

IX Prêmio Serviço Florestal Brasileiro em Estudos de Economia e Mercado Florestal

Menção Honrosa

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

Fernanda Neves Lima

CNI

CNPq

SERVIÇO FLORESTAL
BRASILEIRO

MINISTÉRIO DO
MEIO AMBIENTE E
MUDANÇA DO CLIMA

GOVERNO DO
BRASIL
DO LADO DO POVO BRASILEIRO

**IX PRÊMIO SERVIÇO FLORESTAL BRASILEIRO EM ESTUDOS DE ECONOMIA
E MERCADO FLORESTAL**

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

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

IMPACTO POTENCIAL DESTA PESQUISA

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

RESUMO

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

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

LISTA DE FIGURAS

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

LISTA DE TABELAS

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

SUMÁRIO

1.	INTRODUÇÃO	6
1.1	OBJETIVOS GERAIS	7
1.2	OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	7
2	REVISÃO DE LITERATURA	8
2.1	EVOLUÇÃO E TAXONOMIA	8
2.2	CARACTERÍSTICAS DA ESPÉCIE.....	9
2.3	FENOLOGIA REPRODUTIVA	9
2.4	ECOLOGIA E USO COMERCIAL.....	11
2.5	DISTRIBUIÇÃO DA ARAUCÁRIA NA FLORESTA OMBRÓFILA MISTA.....	13
2.6	FITOFISIONOMIAS DA FLORESTA ÓMBROFILA MISTA	14
2.7	ESTUDOS DE DIVERSIDADE GENÉTICA DA ARAUCÁRIA	15
2.8	ESTRATÉGIAS DE CONSERVAÇÃO DA ARAUCÁRIA	18
	REFERÊNCIAS	Erro! Indicador não definido.
3	CARACTERIZAÇÃO GENÉTICA E FENOTÍPICA DE POPULAÇÕES NATURAIS DE <i>Araucaria angustifolia</i> (BERTOL.) KUNTZE EM DIFERENTES FITOFISIONOMIAS DA FLORESTA ÓMBROFILA MISTA	Erro! Indicador não definido.
3.1	INTRODUÇÃO.....	Erro! Indicador não definido.
3.2	MATERIAL E MÉTODOS	20
3.2.1	<i>Amostragem das populações naturais</i>	20
3.2.2	<i>Coleta de dados fenotípicos</i>	21
3.2.3	<i>Estudos dos anéis de crescimento</i>	22
3.2.4	<i>Extração de DNA</i>	23
3.2.5	<i>Estudos de diversidade genética</i>	23
3.2.6	<i>Análises de estrutura genética populacional</i>	Erro! Indicador não definido.
3.2.7	<i>Matrizes de distância entre as populações</i>	24
3.3	RESULTADOS	24
3.4	DISCUSSÃO.....	32
3.5	CONCLUSÕES.....	38
3.6	AGRADECIMENTOS.....	39
	REFERÊNCIAS	39

1 INTRODUÇÃO

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

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

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

A caracterização genética de espécies pode ser realizada com diferentes conjuntos de dados relacionados à diversidade genética. Destacam-se a análise molecular com uso de marcadores genéticos obtidos pela extração de DNA, e o uso de caracteres fenotípicos mensurados por parâmetros silviculturais (Kageyama e Jacob, 1980; Shimizu *et al.*, 2000; Sousa, 2001; Auler *et al.*, 2002; Sebben *et al.*, 2004; Mantovani *et al.*, 2006; Duarte *et al.*, 2012; Ferreira *et al.*, 2012; Montagna *et al.*, 2012; Inza *et al.*, 2018; Montagna *et al.*, 2019; Sousa *et al.*, 2020; Resende *et al.*, 2021; Roque *et al.*, 2023).

A preservação do *pool gênico* da araucária é crucial para sua sobrevivência, sendo a fragmentação do habitat um dos fatores responsáveis por causar erosão genética (Nunes *et*

al., 2021). Essa perda pode comprometer sua capacidade adaptativa frente às mudanças ambientais, ameaçando sua ocorrência a longo prazo (Nei *et al.*, 1975; Ellstrand e Ellan, 1993; Young *et al.*, 1996).

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

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

Esse estudo é parte de um projeto colaborativo envolvendo a Embrapa Florestas, parceiros e a Engie Energie S.A (Gralha Azul). O objetivo é estimar a variabilidade genética de populações naturais de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze em diferentes fitofisionomias no estado do Paraná, Brasil, com o uso de dados moleculares e fenotípicos. Além de fornecer recomendações para conservação efetiva e sustentável e estratégias de manejo para a espécie.

1.1 OBJETIVOS GERAIS

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

1.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

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

2 REVISÃO DE LITERATURA

2.1 EVOLUÇÃO E TAXONOMIA

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

A família Araucariaceae é considerada uma das mais antigas entre as gimnospermas, com registros fósseis datados no Triássico Superior, aproximadamente há 237 milhões de

anos (Dutra e Stranz, 2009). Engloba cerca de 40 espécies, distribuídas em três gêneros: *Araucaria*, *Agathis* e *Wollemia*, confirmados como monofiléticos por Barbieri e Stumpf (2008).

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

2.2 CARACTERÍSTICAS DA ESPÉCIE

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

A casca da árvore é rugosa e escamosa, tornando-se mais espessa com a maturidade, atingindo de 50 cm a 120 cm de diâmetro à altura do peito (DAP). Em relação à altura, araucária é uma árvore imponente, frequentemente a maior do dossel da floresta, podendo alcançar de 10 m a 35 m (Reitz e Klein, 1966). Isso ocorre porque é heliófila, que busca a luz do sol para seu desenvolvimento (Carmo *et al.*, 2021). Nos primeiros estágios de vida, a raiz primária predomina, porém com o crescimento da árvore, as raízes secundárias reduzem a dominância da raiz principal, apresentando uma distribuição expansiva similar à copa, o que contribui para sua estabilidade. A espécie estabelece simbiose com fungos micorrízicos arbusculares (FMA), que estimulam o crescimento das árvores ao promover maior absorção de água e nutrientes (Breuning *et al.*, 2000; Zandavalli *et al.*, 2008).

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

2.3 FENOLOGIA REPRODUTIVA

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

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

O período de polinização da araucária varia conforme a região geográfica e é influenciado pelos fatores climáticos, como umidade e intensidade de ventos, além de aspectos genéticos (Reitz e Klein, 1966; Mantovani *et al.*, 2004; Anselmi *et al.*, 2006; Goeten *et al.*, 2020). Em Santa Catarina, a polinização ocorre predominantemente entre os meses de agosto e setembro, enquanto que no Paraná é registrada no mês de outubro de acordo com a revisão feita por Aguiar *et al.* (2021) para a maioria das árvores dos pomares de sementes.

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

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

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

e *Ocotea porosa* (Signor *et al.*, 2015; Longhi *et al.*, 2018). Em programas de reflorestamento, a espécie é classificada como espécie secundária longeva, com potencial para formar novos capões (Carvalho, 2002; Aguiar *et al.*, 2021).

Uma alternativa promissora para a conservação da espécie tem sido a adoção de sistemas agroflorestais, nos quais araucária é integrada ao cultivo agrícola ou à pecuária em pequenas propriedades rurais (Rosot *et al.*, 2007). Em decorrência do valor cultural e social, a espécie também é uma escolha para projetos de paisagismo e arborização urbana, destacando-se pela forma singular de sua copa e seu forte apelo identitário (Silveira e Fraga, 2015; Nodari *et al.*, 2018). Esse simbolismo cultural é ainda evidenciado nas regiões Sul e Sudeste brasileiras pela nomeação de municípios, como Araucária (PR) e Pinhão (PR) em sua homenagem, conforme registrado pelo IBGE (2021).

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

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

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

2.5 DISTRIBUIÇÃO DA ARAUCÁRIA NA FLORESTA OMBRÓFILA MISTA

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

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

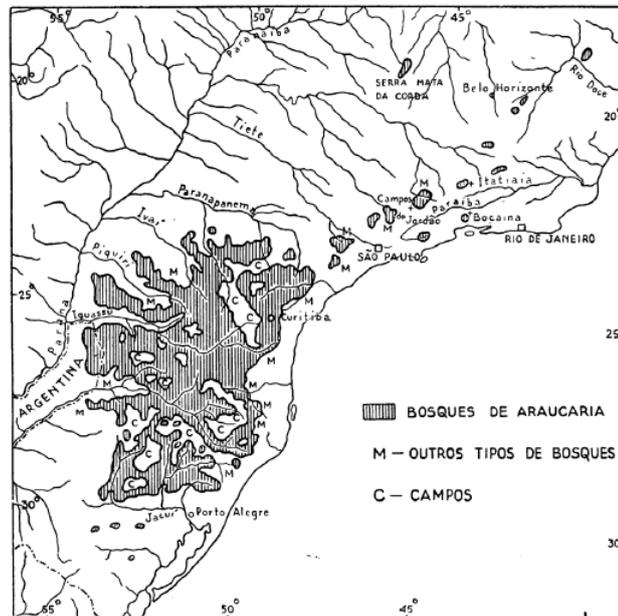
Com o fim da última glaciação (aproximadamente 11 mil anos atrás), as regiões Sul e Sudeste do país tornaram-se mais úmidas, favorecendo a recolonização de araucária no Planalto Meridional Brasileiro (Nodari *et al.*, 2018; Rodríguez-Zorro *et al.*, 2022). Além disso, a ocupação humana por povos indígenas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

Nas últimas décadas, a fragmentação da paisagem e o aumento progressivo da temperatura global voltaram a restringir a distribuição da espécie (IPCC, 2023). Ao contrário dos registros paleontológicos que evidenciam sua antiga presença no Nordeste brasileiro (Conceição *et al.*, 2016), a tendência atual é de retração contínua, o que é considerado preocupante. Nesse contexto, os estudos de modelagem de nicho ecológico e o mapeamento de cenários futuros tornaram-se ferramentas essenciais para estratégias de preservação da espécie (Wrege *et al.*, 2016; Wrege *et al.*, 2017a; Fritzens *et al.*, 2018 a, b, c).

Embora diversos estudos recentes tenham aprofundado o conhecimento sobre a distribuição da espécie (Wrege *et al.*, 2009; Wrege *et al.*, 2017a), o trabalho clássico de Hueck (1953) ainda é amplamente citado, especialmente por sua contribuição pioneira na ilustração da ocorrência da araucária ao longo da FOM (Figura 2). Originalmente, a FOM

estava presente em 40% da área do Paraná, 31% de Santa Catarina e 25% do Rio Grande do Sul. Ainda são observadas manchas esparsas no sul de São Paulo (3%), avançando até o sul de Minas Gerais e o estado do Rio de Janeiro, em regiões de altitude superior a 500 m (1%) (Serviço Florestal Brasileiro, 2019). Fora do Brasil, também há pequenas ocorrências na Argentina e no Paraguai, localizadas entre as latitudes 19°15' S e 31°30' S e entre as longitudes 41°30' W e 54°30' W (Figura 2).

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



Fonte: Hueck (1953).

2.6 FITOFISIONOMIAS DA FLORESTA ÓMBROFILA MISTA

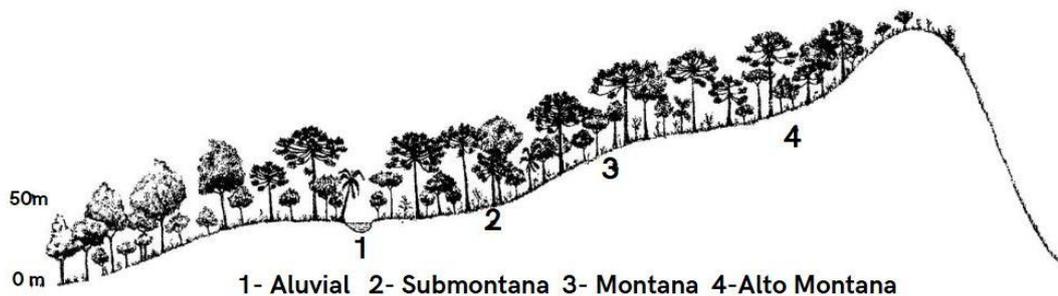
A FOM assim como as demais vegetações da Mata Atlântica, está dividida em fitofisionomias, com base em levantamentos de cobertura vegetal realizados por meio de sensoriamento remoto, conforme critérios de classificação estabelecidos internacionalmente, mas adaptados às condições brasileiras (UNESCO,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

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

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

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

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



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

2.7 ESTUDOS DE DIVERSIDADE GENÉTICA DA ARAUCÁRIA

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

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

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

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

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

Esse padrão de distribuição genética também está presente em plantios comerciais (Stefenon *et al.* 2019). Mesmo com o processo de seleção, que mantém somente os

indivíduos de interesse, o genótipo das plantações é similar ao das populações naturais das quais as matrizes foram coletadas, contribuindo para a conservação da diversidade genética.

