**Universidade de São Paulo
Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”**

Mapeamento e congruência de QTL para teor de óleo, produção de grãos e seus componentes em milho

Luciana Gonçalves Chaves

Tese apresentada para obtenção do título de Doutora em Ciências. Área de concentração: Genética e Melhoramento de Plantas

**Piracicaba
2013**

Luciana Gonçalves Chaves
Zootecnista

Mapeamento e congruência de QTL para teor de óleo, produção de grãos e seus componentes em milho

Orientador:
Prof. Dr. **CLÁUDIO LOPES DE SOUZA JÚNIOR**

Tese apresentada para obtenção do título de Doutora em Ciências. Área de concentração: Genética e Melhoramento de Plantas

Piracicaba
2013

**Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
DIVISÃO DE BIBLIOTECA - DIBD/ESALQ/USP**

Chaves, Luciana Gonçalves

Mapeamento e congruência de QTL para teor de óleo, produção de grãos e seus componentes em milho / Luciana Gonçalves Chaves.- - Piracicaba, 2013.
101p: il.

Tese (Doutorado) - - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", 2013.

1. Teor de óleo 2. Interação QTL por ambientes 3. Congruência 4. Marcadores moleculares 5. Mapeamento 6. Produção de grãos I. Título

CDD 633.15
C512m

"Permitida a cópia total ou parcial deste documento, desde que citada a fonte – O autor"

Dedico,

Aos meus queridos pais, José Lúcio e Sueli

Pelo exemplo de vida e princípios.

Aos meus irmãos Graciele e Rafael

Pelo apoio e incentivo.

E ao meu marido Michel

Pela paciência, apoio e amor.

Ofereço,

Ao meu amor Michel Castellani,

Por sempre me dar forças para lutar

Com palavras sábias, carinho e compreensão

.

AGRADECIMENTOS

A Deus por permitir esta conquista.

À Universidade de São Paulo e ao Departamento de Genética da Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” pela oportunidade de realizar o curso de doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas e pelos ensinamentos a mim transmitidos.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela concessão da bolsa de estudos e recursos para a realização deste trabalho.

Ao Prof. Dr. Cláudio Lopes de Souza Júnior pelo exemplo profissional, ensinamentos, compreensão, confiança, apoio e amizade.

Aos professores e funcionários do Departamento de Genética pelos ensinamentos transmitidos e amizades conquistadas.

Aos funcionários do laboratório de Melhoramento de Milho II: Ariberto Soares de Oliveira, Guilherme dos Santos Diehl e Antônio Juscelino Desidério, pela amizade, ensinamentos e importantes contribuições nos experimentos conduzidos.

Aos amigos do Laboratório de Melhoramento de Milho II: Alexandre, Diego, Gustavo, Marcela, Mateus, Melina, Paolo, Pedro, Rubén, Sanzio e Thiago pela amizade, alegrias, conhecimentos compartilhados e apoio em todas as etapas do desenvolvimento deste trabalho.

Aos alunos do Laboratório de Melhoramento de Soja, em especial à Larissa, Guilherme, Leandro e Fernando pela ótima convivência, experiências compartilhadas e auxílio durante o período das disciplinas do doutorado.

Ao Professor Dr. Luiz Alberto Colnago, da Embrapa Instrumentação, pela realização das análises de teor de óleo dos grãos.

À professora Dra. Anete Pereira de Souza pela obtenção dos dados genotípicos utilizados na análise do mapeamento genético.

Aos meus pais e irmãos e à família do Michel pelo carinho, apoio e exemplo de vida, sempre contribuindo com a minha formação.

Ao meu marido Michel que sempre esteve ao meu lado em todos os momentos dessa caminhada, compartilhando comigo a sabedoria, a alegria e o amor.

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

Muito Obrigada!

*“Comece fazendo o que é necessário, depois o que é possível,
e de repente você estará fazendo o impossível.”*
São Francisco de Assis

SUMÁRIO

RESUMO	11
ABSTRACT	13
LISTA DE TABELAS	15
LISTA DE ABREVIATURAS.....	17
1 INTRODUÇÃO.....	19
2 DESENVOLVIMENTO.....	23
2.1 Revisão Bibliográfica	23
2.1.1 Herança do caráter teor de óleo em milho.....	23
2.1.2 Herança dos caracteres produção de grãos e seus componentes em milho	27
2.1.3 Melhoramento genético para aumentar o teor de óleo em milho	31
2.2 Material e Métodos	33
2.2.1 Material genético	33
2.2.2 Ambientes, delineamento e caracteres analisados	34
2.2.3 Análises de variâncias e covariâncias.....	35
2.2.4 Mapa genético.....	40
2.2.5 Mapeamento de QTL.....	41
2.2.6 Congruência dos QTL mapeados nos diferentes caracteres	44
2.3 Resultados e Discussão.....	45
2.3.1 Médias e Análises de variâncias	45
2.3.2 Estimativas de parâmetros genéticos	49
2.3.3 Estimativas de correlações entre caracteres.....	52
2.3.4 Mapeamento de QTL para teor de óleo	56
2.3.5 Mapeamento de QTL para produção de grãos.....	60
2.3.6 Mapeamento de QTL para os componentes da produção.....	63
2.3.7 Congruência dos QTL mapeados	73
3 CONSIDERAÇÕES FINAIS	81
REFERÊNCIAS	85
ANEXOS.....	95

RESUMO

Mapeamento e congruência de QTL para teor de óleo, produção de grãos e seus componentes em milho

O principal desafio para o desenvolvimento de híbridos contendo alto teor de óleo é a correlação negativa entre este caráter e a produção de grãos. O conhecimento da herança do caráter teor de óleo e da produção de grãos e seus componentes conjuntamente podem auxiliar a condução de programas de melhoramento que visam ao desenvolvimento de genótipos produtivos e com alto teor de óleo. Assim, os objetivos desta pesquisa foram: estimar parâmetros genéticos; mapear QTL e a congruência destes para os caracteres teor de óleo (OL), produção de grãos (PG) e seus componentes. Duzentas e cinquenta e seis progênies $F_{2:3}$ obtidas do cruzamento de duas linhagens endogâmicas contrastantes para teor de óleo foram avaliadas em experimentos com repetições. O mapeamento de QTL foi realizado considerando um mapa genético com 139 marcadores microssatélites e mapeamento por intervalo composto expandido para múltiplos ambientes (mCIM). As estimativas de variância genética de progênies e coeficientes de herdabilidade diferiram de zero para todos os caracteres. Os coeficientes de herdabilidade apresentaram magnitudes elevadas para todos os caracteres. A estimativa de variância progênies por ambientes foi significativa para PG e seus componentes. As correlações entre OL e os caracteres PG e seus componentes não foram significativas. Os caracteres prolificidade (PROL), diâmetro de espiga (DE), profundidade de grãos (PFG), comprimento de espiga (CE) e número de grãos por fileira (NGF) apresentaram valores altos de coeficientes de correlação com PG. Foram mapeados 13 QTL para OL, 16 para PG, 17 para PROL, 12 para peso de 500 grãos (P500), 19 para CE e para DE, 18 para PFG, 15 para número de filerias NFI e 13 para NGF. Os QTL não estão uniformemente distribuídos ao longo do genoma para OL e a maioria dos componentes da produção. O grau médio de dominância foi de dominância parcial para PG, dominância para PROL e P500 e sobredominância para OL, CE, DE, PFG, NFI e NGF. A maioria dos QTL mapeados para PG e seus componentes interagiu significativamente com ambientes, indicando que experimentos conduzidos em vários locais e anos são necessários para identificar genótipos e QTL estáveis. A proporção da variância genética explicada pelos QTL foi de 52,22% para OL, 42,49% para PG e para seus componentes variou de 25,69% para NGF a 55,03% para PROL. Foram identificadas 34 regiões genômicas contendo QTL mapeados para os diferentes caracteres, não sendo, portanto identificadas regiões congruentes entre OL e PROL. A maioria dos QTL foi mapeada em regiões genômicas distintas, indicando que é possível aumentar o teor de óleo e a produção de grãos simultaneamente, utilizando os QTL independentes. Os resultados obtidos indicam que o desenvolvimento de híbridos produtivos com alto teor de óleo pode ser obtido por retrocruzamento assistido por marcadores envolvendo OL, PG e seus componentes e, devido ao reduzido número de QTL estáveis para a PG e seus componentes, os programas de melhoramento devem ser direcionados para regiões específicas.

Palavras-chave: Teor de óleo; Interação QTL por ambientes; Congruência; Marcadores moleculares; Mapeamento; Produção de grãos

ABSTRACT

Mapping QTL and congruence for oil content, grain yield and its components in maize

The main challenge for the development of hybrids with high oil content is a negative correlation between this trait and grain yield. The knowledge of the inheritance of kernel oil content and grain yield and its components together can assist breeding programs for the development of productive genotypes with high oil content. The objectives of this research were to: estimate genetic parameters, map QTL and their congruence to oil content (OC), grain yield (GY) and its components. Two-hundred and fifty-six $F_{2:3}$ progenies obtained from the cross between two inbred lines contrasting for oil content were evaluated in experiments with repetitions. The QTL mapping was performed considering a genetic map with 139 microsatellites markers and the multiple-environment composite interval mapping analysis (mCIM). Estimates of genetic variances of progenies and heritability coefficients differed significantly from zero for all traits. The heritability coefficients showed high magnitudes for all traits. The estimate of progenies by environments variance was significant for GY and for yield components. The correlations between the OC, GY and its components were not significant. The traits prolificacy (PROL), ear diameter (ED), kernel depth (KD), ear length (EL) and kernels per row number (KRN) showed high values of correlation coefficients with GY. Thirteen QTL were mapped for OC, 16 for GY, 17 for PROL, 12 to 500 kernels weight (W500), 19 for EL and for ED, 18 for kernel depth (KD), 15 for row number per ear (RN) and 13 for KRN. The QTL are not evenly distributed in the genome for OC and most of yield components. The average level of dominance was partial dominance for GY, dominance for PROL and W500 and overdominance for OC, EL, ED, KD, RN and KRN. Most of QTL mapped for GY and its components interacted significantly with environments, indicating that the experiments conducted in several locations and years are required to identify genotypes and QTL stable. The proportion of genetic variance explained by all QTL was 52.22% for OC, 42.49% for GY and for its components ranged from 25.69% for KRN to 55.03% for PROL. We identified 34 genomic regions containing QTL mapped for different traits, and therefore, we did not identify congruent regions between OC and PROL. Most of QTL were mapped in different genomic regions, indicating the possibility to increasing oil content and yield simultaneously, using the independent QTL. The results indicate that the development of high-oil hybrid with high yields can be obtained by marker-assisted backcrossing involving OC, GY and its components and due to the small number of stable QTL for GY and its components, the breeding programs should be directed towards specific areas.

Keywords: Oil content; QTL by environment interaction; Congruence; Molecular markers; Mapping; Grain yield

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1 - Valores e significâncias dos quadrados médios das análises de variâncias conjuntas, médias, intervalos de variação (IV), intervalos de confiança (IC) e coeficientes de variação (CV%) para produção de grãos e seus componentes 47
- Tabela 2 - Valores e significâncias dos quadrados médios da análise de variância na E.E. Departamento de Genética da ESALQ/USP no ano 2010/2011, médias, intervalo de variação (IV), coeficiente de variação (CV%) e intervalos de confiança a 95% de probabilidade para o teor de óleo 49
- Tabela 3 - Estimativas das variâncias fenotípicas em nível de médias ($\hat{\sigma}_F^2$), de progênies ($\hat{\sigma}_P^2$), da interação progênies por ambientes ($\hat{\sigma}_{P \times A}^2$), coeficientes de herdabilidade em nível de médias de progênies ($\hat{h}_P^2$) e intervalos de confiança (entre parênteses) a 95% de probabilidade, para produção de grãos, seus componentes e teor de óleo 51
- Tabela 4 - Valores e significâncias dos coeficientes de correlação genética ($\hat{r}_G$), acima da diagonal, e fenotípica ($\hat{r}_F$), abaixo da diagonal, entre os caracteres teor de óleo, produção de grãos e seus componentes 53
- Tabela 5 - QTL, posição genômica, valores do teste da razão de verossimilhança (TRV) para o efeito do QTL, efeitos genéticos, graus de dominância (GD), grau médio de dominância (GMD), tipos de interação alélica, direções do alelo favorável e proporções das variâncias fenotípicas (R_F^2) e genéticas (R_G^2) individual e total para teor de óleo 57
- Tabela 6 - QTL, posição genômica, valores do teste da razão de verossimilhança (TRV) para o efeito do QTL (Conj) e da interação (Int.), efeitos genéticos, graus de dominância (GD), grau médio de dominância (GMD), tipos de interação alélica, direções do alelo favorável e proporções das variâncias fenotípicas (R_F^2) e genéticas (R_G^2) individual e total para a produção de grãos 61
- Tabela 7 - QTL, posição genômica, valores do teste da razão de verossimilhança (TRV) para o efeito do QTL (Conj.) e da interação (Int.), efeitos genéticos, graus de dominância (GD), grau médio de dominância (GMD), tipos de interação alélica, direções do alelo favorável e proporções das variâncias fenotípicas (R_F^2) e genéticas (R_G^2) individual e total para prolificidade 66
- Tabela 8 - QTL, posição genômica, valores do teste da razão de verossimilhança (TRV) para o efeito do QTL (Conj.) e da interação (Int.), efeitos genéticos, graus de dominância (GD), grau médio de dominância (GMD), tipos de interação

