado do indivíduo i ; Y_i é o valor não transformado do caráter no indivíduo i ; U e DP são a média e o desvio padrão do caráter não transformado na população, respectivamente. Após definisse a similaridade Z_i entre o caráter quantitativo em análise entre os pares de indivíduos i e j (RITLAND, 1996a):

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

em que, Y_i e Y_j são os valores fenotípicos do caráter nos indivíduos i e j , respectivamente; V e U são variância e a média do caráter em análise na população, respectivamente. O parâmetro Z_i e estimado para todos os pares de indivíduos. A média de Z_i entre todos os pares de indivíduos e igual a correlação fenotípica.

O coeficiente de parentesco entre pares de indivíduos (r) foi estimado de acordo com Ritland (1996b), definindo-se o genótipo dos indivíduos como $A_i A_j$ e $A_k A_l$ e utilizando variáveis indicadoras, δ_{ij} , sendo, $\delta_{ij} = 1$ se os alelos comparados entre os indivíduos i e j forem idênticos, ou $\delta_{ij} = 0$ se forem diferentes. Entre dois indivíduos diploide há quatro valores de δ_{ij} , visto existem quatro alelos, um para cada comparação, par a par de alelos entre os indivíduos (A_i e A_k , A_l e A_j , A_j e A_k , A_j e A_l). O estimador de parentesco foi estimado pela expressão,

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

em que n é o número de alelos no loco em análise; p_i e p_j são as frequências dos alelos A_i e A_j no loco em análise na população (estimada a partir da amostra da população). Uma estimativa multilocos é obtida pela soma das estimativas de r dos locos, ponderadas por $(n-1)$. Após os valores de Z_i são regredidas sobre a medida de parentesco (r) entre todos os pares de indivíduos, dentro de classes de distância pré-determinadas, aqui no caso 10, 20 e 30 m, utilizando um modelo de regressão linear padrão. O coeficiente de herdabilidade é obtido dividindo a covariância (C_z) entre os valores de Z_i e o coeficiente de parentesco (r) entre todos os pares de indivíduos pela variância de parentesco (V_r), estimada entre todos os pares de indivíduos de acordo com Ritland (1996b).

$$h^2 = \frac{C_z}{2V_r}$$

Os coeficientes de herdabilidade e parentesco foram estimados utilizando o programa MARK versão 3.1 (Ritland, 2006).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

O coeficiente de parentesco e de herdabilidade foi estimado para três classes de distância (10, 20 e 30 m) dentro das populações de *C. langsdorffii* (Tabela 2). Estas estimativas envolviam apenas pares de indivíduos regenerantes e juvenis que estavam distantes entre si dentro destas classes. Ressalta-se que estas classes foram definidas com base nas prévias dos resultados das análises da estrutura genética espacial intrapopulacional dos regenerantes da população SJRP (SEBBENN et al., 2011) e juvenis da população EEA (TARAZI et al., 2013b), que mostram significativa estruturação genética espacial em curtas distâncias, até 20 m na SJRP e até 40 m para os juvenis da população EEA.

As estimativas médias de parentesco entre pares de indivíduos dentro das classes foram baixas e inclusive negativas, variando de valores -0,005, referente à altura para uma distância de 30 m, população SJRP a 0,001 para caracteres de altura e DAP para uma distância de 10 m, população EEA (Tabela 2). As estimativas de herdabilidades foram também baixas (máximo de 0,15) para todos os caracteres, variando entre valores 0,11 a 0,15 (altura) para os indivíduos regenerantes da população SJRP e entre 0,03 (DAP) a

0,10 (altura) para os juvenis da população EEA. Embora o coeficiente de herdabilidade seja uma característica de uma população em um determinado ambiente (FALCONER; MACKAY, 1997), como os indivíduos regenerantes da população SJRP apresentaram maiores valores de herdabilidade para altura do que os indivíduos juvenis da população EEA, pode-se inferir um padrão de redução do controle genético dos caracteres com o desenvolvimento das plantas. Em outras palavras, a seleção natural eliminando genótipos menos adaptados, como por exemplo, indivíduos endogâmicos (devido a depressão por endogamia) em populações naturais é mais forte em fases iniciais de desenvolvimento das plantas. Este padrão de redução da herdabilidade com o desenvolvimento das plantas já foi também observado em outros estudos de herdabilidade em árvores, baseados em testes de progênies, onde existe um maior controle ambiental (SEBBENN et al., 1994, 1995; ROMANELLI; SEBBENN, 2004). Portanto, isso sugere robustos resultados obtidos, mesmo considerando que muito mais pesquisas são necessárias para se fazer tal afirmação sobre a dinâmica do controle genético de caracteres quantitativos em populações naturais. Em populações naturais, tal padrão pode ser explicado pela seleção natural, eliminando indivíduos endogâmicos (depressão por endogamia) ou devido à mortalidade aleatória causada pela predação, doenças, pragas ou outras causas aleatórias.