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

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

Trabalhos como os de Moraes *et al.* (2020), Silva *et al.* (2017), Antiqueira *et al.* (2014) e Mori *et al.* (2011) exemplificam o uso de microssatélites (SSR - *Simple Sequence Repeats*) em estudos de diversidade genética em espécies florestais. Esses marcadores moleculares são multialélicos e codominantes, fornecendo uma grande quantidade de informações sobre os processos micro evolutivos, que influenciam a variabilidade genética das populações (Turchetto-Zolet *et al.*, 2017).

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

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

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

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

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

2.8 ESTRATÉGIAS DE CONSERVAÇÃO DA ARAUCÁRIA

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

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

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

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

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

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

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

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

2.9 MATERIAL E MÉTODOS

2.9.1 Amostragem das populações naturais

Depois de um estudo prévio para identificar e entender a distribuição das fitofisionomias da Floresta Ombrófila Mista (FOM), três populações naturais de *A. angustifolia* foram amostras de forma aleatória, a fim de preservar a representação genética da espécie em acordo com as condições ambientais. No total, 105 árvores foram amostradas, localizadas em fragmentos naturais, em regiões dos três municípios do estado do Paraná: Castro, General Carneiro e Ipiranga (Figura 04). Cada região represente uma fitofisionomia distinta da FOM (Tabela 01).

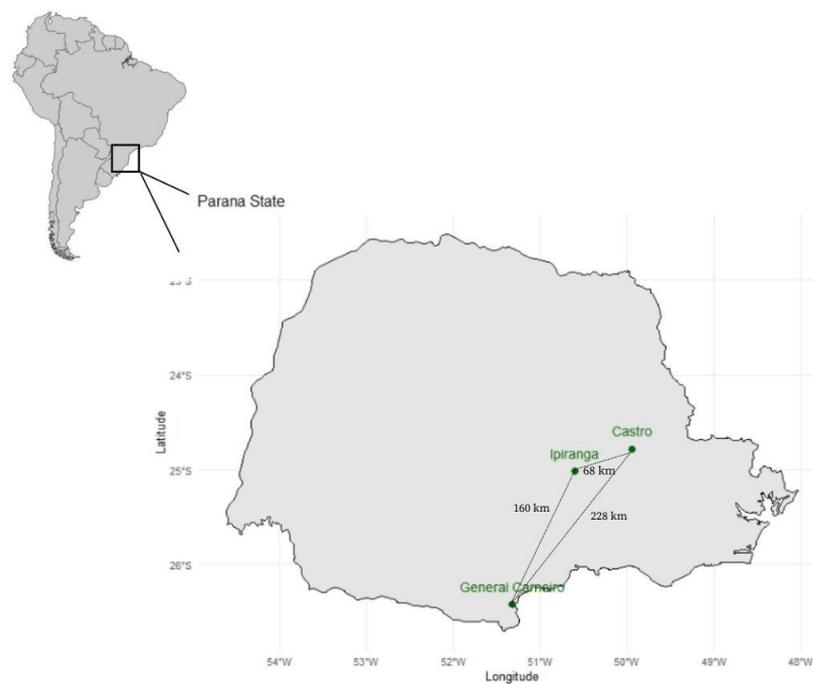
A região de Ipiranga, na fitofisionomia Montana, é uma população natural bem conservada e enriquecida por meio de intervenção humana. O proprietário coletou sementes da área e cultivou mudas, que foram replantadas no local. Como resultado, a região é considerada natural e plantada.

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

Região	Castro	General Carneiro	Ipiranga
Número de árvores amostradas	39	28	38
Fitofisionomias FOM	Aluvial	Alto Montana	Montana
Altitude (m)	1.033	1.230	870
Coordenadas geográficas	24° 47' 32" S 50° 0' 42" W	26° 25' 40" S 51° 18' 57" W	25° 01' 26" S 50° 35' 02" W
Média anual de precipitação (mm)	1.600	1.800	1.500

Fonte: Autores, 2025.

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



Source: Autores, 2025.

2.9.2 Coleta de dados fenotípicos

Dados fenotípicos foram coletados nas três regiões distintas para avaliar a variação entre as árvores em relação aos caracteres de crescimento e qualidade da madeira. A altura da árvore (H) (m) foi medida utilizando um hipsômetro Vertex IV, enquanto a circunferência do tronco (CAP) (cm) foi medida com uma fita métrica na altura do peito (1,30 m acima do solo). A área de projeção da copa (CPA) (cm) foi determinada utilizando uma fita métrica de 50 m, estendida ao longo da copa com o centro da planta como ponto de referência. Os dados de circunferência do tronco (CAP) foram subsequentemente utilizados para calcular o diâmetro à altura do peito (DAP), utilizando a seguinte equação:

$$DBH = CAP / \pi$$

Para a avaliação da qualidade da madeira, um equipamento acústico baseado em ondas ultrassônicas foi empregado para determinar eficientemente o Módulo de Elasticidade Dinâmico (*MOEd*), medindo a velocidade da onda ultrassônica e a densidade da madeira (Lindström, Harris, e Nakada, 2002). Neste estudo, foi utilizado o equipamento Treesonics, que possui dois transdutores: um posicionado no tronco próximo ao solo e o outro um metro acima, ambos alinhados na mesma direção. A velocidade de propagação da onda (*V*) foi calculada utilizando a média de três medições:

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

Onde *V* é a velocidade de propagação (m. s⁻¹); *v* é a velocidade média (três medições); *v* é o fator de correção. O primeiro " *V* " provém da equação e o segundo é a conversão da distância de um metro entre os transdutores para milímetros. O *MOEd* foi calculado conforme a seguinte equação:

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

Onde *V* e ρ representam, respectivamente, a velocidade de propagação (*V*) e a densidade aparente (ρ). A densidade (ρ) é tipicamente calculada a partir de amostras extraídas. Contudo, neste estudo, as amostras foram especificamente usadas para a análise de dados dos anéis de crescimento. Para o cálculo do ρ , foi adotado um valor de densidade baseado na literatura de (Maineri & Chimelo., 1989; Mattos *et al.*, 2006; Misio *et al.*, 2017; Curto *et al.*, 2021).

Os dados obtidos foram normalizados e analisados utilizando o pacote agricolae do *software* R para estatísticas descritivas (Mendiburu & Mendiburu, 2020). Além disso, gráficos foram gerados utilizando o pacote ggplot2 no *software* R (Wickham, 2016) para melhor ilustrar os resultados.

2.9.3 Estudos dos anéis de crescimento

Uma amostra de incremento foi extraída de cada árvore na altura do peito utilizando um trado de Pressler. As amostras foram secas ao ar, fixadas corretamente em suportes de madeira e lixadas. Apenas os testemunhos de mais alta qualidade, baseados na visibilidade dos anéis de crescimento, foram selecionados para análise, totalizando 74 árvores.

Os anéis de crescimento foram delimitados, contados e medidos utilizando um microscópio estereoscópico e uma mesa de medição (LINTAB 6.0 – Frank Rinn Distributors, Alemanha) conectados a um computador. A largura dos anéis foi medida com uma precisão de 0,01 mm. Análises descritivas foram realizadas com os dados mais confiáveis para calcular o incremento médio anual (IMA) entre as populações, bem como em diferentes classes de DBH.

2.9.4 Extração de DNA

Amostras de tecido do câmbio foram coletadas de 105 árvores, correspondendo ao número de indivíduos amostrados em cada população (Tabela 1). As amostras foram secas à temperatura ambiente em tubos contendo sílica gel. As amostras foram então rompidas utilizando um *Mixer Mill* MM 300 (Qiagen). O DNA genômico foi extraído utilizando o *kit* DNeasy 96 Plant (Qiagen). Os genótipos de todas as amostras foram pontuados em oito *loci* espécie-específicos (*Aang01*, *Aang03*, *Aang14*, *Aang15*, *Aang27*, *Aang28*, *Aang37*, *Aang43*) (Schmidt *et al.*, 2007).

A mistura de reação de PCR consistiu em de DNA molde, *GoTaq® Flexi Buffer*, , , *GoTaq® Flexi DNA Polymerase* (Promega), de *primer* reverso, de *primer* direto com cauda 5', e de *primer* M13 marcado (CAC GACGTT GTA AAA CGA C), em um volume total de . O regime de termociclagem foi realizado em um *Peltier Thermal Cycler* PTC 200 e consistiu em uma etapa de desnaturação a por ; seguida por ciclos de *touchdown* de por ; /ciclo por ; por , com amplificação subsequente de ciclos a por ; por ; por , e extensão final a por . Os produtos de PCR foram *multiplexados* e diluídos para análise em *Hi-Di Formamide*. O padrão de peso molecular interno para o ABI3130xl foi o Genescan 600-LIZ. Os tamanhos dos fragmentos foram avaliados e pontuados usando o *software* GeneMapper Versão 4.0.

2.9.5 Estudos de diversidade genética

Os dados fenotípicos coletados foram utilizados para avaliar o grau de divergência fenotípica entre populações (P_{ST}) para cada caráter avaliado (Leinonen *et al.*, 2008; Pujol *et al.*, 2008; Novaes *et al.*, 2018; Mota *et al.*, 2020). P_{ST} foi calculado com base nos componentes de variância obtidos a partir de modelos lineares mistos, assumindo um sistema de acasalamento por exogamia (*outcrossing*). A fórmula utilizada foi:

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

Onde σ_B^2 representa a variância entre populações (variância genética entre grupos), σ_W^2 corresponde à variância residual (variação dentro da população) e é o coeficiente de endogamia, que foi calculado com os dados moleculares. Essas análises foram realizadas construindo um script utilizando os pacotes *lme4* e *lme4Test* no software R (Bates *et al.*, 2015; Kuznestova *et al.*, 2017).

A variabilidade genética foi estimada utilizando o software FSTAT com o teste de Fisher e a diferenciação de marcadores moleculares (Goudet, 2006). Os testes de equilíbrio de Hardy-Weinberg foram realizados, bem como o teste de desequilíbrio de ligação para locus individual e para pares de *loci* (3.200 permutações). Os parâmetros de diversidade

genética foram obtidos, incluindo o número médio de alelos por locus (A), a riqueza alélica por locus e amostra (R_s), a heterozigosidade esperada ou diversidade de Nei (H_e), e a heterozigosidade observada (H_o). Os parâmetros de estrutura genética, como as Estatísticas F de Wright (1943): F_{st} , F_{is} (estimador de endogamia) e F_{it} , foram medidos com base nas frequências de H_o e H_e .

1.1.4. Análises de Estrutura Genética Populacional

A análise bayesiana, realizada utilizando o *software* STRUCTURE 2.2.3 (Pritchard *et al.*, 2000), foi empregada para identificar *clusters* genéticos distintos e estimar a admistura em genótipos *multilocus* sem informação prévia de origem populacional. A estrutura populacional foi analisada utilizando os modelos de admistura e de frequência alélica correlacionada com interações de *burn-in* e replicações da Cadeia de Markov Monte Carlo (MCMC). O número de *clusters* (K) foi testado de 1 a 10, com réplicas rodando para cada K .

O número mais provável de *clusters* (K) foi determinado pelo coeficiente de pertinência (Q), que indica o *cluster* ao qual cada indivíduo tem maior probabilidade de pertencer. Para confirmar os resultados, o logaritmo médio da verossimilhança para cada K ($\ln P(K)$) foi utilizado, sendo o menor valor indicativo do mais provável K .

2.9.6 Matrizes de distância entre as populações

Três matrizes de distância distintas foram construídas utilizando os dados obtidos. A distância Euclidiana foi calculada a partir dos dados fenotípicos e da média do incremento anual; a distância de Nei a partir dos dados moleculares; e uma matriz de distância geográfica foi gerada utilizando as coordenadas GPS de cada árvore. Dendrogramas foram criados para ilustrar as relações entre as populações para a distância Euclidiana (método *Ward D.2*) e distância de Nei (*cluster* UPGMA). O suporte do *cluster* foi avaliado por meio da Probabilidade de *Bootstrap* (BP) e do valor Quase Não Viesado (AU) mais confiável, calculado utilizando reamostragem de *bootstrap* em multiescala. Coeficientes de correlação de Pearson () foram calculados entre as matrizes. A significância dessas correlações foi avaliada utilizando o teste de Mantel Parcial com permutações. Todas as análises foram conduzidas no *software* R, utilizando os pacotes *distances*, *ade4*, *adegenet*, *phanrgon*, *pv.clust*, *vegan*, e *ggplot2* (Dray & Dufour, 2007; Suziki & Shimodaira, 2006; Jombart, 2008; Schliep, 2011; Wickham, 2016; Oksanen, F.J; Miller *et al.*, 2019).