alélica, direções do alelo favorável e proporções das variâncias fenotípicas (R^2_F) e genéticas (R^2_G) individual e total para peso de 500 grãos.....	67
Tabela 9 - QTL, posição genômica, valores do teste da razão de verossimilhança (TRV) para o efeito do QTL (Conj.) e da interação (Int.), efeitos genéticos, graus de dominância (GD), grau médio de dominância (GMD), tipos de interação alélica, direções do alelo favorável e proporções das variâncias fenotípicas (R^2_F) e genéticas (R^2_G) individual e total para comprimento de espiga	68
Tabela 10 - QTL, posição genômica, valores do teste da razão de verossimilhança (TRV) para o efeito do QTL (Conj.) e da interação (Int.), efeitos genéticos, graus de dominância (GD), grau médio de dominância (GMD), tipos de interação alélica, direções do alelo favorável e proporções das variâncias fenotípicas (R^2_F) e genéticas (R^2_G) individual e total para diâmetro de espiga.....	69
Tabela 11 - QTL, posição genômica, valores do teste da razão de verossimilhança (TRV) para o efeito do QTL (Conj.) e da interação (Int.), efeitos genéticos, graus de dominância (GD), grau médio de dominância (GMD), tipos de interação alélica, direções do alelo favorável e proporções das variâncias fenotípicas (R^2_F) e genéticas (R^2_G) individual e total para profundidade de grãos	70
Tabela 12 - QTL, posição genômica, valores do teste da razão de verossimilhança (TRV) para o efeito do QTL (Conj.) e da interação (Int.), efeitos genéticos, graus de dominância (GD), grau médio de dominância (GMD), tipos de interação alélica, direções do alelo favorável e proporções das variâncias fenotípicas (R^2_F) e genéticas (R^2_G) individual e total para número de fileiras de grãos	71
Tabela 13 - QTL, posição genômica, valores do teste da razão de verossimilhança (TRV) para o efeito do QTL (Conj.) e da interação (Int.), efeitos genéticos, graus de dominância (GD), grau médio de dominância (GMD), tipos de interação alélica, direções do alelo favorável e proporções das variâncias fenotípicas (R^2_F) e genéticas (R^2_G) individual e total para número de grãos por fileira	72
Tabela 14 - Regiões genômicas de coincidências entre as posições de QTL mapeados para produção de grãos, seus componentes e teor de óleo.....	77
Tabela 15 - Número de QTL identificados em posições genômicas congruentes entre os pares de caracteres	80

LISTA DE ABREVIATURAS

CE	Comprimento de espiga
CV	Coefficiente de variação
DE	Diâmetro de espiga
FV	Fonte de variação
GD	Grau de dominância
GL	Graus de liberdade
GMD	Grau médio de dominância
IC	Intervalo de confiança
IV	Intervalo de variação
NFI	Número de fileiras de grãos por espiga
NGF	Número de grãos por fileira por espiga
OL	Teor de óleo
PFG	Profundidade de grãos
PG	Produção de grãos
PROL	Prolificidade
P500	Peso de 500 grãos
QM	Quadrado médio
QTL	<i>Quantitative trait loci</i>
ST	Estande
UMI	Umidade

1 INTRODUÇÃO

O milho (*Zea mays L.*) é um dos cereais cultivados de maior importância econômica no mundo, sendo a produção brasileira aproximadamente de 76,1 milhões de toneladas de grãos em cerca de 15,4 milhões de hectares na safra 2012/2013 (COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO - CONAB, 2013). Essa importância econômica do milho deve-se à sua diversidade de utilização, sendo usado na alimentação humana e animal, e também como matéria-prima em indústrias de alta tecnologia (LAMBERT, 2001). O Brasil tem no segmento de produção de ração para o setor de avicultura (57%) e suinocultura (29%) o seu maior mercado consumidor de milho, maior que 80% da demanda interna (ASSOCIAÇÃO BRASILEIRA DAS INDÚSTRIAS DO MILHO - ABIMILHO, 2012).

O milho é utilizado como principal fonte energética na alimentação animal, devido ao seu alto teor de amido e alta digestibilidade (SONG et al., 2003; LAMBERT; ALEXANDER; MEJAYA, 2004). Embora a composição do grão de milho seja apropriada para alimentar uma variedade de animais, aumentar o teor de óleo do grão melhora ainda mais seu valor nutricional, principalmente devido ao aumento da energia metabolizável proveniente do óleo, ocasionando maior eficiência alimentar e consequentemente considerável aumento do ganho de peso (LAMBERT, 2001). Os híbridos comercializados atualmente apresentam baixo conteúdo de óleo, em média 4% de óleo nos grãos, sendo os híbridos com mais que 6% de óleo nos grãos considerados de alto teor de óleo (LAURIE et al., 2004). Embora exista uma grande demanda por híbridos que apresentem alto teor de óleo nos grãos para a utilização na alimentação animal, existe um grande desafio para os programas de melhoramento, pois a produção de grãos geralmente é correlacionada negativamente com o teor de óleo e o principal objetivo dos programas de melhoramento é aumentar a produção de grãos, assim, o conteúdo de óleo nos grãos acaba sendo prejudicado pela seleção indireta, resultando em híbridos produtivos, porém, com teor de óleo pouco significativo.

Os estudos de herança têm evidenciado que o caráter teor de óleo é controlado por vários genes, apresenta estimativas elevadas de coeficiente de herdabilidade, baixa interação genótipos por ambientes, os efeitos aditivos são mais importantes no controle do caráter que os efeitos não-aditivos e apresenta efeito xênia (GOLDMAN; ROCHEFORD; DUDLEY, 1994; BERKE; ROCHEFORD, 1995; LAMBERT; ALEXANDER; MEJAYA, 2004; VAL et al., 2009; MÔRO et al., 2012). Entretanto, a produção de grãos é um caráter de alta complexidade e de difícil melhoramento (HALLAUER; CARENA; MIRANDA FILHO, 2010), sendo, portanto, composto por caracteres secundários, denominados de componentes

da produção, que apresentam herança menos complexa, alta herdabilidade, menor influência do ambiente e são de fácil mensuração. Várias pesquisas vêm sendo conduzidas com objetivo de tornar o melhoramento genético para produção de grãos mais eficiente por meio da seleção indireta efetuada sobre seus componentes. Esses estudos têm evidenciado que esses caracteres secundários possuem interferência direta na expressão da produção de grãos e que existem várias regiões genômicas congruentes para a presença de QTL para esses caracteres, sugerindo a presença de pleiotropia ou ligação gênica (RIBAUT et al., 1997; SIBOV et al., 2003; LIMA et al., 2006; YAN et al., 2006; MA et al., 2007; LI et al., 2009, BALESTRE et al., 2012).

Estudos de mapeamento de QTL para o teor de óleo estão reportados na literatura, sendo observada uma grande variação no número de QTL detectados e na magnitude dos efeitos explicados por ele, os quais podem ocorrer devido principalmente ao *background* genético da população, o modelo utilizado ou à saturação do mapa (ZHANG et al., 2008; YANG et al., 2010, 2012a). Poucos estudos de mapeamento de QTL para teor de óleo foram realizados em populações de milho tropical (MANGOLIN et al., 2004; MÔRO et al., 2012).

Assim, mais pesquisas com utilização de marcadores moleculares podem ser úteis para fornecer novas estratégias para o desenvolvimento de genótipos de alto teor de óleo sem redução na produção de grãos. Uma abordagem para melhor entendimento dessa relação seria utilizar marcadores moleculares para estudar a arquitetura genética dos caracteres teor de óleo e produção de grãos conjuntamente com os componentes da produção, que são caracteres menos complexos e verificar a possibilidade de seleção para esses caracteres simultaneamente, manipulando os QTL detectados em regiões diferentes para o caráter produção de grãos e seus componentes em relação ao caráter teor de óleo. Wasson et al. (2008b) e Berke e Rocheford (1995) mapearam QTL para peso médio de grãos e teor de óleo. Ambos observaram que esses QTL se encontravam em diferentes regiões genômicas, indicando que a introgressão de regiões genômicas específicas associadas ao teor de óleo, mas não à produção de grãos, pode permitir o desenvolvimento de cultivares com alto teor de óleo mantendo-se a produção de grãos. Nesse mesmo sentido, Yang et al. (2012a) estudaram a integração de QTL para teor de óleo e os componentes da produção e observaram a colocalização de QTL, indicando possível pleiotropia ou ligação gênica e também a presença de QTL independentes para esses caracteres.

Devido à importância desses caracteres para o melhoramento de milho e considerando que não existem estudos realizados em germoplasmas tropicais que analisaram teor de óleo, produção de grãos e seus componentes conjuntamente, os objetivos desta pesquisa foram: (i)

estimar parâmetros genéticos; (ii) mapear QTL e (iii) verificar a congruência dos QTL mapeados para os caracteres teor de óleo, produção de grãos e seus componentes.

2 DESENVOLVIMENTO

2.1 Revisão Bibliográfica

2.1.1 Herança do caráter teor de óleo em milho

Embora o milho (*Zea mays* L.) não seja tradicionalmente classificado como uma cultura oleaginosa, representando atualmente a menor porção entre os óleos vegetais tradicionais produzidos, ele é o principal cereal utilizado na alimentação animal. Os Estados Unidos são o maior produtor mundial de óleo de milho, porém Brasil, China, Romênia, países da União Soviética e África do Sul também são produtores importantes (VAL et al., 2009). Embora o óleo represente apenas uma pequena proporção do grão de milho (cerca de 4%), o óleo de milho é o segundo óleo vegetal mais produzido nos Estados Unidos (UNITED STATES DEPARTMENT OF AGRICULTURE - USDA, 2012).

Os cultivares de milho comercial apresentam baixos teores de óleo, sendo a semente composta, com base na matéria seca, por 61 a 78% de amido, 6 a 12% de proteína, 3,1 a 5,7% de óleo, 1,0 a 3,0% de açúcar e 1,1 a 3,9% de minerais (VAL et al., 2009). O conteúdo de óleo da semente é determinado principalmente pela porcentagem de óleo no embrião e pela proporção que o embrião ocupa na semente (CURTIS; LENG; HAGEMAN, 1968), sendo que o endosperma representa 80% da massa da semente, e o embrião e o pericarpo representam 10% da massa da semente cada um (VAL et al., 2009). A maior parte do amido está associada ao endosperma (95%), o qual contém apenas 0,8% de óleo (WATSON, 2003), enquanto o embrião contém altos níveis (83%).

A herança do caráter teor de óleo vem sendo estudada utilizando modelos genético-estatísticos que possibilitam estimar parâmetros genéticos como as estimativas dos componentes de variância genética, coeficiente de herdabilidade e grau médio de dominância (MANGOLIN et al., 2004). Baseados nessas estimativas, diversos estudos relatam que o teor de óleo em milho é tipicamente considerado um caráter quantitativo, controlado por vários locos e a maior parte da variação fenotípica é devido a variações genéticas (GOLDMAN; ROCHERFORD; DUDLEY, 1994; BERKE; ROCHEFORD, 1995; MANGOLIN et al., 2004; LAURIE et al., 2004; CLARK et al., 2006; ZHANG et al., 2008).

O caráter teor de óleo em milho apresenta estimativas de coeficientes de herdabilidade superiores a 70% na maioria dos trabalhos publicados. A estimativa da herdabilidade no sentido amplo para esse caráter é tipicamente alta, tanto em linhagens quanto em testecrosses,

variando de 80% a 99%. (LAURIE et al., 2004; CLARK et al., 2006; WANG et al., 2010). Resultados semelhantes foram encontrados por Goldman, Rocherford e Dudley (1994) e Berke e Rocherford (1995) quando avaliaram progênies $F_{2:3}$ de milho, com estimativas superiores a 80%. Mangolin et al. (2004) encontraram estimativa do coeficiente de herdabilidade no sentido amplo em nível de médias de progênies $F_{2:3}$ de 98%. Hallauer, Carena e Miranda Filho (2010) apresentaram um resumo das estimativas dos coeficientes de herdabilidade no sentido amplo em nível de plantas para teor de óleo no grão de milho, e constataram um valor médio para as estimativas de 77%.