Ressalta-se que o coeficiente de herdabilidade no sentido restrito nos diz quanto da variação fenotípica observada em um caráter quantitativo é herdável devido aos efeitos de genes aditivos, transferidos dos indivíduos parentais para seus descendentes (FALCONER; MACKAY, 1997).

Por isso, este importante parâmetro genético permite saber qual o potencial ou o poder de alterar a média de um caráter em uma população pela seleção artificial. O mesmo princípio se aplica nas populações naturais. O coeficiente de herdabilidade nos diz qual é o poder de alterar a média de um caráter pela seleção artificial, bem como pela seleção natural como no presente caso, baseado na estimativa em populações naturais. Portanto, em termos evolutivos, nossos resultados indicam poucas chances de alterar a média populacional dos caracteres estudados pela seleção natural, sendo os efeitos ambientais aleatórios mais fortes para alterar esta média. Isso parece também lógico, visto que o estabelecimento dos regenerantes e juvenis sugere que estes indivíduos estão teoricamente até o momento adaptados ao ambiente.

A comparação dos valores obtidos para altura e DAP na população EEA, embora os intervalos de confiança a 95% de probabilidade se sobreponham e indica ausência de diferenças significativas entre os caracteres, sugere a tendência de o caráter altura estar sob um maior controle genético do que o DAP, visto que as maiores médias para todas as três classes de distância (10, 20 e 30 m), em que esta herdabilidade foi estimada. Similar padrão tem sido também observado em outros estudos realizados em testes de progênies com espécies arbóreas (SEBBENN et al., 1995, 1999), indicando que os resultados do presente estudo suportam as prévias conclusões de que a altura de planta apresenta um maior controle genético. Ressalta-se que resultados contrários a este resultado, ou maior herdabilidade para DAP do que altura também foram detectados em estudos com espécies arbóreas (SEBBENN et al., 1994).

Tabela 2. Distância (m), número de pares de indivíduos (NP), coeficiente de parentesco (r) e coeficiente de herdabilidade (h^2) para os caracteres altura e diâmetro à altura do peito (DAP) nas populações de *Copaifera langsdorffii*.

Table 2. Distance (m), number of pairwise individuals (NP), coefficient of kinship (r) and coefficient of heritability (h^2) for the traits height and diameter at breast height (DAP) in the populations of *Copaifera langsdorffii*.

Caráter	Distância (m)	NP	r (IC)	h^2 (IC)
População SJRP-Regenerantes				
Altura	10	698	-0,002 (-0,005 a 0,010)	0,11 (0,00 a 0,20)
Altura	20	1282	-0,004 (-0,007 a -0,001)	0,15 (0,05 a 0,23)
Altura	30	1845	-0,005 (-0,007 a 0,001)	0,12 (0,00 a 0,25)
População EEA-Juvenis				
Altura	10	311	0,001 (-0,003 a 0,002)	0,10 (-0,01 a 0,24)
Altura	20	1021	-0,001 (-0,003 a 0,000)	0,08 (-0,03 a 0,17)
Altura	30	1889	-0,002 (-0,004 a -0,001)	0,07 (-0,01 a 0,17)
DAP	10	311	0,001 (-0,003 a 0,002)	0,08 (-0,06 a 0,24)
DAP	20	1021	-0,001 (-0,003 a 0,000)	0,03 (-0,06 a 0,13)
DAP	30	1889	-0,002 (-0,004 a -0,001)	0,04 (-0,04 a 0,13)

IC = Intervalo de confiança a 95% de probabilidade.