2.10 RESULTADOS

Os resultados revelam variação em todos os caracteres fenotípicos analisados (Tabela 2), o que é típico em estudos com populações naturais. Essa variabilidade, decorrente da sobreposição de gerações e da ampla faixa etária dentro dessas populações (Tabela 3), ilustra que os dados fenotípicos refletem a influência tanto de fatores ambientais quanto genéticos.

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

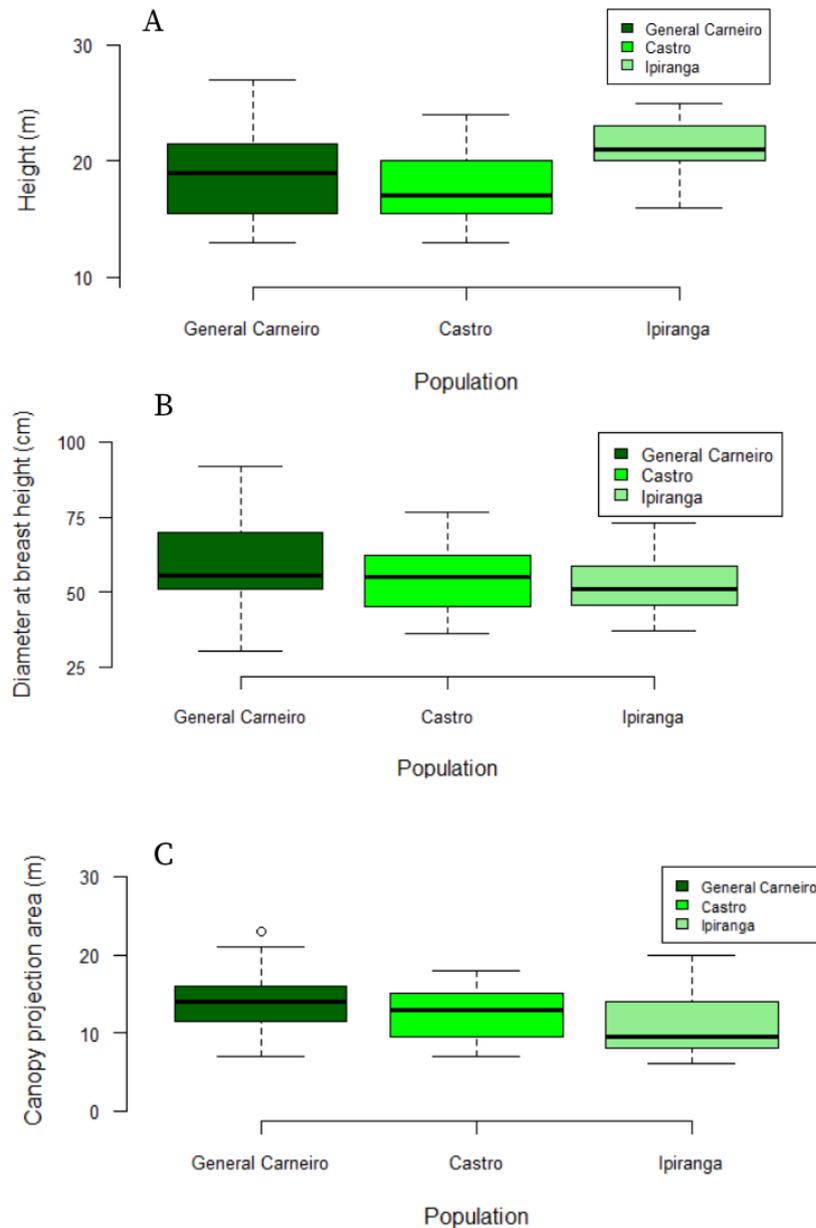
Caracteres	H (m)	CPA(m)	DBH (cm)	V (m.s ⁻¹)	MOEd (MPa)
Média	19.48	12.50	55.63	2390.4	3241.53
Variância	11.81	15.10	145.90	121.39	179.50
Desvio padrão	3.44	3.89	12.08	425.71	1107.08
CV(%)	17.64	31.10	21.71	17.80	34.15
Máximo	27.00	23.00	91.67	3296.00	5974.91
Mínimo	13.00	6.00	30.24	1389.40	1061.74
σ^2_B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

H- Altura; *CPA*; área de projeção da copa; *DBH*- diâmetro a altura do peito; *MOEd*- módulo de elasticidade dinâmico; *V*- velocidade de propagação; *CV*- coeficiente de variação; σ^2_B – variância entre populações; σ^2_W – variância dentro de populações (resíduo); *P_{ST}*- divergência fenotípica entre populações; $p < 0.05$.

Source: Authors, 2025.

A ampla variação na altura (H), área de projeção da copa (CPA) e diâmetro à altura do peito (DBH) indica diferenças na taxa de crescimento das árvores. Uma comparação entre as populações para os caracteres selecionados na Figura 2 mostra Ipiranga (Montana) como a população com a maior altura média (21,29 m), enquanto General Carneiro (Alto Montana) exibe as maiores médias para DAP (60 cm) e CPA (14,23 m). Essas variações observadas podem ser atribuídas a uma combinação de fatores genéticos e condições ambientais, os quais influenciam o crescimento e o desenvolvimento das árvores de maneiras variáveis.

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



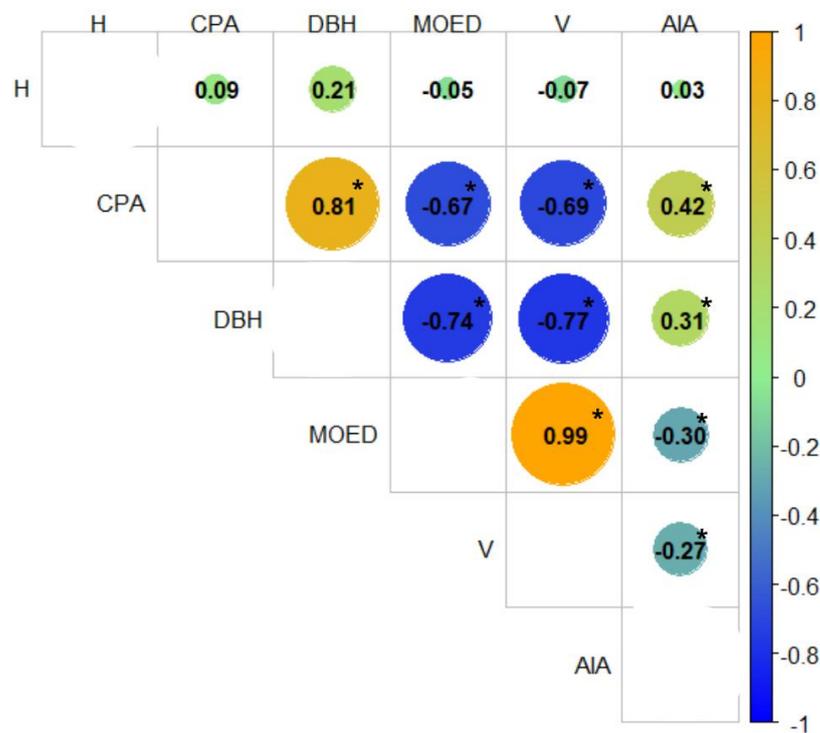
Source: Authors, 2025

O caráter fenotípico altura (H) demonstrou a maior variância entre populações (P_{ST}) e o maior valor de (0,83), indicando uma forte divergência fenotípica entre as populações. Em contraste, os caracteres MOEd ($P_{ST}=0,04$) e V ($P_{ST}=0,10$) exibiram baixa divergência fenotípica entre as populações, com a maior parte da variação ocorrendo *dentro* das populações. significativo ($p<0,05$) foi detectado apenas para H, área de projeção da copa (CPA) e diâmetro à altura do peito (DBH).

A análise de correlação demonstrou como os caracteres genéticos, de qualidade da madeira e de crescimento se influenciam mutuamente. Esses resultados podem ser utilizados para prever resultados e identificar fatores-chave que afetam o crescimento ou a saúde. A matriz de correlação entre os caracteres fenotípicos, incluindo a média do incremento anual, foi submetida a um teste t no *software* R ($p<0,05$). Os resultados revelaram correlações

positivas e negativas significativas entre todos os caracteres, exceto H (Figura 3). DBH e CPA exibem uma associação forte e positiva, assim como MOEd e V, o que é esperado, visto que V é um parâmetro necessário para o cálculo do MOEd. A média do incremento anual apresentou correlação positiva e baixa a moderada com os caracteres de crescimento, e correlação negativa com os caracteres de qualidade da madeira.

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



H- Altura; CPA; área de projeção da copa; DBH- diâmetro a altura do peito; MOEd- módulo de elasticidade dinâmico; V- velocidade de propagação; AIA- incremento médio anual.

Fonte: Autores, 2025.

As diferentes fitofisionomias da FOM afetaram ligeiramente o padrão de crescimento das árvores (Tabela 3). Entre as populações estudadas, General Carneiro (Alto Montana) exibiu o incremento médio anual (IMA) mais alto (0,58 cm/ano) em comparação com as outras duas, que apresentaram 0,56 cm/ano. Todas as populações amostradas são fragmentos de FOM circundados por paisagens agrícolas. A presença de árvores jovens e adultas sugere que a floresta mantém uma estrutura natural, e as distribuições de idade indicam que essas populações foram estabelecidas há mais de 54 anos.

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

	Castro	General Carneiro	Ipiranga
Incremento médio anual (cm/year)	0.56	0.58	0.56
Idade (anos)	62 - 158	54- 148	71- 143
Diâmetro a altura do peito (cm)	45 – 62	39 – 77	37 - 73

Source: Authors, 2025.

Os resultados do nosso teste de Hardy-Weinberg indicam que não há desvio significativo do equilíbrio para *loci* individuais. Este achado é ainda reforçado pela análise de variabilidade genética (Tabela 4), onde os valores de heterozigosidade esperada (H_e) e observada (H_o) foram iguais para duas populações e apenas ligeiramente superiores para a terceira, indicando consistentemente uma forte diversidade genética.

A população de Castro (Aluvial), apesar de possuir o menor número de árvores amostradas (28), exibiu o índice de diversidade de Nei (H_e) mais alto. Este índice representa a probabilidade de que dois alelos selecionados aleatoriamente de uma população sejam diferentes (Nei, 1973). Mesmo o valor de H_e mais baixo, observado na população de General Carneiro (0,73), é um forte indicador de diversidade genética para a espécie. Em contraste, a população de Ipiranga (Montana) mostrou um H_o superior ao H_e , o que pode sugerir exogamia (*outbreeding*).

Avaliando melhor a variabilidade genética dentro das populações, analisamos a composição alélica nos oito *loci*. Os resultados revelaram um total de 106 alelos (A), com uma média de 9,91 alelos por *locus* em todas as populações. A população de Ipiranga (Montana) apresentou o maior número médio de alelos por *locus* ($A = 10.11$) (Tabela 4). O número de alelos por *locus* variou de três (A_{ang37}) a 25 (A_{ang15}) entre os *loci*. Esta alta diversidade alélica na população de Ipiranga é consistente com sua história conhecida de enriquecimento e melhor conservação em comparação com as outras populações. Além disso, a riqueza alélica (R_s), calculada usando um tamanho de amostra padronizado de 28 indivíduos (o tamanho mínimo da amostra populacional), permaneceu consistentemente alta em todas as populações.

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

	N	A	R_s	H_e	H_o	$f(F_{IS})$
General Carneiro (Alto Montana)	39	9	8.78	0.73	0.73	0.00
Castro (Aluvial)	28	9.44	9.80	0.78	0.78	0.00
Ipiranga (Montana)	38	10.11	9.46	0.76	0.77	-0.01
Média		9.31	9.35	0.75	0.76	0

N – número de amostras; A – número médio de alelos por locus; R_s – riqueza alélica; H_e – heterozigosidade esperada; H_o – heterozigosidade observada; f – coeficiente de endogamia

Fonte: Autores, 2025.

Para explorar com mais detalhes a estrutura genética e os padrões de acasalamento, o coeficiente de endogamia (f) foi calculado. Os resultados mostraram que o coeficiente foi zero para General Carneiro (Alto Montana) e Castro (Aluvial), indicando acasalamento aleatório, e negativo para Ipiranga (Montana) (-0,01), refletindo um leve excesso de heterozigotos (Tabela 4). As Estatísticas F , que avaliam a estrutura genética e a diferenciação das populações, revelaram valores iguais a zero para a maioria dos *loci* (Tabela 5). Um *locus* (Aang03) apresentou valor significativo, o que pode estar relacionado a uma pressão de seleção. Esses achados concluem que as três populações não são geneticamente estruturadas, que ocorre alto fluxo gênico dentro e entre elas, e que a endogamia é ausente ou baixa para os *loci* analisados (Tabela 5).