Os estudos de herança do caráter teor de óleo têm relatado ausência de interação genótipos por ambientes (BERKE; ROCHEFORD, 1995) ou interação genótipos por ambientes significativa, porém com contribuição muito pequena na variância total comparada à variância genética (LAURIE et al., 2004; CLARK et al., 2006), ou a interação detectada ocorreu devido a mudanças na magnitude e não no *ranking* dos genótipos (GOLDMAN; ROCHEFORD; DUDLEY, 1994). Além disso, programas de melhoramento em longo prazo, com mais de 100 gerações para aumentar o teor de óleo nos grãos, vem sendo conduzidos com um ciclo de seleção fenotípica por ano, em apenas uma estação experimental e têm obtido sucesso (DUDLEY, 2007). A estabilidade do caráter teor de óleo em resposta às condições ambientais é uma vantagem para os pesquisadores interessados em aumentar o conteúdo de óleo, pois as diferenças genéticas entre os cultivares podem ser facilmente mensuradas. O caráter teor de óleo é considerado de fácil e rápida mensuração, e atualmente tem-se utilizado a técnica de ressonância magnética nuclear (RMN) que possibilita a avaliação de grande número de amostras em pouco tempo, o que tem contribuído para aumentar a eficiência e precisão da avaliação.

Vários estudos têm demonstrado que o caráter teor de óleo é influenciado pelo efeito xênia (MILLER; BRIMHALL, 1951; ALEXANDER; LAMBERT, 1968; GARWOOD et al., 1970), o qual refere-se à influência imediata dos grãos de pólen no embrião e no endosperma dos grãos de milho (VAL et al., 2009), resultando em maior teor de óleo no embrião dos grãos e no aumento do tamanho do embrião. Alexander e Lambert (1968) observaram que as mesmas plantas polinizadas pela população de alto óleo (IHO) apresentaram maior teor de óleo do que as polinizadas pela população de baixo óleo (ILO). Letchworth e Lambert (1998) também observaram grande efeito do doador de pólen no caráter teor de óleo. Entretanto, a herança do caráter teor de óleo é função da genética de ambos os genitores (CURTIS et al., 1956; LETCHWORTH; LAMBERT, 1998). Assim, de acordo com Lambert, (2001) devido à presença do efeito xênia, somente quando a polinização é realizada de forma controlada,

evitando possíveis contaminações, pode-se obter o real valor genético de um genótipo para conteúdo de óleo.

Para o melhor entendimento da herança do caráter teor de óleo em nível molecular, estudos de mapeamento de QTL vêm sendo conduzidos. Existem inúmeros relatos sobre mapeamento de QTL em milho para teor de óleo, sendo a grande maioria deles relacionada à germoplasma de origem temperada, em que utilizam populações contrastantes como a *Illinois High Oil* (IHO) (DUDLEY, 2007), *Alexho* (LAMBERT et al., 2004) e a *Beijing High Oil* (BHO) (SONG; CHEN, 2004), nas quais teores maiores do que 200 g kg⁻¹ têm sido obtidos, após vários ciclos de seleção. Portanto, são escassos os trabalhos com utilização de germoplasma tropical, sendo relatados apenas dois (MANGOLIN et al., 2004; MÔRO et al., 2012). Entre os estudos de mapeamento publicados, o número de QTL mapeados tem variado amplamente, de 7 a 70 QTL (VAL et al., 2009). Existem diversas explicações para estas diferenças, como as populações utilizadas, isto é, os trabalhos que reportam maior número de QTL foram mapeados em populações submetidas a seleção em longo prazo para maior divergência do caráter teor de óleo. Outras possíveis razões seriam o delineamento genético, número de marcadores e os métodos usados nos mapeamentos (LIMA et al., 2006).

Todos os tipos de ação gênica para o caráter teor de óleo foram reportados na literatura, tanto para populações endogâmicas como para testecrosses, sendo a ação gênica aditiva a mais frequentemente reportada (GOLDMAN; ROCHFORD; DUDLEY, 1994; BERKE; ROCHEFORD, 1995; VAL et al., 2009; WANG et al., 2010). Outras estimativas dos efeitos genéticos têm indicado dominância parcial (MANGOLIN et al., 2004; CLARK et al., 2006; ZHANG et al., 2008; MÔRO et al., 2012). A sobredominância também foi reportada em população de germoplasma temperado, no cruzamento das populações, *Illinois High Oil* (IHO) x *Illinois Low Oil* (ILO) (ALREFAI; BERKE; ROCHEFORD, 1995).

Em germoplasma de clima temperado, Berke e Rocheford (1995) encontraram associação significativa entre 31 locos de RFLP para teor de óleo em progênies F_{2:3} obtidas do cruzamento entre *Illinois High Oil* x *Illinois Low Oil*. Foram observados quatro QTL de maior efeito nos cromossomos 2, 5, 6 e 9. Os efeitos aditivos foram mais importantes no controle do caráter para a maioria dos locos mapeados e os efeitos de dominância, mesmo que em menor frequência, também foram observados em alguns dos locos mapeados. Zhang et al. (2008) utilizando marcadores microssatélites e empregando o mapeamento por intervalo composto (CIM) para conteúdo de óleo, amido e proteína em genótipos de milho com alto teor de óleo, mapearam seis QTL para óleo, os quais explicaram de 4,34% a 13,13% da variação fenotípica do caráter e juntos explicaram 53,04% da variação fenotípica. Os autores observaram que os

efeitos aditivos foram os mais importantes no controle do caráter teor de óleo. Empregando também o mapeamento por intervalo composto, Song et al. (2004) realizaram o mapeamento de QTL para teor de óleo, em populações derivadas do cruzamento biparental, By804 (118,7 g kg⁻¹) x B73 (35,10 g kg⁻¹), utilizando marcadores microssatélites. Foram detectados um total de 20 QTL em progênies F₂ e F₃. Os valores dos efeitos aditivos foram sempre de maior magnitude do que os efeitos de dominância para a maioria dos locos. As proporções das variâncias fenotípicas explicadas pelos QTL foram baixas, variando de 3,00% a 15,87% nas progênies F₂ e 2,31% a 17,51% nas progênies F₃, sendo que a maioria dos QTL tanto em F₂ quanto em F₃ explicou menos que 5% da variação fenotípica. Em uma população obtida de genitores altamente contrastantes (IHO x ILO), Laurie et al. (2004) identificaram 50 QTL envolvidos na herança do caráter teor de óleo, os quais explicaram 50% da variação fenotípica, indicando que o caráter é controlado por muitos genes com efeitos individuais de baixa magnitude.

Em germoplasma de milho tropical, Mangolin et al. (2004) mapearam QTL para teor de óleo, utilizando população F_{2:3}, obtida de genitores contrastantes para conteúdo de óleo. Em nove dos treze QTL mapeados, distribuídos em oito cromossomos, os alelos que contribuíram para aumentar o caráter foram do genitor de maior conteúdo de óleo. A porcentagem da variação genética total explicada pelos grupos de QTL mapeados foi 26,64%. Môro et al. (2012) utilizando o delineamento III e população obtida de duas linhagens divergentes para o caráter teor de óleo, mapearam 16 QTL, os quais explicaram 30,91% da variância genética e relataram dominância parcial para o caráter.

Dentre os QTL mapeados para teor de óleo de maior efeito relatados na literatura, o QTL *qHO6* localizado no cromossomo 6, foi identificado em uma população segregante derivada de genitores contrastantes para o caráter, e posteriormente foi clonado (ZHENG et al., 2008). Esses autores relataram que o QTL (*qHO6*) está associado com a expressão da enzima *acyl-CoA:diacylglycerol acyltransferase* (*DGAT*), a qual cataliza a fase final da biossíntese de triacilglicerol. A superexpressão de um único alelo *DGAT-2* aumentou o conteúdo de óleo da semente em até 41%. Segundo os autores, com o QTL (*qHO6*) clonado, a avaliação da produção de grãos das plantas transgênicas contendo o gene, em experimentos com repetições, responderia se plantas com alto teor de óleo apresentam baixa produção de grãos (ZHENG et al., 2008). Outro gene promissor, *ZmWRI1*, foi identificado em milho para aumentar o teor de óleo nos grãos (SHEN et al., 2010). Os autores observaram que a expressão transgênica do *ZmWRI1* em milho aumentou o teor de óleo sem afetar a produção

de grãos, sugerindo que o alto teor de óleo nos grãos, nem sempre resulta em perdas na produção.

Apesar de haver uma ampla variação com relação ao número de QTL mapeados para teor de óleo na literatura, a maioria dos trabalhos observou que muitos locos estão envolvidos no acúmulo de óleo, que os QTL mapeados localizam-se ao longo de todo o genoma, os efeitos aditivos são mais importantes do que os efeitos de dominância e que os QTL mapeados explicam pouco da variância fenotípica, sendo poucos os QTL de maior efeito. Sendo assim, mais estudos de mapeamento de QTL para teor de óleo são necessários para identificar os QTL de maior efeito que têm maior aplicabilidade nos programas de melhoramento.

2.1.2 Herança dos caracteres produção de grãos e seus componentes em milho

A produção de grãos é um caráter de elevada complexidade genética, governado por diversos genes de pequeno efeito sobre o fenótipo, que sofrem forte influência do ambiente, apresentam baixa herdabilidade, e é considerado um caráter de difícil mensuração e melhoramento. Devido à sua grande importância econômica, é de interesse primário nos programas de melhoramento de milho (AUSTIN; LEE, 1998; HALLAUER; CARENA; MIRANDA FILHO, 2010).

A produção de grãos é função direta de uma série de caracteres denominados de componentes da produção (JUGENHEIMER, 1976), como a prolificidade (PROL) ou número de espigas por planta, o peso médio dos grãos (P500), o comprimento de espiga (CE), o diâmetro de espiga (DE), a profundidade de grãos (PFG), o número de fileiras de grãos na espiga (NFI) e o número de grãos por fileira (NGF). Esses caracteres são relacionados à produção de grãos e apresentam herança genética menos complexa, com menor número de genes controlando o caráter, maior contribuição dos efeitos aditivos, menor influência ambiental e maior coeficiente de herdabilidade, sendo, portanto, explorados na seleção indireta para PG (FALCONER; MACKAY, 1996; HALLAUER; CARENA; MIRANDA FILHO, 2010). Na literatura há relatos sobre a resposta à seleção para produção de grãos a partir da seleção efetuada sobre seus componentes (MAITA; COORS, 1996; LEON; COORS, 2002; BENTO; RAMALHO; SOUZA, 2003).

Vários autores relatam ação gênica do tipo dominância completa para o caráter produção de grãos (MOLL; LINDSEY; ROBINSON, 1964; GARCIA MENDOZA, 2011) e outros dominância parcial (BENTO, 2006; HALLAUER; CARENA; MIRANDA FILHO, 2010;

SILVA DÍAZ, 2011). Porém, diversos trabalhos constataram sobredominância para produção de grãos (RIBAUT et al., 1997; WOLF; PETERNELLI; HALLAUER, 2000; SILVA et al., 2004; FRASCAROLI et al., 2007). Para os componentes da produção, a contribuição dos efeitos aditivos é maior em relação aos efeitos de dominância na maioria dos trabalhos apresentados na literatura, mas existem relatos de grau médio de dominância variando de aditivo a sobredominância para esses caracteres. Toledo et al. (2011) concluíram que a herança do caráter NFI é predominantemente devido às interações alélicas aditivas. Belicuas (2009) constatou dominância parcial para DE, NFI e P500 e dominância completa para CE e NGF. Wolf, Petercelli e Hallauer (2000) observaram dominância completa para DE e CE e dominância parcial para NFI e PFG. Garcia Mendoza (2011) relatou dominância completa para PROL e PFG e dominância parcial para os demais componentes da produção. Barrios (2010) verificou sobredominância para P500 e PFG em um estudo de mapeamento de QTL.

A produção de grãos em milho, geralmente, apresenta baixa estimativa do coeficiente de herdabilidade. Porém, existem relatos na literatura de estimativas de herdabilidade em nível de médias de progênes variando de média a alta magnitude, isto é, de 44% para progênes de meios irmãos (WOLF; PETERNELLI; HALLAUER, 2000), e 81% a 88% para médias de progênes $F_{2:3}$ (VELDBOOM; LEE, 1994; WOLF; PETERNELLI; HALLAUER, 2000) a 89% para população de linhagens endogâmicas recombinantes (LI et al., 2011). A estimativa do coeficiente de herdabilidade em nível de plantas apresenta baixa magnitude, sendo constatado um valor médio de 18,7% em um levantamento de trabalhos publicados (HALLAUER; CARENA; MIRANDA FILHO, 2010). As estimativas de coeficientes de herdabilidade em nível de médias para os componentes da produção são bastantes variáveis. Para prolificidade, existem relatos de valores variando entre 58% a 80%, sendo que em geral as estimativas são em torno de 70%. Para peso médio dos grãos são apresentadas estimativas variando de 67% a 94%. Os caracteres relacionados à dimensão da espiga, como o comprimento de espiga, apresentam estimativas variando de 50% a 90%, enquanto para o diâmetro de espiga os valores reportados são, em geral, superiores a 80%. Para o caráter profundidade de grão, os valores das estimativas do coeficiente de herdabilidade possuem magnitudes entre média a alta, variando de 60% a 87%. Os caracteres número de fileiras na espiga e número de grãos por fileira, em geral, apresentam estimativas de alta magnitude, em torno de 70% a 90% (VELDBOOM; LEE, 1994; WOLF; PETERNELLI; HALLAUER, 2000; YAN et al., 2006; LI et al., 2009, 2011; YANG et al., 2012a). O que se observa na literatura é que, em geral, as estimativas de coeficientes de herdabilidade da produção de grãos e de seus componentes apresentam ampla variação, que são devido a fatores como o tipo de progênie, o nível de endogamia das

progênes, número de repetições e o número de ambientes utilizados para a estimação da herdabilidade (HALLAUER; CARENA; MIRANDA FILHO, 2010).