Comparando as três classes de distância (10, 20 e 30 m) em que o coeficiente de herdabilidade foi estimado, observou-se a tendência de redução deste parâmetro com o aumento da distância entre os indivíduos juvenis para a altura e o DAP na EEA, mas não claramente para a altura dos indivíduos regenerantes da população de SJRP. Este contraste indica que muito mais estudos são necessários para entender o controle genético de caracteres de crescimento em populações naturais de árvores. Contudo, isso pode ser um artefato da fase ontogênica ou uma característica tipicamente populacional.

São poucos os estudos de herdabilidade em populações naturais de espécies arbóreas, baseados em marcadores genéticos. Andrew et al. (2005) estimaram a herdabilidade para caracteres químicos em população natural de *Eucalyptus melliodora*, com base em dados de marcadores genéticos e encontraram valores variando de 0,22 (PEGBC) a 1,03 (nitrogênio) para a população total e variando de -0,28 a 0,89 até a distância de 60 m entre pares de árvores. Em comparação as estimativas obtidas no presente trabalho, isso indica que caracteres de crescimento apresentam menor herdabilidade.

Em suma, os resultados sugerem que a herdabilidade em populações naturais de *C. langsdorffii* e baixa para caracteres de crescimento DAP e altura e tende a decrescer com o desenvolvimento das plantas.

CONCLUSÕES

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

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo – FAPESP pelo financiamento do projeto (Processo: 2012/10906-4) e pela Universidade Estadual Paulista – UNESP, Câmpus de Ilha Solteira pelo suporte necessário.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

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

BATISTA, C. M.; FREITAS, M. L. M.; MORAES, M. A.; ZANATTO, A. C. S.; SANTOS, P. C.; ZANATA, M.; MORAES, M. L. T.; SEBBENN, A. M. Estimativas de parâmetros genéticos e a variabilidade entre e dentro de procedências de *Handroanthus vellosii*. *Pesquisa Florestal Brasileira*, Colombo, v. 32, n. 72, p. 269-276, 2012.

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

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

CIAMPI, A. Y.; BRONDANI, R. P. V.; GRATTAPAGLIA, D. Desenvolvimento de marcadores microssatélites para *Copaifera langsdorffii* Desf. (copaíba) Leguminosae – Caesalpinoideae e otimização de sistemas fluorescentes de genotipagem multiloco. Brasília: EMBRAPA, 2000, 40 p. (Boletim de Pesquisa, n. 16),

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

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

FALCONER, D. S.; MACKAY, T. F. C. *Introduction to quantitative genetics*. Harlow: England, Longman Group, 1997, 463 p.