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

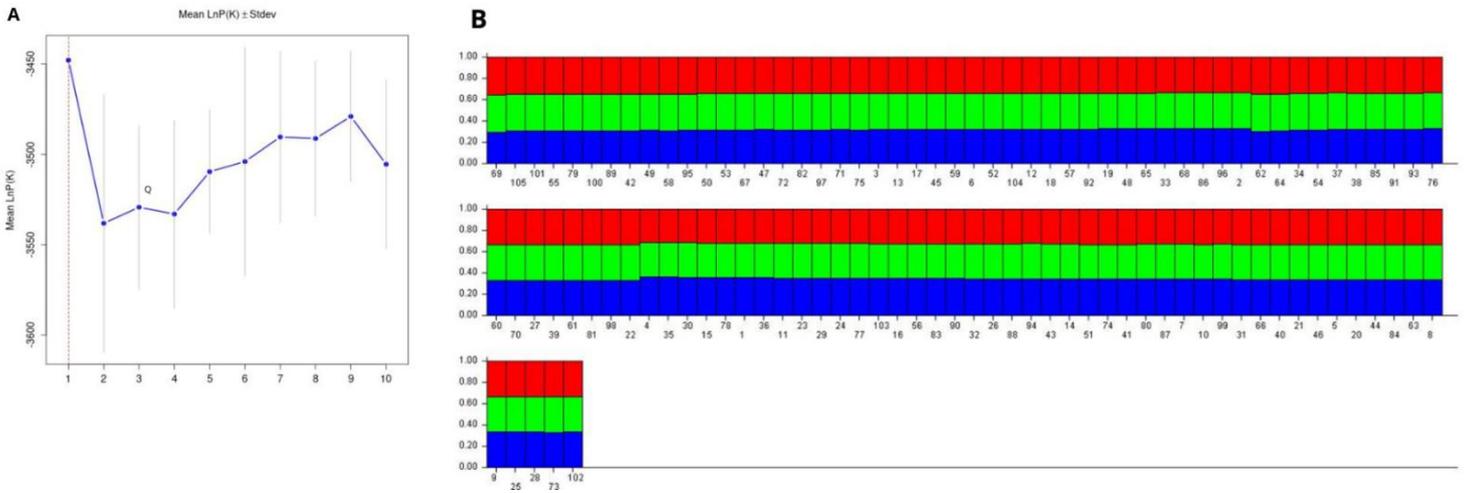
	<i>Aang14</i>	<i>Aang27</i>	<i>Aang43</i>	<i>Aang01</i>	<i>Aang15</i>	<i>Aang28</i>	<i>Aang37</i>	<i>Aang03</i>
F_{IS}	0.02	-0.06	-0.03	0.00	-0.01	0.05	0.10	-0.16*
F_{IT}	0.06	-0.05	-0.03	0.01	-0.01	0.07	0.08	-0.14*
F_{ST}	0.04	0.00	0.01	0.01	0	0.02	-0.01	0.01

F_{IS} - Coeficiente de Endogamia dentro dos indivíduos em relação à sua subpopulação; F_{IT} - Coeficiente de Endogamia dentro dos indivíduos em relação à população total (todas as subpopulações); F_{ST} - Diferenciação Genética entre subpopulações.

Fonte: Autores, 2025.

Análises Bayesianas, que identificam *clusters* populacionais, indicaram que, apesar da amostragem ter sido realizada em três regiões distintas, todas as árvores pertenciam a um único agrupamento genético, sem evidência de estrutura genética entre elas (Figura 4). Este resultado é suportado pelos valores mais altos do logaritmo médio da verossimilhança (*mean logarithm of likelihood*) para um único *cluster* e pela simetria no coeficiente de pertinência (Q). Assim, embora essas três populações difiram em suas fitofisionomias e sejam geograficamente distantes, fluxo gênico foi observado entre elas.

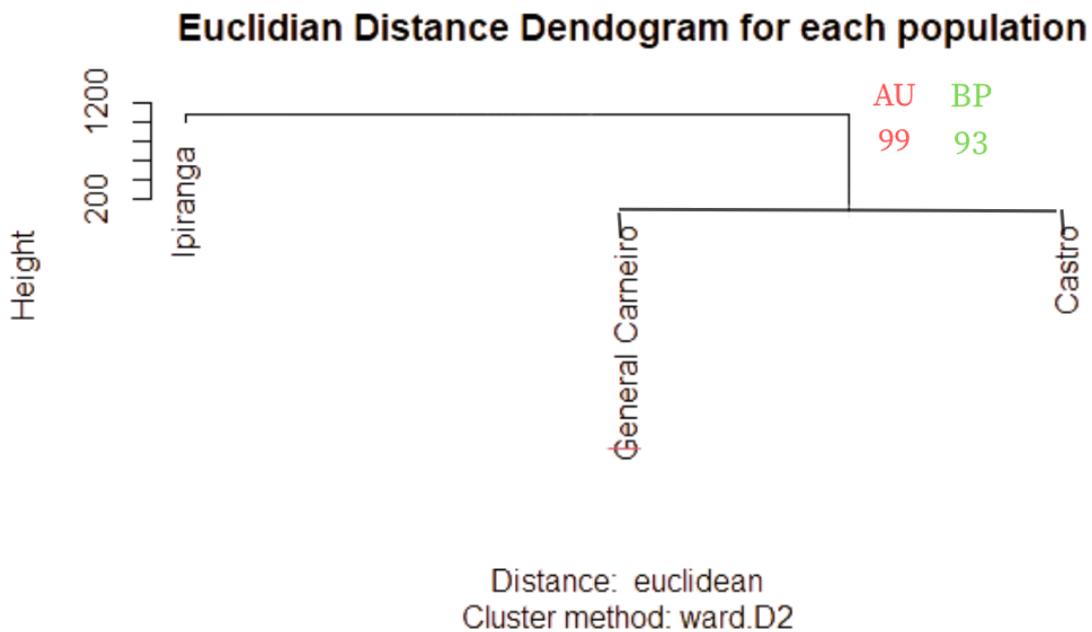
Figura 7. Análises de estrutura populacional baseadas no método bayesiano utilizando o software *Structure*. **A.** Média do logaritmo da verossimilhança em relação aos valores de K . **B.** Gráfico de barras com o coeficiente de membership (Q) simétrico.



Fonte: Autores, 2025.

A distância Euclidiana, calculada a partir dos dados fenotípicos — incluindo a média do incremento anual —, resultou em um dendrograma (Figura 5) que agrupou General Carneiro e Castro em conjunto, com Ipiranga posicionada em um ramo mais distante. Este resultado difere da localização geográfica entre as três populações (Figura 1).

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

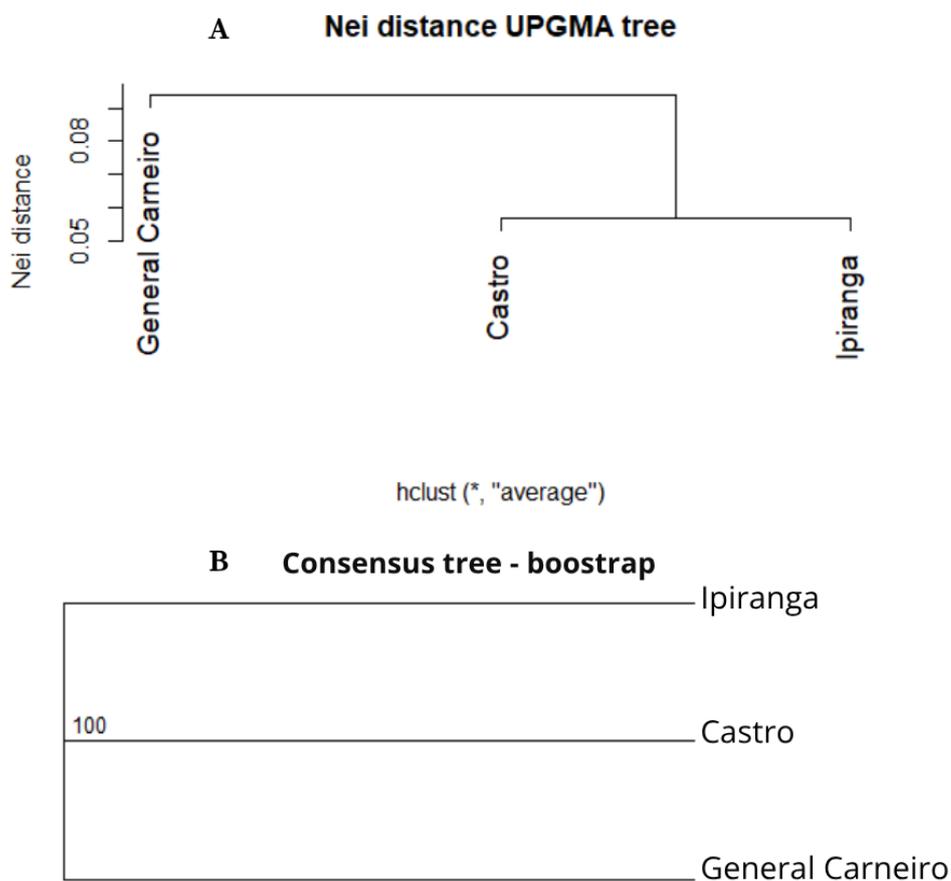


AU- Valor de *p* aproximado enviado; BP- valor de *p* da probabilidade de bootstrap

Fonte: Autores, 2025.

Os valores de distância de Nei foram muito baixos entre as populações. Embora o dendrograma tenha agrupado Castro e Ipiranga separadamente de General Carneiro (Figura 6A), a árvore de consenso com suporte de *bootstrap* agrupou as três populações em conjunto, reforçando a ausência de estrutura genética entre as populações analisadas.

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



Fonte: Autores, 2025.

A análise de correlação entre as matrizes de distância genética, geográfica e fenotípica é essencial para a compreensão de seus relacionamentos. Conforme apresentado na Tabela 6, houve uma correlação positiva, alta, mas não significativa, entre as distâncias genética de Nei e geográfica ($r=0,91$). As correlações entre as distâncias genética de Nei e Euclidiana ($r=0,36$), e entre as distâncias geográfica e Euclidiana ($r=0,25$), foram ambas positivas, baixas e não significativas. Estes resultados são provavelmente devidos à baixa dimensionalidade das matrizes, o que reduz o poder estatístico do teste de Mantel Parcial (Diniz-Filho *et al.*, 2013).

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

	Distância de Nei	Distância Geográfica	Distância Euclidiana
Distância de Nei	-		
Distância Geográfica	0.91 ^{ns}	-	
Distância Euclidiana	0.36 ^{ns}	0.25 ^{ns}	-

Fonte: Autores, 2025.

2.11 DISCUSSÃO

Florestas resilientes e saudáveis são definidas por uma estrutura complexa e pela sobreposição de gerações, evidenciadas por árvores de diferentes tamanhos (Sandeville, 2009; Faria *et al.*, 2018). Neste estudo, as árvores amostradas mostraram variação significativa em características dendrométricas importantes, como altura (H), área de projeção da copa (CPA) e diâmetro à altura do peito (DAP). Diferenças na qualidade da madeira, especialmente em sua densidade e rigidez, também foram observadas, as quais são provavelmente influenciadas por uma combinação de fatores genéticos e ambientais (Longhi *et al.*, 2018) (Tabela 01).

Estes resultados evidenciam a heterogeneidade presente nos padrões de crescimento, qualidade da madeira e tamanho da copa nas populações de araucária, com importantes implicações para estratégias de manejo e conservação florestal. As diferenças no crescimento entre árvores da mesma espécie podem ser consequência da diversidade genética (Miranda *et al.*, 2018), das condições climáticas (Wrege *et al.*, 2017), ou da dinâmica florestal (Canetti *et al.*, 2014). Variabilidade similar foi relatada em outros estudos envolvendo a *A. angustifolia* sob distintas fitofisionomias e condições edafoclimáticas (Ricken *et al.*, 2022).

A fitofisionomia Montana (Ipiranga) é caracterizada por maior biodiversidade de espécies e maior densidade de árvores (Roderjan *et al.*, 2002), o que condiz com os maiores valores de H registrados para a população, mas valores comparativamente menores de CPA e DAP (Figura 2). Este padrão pode ser explicado pela natureza heliófila da espécie, que tende a priorizar o crescimento vertical para competir por luz solar (Reitz e Klein, 1966). Essa estratégia de crescimento também foi relatada por Ricken *et al.* (2022) para populações localizadas em fitofisionomia Montana.