Vários estudos têm indicado que as interações epistáticas estão presentes na expressão do caráter produção de grãos e seus componentes em milho (WOLF; HALLAUER, 1997; ETA-EDU; OPENSHAW, 1999; GARCIA MENDOZA, 2011), o que já era esperado devido à complexidade dos caracteres quantitativos e do grande número de locos envolvidos na expressão desses caracteres (STUBER; MOLL, 1971). Apesar da presença da epistasia em vários caracteres, a maioria dos estudos de herança considera apenas os efeitos aditivos e dominantes nos modelos estatísticos (KEARSEY; JINKS, 1968), pois a inclusão da epistasia no modelo dificulta a estimação dos componentes de variância, exigem experimentos mais complexos e delineamentos genéticos apropriados (BERNARDO, 2010).

As estimativas de correlações genéticas entre a produção de grãos e seus componentes são de grande importância para os programas de melhoramento, pois a seleção não é realizada considerando-se apenas um caráter isoladamente, mas é baseada em um conjunto de caracteres, sendo necessário conhecer as magnitudes das correlações genéticas entre eles para impedir alterações indesejáveis em alguns desses caracteres (VENCOVSKY; BARRIGA, 1992). Entre os caracteres produção de grãos e prolificidade os valores de coeficientes de correlação são elevados, sendo frequentemente relatados valores superiores a 0,80. O caráter peso médio de grãos apresenta correlação de baixa magnitude com a produção de grãos, variando de 0,22 a 0,48. O comprimento de espiga e a produção de grãos apresentaram valores bastante distintos segundo os relatos na literatura, variando de 0,29 a 0,76; para diâmetro de espigas, a correlação genética com a produção de grãos apresentou valores variando de 0,28 a 0,69; entre a produção de grãos e a profundidade de grãos os valores variaram de 0,41 a 0,69; para o número de fileiras e a produção de grãos, as estimativas apresentam valores baixos, entre 0,20 e 0,40; e entre a produção de grãos e o número de grãos por fileira, a magnitude é mediana, em torno de 0,60 (VELDBOOM; LEE, 1994; ARIAS; SOUZA JÚNIOR; TAKEDA, 1999; SABADIN et al., 2008; LI et al., 2009, 2011; HALLAUER; CARENA; MIRANDA FILHO, 2010; YANG et al., 2012a). As aplicações práticas do conhecimento da associação entre caracteres estão ligadas à estimativa da resposta correlacionada em um caráter X com a seleção praticada no caráter Y, sendo possível, dessa forma, estimar as magnitudes das respostas à seleção em diversos caracteres quando a seleção é praticada em outros (VENCOVSKY; BARRIGA, 1992; FALCONER; MACKAY, 1996).

O mapeamento de QTL para produção de grãos e seus componentes em milho possui grande importância para o estudo da herança desses caracteres e de suas relações entre si e

com os ambientes. Para isso, é necessário o uso de métodos genético-estatísticos que possibilitem a determinação do efeito da interação QTL por ambientes, da ocorrência de efeitos pleiotrópicos ou de ligação gênica entre QTL atuando no controle genético de diversos caracteres e a possível ocorrência de epistasia entre QTL para melhor esclarecimento da herança desses caracteres. A maioria dos trabalhos reportados para os diversos caracteres em milho utilizou germoplasma temperado (AGRAMA; MOUSSA, 1996b; LUBBERSTEDT et al., 1998; AUSTIN; LEE; VELDBOOM, 2001; CARDINAL et al., 2001; YAN et al., 2006, YANG et al., 2012a), sendo escassos os trabalhos com germoplasma tropical (SIBOV et al., 2003; MANGOLIN et al., 2004; BENTO, 2006; LIMA et al., 2006; SABADIN et al., 2008; BELICUAS, 2009; BARRIOS, 2010; BALESTRE et al., 2012).

Os estudos de mapeamento de QTL realizados para produção de grãos e seus componentes conjuntamente têm observado a ocorrência de regiões genômicas congruentes entre eles, sugerindo que esses QTL estão em regiões muito próximas no genoma, podendo apresentar ligação gênica ou pleiotropia (VELDBOOM; LEE, 1994; RIBAUT et al., 1997; BENTO, 2006; SABADIN et al., 2008). Balestre et al. (2012) utilizaram análise bayesiana de múltiplos intervalos para descrever a arquitetura genética de caracteres quantitativos e observaram que a pleiotropia atua de forma destacada nos componentes da produção de grãos e que a produção de grãos pode ser decomposta e predita quase que na sua totalidade pelos QTL dos seus componentes. O estudo de caracteres controlados por essas regiões genômicas congruentes tem grande importância para o melhoramento, pois a seleção para um desses caracteres pode implicar na alteração em outros. É esperado que, para aqueles caracteres que apresentam alta correlação, exista também um maior número de QTL em posições congruentes entre si (EDWARDS et al., 1992; VELDBOOM; LEE; WOODMAN, 1994; SABADIN et al., 2008).

Em diversos estudos de mapeamento de QTL para produção de grãos e seus componentes, os QTL mapeados estão distribuídos nos vários cromossomos. O grau médio de dominância dos QTL individuais varia de aditividade à sobredominância, já o grau médio de dominância envolvendo todos os QTL varia de dominância parcial a sobredominância, e a interação QTL por ambientes é evidente e significativa para a maioria dos caracteres (YAN et al., 2006; LI et al., 2009, 2011; PENG et al., 2011). Alguns estudos têm reportado interações epistáticas entre QTL mapeados para produção de grãos e seus componentes em milho (YAN et al., 2006; LI et al., 2009), porém poucos estudos têm explorado as interações epistáticas entre QTL, devido à complexidade das análises e dos modelos matemáticos envolvidos e à escassez de *softwares* para obter as informações das interações epistáticas e das interações

QTL por ambientes conjuntamente, para os diferentes tipos de populações de mapeamento existentes.

2.1.3 Melhoramento genético para aumentar o teor de óleo em milho

Os híbridos de milho com elevado teor de óleo têm grande importância para o consumo humano, alimentação animal e produção de energia (LAMBERT, 2001). Entretanto, os valores convencionais do teor de óleo em cultivares de milho comercial são baixos, variam de 35 g kg⁻¹ a 50 g kg⁻¹ e quando o cultivar de milho apresenta teor de óleo maior que 60 g kg⁻¹ no grão, esse é considerado de alto teor de óleo (VAL et al., 2009).

Diferentes populações vêm sendo desenvolvidas especificamente para aumentar o teor de óleo em grãos de milho, como a *Illinois High Oil* (IHO), em que a seleção para teor de óleo foram conduzidas por mais de 100 anos e o teor passou de 4% à 20% no centésimo ciclo de seleção (DUDLEY, 2007), *Alexho*, que após 27 ciclos de seleção alcançaram teor de óleo de 21% (LAMBERT; ALEXANDER; MEJAYA, 2004) e a *Beijing High Oil* (BHO), em que o teor de óleo inicial era 4,7% e alcançou 15,6% após 18 ciclos de seleção (SONG; CHEN, 2004). A importância e utilidade destas populações de elevado teor de óleo para os programas de melhoramento é a concentração de alelos favoráveis para o caráter. Porém, apesar da seleção fenotípica ter alcançado sucessos, estes ainda não são comercialmente relevantes, principalmente devido às limitações agronômicas destes genótipos, como a baixa produção de grãos e outras características indesejáveis que estão associadas a essas populações de alto teor de óleo (LAMBERT; ALEXANDER; MEJAYA, 2004).

O principal fator limitante à utilização de genótipos de milho com alto teor de óleo nos grãos, é que esses geralmente apresentam significativa redução na produção de grãos (LAMBERT, 2001). Essa correlação negativa entre o teor de óleo e a produção de grãos se deve principalmente a fatores fisiológicos, pois o óleo precisa de 2,25 vezes mais energia para ser metabolizado quando comparado ao amido e, consequentemente, reduz a concentração de amido nos grãos (VAL et al., 2009). Assim, vários estudos têm demonstrado que grãos com alto teor de óleo podem também apresentar menor endosperma, o que pode contribuir para diminuir a produção de grãos (LAMBERT et al., 1997; LAMBERT, 2001; DUDLEY; LAMBERT, 2004; VAL et al., 2009). Esses estudos também indicaram que as características relacionadas ao alto teor de óleo nos grãos estão tipicamente associadas ao aumento no tamanho do embrião e ao aumento da concentração de óleo no embrião.

Estimativas dos coeficientes de correlação fenotípica entre produção de grãos e teor de óleo possuem valores negativos em trabalhos da literatura, variando de -0,21 a -0,49 (MIŠEVIĆ; ALEXANDER, 1989; DUDLEY; LAMBERT; DE LA ROCHE, 1977; SONG; CHEN, 2004; CLARK et al., 2006; WASSON et al., 2008b). Porém existem estudos em que a correlação entre teor de óleo e produção de grãos não foi significativa para populações com teores de óleo menores que 80 g kg⁻¹, indicando ser este um valor limite para que ocorra correlação negativa entre PG e OL (LAMBERT, 2001). Para superar a desvantagem dessa correlação negativa existente entre óleo e produção de grãos, o procedimento denominado *TopCross*[®] foi proposto para explorar o efeito de xênia presente para o caráter teor de óleo e permitir a produção de híbridos de milho de alto teor de óleo, mantendo a produtividade (BERQUIST; NUBEL; THOMPSON, 1998). Esse sistema consiste em semear uma mistura de sementes de híbridos (macho estéril) com teor de óleo normal, porém com alto rendimento de grãos, em aproximadamente 90% da área e um híbrido polinizador com alto teor de óleo (mas geralmente de baixo rendimento) em 10% da área. Lambert, Alexander e Han, (1998) observaram que os híbridos polinizados com linhagens com alto teor de óleo e com teor de óleo normal, tiveram produção de grãos compatíveis, porém os híbridos polinizados com linhagens de alto teor de óleo produziram 19 g kg⁻¹ de óleo a mais do que os híbridos polinizados com linhagens de teor de óleo normal. Thomison et al. (2003) reportaram que a utilização de *TopCross*[®] alterou o teor de óleo dos híbridos, passando de 41,25 g kg⁻¹ para 72,12 g kg⁻¹, porém observaram redução significativa na produção de grãos dos híbridos de maior teor de óleo. De acordo com Val et al. (2009), embora existam resultados divergentes no uso de *TopCross*[®], para que não ocorra a redução na produção de grãos é importante que a cultivar doadora de pólen tenha uma produção de grãos considerável e que não ocupe mais que os 10% da área.

Apesar das dificuldades encontradas para obter genótipos que apresentem alto teor de óleo sem redução significativa na produção de grãos, pesquisas com utilização de marcadores moleculares ajudam a esclarecer melhor a relação genética entre esses caracteres e podem auxiliar em novas abordagens para o desenvolvimento de genótipos produtivos de alto teor de óleo. Wassom et al. (2008b) utilizaram populações contrastantes de retrocruzamento e testecrosses para caracterizar a variação na concentração de óleo, proteína, amido, peso de 300 grãos e produção de grãos e verificar os efeitos dos QTL. Os autores relataram a presença de um intervalo no cromossomo 6, no qual foram mapeados QTL para óleo e não foram detectados QTL nessa região para produção de grãos, indicando que a introgressão desse QTL pode aumentar o teor de óleo enquanto mantém a produção, o que é desejável no

melhoramento genético de milho. Berke e Rocheford (1995) mapearam QTL de maior efeito para teor de óleo e peso médio de grãos em diferentes regiões genômicas, indicando que a seleção para aumentar teor de óleo sem alterar o peso médio de grão seria possível nessa população. Neste mesmo sentido, Yang et al. (2012a) estudaram a integração de QTL para teor de óleo e os componentes da produção e observaram a colocalização de QTL, indicando possível pleiotropia ou ligação gênica entre esses caracteres e também observaram regiões genômicas que incluíram QTL apenas para teor de óleo, concluindo que é possível melhorar o teor de óleo e a produção de grãos simultaneamente dentro de um certo limite de teor de óleo nos grãos.