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

- GUERRA, C. R. S. B.; MORAES, M. L. T.; SILVA, C. L. S. P.; CANUTO, D. S. O.; ANDRADE, J. A. C.; FREITAS, M. L. M.; SEBBENN, A. M. Estratégias de seleção dentro de progênies em duas populações de *Myracrodruon urundeuva* Fr. All. **Scientia Forestalis**, Piracicaba, v. 37, n. 81, p. 79-87, 2009.
- HEDRICK, P. W.; RITLAND K. Gametic disequilibrium and multilocus estimation of selfing rates. **The Journal of Heredity**, Cary, v. 65, p. 343-347, 1990.
- 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. 92, n. 5, p. 421-426, 2001.
- KLEUNEN, M. V.; RITLAND, K. Estimating heritabilities and genetic correlations with marker-based methods: an experimental test in *Mimulus guttatus*. **The Journal of Heredity**, Cary, v. 96, n. 4, p. 368-375, 2005.
- LORENZI, H. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. Nova Odessa: Instituto Plantarum, 2002, v. 1, 640 p.
- LYNCH, M.; RITLAND, K. Estimation of pairwise relatedness with molecular markers. **Genetics**, Austin, v. 152, n. 4, p. 1753-1766, 1999.
- MANOEL, R. O.; ALVES, P. F.; DOURADO, C. L.; GAINO, A. P. S. C.; FREITAS, M. L. M.; MORAES, M. L. T.; SEBBENN, A. M. Contemporary pollen flow, mating patterns and effective population size inferred from paternity analysis in small fragmented population of the Neotropical tree *Copaifera langsdorffii* Desf. (Leguminosae-Caesalpinioideae). **Conservation Genetic**, New York, v. 13, n. 3, p. 613-623, 2012a.
- MANOEL, R. O. 2012 MANOEL, R. O.; CARDIN, L. T.; MOREIRA, J. P.; SILVA, E. C. B.; SENNA, S. N.; KUBOTA, T. Y. K.; FREITAS, M. L. M.; MORAES, M. L. T.; SEBBENN, A. M. Sistema de reprodução, parentesco e tamanho efetivo em sementes de polinização livre de populações fragmentadas de *Copaifera langsdorffii* Desf., por análise de locos microssatélites. **Scientia Forestalis**, Piracicaba, v. 40, n. 94, p. 145-155, 2012b.
- MIRANDA, A. C.; MORAES, M. L. T.; TAMBARUSSI, E. V.; FURTADO, E. L.; MORI, E. S.; SILVA, P. H. M.; SEBBENN, A. M. Heritability for resistance to *Puccinia psidii* Winter rust in *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden in Southwestern Brazil. **Tree Genetics and Genomes**, Berlin, v. 9, n. 2, p. 321-329, 2012.
- MORAES, M. A.; VALÉRIO FILHO, V. V.; RESENDE, M. D.; SILVA, A. M.; MANOEL, R. O.; FREITAS, M. L. M.; MORAES, M. L. T.; SEBBENN, A. M. Produtividade, estabilidade e adaptabilidade em progênies de *Myracrodruon urundeuva* F.F. & M.F. Alemão - Anacardiaceae. **Scientia Forestalis**, Piracicaba, v. 40, n. 93, p. 69-76, 2012.
- MOUSSEAU, T. A.; RITLAND, K.; HEATH, D. D. A novel method for estimating heritability using molecular markers. **The Journal of Heredity**, Cary, v. 80, p. 218-224, 1998.
- PIRES, V. C. M.; MARTINS, K.; VILAS BOAS, O.; FREITAS, M. L. M.; Sebbenn, A. M. Variabilidade genética de caracteres silviculturais em progênies de polinização aberta de *Pinus caribaea* var. *bahamensis*. **Scientia Forestalis**, Piracicaba, v. 41, n. 97, p. 113-119, 2013.
- QUELLER, D. C.; GOODNIGHT, K. F. Estimating relatedness using genetic markers. **Evolution**, Lancaster, v. 43, n. 2, p. 258-275, 1989.
- RITLAND, K. Estimators for pairwise relatedness and individual inbreeding coefficients. **Genetical Research**, Cambridge, v. 67, p. 175-185, 1996b.
- RITLAND, K. **Mark – Genetic Marker Analysis Program**. University of British Columbia Version 3.1, 2006. Disponível em: < <http://genetics.forestry.ubc.ca/ritland/programs.html> >. Acesso em 08/07/2012.
- 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. Marker-inferred relatedness as a tool for detecting heritability in nature. **Molecular Ecology**, Oxford, v. 9, n. 9, p. 1195-1204, 2000.
- RITLAND, K.; TRAVIS, S. Inferences involving individual coefficients of relatedness and inbreeding in natural population of *Abies*. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 197, n. 1-3, p. 171-180, 2004.
- ROMANELLI, R. C.; SEBBENN, A. M. Parâmetros genéticos e ganhos na seleção para produção de resina em *Pinus elliottii* var. *elliottii*, no Sul do Estado de São Paulo. **Revista Instituto Florestal**, São Paulo, v. 16, n. 1, p. 11-23, 2004.