Em contrapartida, a população de General Carneiro, localizada a 1.230 metros de altitude na fitofisionomia Alto Montana, é caracterizada por menor densidade de árvores e biodiversidade reduzida (Roderjan *et al.*, 2002). Nessas condições, as árvores tendem a

alocar mais recursos para o crescimento radial, resultando nos maiores valores de DAP observados (Figura 2). Além disso, como observado por Lawton (1982), o estresse eólico associado a altitudes mais elevadas pode promover essa estratégia de crescimento, com as árvores priorizando a expansão do diâmetro em detrimento do crescimento vertical para aumentar a estabilidade estrutural.

A velocidade de propagação (V) e o módulo de elasticidade dinâmico (MOEd) são métodos não-destrutivos usados para avaliar a qualidade da madeira e, indiretamente, fornecer dados sobre a saúde e o potencial de crescimento da árvore (Wang *et al.*, 2007). Dessa forma, a forte correlação entre essas características (0,99) era esperada, pois ambos os parâmetros estão associados às propriedades mecânicas da madeira (Bucur *et al.*, 2023). Além disso, a tendência natural do pinheiro-do-paraná de realizar o descarte de galhos inferiores (desrama natural) quando sombreado resulta em uma forte correlação positiva entre DAP e CPA (0,81), uma vez que árvores com diâmetros maiores possuem maior capacidade de sustentar copas mais amplas e desenvolvidas (Cisneros *et al.*, 2019).

A correlação negativa entre CPA e DAP com MOEd e V reflete relações de compromisso (ou *trade-offs*) fisiológicas e biomecânicas entre o tamanho da árvore e sua integridade estrutural (Krajnc *et al.*, 2019). Árvores maiores e de crescimento mais rápido, com diâmetros e copas maiores, podem produzir madeira menos densa e mais flexível, reduzindo, assim, tanto o MOEd quanto V . Essas correlações ilustram o equilíbrio dinâmico que as árvores devem manter entre crescimento, resistência estrutural e adaptação às condições ambientais (Pretzsch, 2009).

A divergência fenotípica entre populações (P_{ST}) é considerada um substituto razoável para a divergência de caracteres quantitativos entre populações (Q_{ST}) e é utilizada em estudos de populações naturais, quando a amostragem não é adequada para os delineamentos genéticos que permitem a estimação da variância genética aditiva (σ^2_A) (Merila e Crnokrak, 2001; Brommer *et al.*, 2011; Leinonen *et al.*, 2013).

O principal desafio, no entanto, ao se utilizar o P_{ST} para estimar a diferenciação genética em caracteres quantitativos, é que os fatores ambientais podem confundir os componentes de variância tanto dentro quanto entre populações (Pujol *et al.*, 2008; Leinonen *et al.*, 2013). Isso significa que o P_{ST} pode subestimar a diferenciação verdadeira se a variância ambiental dentro da população for alta, ou superestimá-la se as diferenças ambientais entre as populações forem um forte fator indutor da divergência fenotípica (Brommer *et al.*, 2011). Consequentemente, um elevado valor de P_{ST} não pressupõe necessariamente a ocorrência de adaptação local, podendo refletir apenas a plasticidade fenotípica (Gentili *et al.*, 2018).

Os valores de P_{ST} (Tabela 1) revelaram divergência fenotípica significativa para a altura (H), conforme indicado por um alto valor (0,83). Esta divergência substancial para H entre

populações sugere a potencial influência da adaptação local. Sallum *et al.* (2015) também encontraram uma possível adaptação local em um estudo com características da concha de *Onithochiton neglectus*. Em contraste, outras características fenotípicas, como a área de projeção da copa (CPA) e o diâmetro à altura do peito (DAP), exibiram valores de P_{ST} baixos, embora significativos (CPA = 0,12 e DAP = 0,09). Esses valores mais baixos sugerem que a maior parte da variação para CPA e DAP é mantida dentro das populações, potencialmente devido à plasticidade fenotípica, a qual representa uma forma de ajustar os fenótipos à heterogeneidade ambiental, gerando diversidade morfológica em uma população (Halama e Reznick, 2001). Novaes *et al.* (2018) também encontraram baixos valores de P_{ST} em um estudo com características de frutos e sementes de *Eugenia dysenterica*.

De maneira geral, esses dados ressaltam a importância de considerar as diferenças ambientais e em nível populacional nas estratégias de conservação e melhoramento, particularmente para características altamente divergentes como H. Por outro lado, os baixos valores de P_{ST} para CPA e DAP implicam que a seleção para essas características poderia ser aplicada de forma mais abrangente entre as populações.

O estudo dos anéis de crescimento é essencial, pois reflete a resposta da árvore a condições ambientais como altitude, disponibilidade de luz, temperatura e umidade (Worbes *et al.*, 2002). O incremento médio anual (IMA) exibiu correlação de baixa a moderada com outras características, sendo positivamente associado a traços de crescimento como CPA (0,42) e DAP (0,31), e negativamente relacionado às características de qualidade da madeira. Este padrão é consistente com pesquisas anteriores, indicando que essas características estão interconectadas e são influenciadas pela capacidade da árvore de capturar recursos como luz e nutrientes, afetando assim as taxas de crescimento e a formação dos anéis (Wimmer, 2002; Hess *et al.*, 2018). Embora características como CPA e DAP sejam tipicamente correlacionadas positivamente com as taxas de crescimento, frequentemente há uma relação de compromisso (trade-off), na qual o crescimento rápido pode levar à menor densidade da madeira, uma vez que as árvores priorizam a rápida expansão celular (Mankowski *et al.*, 2020). Essa relação de compromisso é uma consideração importante para o manejo florestal, particularmente em programas de melhoramento que visam otimizar tanto a produtividade quanto a qualidade da madeira (Longhi *et al.*, 2018; Roque *et al.*, 2023).

Araucária exhibe anéis de crescimento bem definidos, o que facilita seu estudo e interpretação (Mattos, 2011). O incremento médio anual obtido (Tabela 3) foi influenciado por vários fatores, incluindo idade, práticas de manejo, densidade de árvores, condições do solo e precipitação (Dillburg *et al.*, 2009; Zanon & Finger, 2010; Huss *et al.*, 2020). Estudos anteriores relataram taxas de crescimento variando de 0,30 a 0,96 cm/ano em populações naturais de araucária (Hess e Schneider *et al.*, 2010; Stepka *et al.*, 2012; Hess *et al.*, 2018; Lambrecht *et al.*, 2019; Ricken *et al.*, 2022), valores consistentes com os obtidos neste estudo.

Estes resultados confirmam os padrões de crescimento saudáveis esperados para as populações estudadas e fornecem subsídios essenciais para avaliações da saúde florestal e para o desenvolvimento de estratégias de conservação e manejo sustentável (Braz *et al.*, 2012).

A presença de gerações sobrepostas, com árvores jovens e adultas, tem sido relatada em outras populações naturais (Koch e Correa, 2010; Hess *et al.*, 2018; Ricken *et al.*, 2022). A estrutura demográfica sugere que, apesar da superexploração histórica e do crescimento inerentemente lento da espécie (Zanette & Wendling, 2017), as populações de pinheiro-do-paraná demonstraram considerável resiliência às mudanças ambientais. Essa resiliência é um fator-chave na regeneração natural do pinheiro-do-paraná, que é influenciada por fatores ecológicos e genéticos. Embora a espécie seja demandante de luz, ela exibe tolerância moderada à sombra durante os estágios juvenis, permitindo a regeneração sob o dossel e em áreas abertas, como evidenciado pela presença de gerações sobrepostas em todas as fitofisionomias estudadas (Tabela 3). O sucesso da regeneração depende da disponibilidade de sementes viáveis e de condições favoráveis ao crescimento, embora fatores como a predação de sementes e a competição com a vegetação do sub-bosque possam limitar o estabelecimento das mudas (Santos *et al.*, 2015). No entanto, estudos documentaram regeneração natural bem-sucedida em florestas secundárias e clareiras, indicando a capacidade da espécie de se recuperar sob condições adequadas (Soares, 1979; Santos *et al.*, 2015).

A compreensão dessas dinâmicas é crucial para o desenvolvimento de estratégias de conservação eficazes para *A. angustifolia*, especialmente considerando a importância da resiliência no contexto das mudanças climáticas (O'hara *et al.*, 2014; Cysneiros *et al.*, 2023). Adicionalmente, a diversidade genética em populações naturais é moldada pela dinâmica florestal (Janes e Hamilton, 2017; Kulevich *et al.*, 2020). Neste estudo, é notável que a população de Ipiranga, que foi enriquecida e é mais conservada que as demais, exibe maior variabilidade genética, o que pode explicar alguns dos padrões observados.

O parâmetro de número médio de alelos por *locus* (A) é influenciado pelas estratégias de amostragem e pelos marcadores moleculares utilizados (Faleiro, 2007). Sousa *et al.* (2020), utilizando os mesmos *loci* com 120 indivíduos, relataram uma variação de 4 a 18 alelos por *locus*, com média de 11,13. Achados similares foram relatados por Bittencourt e Sebben (2007, 2008, 2009), Patreze e Tsai (2010), Medina e Macedo *et al.* (2015) e Roque (2023). O número de alelos observado reflete uma diversidade genética substancial, essencial para aumentar a resiliência e a adaptabilidade da população às mudanças ambientais (Torres-Florez *et al.*, 2017). Em comparação com Sousa *et al.* (2020), que relataram uma riqueza alélica média inferior ($R_s = 3.7$), este estudo registrou um valor mais elevado ($R_s = 9.4$), que se alinha aos valores encontrados em outros trabalhos (4,9 – 12) (Stefon *et al.*, 2008; Sousa

et al., 2020; Roque *et al.*, 2023). A riqueza alélica é um indicador robusto do potencial evolutivo das populações e é crucial para os esforços de conservação, pois a manutenção de um conjunto diversificado de alelos ajuda a mitigar os impactos das mudanças climáticas (Foulley, 2006; Caballero & García-Dorado, 2013; Greenbaum *et al.*, 2014).

O valor de diversidade genética média geral ($H_e = 0.75$) é considerado alto em comparação com estudos anteriores sobre o pinheiro-do-paraná, nos quais os valores variaram de 0,08 a 0,77 (Bittencourt e Sebben, 2008; Patreze e Tsai, 2010; Medina-Macedo *et al.*, 2015; Pádua, 2015; Roque *et al.*, 2023). Sousa *et al.* (2020), por exemplo, relataram médias inferiores ($H_o = 0.61$; $H_e = 0.67$) utilizando os mesmos *loci*.

Adicionalmente, foi detectado fluxo gênico entre as populações, reforçando seu estado de conservação e saúde. Esse padrão é consistente com a biologia reprodutiva da espécie, que depende do vento (anemocoria) para a dispersão do pólen e de animais para a dispersão eficaz das sementes (Signor *et al.*, 2015; Dénes *et al.*, 2018). Os baixos níveis de endogamia observados apoiam ainda mais a presença de fluxo gênico extenso, sustentada pela natureza dioica da *A. angustifolia*, que promove a polinização cruzada e a variabilidade genética (Sousa e Hattemer, 2003; Stefenon *et al.*, 2008; Aguiar *et al.*, 2021).

Embora o uso de como uma aproximação de seja aceito na literatura, os problemas inerentes são bem conhecidos. Em particular, ele deve ser sempre avaliado com análises de sensibilidade, pois os componentes de variância tanto dentro quanto entre populações podem ser confundidos por efeitos ambientais (Brommer *et al.*, 2011; Leinonen *et al.*, 2013; Wood *et al.*, 2021). Uma comparação dos valores de P_{ST} (Tabela 2) com os valores de diferenciação genética entre populações (F_{ST}) (Tabela 05) revela que a divergência fenotípica entre populações é maior do que a diferenciação genética neutra. Isso sugere que as condições ambientais influenciam substancialmente a variação populacional (Wood *et al.*, 2021). Resultados semelhantes foram relatados por Banjpai *et al.* (2022) para *Eruca sativa*, demonstrando alta divergência fenotípica com baixa diferenciação genética em ambientes distintos. Isso frequentemente sugere que a seleção natural divergente está impulsionando uma diferenciação fenotípica maior do que o esperado sob deriva genética. Em outras palavras, as populações estão se adaptando aos seus ambientes locais, levando a diferenças de traços mais pronunciadas.

Presente na Terra por aproximadamente 200 milhões de anos, araucária prosperou durante o período Triássico sob condições frias e úmidas (Ferri *et al.*, 2017). Ao longo de escalas de tempo geológicas, particularmente durante o Pleistoceno, flutuações climáticas significativas no sul do Brasil, impulsionadas pelos ciclos glacial e interglacial, influenciaram a ocorrência e distribuição da espécie (Zanette & Wendling, 2017; Stefenon *et al.*, 2019; Rodríguez-Zorro *et al.*, 2022).