Diante do exposto na literatura, são grandes os desafios dos programas de melhoramento para aumentar teor de óleo, pois o objetivo principal dos programas é a produção de grãos, a qual é comumente correlacionada negativamente com elevados teores de óleo nos grãos ($> 80 \text{ g kg}^{-1}$). Os trabalhos com a utilização de marcadores moleculares vêm trazendo grandes contribuições, indicando que existem locos que controlam teor de óleo e produção de grãos em regiões genômicas diferentes, porém esses são escassos, havendo uma grande necessidade de explorar mais essas ferramentas e assim ter um bom conhecimento da arquitetura genética desses caracteres conjuntamente.

2.2 Material e Métodos

2.2.1 Material genético

Foram utilizadas 256 progênies $F_{2:3}$ derivadas do cruzamento entre as linhagens endogâmicas L20-01F e L02-03D para avaliação experimental. A linhagem L20-01F foi obtida da população IG-1, que apresenta grãos duros de coloração alaranjada e a linhagem L02-03D foi extraída da população IG-2, que possui grãos dentados de coloração amarelada. Essas populações são de origem tropical, possuem ciclo precoce, porte baixo e pertencem a grupos heteróticos distintos, sendo contrastantes para vários caracteres agrônômicos. As linhagens L20-01F e L02-03D foram escolhidas como genitoras por serem altamente divergentes para o conteúdo de óleo no grão, apresentando em média $79,25 \text{ g de óleo kg}^{-1}$ de grão e $29,24 \text{ g de óleo kg}^{-1}$ de grão, respectivamente (MANGOLIN et al., 2004). As linhagens genitoras (L20-01F e L02-03D) e as populações IG-1 e IG-2 foram desenvolvidas pelo Programa de Melhoramento de Milho do Departamento de Genética da ESALQ/USP.

Para a obtenção das progênes $F_{2:3}$, três plantas da geração F_1 obtidas do cruzamento entre as linhagens genitoras foram autofecundadas, dando origem à população F_2 , da qual uma amostra de aproximadamente 500 sementes foi semeada, originando plantas que, posteriormente, foram autofecundadas obtendo-se as 256 progênes $F_{2:3}$.

2.2.2 Ambientes, delineamento e caracteres analisados

As progênes $F_{2:3}$ foram avaliadas para produção de grãos e seus componentes nos anos agrícolas 2002/2003 e 2003/2004, nas Estações Experimentais (E.E.) Areão, Caterpillar e Departamento de Genética da ESALQ/USP e no ano agrícola 2003/2004 na E. E. Anhembi, todas localizadas no município de Piracicaba/SP. Cada combinação local x ano agrícola foi considerada como um ambiente, totalizando sete ambientes. O delineamento experimental empregado foi o látice simples 16x16 com duas repetições por ambiente. Cada parcela foi constituída por uma linha de 4m, com espaçamento de 0,80 m entre linhas e 0,20 m entre plantas. Na semeadura foram distribuídas 50 sementes por parcela, restando um estande de 20 plantas por parcela após o desbaste, o que corresponde a uma densidade de 62.500 plantas ha^{-1} . Foram semeadas no ano agrícola 2003/2004 duas parcelas no início de cada repetição dos experimentos, uma para cada linhagem genitora, L02-03D e L20-01F. O preparo do solo, semeadura e tratos culturais seguiram as recomendações técnicas correspondentes a cada ambiente. Nas E. E. Departamento de Genética da ESALQ/USP e Anhembi os experimentos foram irrigados quando necessário.

Foram avaliados os caracteres: estande (ST): número de plantas $parcela^{-1}$; prolificidade (PROL): número de espigas $planta^{-1}$, obtido pela divisão do número de espigas pelo estande da parcela; produção de grãos (PG): peso de grãos da parcela, em $t\ ha^{-1}$, corrigido para umidade padrão de 15%; teor de umidade dos grãos (UMI): em %, obtido de uma amostra de grãos de cada parcela; peso de 500 grãos (P500), em g; comprimento de espiga (CE), em cm; diâmetro de espiga (DE), em cm; diâmetro de sabugo (DS), em cm; profundidade de grãos (PFG): corresponde à diferença $(DE - DS)/2$, em cm; número de fileiras de grãos (NFI): número médio de fileiras de grãos por espiga; número de grãos por fileira (NGF): número médio de grãos por fileira por espiga. Para as análises dos caracteres PG e PROL, foram avaliadas todas as plantas da parcela ajustadas para o estande médio, via análise de covariância; enquanto os caracteres CE, DE, PFG, NFI e NGF foram obtidos de uma amostra de cinco espigas representativas de cada parcela, sendo utilizada a média aritmética da amostra de cada parcela nas análises.

No ano agrícola de 2003/2004, as 256 progênes $F_{2:3}$ foram avaliadas para o teor de óleo nos grãos na E. E. Departamento de Genética da ESALQ/USP. Das 20 plantas de cada parcela, 10 foram autofecundadas para evitar o efeito de xênia. O teor de óleo (OL, em g de óleo kg^{-1} de grão) foi mensurado por ressonância magnética nuclear (RMN), a partir de três amostras de grãos de cada progênie, de aproximadamente três gramas de sementes, retiradas da parte central das espigas das 10 plantas autofecundadas. Para a realização das análises genético-estatísticas, foram utilizados os valores das três amostras, em que cada amostra foi considerada como uma repetição. Foi realizado um ajuste para o peso médio das amostras, via análise de covariância. Esse caráter foi avaliado somente em um ambiente, por apresentar alto coeficiente de herdabilidade no sentido amplo, superior a 70% (ALEXANDER, 1988; HALLAUER; CARENA; MIRANDA FILHO, 2010; MÔRO et al., 2012), ausência de interação genótipos por ambientes (BERKE; ROCHEFORD, 1995), ou com magnitude muito inferior à da variância genética quando esta interação é detectada (LAURIE et al., 2004; WASSON et al., 2008b).

2.2.3 Análises de variâncias e covariâncias

Todas as análises genético-estatísticas foram realizadas utilizando-se o programa computacional SAS[®] versão 9.2 (SAS Institute, 2008). Foi realizada a análise exploratória dos dados para verificar a normalidade dos resíduos e a homogeneidade das variâncias dos erros, utilizando os testes de *Shapiro – Wilk* (SHAPIRO; WILK, 1965) e o teste do *F* máximo de *Hartley* (HARTLEY, 1950), respectivamente. Foram observadas normalidades e homogeneidades para todos os caracteres.

Para os caracteres produção de grãos e seus componentes foram realizadas as análises de variâncias individuais, utilizando o seguinte modelo matemático para o delineamento em látice (COCHRAN; COX, 1966), eq. (1):

$$y_{ijk} = \mu + p_i + r_j + b_{k(j)} + e_{ijk} \quad (1)$$

em que, y_{ijk} é o valor observado da i ésima progênie, na j ésima repetição, no k ésimo bloco, μ é o efeito da média geral do experimento; p_i é o efeito aleatório da progênie i , sendo $i = 1, 2, \dots, 256$; r_j é o efeito aleatório da repetição j , sendo $j = 1, 2$; $b_{k(j)}$ é o efeito aleatório do

bloco k dentro da repetição j , sendo $k = 1, \dots, 16$; e_{ijk} é o erro experimental associado à observação y_{ijk} .

Com as médias ajustadas e os quadrados médios dos erros efetivos obtidos das análises individuais (FEDERER, 1955), foram realizadas análises de variâncias conjuntas dos ambientes para esses caracteres, utilizando o seguinte modelo aleatório, eq. (2):

$$y_{il} = \mu + p_i + a_l + (pa)_{il} + \bar{e}_{il} \quad (2)$$

em que, y_{il} é a média ajustada da i ésima progênie, no l ésimo ambiente; μ é o efeito da média geral do experimento; p_i é o efeito aleatório da progênie i , sendo $i = 1, 2, \dots, 256$; a_l é o efeito do ambiente l , sendo $l = 1, 2, \dots, 7$; $(pa)_{il}$ é o efeito da il ésima interação progênie por ambientes; $\bar{e}_{il}$ é o erro efetivo médio associado à observação y_{il} .

A partir das esperanças matemáticas dos quadrados médios das análises de variâncias conjuntas, foram estimados os componentes de variância de acordo com os procedimentos sugeridos por Searle, Casela e McCulloch (1992). Foram estimados para cada caráter os seguintes componentes da variância, eq. (3,4,5 e 6):

$$\hat{\sigma}_F^2 = (QM_P)/RA \quad (3)$$

$$\hat{\sigma}_P^2 = (QM_P - QM_{PA})/RA \quad (4)$$

$$\hat{\sigma}_{PA}^2 = (QM_{PA} - QM_E)/R \quad (5)$$

$$\hat{h}_P^2 = \hat{\sigma}_P^2 / \hat{\sigma}_F^2 \quad (6)$$

em que $\hat{\sigma}_F^2$, $\hat{\sigma}_P^2$, $\hat{\sigma}_{PA}^2$ e $\hat{h}_P^2$ referem-se, respectivamente, às variâncias fenotípicas em nível de médias de progênie, variâncias genéticas de progênie, variâncias da interação progênie por ambientes e herdabilidade em nível de médias de progênie; QM_P , QM_{PA} e QM_E referem-se, respectivamente, aos quadrados médios das fontes de variação progênie, interação progênie por ambientes e do erro efetivo médio; R e A referem-se ao número de repetições e de ambientes, respectivamente.

As estimativas dos intervalos de confiança dos componentes da variância foram obtidas seguindo a metodologia proposta por Burdick e Graybill, (1992), eq. (7):

$$IC(\hat{\sigma}^2)_{0,95} = \left[\frac{n_t \hat{\sigma}^2}{\chi_{n_t;0,975}^2} \leq \hat{\sigma}^2 \leq \frac{n_t \hat{\sigma}^2}{\chi_{n_t;0,025}^2} \right] \quad (7)$$

em que $IC(\hat{\sigma}^2)_{0,95}$ é o intervalo de confiança ao nível de 95% de probabilidade; $\hat{\sigma}^2$ é a estimativa do componente da variância para o parâmetro considerado ($\hat{\sigma}_F^2$, $\hat{\sigma}_P^2$ e $\hat{\sigma}_{PA}^2$); n_t é o número de graus de liberdade associado à estimativa do componente de variância; $\chi^2_{n_t,0,975}$ e $\chi^2_{n_t,0,025}$ referem-se ao valor tabelado de χ^2 com n_t graus de liberdade a 97,5% e 2,5% de probabilidade, respectivamente.

As estimativas dos intervalos de confiança dos coeficientes de herdabilidade em nível de médias de progênes $\hat{h}_P^2$ foram estimadas conforme proposto por Knapp, Stroup e Ross (1985), eq. (8):

$$IC(\hat{h}_P^2)_{0,95} = \left[1 - \frac{1}{\left(\frac{QM_P}{QM_{PA}}\right) F_{0,975;GL_P;GL_{PA}}} \leq \hat{h}_P^2 \leq 1 - \frac{1}{\left(\frac{QM_P}{QM_{PA}}\right) F_{0,025;GL_P;GL_{PA}}} \right] \quad (8)$$

em que $IC(\hat{h}_P^2)_{0,95}$ é o intervalo de confiança para o coeficiente de herdabilidade de médias de progênes ao nível de 95% de probabilidade; $F_{0,975;GL_P;GL_{PA}}$ e $F_{0,025;GL_P;GL_{PA}}$ referem-se ao valor tabelado de F a 97,5% e 2,5% de probabilidade, respectivamente, com os graus de liberdade de progênes (GL_P) e da interação progênes por ambientes (GL_{PA}).

Os intervalos de confiança foram utilizados na comparação das estimativas dos componentes da variância e dos coeficientes de herdabilidade, sendo que as estimativas obtidas foram consideradas diferentes ($P \leq 0,05$) entre si, somente quando uma estimativa não estivesse dentro do intervalo de confiança da outra e vice-versa. Os números de graus de liberdade associados aos componentes de variâncias foram obtidos pela expressão de Satterthwaite (1946).

Análises de covariância entre os caracteres produção de grãos e seus componentes foram realizadas para estimar os coeficientes de correlações genéticas e fenotípicas entre pares de caracteres, seguindo os procedimentos sugeridos por Vencovsky e Barriga (1992). Para isso, inicialmente foram realizadas as análises de variância conjuntas para os caracteres x e y e para a variável fornecida pela soma entre x e y . Os produtos médios (PM) foram obtidos, utilizando a seguinte expressão, eq. (9):

$$PM = (1/2)(QM_{x+y} - QM_x - QM_y) \quad (9)$$

em que QM_{x+y} , QM_x e QM_y referem-se aos quadrados médios das análises, considerando a soma entre os caracteres x e y , do caráter x e do y , respectivamente.