- SANTOS, F. W.; MORAES, M. L. T.; FLORSHEIM, S. M. B.; LIMA, I. L.; SILVA, J. M.; FREITAS, M. L. M.; SEBBENN, A. M. Variação genética para caracteres anatômicos e retração volumétrica e sua correlação com a densidade básica da madeira em uma população base de *Eucalyptus camaldulensis* Dehn. **Scientia Forestalis**, Piracicaba, v. 38, n. 86, p. 159-170, 2010.
- SATO, A. S.; LIMA, I. L.; FREITAS, M. L. M.; TONIATO, M. T. Z.; ZIMBACK, L.; SEBBENN, A. M. Genetic variation among and within provenances and progenies of *Corymbia maculate* (Hook.) K.D. Hill and L.A.S. Johnson, in Pederneiras, SP. **Cerne**, Lavras, v. 16, n. 1, p. 60-67, 2010.
- SEBBENN, A. M.; CARVALHO, A. C. M.; FREITAS, M. L. M.; MORAES, S. M. B.; SILVA, J. M.; JOLIVET, C.; MORAES, M. L. T. Low levels of realized seed and pollen gene flow and strong spatial genetic structure in a small, isolated and fragmented population of the tropical tree *Copaifera langsdorffii* Desf. **Heredity**, Londres, v. 106, n. 1, p. 134-145, 2011.
- SEBBENN, A. M.; PIRES, C. L. S.; STORK, L.; ROSA, P. R. F. Variação genética em progênies de meios irmãos de *Pinus caribaea* Mor. var. *bahamensis* Bar. et. Gol. na região de Bebedouro, SP. **Revista do Instituto Florestal**, São Paulo, v. 6, n. 1, p. 63-73, 1994.
- SEBBENN, A. M.; PIRES, C. L. S.; XAVIER, H. S.; ZANATTO, A. C. S. Teste de progênies de polinização livre de *Pinus tecunumanii* (Eq. Et. Per.) Styles de San Rafael Del Norte, na região de São Simão, SP. **Revista do Instituto Florestal**, São Paulo, v. 7, n. 2, p. 241-251, 1995.
- SEBBENN, A. M.; SIQUEIRA, A. C. F. M.; VENCOVSKY, R.; MACHADO, J. A. R.; MACHADO, J. A. R. Interação genótipo x ambiente na conservação *ex situ* de *Peltophorum dubium* (Spreng) Taub. em duas regiões do Estado de São Paulo. **Revista do Instituto Florestal**, São Paulo, v. 11, n. 1, p. 65-78, 1999.
- SENNA, S. N.; FREITAS, M. L. M.; ZANATTO, A. C. S.; MORAES, E.; ZANATA, M.; MORAES, M. L. T.; SEBBENN, A. M. Variação e parâmetros genéticos em teste de progênies de polinização livre de *Peltophorum dubium* (Sprengel) Tauber. **Scientia Forestalis**, Piracicaba, v. 40, n. 95, p. 345-352, 2012.
- SILVA, P. H. M.; MIRANDA, A. C.; MORAES, M. L. T.; FURTADO, E.; ALVARES, C.; STAPE, J. L.; SENTELHAS, P.; MORI, E. S.; SEBBENN, A. M. Selecting for rust (*Puccinia psidii*) resistance in *Eucalyptus grandis* in São Paulo State, Brazil. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 303, p. 91-97, 2013.
- TAMBARUSSI, E. V.; SEBBENN, A. M.; MORAES, M. L. T.; ZIMBACK, L.; PALOMINO, E. C.; MORI, E. S. Estimative of genetic parameters in progeny test of *Pinus caribaea* Morelet var. *hondurensis* Barret e amp; Golfari by quantitative traits and microsatellite markers. **Bragantia**, Campinas, v. 69, n. 1, p. 39-47, 2010.
- TARAZI, R.; SEBBENN, A. M.; KAGEYAMA, P. Y.; VANCOVSKY, R. Edge effects enhance selfing and seed harvesting efforts in the insect-pollinated Neotropical tree *Copaifera langsdorffii* (Fabaceae). **Heredity**, Edinburgh, v. 110, p. 578-585, 2013a.
- TARAZI, R.; SEBBENN, A. M.; KAGEYAMA, P. Y.; VENCOVSKY, R. Long-distance dispersal in a fire- and livestock-protected savanna. **Ecology and Evolution**, v. 3, n. 4, p. 1003-1015, 2013b.
- TARAZI, R.; SEBBENN, A. M.; MOLLINARI, M.; VENCOVSKY, R. Mendelian inheritance, linkage and linkage disequilibrium in microsatellite loci of *Copaifera langsdorffii* Desf. **Conservation Genetic Resources**, Cambridge, v. 2, n. 1, p. 201-204, 2010.
- TUNG, E. S. C.; FREITAS, M. L. M.; FLORSHEIM, S. M. B.; LIMA, I. L.; LONGUI, E. L.; SANTOS, F. W.; MORAES, M. L. T.; SEBBENN, A. M. Variação genética para caracteres silviculturais e anatômicos da madeira em progênies de *Myracrodruon urundeuva* (ENGLER) FR. ALLEM. **Scientia Forestalis**, Piracicaba, v. 38, n. 87, p. 499-508, 2010.
- WANG, J. An estimator for pairwise relatedness using molecular markers. **Genetics**, Austin, v. 160, n. 3, p. 1203-1215, 2002.

Recebido em 20/02/2014

Aceito para publicação em 16/12/2014