Antes do último período glacial, araucária ocupava regiões que se estendiam do sul ao noroeste do Brasil, onde prevaleciam climas mais frios (Behling, 2002; Behling e Pillar, 2007; Vasconcellos *et al.*, 2024). No entanto, à medida que as temperaturas subiram durante o início do Holoceno, há cerca de 20.000 anos, a espécie tornou-se restrita a latitudes mais baixas e altitudes mais elevadas (Carlucci *et al.*, 2011; Bertoldo *et al.*, 2014; Kersten *et al.*, 2015; Stefenon *et al.*, 2019). No final do último período glacial, as condições ambientais favoreceram a expansão da espécie nas regiões do sul, marcando uma fase relativamente recente em sua história evolutiva (Nodari *et al.*, 2018; Rodríguez-Zorro *et al.*, 2022).

As atividades humanas provavelmente influenciaram essa distribuição, com o movimento de povos indígenas e, posteriormente, de colonizadores, facilitando a dispersão de sementes (Pinaya *et al.*, 2019; Sá *et al.*, 2023). Assim, apesar de uma história evolutiva antiga, a distribuição atual da araucária foi moldada por forças tanto climáticas quanto antropogênicas (Vasconcellos *et al.*, 2024). Essas dinâmicas podem ter contribuído para a redução da diversidade genômica e uma estrutura genética menos distinta dentro das populações do sul (Martín *et al.*, 2014). Contudo, o fluxo gênico parece mitigar os impactos negativos da fragmentação (Stefenon *et al.*, 2008).

Dados deste estudo sugerem que as populações foram provavelmente estabelecidas pelo menos no último século (Tabela 3), durante um período em que a Floresta Ombrófila Mista (FOM) estava menos degradada (Sousa *et al.*, 2021). Estes achados são consistentes com outros estudos moleculares que também não identificaram grupos genéticos bem definidos entre as populações do sul (Stefenon *et al.*, 2019; Sousa *et al.*, 2020; Souza *et al.*, 2024).

As diferenças observadas entre as matrizes de distância são críticas para a compreensão da caracterização populacional. Medidas de distância genética, como a de Nei, refletem a variação neutra moldada por processos evolutivos como mutação, deriva genética e fluxo gênico limitado (Rodrigues e Diniz-Filho, 1998; Hendry e Taylor, 2004). Dada a distribuição fragmentada das florestas de FOM, onde a araucária ocorre, a distância de Nei baixa e não significativa (Figura 6) reforça os achados de uma estrutura genética compartilhada entre as três populações estudadas (Figura 4 e Tabela 5).

A distância fenotípica, representada por medidas Euclidianas, captura traços influenciados por condições tanto genéticas quanto ambientais, como qualidade do solo (estrutura, profundidade e fertilidade), competição e clima (ex.: precipitação, temperatura e umidade relativa) (Borém e Miranda, 2013). A divergência entre a estrutura do dendrograma e a proximidade geográfica das populações sugere a influência de adaptações locais, uma hipótese sustentada pelos valores elevados de observados (Tabela 2).

Esses padrões contrastantes enfatizam que as populações de pinheiro-do-paraná são moldadas por uma complexa interação de processos genéticos históricos, como a distribuição

recente após a última glaciação (Rodríguez-Zorro *et al.*, 2022), e respostas adaptativas a pressões ambientais distintas (Souza *et al.*, 2024). Além disso, estes resultados ilustram que fatores além da proximidade espacial, incluindo pressões ambientais, eventos históricos e adaptação local, podem desempenhar papéis significativos na modelagem da variação genética e fenotípica nessas populações de pinheiro-do-paraná.

Em geral, os achados ilustram as interações complexas entre a diversidade genética, as pressões ambientais e a distribuição espacial. Estudos anteriores de Aguiar *et al.* (2011) e Sanson *et al.* (2024) relataram baixas correlações entre dados fenotípicos e genéticos, sublinhando a intrincada dinâmica que influencia tanto a variação genética quanto a fenotípica em populações naturais. Essas interações fornecem *insights* valiosos sobre os fatores determinantes da diversidade e oferecem importantes implicações para as estratégias de conservação.

A variabilidade genética observada é promissora para a conservação *in situ* do pinheiro-do-paraná. Independentemente da fitofisionomia eleita para conservação, a persistência de níveis substanciais de diversidade genética sugere que até mesmo paisagens fragmentadas detêm potencial para esforços de conservação eficazes. A conservação *in situ* surge como uma abordagem promissora para a diversidade genética observada nessas populações, pois permite a ação contínua das forças de seleção natural e a adaptação às condições ambientais (Faria *et al.*, 2018; FAO, 2025).

Este resultado é particularmente relevante, visto que todas as três fitofisionomias estudadas exibiram altos níveis de diversidade genética. Portanto, ao priorizar áreas para conservação, é essencial avaliar parâmetros como o tamanho efetivo da população, o fluxo de pólen e a variabilidade genética dos fragmentos (Montagna *et al.*, 2012; Vencosky *et al.*, 2012; Medina-Macedo *et al.*, 2015; Paludo *et al.*, 2016). Adicionalmente, é importante considerar o papel crítico desempenhado pelas condições ambientais na ocorrência e persistência da espécie (Fritzens *et al.*, 2018 a, b, c), especialmente no contexto das mudanças climáticas em curso.

2.12 CONCLUSÕES

Essa pesquisa com *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze em diferentes fitofisionomias no Paraná destaca a complexidade de fatores genéticos, ambientais e históricos sobre a diversidade da espécie. Embora uma variação fenotípica significativa tenha sido encontrada, indicando resposta adaptativa nas três populações, a diversidade genética é homogênea e alta entre as populações, com a ação de um fluxo gênico que impede a estruturação genética. A identificação de uma alta riqueza alélica é um valor importante para a conservação. Para impulsionar a conservação *in situ* e enriquecer o banco de germoplasma,

recomenda-se expandir a amostragem de populações no Paraná, bem como a continuidade de estudos que unam dados moleculares e fenotípicos para desenvolver estratégias mais efetivas.

2.13 AGRADECIMENTOS

A companhia de transmissão de energia Engie S.A pelo apoio financeiro ao projeto, todos os técnicos da Embrapa Florestas e ao Luciano do Campo Experimental da Embrapa em Ponta Grossa. E esse estudo foi financiado em parte pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) – Código de financiamento 001.

REFERÊNCIAS

ADAN, N.; ATCHINSON, J.; REIS, M. S.; PERONI, N. Local knowledge, use and management of ethnovarieties of *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze in the Plateau of Santa Catarina, Brazil. *Economic Botany*, v. 70, n. 4, p. 353-364, 2016.

AGUIAR, A. V.; MOURA, N. F.; MOURA, M. F.; ZUCCHI, M. I.; VENCOVSKY, R.; CHAVES, L. J. Relação entre a variação genética de caracteres quantitativos e marcadores moleculares em subpopulações de cagaiteira (*Eugenia dysenterica* DC). *Revista Brasileira de Fruticultura*, v. 33, n. 1, p. 157-169, 2011.

AGUIAR, A. V.; SOUSA, V. A.; FRITZONS, E.; PINTO JÚNIOR, J. E.; MIKICH, S. B.; LIEBSCH, D. A araucária e suas especificidades. In: AGUIAR, A. V.; SOUSA, V. A.; FRITZONS, E.; PINTO JÚNIOR, J. E.; MIKICH, S. B.; LIEBSCH, D. (org.). *Araucária: pesquisa e desenvolvimento no Brasil*. 1. ed. Colombo: Embrapa Florestas, 2021. cap. 3, p. 37-69. Disponível em: <http://www.alice.cnptia.embrapa.br/alice/handle/doc/1137523>. Acesso em: 10 out. 2025.

AULER, N. M. F.; REIS, M. S.; GUERRA, M. P.; NODARI, R. O. The genetics and conservation of *Araucaria angustifolia*: I. Genetic structure and diversity of natural populations by means of non-adaptive variation in the state of Santa Catarina, Brazil. *Genetics and Molecular Biology*, v. 25, n. 3, p. 329-338, 2002.

BAJPAI, P. K.; WEISS, H.; DVIR, G.; HANIN, N.; WASSERSTROM, H.; BARAZANI, O. Phenotypic differentiation and diversifying selection in populations of *Eruca sativa* along an aridity gradient. *BMC Ecology and Evolution*, v. 22, art. 40, 2022.

BATES, D.; MÄCHLER, M.; BOLKER, B.; WALKER, S. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, v. 67, n. 1, p. 1-48, 2015.

BITTENCOURT, J. M.; SEBBENN, A. M. Patterns of pollen and seed dispersal in a small, fragmented population of the wind-pollinated tree *Araucaria angustifolia* in southern Brazil. *Heredity*, v. 99, n. 6, p. 580-591, 2007.

BITTENCOURT, J. M.; SEBBENN, A. M. Pollen movement in a continuous forest of *Araucaria angustifolia*, inferred from paternity and TWOGENER analysis. *Conservation Genetics*, v. 9, n. 4, p. 855-868, 2008.

BITTENCOURT, J. M.; SEBBENN, A. M. Genetic effects of forest fragmentation in high-density *Araucaria angustifolia* populations in Southern Brazil. *Tree Genetics & Genomes*, v. 5, n. 4, p. 573-582, 2009.

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

BRASIL. Lei nº 12.651, de 25 de maio de 2012. Dispõe sobre a proteção da vegetação nativa [...]. *Diário Oficial da União*, Brasília, DF, 28 maio 2012. Disponível em: https://www.planalto.gov.br/ccivil_03/_ato2011-2014/2012/lei/l12651.htm. Acesso em: 10 out. 2025.

BRAZILIAN FOREST SERVICE. *Florestas do Brasil - em resumo*. Brasília, DF: Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento, 2019. 212 p.

BROMMER, J. E. Whither Pst? The approximation of Qst by Pst in evolutionary and conservation biology. *Journal of Evolutionary Biology*, v. 24, n. 6, p. 1160-1168, 2011.

BUCUR, V. A review on acoustics of wood as a tool for quality assessment. *Forests*, v. 14, p. 1545, 2023.

CABALLERO, A.; GARCÍA-DORADO, A. Allelic diversity and its implications for the rate of adaptation. *Genetics*, v. 195, n. 4, p. 1373-1384, 2013.

CANETTI, A.; RUY, C. C.; MATTOS, P. P. de; BRAZ, E. M. Dinâmica de crescimento de espécies de um remanescente de Floresta Ombrófila Mista em Colombo, PR. *Pesquisa Florestal Brasileira*, v. 34, n. 77, p. 31-37, 2014.

CISNEROS, A. B.; MOGLIA, J. G.; ÁLVAREZ, J. A. Morfometría de copa en *Prosopis alba* Griseb. *Ciência Florestal*, v. 29, n. 2, p. 863-884, 2019.

CURTO, R. D. A.; MATTOS, P. P. de; BRAZ, E. M.; NETTO, S. P.; ZACHOW, R. Massa específica básica da madeira de *Araucaria angustifolia* em povoamento superestocado. *Pesquisa Florestal Brasileira*, v. 36, n. 85, p. 51-59, 2016.

CYSNEIROS, V. C.; PELISSARI, A. L.; PELLICO NETTO, S.; MACHADO, S. A.; FIGUEIREDO FILHO, A. Population structure of *Araucaria angustifolia* under distinct forest protection status: implications for management and conservation. *Journal of Forestry Research*, v. 34, p. 1437-1446, 2023.

DÉNES, F. V.; TELLA, J. L.; ZULIAN, V.; PRESTES, N. P.; MARTÍNEZ, J.; HIRALDO, F. Combined impacts of multiple non-native mammals on two life stages of a critically endangered Neotropical tree. *Biological Invasions*, v. 20, p. 3055-3068, 2018.

DILLENBURG, L. R. et al. Ecophysiological aspects of *Araucaria angustifolia* regeneration. In: *Araucaria Forest: Ecology, Conservation and Sustainable Development*. Ribeirão Preto: Holos, 2009. v. 1, p. 57-65.

DINIZ-FILHO, J. A. F.; SOARES, T. N.; LIMA, J. S.; DOBROVOLSKI, R.; LANDEIRO, V. L.; TELLES, M. P. de C.; RANGEL, T. F.; BINI, L. M. Mantel test in population genetics. *Genetics and Molecular Biology*, v. 36, n. 4, p. 475-485, 2013.

DRAY, S.; DUFOUR, A.-B. The ade4 Package: Implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*, v. 22, n. 4, 2007.