A covariância genética ($C\hat{O}V_{G(xy)}$) e fenotípica média ($C\hat{O}V_{\bar{F}(xy)}$) entre os caracteres foram estimadas a partir das esperanças matemáticas dos produtos médios da análise de covariância conjunta seguindo o mesmo procedimento utilizado para estimar suas respectivas variâncias, pelas seguintes expressões, eq. (10 e 11):

$$C\hat{O}V_{G(xy)} = (PM_P - PM_{PA})/RA \quad (10)$$

$$C\hat{O}V_{\bar{F}(xy)} = PM_P/RA \quad (11)$$

em que PM_P é o produto médio de progênies e PM_{PA} é o produto médio da interação progênies por ambientes, R e A referem-se ao número de repetições e de ambientes, respectivamente.

A partir desses parâmetros genéticos foram estimados os coeficientes de correlações genéticas ($\hat{r}_{G(xy)}$) e fenotípicas médias ($\hat{r}_{\bar{F}(xy)}$) entre os caracteres produção de grãos e seus componentes, e entre os componentes, pelas eq. (12 e 13).

$$\hat{r}_{G(xy)} = C\hat{O}V_{G(xy)} / \sqrt{\hat{\sigma}_{Px}^2 \hat{\sigma}_{Py}^2} \quad (12)$$

$$\hat{r}_{\bar{F}(xy)} = C\hat{O}V_{\bar{F}(xy)} / \sqrt{\hat{\sigma}_{\bar{F}x}^2 \hat{\sigma}_{\bar{F}y}^2} \quad (13)$$

em que $\hat{\sigma}_{Px}^2$ e $\hat{\sigma}_{Py}^2$ são as estimativas das variâncias genéticas de progênies dos caracteres x e y e $\hat{\sigma}_{\bar{F}x}^2$ e $\hat{\sigma}_{\bar{F}y}^2$ são as estimativas das variâncias fenotípicas de médias de progênies dos caracteres x e y , respectivamente.

As significâncias das correlações genéticas foram computadas segundo a metodologia descrita por Falconer e Mackay (1996) e das correlações fenotípicas segundo Steel e Torrie (1980). O teste t utilizado para avaliar as significâncias das correlações genéticas foi calculado pela eq. (14):

$$t = \frac{\hat{r}_{G(xy)}}{\hat{s}(\hat{r}_{G(xy)})} \quad (14)$$

em que, $\hat{s}(\hat{r}_{G(xy)})$ é a estimativa do desvio padrão das correlações genéticas associado aos caracteres x e y e estimada pela eq. (15):

$$\hat{s}_{(\hat{r}_{Gxy})} = \frac{1 - (\hat{r}_{Gxy})^2}{\sqrt{2}} \sqrt{\frac{\hat{s}(h_x^2)\hat{s}(h_y^2)}{h_x^2 h_y^2}} \quad (15)$$

em que $\hat{s}(h_x^2)$ e $\hat{s}(h_y^2)$ são as estimativas do desvio padrão do coeficiente de herdabilidade em nível de médias de progênes dos caracteres x e y , respectivamente, estimadas pela eq.(16):

$$\hat{s}(h^2) = \sqrt{16\hat{h}_P^2/N} \quad (16)$$

em que $\hat{h}_P^2$ é a herdabilidade em nível de média de progênes do caráter em questão e N é o número de progênes avaliadas ($N = 256$).

O teste t utilizado para avaliar as significâncias das correlações fenotípicas foi calculado pela eq. (17):

$$t = \frac{\hat{r}_{\bar{F}xy}}{\sqrt{(1 - \hat{r}_{\bar{F}xy}^2)/(N - 2)}} \quad (17)$$

Para o caráter teor de óleo, foi realizada a análise de variância individual utilizando o seguinte modelo matemático para experimento em delineamento de blocos completos casualizados, eq. (18):

$$y_{ij} = \mu + p_i + r_j + e_{ij} \quad (18)$$

em que, y_{ij} é o valor observado da i ésima progênie, na j ésima repetição; μ é o efeito da média geral do experimento; p_i é o efeito aleatório da progênie i , sendo $i = 1, 2, \dots, 256$; r_j é o efeito aleatório da repetição j , sendo $j = 1, 2, 3$; e_{ij} é o erro experimental associado à observação y_{ij} .

A partir das esperanças dos quadrados médios da análise de variância individual para teor de óleo, foi estimada a variância fenotípica em nível de médias de progênes ($\hat{\sigma}_{\bar{F}}^2$), variância genética de progênes ($\hat{\sigma}_P^2$) e herdabilidade em nível de médias de progênes $\hat{h}_P^2$, pelas seguintes eq. (19, 20 e 21):

$$\sigma_F^2 = (QM_P)/R \quad (19)$$

$$\hat{\sigma}_P^2 = (QM_P - QM_E)/R \quad (20)$$

$$\hat{h}_P^2 = \hat{\sigma}_P^2 / \hat{\sigma}_F^2 \quad (21)$$

em que QM_P é o quadrado médio de progênies; QM_E é o quadrado médio do erro experimental; R é o número de repetições. As estimativas dos intervalos de confiança dos componentes da variância foram calculadas seguindo os mesmos procedimentos descritos para os outros caracteres.

As estimativas dos coeficientes de correlações fenotípicas ($\hat{r}_{\bar{F}(xy)}$), entre o caráter teor de óleo e os demais caracteres, foram obtidas a partir das médias ajustadas obtidas das análises de variâncias individuais pela seguinte eq. (22):

$$\hat{r}_{\bar{F}(xy)} = C\hat{O}V_{G(xy)} / \sqrt{\hat{\sigma}_{\bar{F}x}^2 \hat{\sigma}_{\bar{F}y}^2} \quad (22)$$

As estimativas dos coeficientes de correlações genéticas ($\hat{r}_{G(xy)}$) foram obtidas pela razão da correlação fenotípica pelas respectivas raízes dos coeficientes de herdabilidade dos caracteres x (teor de óleo) e y (demais caracteres) conforme apresentado no Anexo A, sendo portanto, estimado pela seguinte eq. (23):

$$\hat{r}_{G(xy)} = C\hat{O}V_{G(xy)} / \sqrt{\hat{\sigma}_{Px}^2 \hat{\sigma}_{Py}^2} \quad (23)$$

em que $C\hat{O}V_{G(xy)}$ é a covariância genética presente entre as médias dos diferentes caracteres.

As significâncias das correlações genéticas foram computadas segundo a metodologia descrita por Falconer e Mackay (1996) e das correlações fenotípicas segundo Steel e Torrie (1980), conforme utilizado para os outros caracteres.

2.2.4 Mapa genético

Para a construção do mapa genético foram utilizados 139 marcadores microssatélites e o programa *Mapmaker* versão 3.0 (LANDER et al., 1987), partindo-se do mapa construído previamente por Mangolin et al. (2004) utilizando 75 marcadores microssatélites. A esse mapa

foram incorporados 64 marcadores selecionados para este trabalho, totalizando os 139 marcadores. Os grupos de ligação foram estabelecidos utilizando-se o comando *group*, considerando-se *LOD score* igual a três e distância máxima entre marcadores adjacentes igual a 50,0 cM, em que as frequências de recombinação foram convertidas em distância (cM), utilizando a função de mapeamento de Kosambi (1944). Os 139 marcadores microssatélites distribuíram-se em dez grupos de ligação correspondentes aos dez cromossomos do milho, com comprimento total do mapa de 1.858,61 cM, com extensão média dos intervalos entre marcadores adjacentes de 14,41 cM e comprimento dos cromossomos variando de 103,62 cM para o cromossomo 10 a 303,36 cM, para o cromossomo 1.

2.2.5 Mapeamento de QTL

Para o mapeamento de QTL foi utilizado o programa *QTL Cartographer* versão 1.17 (BASTEN; WEIR; ZENG, 2003), considerando o módulo *Jzmapqtl* e as médias ajustadas dos caracteres em cada ambiente em que foram avaliados. O método empregado foi o mapeamento por intervalo composto (CIM) expandido para múltiplos ambientes (mCIM), proposto por Jiang e Zeng (1995), cujo modelo matemático é, eq. (24):

$$y_{jm} = b_{0m} + b_m^* x_j^* + d_m^* z_j^* + \sum_l^t (b_{lm} x_{jl} + d_{lm} z_{jl}) + e_{jm} \quad (24)$$

em que y_{jm} é o valor fenotípico da j ésima progênie avaliada no m ésimo ambiente; b_{0m} é o efeito médio do modelo para o ambiente m ; b_m^* é o efeito aditivo do provável QTL referente ao ambiente m ; x_j^* é a variável identificadora do genótipo do provável QTL, assumindo valores de 0, 1 e 2, respectivamente, para os genótipos qq , Qq e QQ , segundo probabilidades que dependem da fração de recombinação entre o marcador i e o QTL, condicionais aos genótipos dos marcadores flanqueadores i e $i + 1$, sendo $i = 1, 2, \dots, 139$; d_m^* o efeito de dominância do provável QTL referente ao ambiente m ; z_j^* é a variável identificadora do genótipo do provável QTL, assumindo valores de 0 e 1, para os genótipos homozigotos (qq ou QQ) e heterozigotos (Qq), respectivamente, segundo probabilidades que dependem da fração de recombinação entre o marcador i e o QTL, condicionais aos genótipos dos marcadores flanqueadores i e $i + 1$; x_{jl} e z_{jl} são as variáveis identificadoras associadas ao cofator l , assumindo t marcadores selecionados como cofatores, sendo $l = 1, 2, \dots, t$; b_{lm} e d_{lm} são os coeficientes de regressão

parcial entre os valores fenotípicos e os valores atribuídos a x_{jl} e z_{jl} , respectivamente; e_{jm} é o efeito residual associado à j ésima progênie avaliada no m ésimo ambiente.

Os cofatores considerados nas análises foram selecionados por ambiente, de acordo com o procedimento de regressão *stepwise (forward/backward)* ($P \leq 0,05$) para inclusão e exclusão dos marcadores no modelo, com *walking speed* de 1 cM e *window size* de 10 cM. Após a obtenção dos cofatores, foi realizada uma nova seleção dentre os cofatores já selecionados, deixando-se no máximo cinco cofatores mais informativos em cada ambiente. Esse procedimento foi feito para evitar a superparametrização do modelo, o que pode resultar em vieses nas estimativas obtidas (BASTEN; WEIR; ZENG, 2003).

O programa QTL *Cartographer* utiliza o teste da razão de verossimilhança (TRV) para testar a presença de QTL nos diversos ambientes com a hipótese $H_0: a_1 = a_2 = \dots = a_m = 0$ e/ou $d_1 = d_2 = \dots = d_m = 0$ e para testar a interação QTL por ambientes, utiliza a hipótese $H_0: a_1 = a_2 = \dots = a_m$ e/ou $d_1 = d_2 = \dots = d_m$. Os limites críticos utilizados para o mapeamento de QTL em múltiplos ambientes, nas análises das interações QTL x ambientes e dos QTL em cada ambiente foram ajustados para o número de testes independentes (N_t) em todo o genoma seguindo os procedimentos propostos por Vieira et al. (2000) pela seguinte eq. (25):

$$N_t = \sum_1^l [(T_l/35) + 1] \quad (25)$$

em que T_l é o comprimento, em cM, do l ésimo grupo de ligação e 35 corresponde a soma entre o *window size* e o comprimento médio dos intervalos do mapa, que foi de aproximadamente 15cM. O valor crítico do TRV para o mapeamento de QTL apresenta distribuição de χ^2 com $m + 1$ graus de liberdade para a presença do QTL e $m - 1$ para a interação QTL por ambientes (VIEIRA et al., 2000). Os valores do limite crítico foram de 26,37 para o mapeamento em múltiplos ambientes, 22,68 na análise da interação QTL por ambientes e 5,99 nas análises por ambiente, que correspondem a LOD scores de 5,72, 4,92 e 1,3 respectivamente.

A proporção da variância fenotípica explicada pelo i ésimo QTL ($\hat{R}_{iF}^2$) foi obtida conforme Bohn et al. (1997) da seguinte forma, eq. (26):

$$\hat{R}_{iF}^2 = (\hat{\sigma}_G^2 Q_i / \hat{\sigma}_F^2) \times 100 \quad (26)$$

em que $\hat{\sigma}_F^2$ é a estimativa da variância fenotípica entre médias de progênies $F_{2:3}$; $\hat{\sigma}_G^2 Q_i$ é a variância genética do i éximo QTL de uma população F_2 , calculada segundo a eq. (27):

$$\hat{\sigma}_G^2 Q_i = (\hat{a}_i^2/2) + (\hat{d}_i^2/4) \quad (27)$$

em que $\hat{a}_i$ e $\hat{d}_i$ são as estimativas dos efeitos aditivos e de dominância, respectivamente, do QTL Q_i . A estimativa da proporção da variância genética explicada pelo i éximo QTL (R_{iG}^2) foi calculada pela eq. (28):

$$\hat{R}_{iG}^2 = \hat{R}_{iF}^2 / \hat{h}_P^2 \quad (28)$$

em que $\hat{h}_P^2$ é o coeficiente de herdabilidade em nível de médias de progênies $F_{2:3}$. A proporção da variância fenotípica e genética total explicada pelos QTL foi obtida utilizando-se o software *Windows QTL Cartographer* v.2.5 (WANG; BASTEN; ZENG, 2005). Todos os QTL mapeados pelo método mCIM foram utilizados para compor um único modelo com múltiplos QTL com efeitos principais, ou seja, desconsiderando-se os efeitos de epistasia (LIMA et al., 2006).

A estimativa do grau de dominância para cada QTL mapeado foi obtida pela eq. (29):

$$\widehat{GD}_i = |\hat{d}_i| / |\hat{a}_i| \quad (29)$$

em que $\widehat{GD}_i$ é a estimativa do grau de dominância para o i éximo QTL; $|\hat{d}_i|$ é a estimativa, em módulo, do efeito de dominância do i éximo QTL e $|\hat{a}_i|$ é a estimativa, em módulo, do efeito aditivo do i éximo QTL.

O grau médio de dominância ($\widehat{GMD}$) considerando o conjunto de QTL identificados para um determinado caráter foi estimado como sendo a soma do grau de dominância ($\widehat{GD}$) de cada QTL individualmente, ponderada pelo respectivo $\hat{R}_{iG}^2$ do QTL, pela seguinte eq. (30):

$$\widehat{GMD} = \sum_1^i \hat{R}_{iG}^2 \widehat{GD}_i / \sum_1^i \hat{R}_{iG}^2 \quad (30)$$

O grau de dominância ($\widehat{GD}$) foi caracterizado como: aditivo (A) quando $0,00 \leq \widehat{GD} \leq 0,20$; de dominância parcial (DP) quando $0,21 \leq \widehat{GD} \leq 0,80$; de dominância completa (DC)

quando $0,81 \leq \widehat{GD} \leq 1,20$ e de sobredominância (SD) quando $\widehat{GD} > 1,20$ (STUBER; EDWARDS; WENDEL, 1987).

Para determinação da direção do alelo favorável, isto é, em qual genitor se encontra o alelo favorável para o QTL, observou-se o efeito aditivo do QTL. Sendo as linhagens genitoras contrastantes para vários caracteres, quando o QTL apresentou estimativa do efeito aditivo com sinal positivo, para produção de grãos e seus componentes, considerou-se que o alelo favorável foi originado do genitor mais vigoroso, no caso, a L02-03D, quando a estimativa do efeito aditivo do QTL foi negativa, considerou-se que o alelo favorável foi originado do genitor inferior para produção de grãos e seus componentes, ou seja, L20-01F.

A metodologia utilizada para o mapeamento de QTL para o caráter teor de óleo foi a mesma utilizada para os outros caracteres. Sendo a análise efetuada com os valores de cada uma das três repetições simultaneamente, e cada repetição foi considerada um ambiente. O limite crítico (*threshold*) utilizado para declarar a presença do QTL foi de 13,83, o qual corresponde ao valor de *LOD score* de 3 ($LOD = 3$). Esse valor de *LOD score* foi escolhido por ser o mais utilizado na literatura por outros autores. (MANGOLIN et al., 2004; SONG et al., 2004; JING; HONGWU; SHAOJIANG, 2008; WASSOM et al., 2008a, 2008b; ZHANG et al., 2008; MÔRO et al., 2012), sendo portanto considerado adequado e preciso para esse caráter. Somente os QTL estáveis entre as repetições foram considerados para o estudo. Para a determinação da direção do alelo favorável para o caráter teor de óleo, a linhagem genitora L20-01F apresenta-se superior à L02-03D e, portanto, sinais positivos e negativos dos efeitos aditivos dos QTL indicam que os alelos que contribuem para aumentar a expressão do caráter originaram da L20-01F e L02-03D, respectivamente.

A proporção da variância fenotípica explicada pelo *i* ésimo QTL foi obtida conforme Bohn et al. (1997), a proporção da variância genética e a total explicada pelos QTL e a estimativa e caracterização do grau de dominância para cada QTL mapeado foram obtidas seguindo os mesmos procedimentos descritos para os outros caracteres mencionados anteriormente.

2.2.6 Congruência dos QTL mapeados nos diferentes caracteres

Visando identificar a coincidência de posições entre os QTL mapeados para os diferentes caracteres, foram estimados intervalos de confiança para cada QTL de acordo com o critério estabelecido por Lander e Botstein (1989) denominado *one-LOD support interval*, em que na posição do QTL mapeado subtrai-se ao TRV o valor de 4,61, que corresponde a

um *LOD score*, com aproximadamente 95% de probabilidade (LYNCH; WALSH, 1998). Quando houve sobreposição dos intervalos de confiança para os QTL detectados para os diferentes caracteres, considerou-se que esses ocorriam em regiões genômicas indistinguíveis, sendo provavelmente o mesmo QTL.

2.3 Resultados e Discussão

2.3.1 Médias e Análises de variâncias

A média geral das progênes para a produção de grãos (PG) foi de 2,82 t ha⁻¹ e variaram de 1,18 t ha⁻¹ a 4,06 t ha⁻¹. O baixo valor da produção de grãos é devido à depressão por endogamia das progênes F_{2:3}. Para os componentes da produção as médias das progênes foram: 0,74 esp pl⁻¹ para prolificidade (PROL), variando de 0,48 esp pl⁻¹ a 0,92 esp pl⁻¹; 103,06 g para peso de 500 grãos (P500), variando de 73,12 g a 139,82 g; 13,17 cm para comprimento de espiga (CE), variando de 11,42 cm a 15,12 cm; 3,87 cm para diâmetro de espiga (DE), variando de 3,44 cm a 4,43 cm; 0,73 cm para profundidade de grãos (PFG), variando de 0,60 cm a 0,90 cm; 13,87 para número de fileiras (NFI), variando de 11,11 a 16,77 e 26,06 para número de grãos por fileira (NGF), variando de 19,65 a 31,49. Para todos os caracteres as progênes F_{2:3} apresentaram uma ampla variação, com valores excedendo o genitor de maior média. As médias das linhagens genitoras L20-01F e L02-03D não apresentaram diferenças significativas pelo intervalo de confiança para todos os caracteres avaliados (Tabela 1). Entretanto, a média para PG da linhagem genitora L02-03D foi superior (2,95 t ha⁻¹) a da linhagem L20-01F (2,28 t ha⁻¹) e verifica-se que a linhagem L20-01F foi menos produtiva que a linhagem L02-03D na maioria dos ambientes, sendo mais contrastantes na E.E. do Departamento de Genética da ESALQ/USP no ano 2003/2004 (5,29 t ha⁻¹ *versus* 2,99 t ha⁻¹) (Anexos E à H).

O coeficiente de variação experimental (CV%) da análise de variância conjunta para PG foi de 20,76%, valor próximo aos encontrados na literatura para progênes F_{2:3}. Para os componentes da produção estes apresentaram valores mais baixos em relação ao caráter PG, os quais foram também compatíveis com os reportados na literatura, variando de 3,47% para DE a 16,95% para PROL (Tabela 1), indicando que os experimentos foram conduzidos com boa precisão experimental (LIMA et al., 2006; SABADIN et al., 2008; LI et al., 2009; BARRIOS, 2010; HALLAUER; CARENA; MIRANDA FILHO, 2010).

As análises de variâncias individuais para os caracteres produção de grãos e seus componentes apresentaram diferenças altamente significativas entre progênies para todos os caracteres em todos os ambientes de avaliação, exceto para PROL na E. E. Departamento de Genética da ESALQ/USP em que houve diferenças significativas ($P \leq 0,05$) (Anexos B ao H), indicando a existência de ampla variabilidade genética das progênies para os diversos caracteres. As análises de variâncias conjuntas apresentaram diferenças altamente significativas ($P \leq 0,01$) para ambientes, progênies e para a interação progênies por ambientes para todos esses caracteres, evidenciando respectivamente, elevada variação entre os ambientes, presença de variabilidade genética na população e performances diferenciais das progênies nos diferentes ambientes (Tabela 1).

Tabela 1 - Valores e significâncias dos quadrados médios das análises de variâncias conjuntas, médias, intervalos de variação (IV), intervalos de confiança (IC) e coeficientes de variação (CV%) para produção de grãos e seus componentes

FV	GL	Quadrados Médios (QM)							
		PG (t ha ⁻¹)	PROL ^a (esp. pl ⁻¹)	P500 (g)	CE (cm)	DE ^a (cm)	PFG ^a (cm)	NFI (n°)	NGF (n°)
Ambientes (A)	6	539,18**	891,24**	105.678,53**	900,18**	1.500,87**	212,66**	36,58**	5.041,59**
Progênes (P)	255	4,28**	7,56**	1.551,29**	8,09**	45,11**	4,78**	11,69**	73,05**
P x A	1530	0,53**	1,93**	136,72**	1,02**	2,62**	0,41**	0,64**	8,42**
Erro médio	1575	0,34	1,56	91,04	0,76	1,81	0,31	0,53	6,50
Médias		2,82	0,74	103,06	13,17	3,87	0,73	13,87	26,06
IV		(1,18;4,06)	(0,48;0,92)	(73,12;139,82)	(11,42;15,12)	(3,44;4,43)	(0,60;0,90)	(11,11;16,77)	(19,65;31,49)
CV(%)		20,76	16,95	9,26	6,60	3,47	7,60	5,27	9,79
L02-03D ^b		2,95	0,86	97,34	12,03	3,69	0,72	13,30	24,13
IC		(1,55;4,36)	(0,72;1,01)	(84,06;110,62)	(10,33;13,73)	(3,37;4,00)	(0,58;0,85)	(12,06;14,54)	(20,01;28,24)
L20-01F ^b		2,28	0,86	95,74	11,27	3,76	0,64	13,50	21,33
IC		(1,60;2,97)	(0,78;0,94)	(82,04;109,44)	(10,21;12,34)	(3,54;3,98)	(0,56;0,72)	(13,00;14,00)	(18,78;23,87)

** significativo a 1% de probabilidade pelo teste *F*. PG, PROL, P500, CE, DE, PFG, NFI e NGF referem-se a produção de grãos, prolificidade, peso médio de 500 grãos, comprimento de espiga, diâmetro de espiga, profundidade de grãos, número de fileiras de grãos e número de grãos por fileira, respectivamente; ^a QM estão multiplicados por 10²; ^b Linhagens genitoras avaliadas em 4 ambientes no ano 2003/2004.

Para o caráter teor de óleo, a média da linhagem genitora L20-01F (79,25 g kg⁻¹) é significativamente ($P \leq 0,05$) superior ao valor médio da linhagem L02-03D (29,24 g kg⁻¹), confirmando que as linhagens são bastante contrastantes para esse caráter. A média das progênes F_{2:3} foi de 62,08 g kg⁻¹, variando de 45,38 g kg⁻¹ a 78,79 g kg⁻¹ (Tabela 2). Apesar da média das linhagens genitoras (54,25 g kg⁻¹) ter diferido significativamente ($P \leq 0,05$) da média das progênes F_{2:3}, não ocorreram progênes transgressivas para o teor de óleo. Provavelmente, a não ocorrência de progênes transgressivas, pode ser devido ao fato das linhagens genitoras serem bastante contrastantes para esse caráter. Môro et al. (2012) encontraram progênes transgressivas para o teor de óleo em germoplasma tropical tanto para o genitor inferior, quanto para o genitor superior, entretanto os genitores utilizados no trabalho não eram tão contrastantes para esse caráter (47,00 g kg⁻¹ (P1) e 71,33 g kg⁻¹ (P2)), quanto aos utilizados neste estudo. Mangolin et al. (2004) não encontraram progênes transgressivas avaliando progênes F_{2:3} obtidas a partir dos mesmos genitores utilizados neste estudo.

Os diversos estudos que analisaram teor de óleo em milho reportam uma ampla variação para este caráter, que está relacionado aos diferentes *backgrounds* genéticos utilizados e as condições de cultivo. Mangolin et al. (2004) avaliando uma população tropical obtida de genitores contrastantes para teor de óleo, encontraram média de progênes de 58,40 g kg⁻¹, variando de 44,93 g kg⁻¹ a 72,63 g kg⁻¹. Môro et al. (2012) encontraram média 49,10 g kg⁻¹, variando de 28,30 g kg⁻¹ a 75,27 g kg⁻¹. Entre os trabalhos que utilizaram germoplasma temperado, os valores médios encontram-se entre 46,00 g kg⁻¹ a 80,70 g kg⁻¹ (GOLDMAN; ROCHERFORD; DUDLEY, 1994; SONG et al., 2004; WASSOM et al., 2008b; ZHANG et al., 2008; WANG et al., 2010), sendo que em estudos envolvendo populações submetidas a seleção recorrente divergente em longo prazo têm-se alcançado médias maiores, variando de 155,00 g kg⁻¹ a 206,00 g kg⁻¹ (DUDLEY; LAMBERT, 2004; SONG et al., 2004). Assim, pode-se dizer que as médias encontradas neste trabalho estão dentro do relatado na literatura, sendo superiores ao teor de óleo dos híbridos comerciais de milho, que contêm em média aproximadamente 40,00 g kg⁻¹ (LAURIE et al., 2004; CLARK et al., 2006) e também consideradas de alto teor de óleo por apresentarem médias superiores a 60,00 g kg⁻¹ (LAMBERT, 2001).