- FALEIRO, F. G. Marcadores genético-moleculares aplicados a programas de conservação e uso de recursos genéticos. Planaltina, DF: Embrapa Cerrados, 2007. 102 p. Disponível em: <http://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/infoteca/handle/doc/570287>. Acesso em: 10 out. 2025.
- FAO. The Second Report on the State of the World's Forest Genetic Resources. Rome: FAO, 2025.
- FARIA, A. B. C. Conservação e saúde das araucárias: fundamentos legais e ecossistêmicos. 1. ed. Curitiba: Juruá, 2018. 104 p.
- FERREIRA, D. K.; NAZARENO, A. G.; MANTOVANI, A.; BITTENCOURT, R.; SEBEN, A. M.; REIS, M. S. Genetic analysis of 50-year-old Brazilian pine (*Araucaria angustifolia*) plantations: implications for conservation planning. *Conservation Genetics*, v. 13, p. 435-442, 2012.
- FERRI, G. K. Araucária *angustifolia*: milhões de anos de história. *Revista História Catarina*, n. 86, p. 52-66, 2017.
- FOULLEY, J. L.; OLLIVIER, L. Estimating allelic richness and its diversity. *Livestock Science*, v. 101, p. 150-158, 2006.
- FRITZONS, E.; MANTOVANI, L. E.; WREGE, M. S. Fatores climáticos limitantes da distribuição da araucária no estado do Paraná e as implicações para sua restauração. *RA'EGA – O Espaço Geográfico em Análise*, v. 44, p. 258-273, 2018a.
- FRITZONS, E.; WREGE, M. S.; MANTOVANI, L. E. Distribuição natural do pinheiro-do-Paraná no estado do Rio Grande do Sul, BR: a influência de fatores climáticos e geomorfológicos. *Revista Brasileira de Climatologia*, v. 22, p. 118-132, 2018b.
- FRITZONS, E.; WREGE, M. S.; MANTOVANI, L. E. Climatic aspects related to the distribution of Parana pine in the state of Santa Catarina. *Floresta*, v. 48, p. 503-512, 2018c.
- GENTILI, R.; SOLARI, A.; DIEKMANN, M.; DUPRÈ, C.; MONTI, G. S.; ARMIRAGLIO, S.; ASSINI, S.; CITTERIO, S. Genetic differentiation, local adaptation and phenotypic plasticity in fragmented populations of a rare forest herb. *PeerJ*, v. 6, e4929, 2018.
- GOETEN, D.; ROGGE-RENNER, G. D.; SCHMIDT, É. C. Updating embryonic ontogenesis in *Araucaria angustifolia*: from Burlingame (1915) to the present. *Protoplasma*, v. 257, p. 931-948, 2020.
- GOUDET, J.; BÜCHI, L. The effects of dominance, regular inbreeding, and sampling design on QST, an estimator of population differentiation for quantitative traits. *Genetics*, v. 172, n. 2, p. 1337-1347, 2006.
- GREENBAUM, G.; TEMPLETON, A. R.; ZARMI, Y.; BAR-DAVID, S. Allelic richness following population founding events – A stochastic modeling framework incorporating gene flow and genetic drift. *PLoS ONE*, v. 9, n. 12, e115203, 2014.
- HALAMA, K. J.; REZNICK, D. N. Adaptation, optimality, and the meaning of phenotypic variation in natural population. In: ORZACK, S. H.; SOBER, E. (ed.). *Adaptationism and optimality*. Cambridge: Cambridge University Press, 2001. p. 242-272.
- HENDRY, A. P.; TAYLOR, E. B. How much of the variation in adaptive divergence can be explained by gene flow? An evaluation using lake-stream stickleback pairs. *Evolution*, v. 58, n. 10, p. 2319-2331, 2004.

- HESS, A. F.; SCHNEIDER, P. R. Crescimento em volume de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze em três regiões do Rio Grande do Sul, Brasil. *Ciência Florestal*, v. 20, n. 1, p. 107-122, 2010.
- HESS, A. F.; LOIOLA, T.; SOUZA, I. A.; MINATTI, M.; RICKEN, P.; BORSOI, G. A. Forest management for the conservation of *Araucaria angustifolia* in Southern Brazil. *Floresta*, v. 48, n. 3, p. 373-382, 2018.
- HUSS, J.; DOBNER JR., M.; PAIXÃO, C. A.; TEN CATEN, A.; SIMINSKI, A. Regeneration of *Araucaria angustifolia* in pine plantations in the South of Brazil – a silvicultural approach. *Scientia Forestalis*, v. 48, n. 127, e3265, 2020.
- INZA, M. V.; AGUIRRE, N. C.; TORALES, S. L.; PAHR, N. M.; FASSOLA, H. E.; FORNES, L. F.; ZELENER, N. Genetic variability of *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze in the Argentinean Parana Forest and implications for management and conservation. *Trees*, v. 32, n. 4, p. 1135-1146, 2018.
- IUCN. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2024-2. 2024. Disponível em: <https://www.iucnredlist.org>. Acesso em: 10 out. 2025.
- JANES, J. K.; HAMILTON, J. A. Mixing It Up: The Role of Hybridization in Forest Management and Conservation under Climate Change. *Forests*, v. 8, n. 7, p. 237, 2017.
- JOMBART, T. adegenet: a R package for the multivariate analysis of genetic markers. *Bioinformatics*, v. 24, n. 11, p. 1403-1405, 2008.
- KOCH, Z.; CORRÊA, M. C. Araucária: a floresta do Brasil meridional. Curitiba: Olhar Brasileiro, 2010. 168 p.
- KRAJNC, L.; FARRELLY, N.; HARTE, A. M. Evaluating timber quality in larger diameter standing trees: Rethinking the use of acoustic velocity. *Holzforschung*, v. 73, n. 9, p. 797-806, 2019.
- KUHN, S. A.; NOGUEIRA, F. M.; SCHÜRER, T.; MARIATH, J. E. A. Reproductive biology of the "Brazilian pine" (*Araucaria angustifolia* - Araucariaceae): the pollen tube growth and the seed cone development. *Plant Reproduction*, v. 37, n. 1, p. 1-13, 2024.
- KULEVICZ, R. A.; OLIVEIRA, O. S. de; POMPEU, N.; SILVA, B. A. da; SOUZA, E. C. de. Analysis of forests' genetic vulnerability and arguments to reduce deforestation. *Ambiente & Sociedade*, v. 23, p. 1-12, 2020.
- KUZNETSOVA, A.; BROCKHOFF, P. B.; CHRISTENSEN, R. H. B. ImerTest Package: Tests in Linear Mixed Effects Models. *Journal of Statistical Software*, v. 82, n. 13, p. 1-26, 2017.
- LAGOS, A. R.; MULLER, B. L. A. Hotspot Brasileiro: Mata Atlântica. *Saúde e Ambiente em Revista*, v. 2, n. 2, p. 35-45, 2007.
- LAMBRECHT, F. R.; BALBINOT, R.; MATTOS, P. P. de; BRAZ, E. M.; TRAUTENMÜLLER, J. W.; CANETTI, A. Competição em floresta natural de araucária na região noroeste do Rio Grande do Sul-Brasil. *Scientia Forestalis*, v. 47, n. 121, p. 131-138, 2019.
- LAWTON, R. O. Wind stress and elfin stature in a Montane rain forest tree: an adaptive explanation. *American Journal of Botany*, v. 69, p. 1224-1230, 1982.

- LEINONEN, T.; O'HARA, R. B.; CANO, J. M.; MERILÄ, J. Comparative analysis of quantitative trait and neutral marker divergence: a review. *Journal of Evolutionary Biology*, v. 21, n. 1, p. 1-17, 2008.
- LEINONEN, T.; MCCAIRNS, R. S.; O'HARA, R. B.; MERILÄ, J. QST-FST comparisons: Evolutionary and ecological insights from genomic heterogeneity. *Nature Reviews Genetics*, v. 14, n. 3, p. 179-190, 2013.
- LINDSTRÖM, H.; HARRIS, P.; NAKADA, R. Methods for measuring stiffness of young trees. *Holz als Roh- und Werkstoff*, v. 60, n. 3, p. 165-174, 2002.
- LONGHI, R. V.; SCHNEIDER, P. R.; LONGHI, S. J.; MARAGON, G. P.; COSTA, E. A. Growth dynamics of *Araucaria* after management interventions in natural forest. *Cerne*, v. 24, n. 2, p. 125-132, 2018.
- MAINIERI, C.; CHIMELO, J. P. Fichas de características das madeiras brasileiras. São Paulo: IPT, 1989. 418 p.
- MANKOWSKI, P.; BURAWSKA-KUPNIEWSKA, I.; KRZOSEK, S.; GRZESKIEWICZ, M. Influence of Pine (*Pinus sylvestris* L.) Growth Rings Width on the Strength Properties of Structural Sawn Timber. *BioResources*, v. 15, n. 3, p. 5402-5416, 2020.
- MANTOVANI, A.; MORELLATO, L. P. C.; REIS, M. S. Internal genetic structure and outcrossing rate in a natural population of *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Kuntze. *Journal of Heredity*, v. 97, n. 5, p. 466-472, 2006.
- MATTOS, J. R. O pinheiro-brasileiro. Lages: Artes Gráficas Princesa, 1994.
- MATTOS, J. R. de. O pinheiro brasileiro. Florianópolis: Ed. da UFSC, 2011. 608 p.
- MATTOS, P. P. de; SANTOS, A. T.; RIVERA, H. A. C.; OLIVEIRA, Y. M. M. de; ROSOT, M. A. D.; GARRASTAZU, M. C. Crescimento de *Araucaria angustifolia* na Reserva Florestal Embrapa/Epagri, Caçador, SC. *Pesquisa Florestal Brasileira*, n. 55, p. 107-114, 2007.
- MEDINA-MACEDO, L.; SEBEN, A. M.; LACERDA, A. E. B.; RIBEIRO, J. Z.; SOCCOL, C. R.; BITTENCOURT, J. V. M. High levels of genetic diversity through pollen flow of the coniferous *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze: a landscape-level study in Southern Brazil. *Tree Genetics & Genomes*, v. 11, p. 1-14, 2015.
- MENDIBURU, F. de; MENDIBURU, Z. de. agricolae: Statistical Procedures for Agricultural Research. R package version 1.3-5. 2020. Disponível em: <https://CRAN.R-project.org/package=agricolae>. Acesso em: 10 out. 2025.
- MERILÄ, J.; CRNOKRAK, P. Comparison of quantitative trait and neutral molecular marker divergence: a review of empirical estimates. *Journal of Evolutionary Biology*, v. 14, n. 6, p. 892-901, 2001.
- MILLER, D. L.; REXSTAD, E.; THOMAS, L.; MARSHALL, L.; LAAKE, J. L. Distance Sampling in R. *Journal of Statistical Software*, v. 89, n. 1, p. 1-28, 2019.
- MIRANDA, J. M. D. de. Dieta de *Sciurus ingrami* Thomas (Rodentia, Sciuridae) em um remanescente de Floresta com Araucária, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, v. 22, n. 4, p. 1141-1145, 2005.

- MIRANDA, Z. P.; GUEDES, M. C.; ROSA, S. A.; SCHÖNGART, J. The volume increment modeling and subsidies for the management of the tree *Mora paraensis* (Ducke) Ducke based on the study of growth rings. *Trees - Structure and Function*, v. 32, n. 1, p. 277-286, 2018.
- MONTAGNA, T.; FERREIRA, D. K.; STEINER, F.; SILVA, F. A. L. S. da; BITTENCOURT, R.; SILVA, J. Z. da; MANTOVANI, A.; REIS, M. S. A importância das unidades de conservação na manutenção da diversidade genética de araucária [*Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze] no estado de Santa Catarina. *Biodiversidade Brasileira*, v. 2, n. 2, p. 17-24, 2012.
- MONTAGNA, T.; LAUTERJUNG, M. B.; COSTA, N. C. F. da; BERNARDI, A. P.; CANDIDO-RIBEIRO, R.; REIS, M. S. dos. Guidelines for seed collection of *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze: A genetic, demographic and geographic approach. *Forest Ecology and Management*, v. 438, p. 10-17, 2019.
- MOTA, E. E. S.; NOVAES, C. R. D. B.; SILVA, L. B.; CHAVES, L. J. Structure of the phenotypic variability of fruit and seeds of *Dipteryx alata* Vogel (Fabaceae). *Revista Brasileira de Fruticultura*, v. 42, n. 1, e-003, 2020.
- NEI, M. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 70, n. 12, p. 3321-3323, 1973.
- NOVAES, C. R. D. B.; MOTA, E. E. S.; OLIVEIRA, A. P.; MELO, R. C.; KUHLMANN, M. Structure of the phenotypic variability of fruit and seed traits in natural populations of *Eugenia dysenterica* DC. (Myrtaceae). *Revista Brasileira de Fruticultura*, v. 40, n. 3, e-843, 2018.
- O'HARA, K. L. *Multiaged Silviculture: Managing Complex Forest Stand Structures*. Oxford: Oxford University Press, 2014.
- OKSANEN, J. et al. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.4-3. 2017. Disponível em: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>. Acesso em: 10 out. 2025.
- PÁDUA, J. A. R. de. *Diversidade e estrutura genética de populações naturais de Araucaria angustifolia (Araucariaceae) no estado de Minas Gerais*. 2015. 127 f. Tese (Doutorado em Engenharia Florestal) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2015.
- PALUDO, G. F.; DUARTE, R. I.; BERNARDI, A. P.; MANTOVANI, A.; REIS, M. S. dos. The size of *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze entering into reproductive stages as a basis for seed management projects. *Revista Árvore*, v. 40, n. 4, p. 683-691, 2016.
- PATREZE, C. M.; TSAI, S. M. Intrapopulational genetic diversity of *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze is different when assessed on the basis of chloroplast or nuclear markers. *Plant Systematics and Evolution*, v. 284, p. 111-122, 2010.
- PINAYA, J. L. D.; CRUZ, F. W.; CECCANTINI, G. C. T. et al. Brazilian montane rainforest expansion induced by Heinrich Stadial 1 event. *Scientific Reports*, v. 9, art. 17912, 2019.
- PRETZSCH, H. *Forest dynamics, growth and yield*. Munique: Springer, 2009. 664 p.
- PRITCHARD, J. K.; STEPHENS, M.; DONNELLY, P. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, v. 155, n. 2, p. 945-959, 2000.
- PUJOL, B.; WILSON, A. J.; ROSS, R. I. C.; PANNELL, J. R. Are QST-FST comparisons for natural populations meaningful? *Molecular Ecology*, v. 17, n. 22, p. 4782-4785, 2008.

REITZ, R.; KLEIN, R. M. Araucariaceae. In: Flora Ilustrada Catarinense. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, 1966.

REITZ, R.; KLEIN, R. M.; REIS, A. Projeto Madeira de Santa Catarina. Itajaí: Sellowia, 1978. 320 p.

RESENDE, M. D. V. de. Selegen-REML/BLUP: sistema estatístico e seleção genética computadorizada via modelos lineares mistos. Colombo: Embrapa Florestas, 2007. 359 p. Disponível em: <http://www.alice.cnptia.embrapa.br/alice/handle/doc/290975>. Acesso em: 10 out. 2025.

RESENDE, R. T.; SILVA, P. I. T. da; SILVA-JUNIOR, O. B.; FREITAS, M. L. M.; SEBEN, A. M.; SOUSA, V. A.; AGUIAR, A. V. de; GRATTAPAGLIA, D. Age trends in genetic parameters for growth performance across country-wide provenances of the iconic conifer tree *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze show strong prospects for systematic breeding and early selection. *Forest Ecology and Management*, v. 501, 119671, 2021.

RICKEN, P.; PÓVOA DE MATTOS, P.; MUÑOZ BRAZ, E.; HESS, A. F.; YOSHIHIRO NAKAJIMA, N.; TUYOSHI HOSOKAWA, R. Growth models for *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze in different ecological gradients in the state of Santa Catarina. *Floresta*, v. 52, n. 4, p. 450-457, 2022.

RODERJAN, C. V.; GALVÃO, F.; KUNIYOSHI, Y. S.; HATSCHBACH, G. G. As unidades fitogeográficas do estado do Paraná. *Ciência & Ambiente*, n. 24, p. 75-92, 2002.

RODRIGUES, F. M.; DINIZ-FILHO, J. A. F. Hierarchical structure of genetic distances: Effects of matrix size, spatial distribution and correlation structure among gene frequencies. *Genetics and Molecular Biology*, v. 21, n. 2, p. 217-228, 1998.

RODRÍGUEZ-ZORRO, P. A.; LEDRU, M. P.; FAVIER, C.; BARD, E.; BICUDO, D. C.; GARCIA, M.; MARQUARDT, G.; ROSTEK, F.; SAWAKUCHI, A. O.; SIMON, Q.; TACHIKAWA, K. Alternate Atlantic Forest and climate phases during the early Pleistocene 41 kyr cycles in southeastern Brazil. *Quaternary Science Reviews*, v. 286, 107560, 2022.

ROQUE, R. H.; SEBEN, A. M.; BOSHIER, D. H.; FILHO, A. F.; TAMBARUSSI, E. V. Logging Affects Genetic Diversity Parameters in an *Araucaria angustifolia* Population: An Endangered Species in Southern Brazil. *Forests*, v. 14, p. 1046, 2023.

SÁ, D. N. de; NODARI, E. S.; GERHARDT, M. Colonização e transformação de paisagens na floresta com araucárias no século XX. *Estudos Históricos*, v. 36, n. 80, p. 1-22, 2023.

SALLOUM, P. M.; LAVERY, S. D.; DE VILLEMEREUIL, P.; SANTURE, A. W. Local adaptation in shell shape traits of a brooding chiton with strong population genomic differentiation. *Evolution*, v. 77, n. 1, p. 210-220, 2023.

SANDEVILLE JUNIOR, E. A dinâmica natural das florestas. *Paisagem e Ambiente*, n. 27, p. 53-70, 2009.

SANSON, I.; HOMCZINSKI, I.; ROQUE, R. H.; BROBOWSKI, R.; PERES, F. S. B.; TAMBARUSSI, E. V. Molecular and quantitative genetic analysis of the neotropical tree *Jacaranda micrantha* Cham. *Revista Brasileira de Ciência do Solo*, v. 48, n. 2, p. 133-153, 2024.

SANTOS, G. N. dos; HIGUCHI, P.; SILVA, A. C. da; FARIAS, K. J.; MACHADO, F. D.; DUARTE, E.; FERNANDES, C.; VIEIRA, F.; AMARAL, R. S.; AGUIAR, V. de; WALTER, F. F.;

MORES, B.; REIS, M. A. Regeneração Natural Em Uma Floresta Com Araucária: Inferências Sobre O Processo De Construção Da Comunidade De Espécies Arbóreas. *Ciência Florestal*, v. 28, n. 2, p. 483-494, 2018.

SCHLIEP, K. P. phangorn: phylogenetic analysis in R. *Bioinformatics*, v. 27, n. 4, p. 592-593, 2011.

SCHMIDT, A. B.; CIAMPI, A. Y.; GUERRA, M. P.; NODARI, R. O. Isolation and characterization of microsatellite markers for *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae). *Molecular Ecology Notes*, v. 7, n. 2, p. 340-342, 2007.

SEBEN, A. M.; PONTINHA, A. A. S.; FREITAS, S. A.; FREITAS, J. A. Variação genética em cinco procedências de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze no sul do estado de São Paulo. *Revista do Instituto Florestal de São Paulo*, v. 16, n. 2, p. 91-99, 2004.

SHIMIZU, J. Y.; JAEGER, P.; SOPCHAKI, S. A. Variabilidade Genética em uma população remanescente de Araucárias no Parque Nacional do Iguazu, Brasil. *Boletim de Pesquisa Florestal*, n. 41, p. 18-36, 2000. Disponível em: <http://www.alice.cnptia.embrapa.br/alice/handle/doc/280595>. Acesso em: 10 out. 2025.

SIGNOR, P. R.; GOMES, G. S.; WATZLAWICK, L. F. Produção de erva-mate e conservação de Floresta com Araucária. *Pesquisa Florestal Brasileira*, v. 35, n. 83, p. 199-208, 2015.

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

SOUSA, V. A.; HATTEMER, H. H. Pollen dispersal and gene flow by pollen in *Araucaria angustifolia*. *Australian Journal of Botany*, v. 51, n. 3, p. 309-317, 2003.

SOUSA, V. A.; REEVES, P. A.; REILLE, A.; AGUIAR, A. V.; STEFENON, V. M.; RICHARD, C. M. Genetic diversity and biogeographic determinants of population structure in *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze. *Conservation Genetics*, v. 21, n. 3, p. 439-453, 2020.

SOUSA, A. F. de; CORTEZ, L. S. R.; LONGHI, S. J. Native forest management in subtropical South America: long-term effects of logging and multiple use on forest structure and diversity. *Biodiversity and Conservation*, v. 21, p. 1953-1969, 2012.

SOUZA, B. M. Genotype-by-environment interaction effects adaptation and stability of *Khaya senegalensis* progenies in different climatic conditions of Brazil: migration and genomic association studies of fifteen *Araucaria angustifolia* populations. 2024. 140 f. Tese (Doutorado em Agronomia) - Faculdade de Engenharia, Universidade Estadual Paulista, Ilha Solteira, 2024.

STEFENON, V. M.; GAILING, O.; FINKELDEY, R. The role of gene flow in shaping genetic structures of the subtropical conifer species *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze. *Plant Biology*, v. 10, p. 356-364, 2008.

STEFENON, V. M.; KLABUNDE, G. H. F.; LEMOS, R. P. M.; ROGALSKI, M.; NODARI, R. O. Phylogeography of plastid DNA sequences suggests post-glacial southward demographic expansion and the existence of several glacial refugia for *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze. *Scientific Reports*, v. 9, art. 2752, 2019.

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

- SUZUKI, R.; SHIMODAIRA, H. pvclust: an R package for assessing the uncertainty in hierarchical clustering. *Bioinformatics*, v. 22, n. 12, p. 1540-1542, 2006.
- TORRES-FLOREZ, J. P.; JOHNSON, W. E.; NERY, M. F. et al. The coming of age of conservation genetics in Latin America: what has been achieved and what needs to be done. *Conservation Genetics*, v. 19, p. 1-15, 2018.
- VENCOVSKY, R.; CHAVES, L. J.; CROSSA, J. Variance effective population size for dioecious species. *Crop Science*, v. 52, n. 1, p. 79-85, 2012.
- WENDLING, I.; ZANETTE, F. Araucária: particularidades, propagação e manejo de plantios. Brasília, DF: Embrapa, 2017. 159 p. Disponível em: <http://www.alice.cnptia.embrapa.br/alice/handle/doc/1070994>. Acesso em: 10 out. 2025.
- WICKHAM, H. *Ggplot2: Elegant graphics for data analysis*. 2. ed. Cham: Springer, 2016. 260 p.
- WIMMER, R. Wood anatomical features in tree-rings as indicators of environmental change. *Dendrochronologia*, v. 20, p. 21-36, 2002.
- WOOD, Z. T.; WIEGARDT, A. K.; BARTON, K. L.; CLARK, J. D.; HOMOLA, J. J.; OLSEN, B. J.; KING, B. L.; KOVACH, A. I.; KINNISON, M. T. Meta-analysis: Congruence of genomic and phenotypic differentiation across diverse natural study systems. *Evolutionary Applications*, v. 14, n. 10, p. 2448-2464, 2021.
- WORBES, M. One hundred years of tree-ring research in the tropics – a brief history and an outlook to future challenges. *Dendrochronologia*, v. 20, n. 1-2, p. 217-231, 2002.
- WREGE, M. S.; SOUSA, V. A.; FRITZSONS, E.; SOARES, M. T. S.; AGUIAR, A. V. Predicting current and future geographical distribution of *Araucaria* niche modeling. *Environment and Ecology Research*, v. 4, p. 269-279, 2016.
- WREGE, M. S.; FRITZSONS, E.; SOARES, M. T. S.; BOGNOLA, I. A.; SOUSA, V. A.; SOUSA, L. P.; GOMES, J. B. V.; AGUIAR, A. V.; GOMES, G. C.; MATOS, M. F.; SCARANTE, A. G.; FERRER, R. S. Distribuição natural e habitat de Araucária frente às mudanças climáticas globais. *Pesquisa Florestal Brasileira*, v. 37, n. 91, p. 331-346, 2017a.
- WREGE, M. S.; GARRASTAZU, M. C.; FRITZSONS, E.; SOUSA, V. A.; AGUIAR, A. V. Plant vegetation types in the state of Paraná and the new scenarios defined by global climate change. *Ambiência*, v. 13, n. 3, p. 600-615, 2017b.
- WRIGHT, S. Isolation by distance. *Genetics*, v. 28, p. 114-138, 1943.
- ZANON, M. L. B.; FINGER, C. A. G. Relationship of meteorological variables with the growth of *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze trees in planted stands. *Ciência Florestal*, v. 20, n. 3, p. 467-476, 2010.
- ZECHINI, A. A.; SCHUSSLER, G.; SILVA, J. Z. da; MATTOS, A. G.; PERONI, N.; MONTOCANI, A.; REIS, M. S. Produção, comercialização e identificação de variedades de pinhão no entorno da Floresta Nacional de Três Barras-SC. *Biodiversidade Brasileira*, v. 2, n. 2, p. 74-82, 2012.