O coeficiente de variação experimental foi de 3,59% (Tabela 2), valor inferior ao de outros reportados na literatura, que variam de 6,63% a 15,10% (GOLDMAN; ROCHERFORD; DUDLEY, 1994; BERKE; ROCHEFORD, 1995; ZHANG et al., 2008; WANG et al., 2010; MÔRO et al., 2012), sendo apenas superior ao CV% de 1,70% encontrado por Mangolin et al. (2004), indicando que os dados foram obtidos com boa precisão

experimental, a metodologia de avaliação foi eficiente e os valores estão dentro dos limites esperados para o caráter.

Na análise de variância, detectou-se diferenças altamente significativas ($P \leq 0,01$) entre progênies, indicando presença de variabilidade genética para o caráter teor de óleo nesta população (Tabela 2). Assim, a diferença entre as médias dos genitores, que foi de $50,01 \text{ g kg}^{-1}$ (71% de superioridade da L20-01F), permitiu o desenvolvimento de uma população com alta variabilidade genética para o caráter teor de óleo.

Tabela 2 - Valores e significâncias dos quadrados médios da análise de variância na E.E. Departamento de Genética da ESALQ/USP no ano 2010/2011, médias, intervalo de variação (IV), coeficiente de variação (CV%) e intervalos de confiança a 95% de probabilidade para o teor de óleo

FV	GL	QM
Repetições (R)	2	11,65 ^{ns}
Progênies (P)	255	104,10 ^{**}
Erro	510	4,98
Média	62,08	
IV	(45,38;78,79)	
CV(%)	3,59	
L20-01F	79,25	
IC	(77,66;80,83)	
L02-03D	29,24	
IC	(27,65;30,82)	

^{ns} e ^{**} não significativo e significativo a 1% de probabilidade pelo teste *F*, respectivamente.

2.3.2 Estimativas de parâmetros genéticos

As estimativas dos componentes de variância para produção de grãos e seus componentes foram estatisticamente diferentes de zero. As variâncias de progênies foram, para todos os caracteres, superiores às variâncias da interação progênies por ambientes. Para PG, a variância da interação progênies por ambientes correspondeu a 35,30% da variância genética de progênies, indicando que a interação progênies por ambientes é um componente importante da variância fenotípica desse caráter (Tabela 3).

Para os componentes da produção, as magnitudes das variâncias de progênes foram altas em relação às magnitudes das variâncias da interação progênes por ambientes para todos os caracteres. Porém, para PROL a variância da interação progênes por ambientes correspondeu a 46,02% da variância de progênes, evidenciando a importância do ambiente na expressão desse caráter. Como as variâncias da interação progênes por ambientes, em geral, foram baixas para todos os caracteres, as variâncias de progênes ficaram muito próximas das variâncias fenotípicas, não havendo diferenças significativas ($P \leq 0,05$) entre elas para todos os caracteres, exceto para o caráter PROL (Tabela 3). Sabadin et al. (2008) avaliando o mesmo tipo de progênes, observaram que as magnitudes das variâncias de progênes foram similares às variâncias da interação progênes por ambientes para PROL e foram superiores para CE, DE, NFI e NGF, evidenciando interações menores, porém, significativas para esses caracteres. Barrios (2010) verificou que as variâncias de progênes foram significativas para todos os caracteres e muito superiores às da interação progênes por grupo de ambientes para os caracteres PG, DE e NGF.

As estimativas dos coeficientes de herdabilidade em nível de médias de progênes $F_{2:3}$, diferiram significativamente de zero ($P \leq 0,05$) para todos os caracteres, sendo que, para PG foi de 87,57% e para os componentes da produção, variaram de 74,46% para PROL a 94,54% para NFI (Tabela 3). Esses valores elevados dos coeficientes de herdabilidade decorrem da forma de estimação, que foi efetuada com base em médias de progênes, ficando os componentes da variância fenotípica dividida pelo número de ambientes (sete) e pelo número de repetições (duas), minimizando, dessa forma, a contribuição da variância da interação progênes por ambientes e da variância do erro, o que resulta em estimativas mais elevadas. Valores de coeficientes de herdabilidades mais elevados para o caráter de PG têm sido relatados por outros autores que também avaliaram progênes $F_{2:3}$ em diferentes ambientes e mais repetições, como neste estudo (VELDBOOM; LEE, 1994; LIMA et al., 2006; YAN et al., 2006; BARRIOS, 2010; PENG et al., 2011). Para os componentes da produção, que são caracteres menos complexos e com menor influência ambiental, são esperados coeficientes de herdabilidade mais elevados ao da PG (HALLAUER; CARENA; MIRANDA FILHO, 2010).

Tabela 3 - Estimativas das variâncias fenotípicas em nível de médias ($\hat{\sigma}_F^2$), de progênies ($\hat{\sigma}_P^2$), da interação progênies por ambientes ($\hat{\sigma}_{P \times A}^2$), coeficientes de herdabilidade em nível de médias de progênies ($\hat{h}_P^2$) e intervalos de confiança (entre parênteses) a 95% de probabilidade, para produção de grãos, seus componentes e teor de óleo

Caracteres ^a	Parâmetros genéticos			
	$\hat{\sigma}_F^2$	$\hat{\sigma}_P^2$	$\hat{\sigma}_{P \times A}^2$	$\hat{h}_P^2$ (%)
PG (t ha ⁻¹) ^b	30,57 (25,89;36,66)	26,77 (22,16;33,00)	9,45 (7,60;12,22)	87,57 (84,91;89,63)
PROL (esp. pl ⁻¹) ^c	5,40 (4,58;6,48)	4,02 (3,24;5,20)	1,85 (1,23;3,23)	74,46 (68,98;78,70)
P500(g)	110,81 (93,83;132,87)	101,04 (84,53;123,92)	22,84 (18,04;30,06)	91,19 (89,30;92,65)
CE (cm) ^b	57,82 (48,96;69,33)	50,52 (41,83;62,35)	13,32 (9,88;19,55)	87,38 (84,67;89,47)
DE (cm) ^c	32,22 (27,28;38,63)	30,35 (25,46;36,84)	4,06 (3,16;5,51)	94,14 (92,94;95,15)
PFG (cm) ^d	34,17 (28,93;40,97)	31,25 (26,08;38,16)	4,84 (3,48;7,46)	91,46 (89,63;92,88)
NFI ^b (nº)	83,47 (70,69;100,09)	78,91 (66,42;96,04)	5,18 (3,27;10,64)	94,54 (93,36;95,44)
NGF (nº)	5,22 (4,42;6,26)	4,62 (3,83;5,68)	0,96 (0,68;1,51)	88,48 (86,01;90,39)
OL (g kg ⁻¹)	34,70 (29,38;41,61)	33,04 (27,86;40,18)	-	95,22 (94,06;95,91)

^a PG, PROL, P500, CE, DE, PFG, NFI, NGF e OL referem-se a produção de grãos, prolificidade, peso médio de 500 grãos, comprimento de espiga, diâmetro de espiga, profundidade de grãos, número de fileiras de grãos, número de grãos por fileira e teor de óleo, respectivamente. ^{b, c e d} Estimativas de variâncias estão multiplicadas por 10², 10³ e 10⁴, respectivamente; (-) variância não estimada para o caráter teor de óleo.

Para o caráter teor de óleo as estimativas dos componentes de variância foram estatisticamente diferentes de zero ($P \leq 0,05$). A estimativa da variância de progênies não diferiu significativamente ($P \leq 0,05$) da variância fenotípica em nível de médias de progênies, pelos intervalos de confiança, apresentando estimativas de variâncias muito próximas, o que indica que a variância fenotípica corresponde praticamente à variância genética e pouca influência dos fatores ambientais e do erro experimental (Tabela 3).

A estimativa do coeficiente de herdabilidade em nível de médias de progênies $F_{2,3}$ para teor de óleo foi de 95% (Tabela 3), concordando com a maioria dos trabalhos existentes na literatura, os quais reportam que esse caráter apresenta elevada herdabilidade e ausência ou baixa interação genótipos x ambientes (GOLDMAN; ROCHERFORD; DUDLEY, 1994; BERKE; ROCHEFORD, 1995; LAMBERT, 2001; MANGOLIN et al., 2004; CLARK et al., 2006; WASSON et al., 2008b; ZHANG et al., 2008; HALLAUER; CARENA; MIRANDA

FILHO, 2010; YANG et al., 2010). A estabilidade desse caráter em resposta às condições ambientais é uma vantagem para os pesquisadores interessados em aumentar o teor de óleo, pois pequenas diferenças entre genótipos podem ser facilmente mensuradas (FALCONER; MACKAY, 1996). A utilização do método da ressonância magnética nuclear, para a quantificação do teor de óleo, apresenta uma alta precisão e a utilização de três repetições reduz o erro experimental e contribuíram para a alta magnitude da herdabilidade observada para esse caráter.

2.3.3 Estimativas de correlações entre caracteres

Os coeficientes de correlações genéticas ($\hat{r}_G$) e fenotípicas ($\hat{r}_F$) apresentaram, de forma geral, valores bem próximos entre si e variaram de valores muito baixos a valores altos. As $\hat{r}_G$ e $\hat{r}_F$ entre o caráter teor de óleo e os demais caracteres não apresentaram diferenças significativas ($P \leq 0,05$) e suas magnitudes foram muito baixas, tanto para produção de grãos ($\hat{r}_G = 0,08$) quanto para os componentes da produção, variando de $\hat{r}_G = 0,01$ e $\hat{r}_G = -0,01$ para P500 e NFI, respectivamente a $\hat{r}_G = 0,12$ para o caráter NGF (Tabela 4). Apesar da correlação entre os caracteres PG e teor de óleo ser muito baixa, praticamente nula, o que se observa nas análises individuais é que a linhagem L20-01F (alto teor de óleo) é menos produtiva que a linhagem L02-03D (baixo teor de óleo) (Anexos E ao H), provavelmente devido aos efeitos biológicos e agrônômicos limitantes que estão associados aos genótipos de alto teor de óleo (LAMBERT, 2001).

Tabela 4 - Valores e significâncias dos coeficientes de correlação genética ($\hat{r}_G$), acima da diagonal, e fenotípica ($\hat{r}_F$), abaixo da diagonal, entre os caracteres teor de óleo, produção de grãos e seus componentes

Caracteres ^a	OL	PG	PROL	P500	CE	DE	PFG	NFI	NGF
OL	-	0,08 ^{ns}	0,07 ^{ns}	0,01 ^{ns}	0,05 ^{ns}	-0,02 ^{ns}	-0,08 ^{ns}	-0,01 ^{ns}	0,12 ^{ns}
PG	0,07 ^{ns}	-	0,64 ^{**}	0,49 ^{**}	0,60 ^{**}	0,63 ^{**}	0,62 ^{**}	0,33 [*]	0,59 ^{**}
PROL	0,05 ^{ns}	0,60 ^{**}	-	0,11 ^{ns}	0,64 ^{**}	0,25 ^{ns}	0,21 ^{ns}	0,07 ^{ns}	0,68 ^{**}
P500	0,01 ^{ns}	0,46 ^{**}	0,09	-	0,16 ^{ns}	0,67 ^{**}	0,62 ^{**}	0,08 ^{ns}	-0,24 ^{ns}
CE	0,05 ^{ns}	0,57 ^{**}	0,55 ^{**}	0,17 ^{**}	-	0,04 ^{ns}	-0,01 ^{ns}	-0,18 ^{ns}	0,69 ^{**}
DE	-0,02 ^{ns}	0,62 ^{**}	0,24 ^{**}	0,66 ^{**}	0,07 ^{ns}	-	0,81 ^{**}	0,62 ^{**}	-0,05 ^{ns}
PFG	-0,07 ^{ns}	0,59 ^{**}	0,20 ^{**}	0,60 ^{**}	0,01 ^{ns}	0,80 ^{**}	-	0,53 ^{**}	0,05 ^{ns}
NFI	-0,01 ^{ns}	0,32 [*]	0,08 ^{ns}	0,07 ^{ns}	-0,16 [*]	0,61 ^{**}	0,51 ^{**}	-	-0,13 ^{ns}
NGF	0,11 ^{ns}	0,57 ^{**}	0,60 ^{**}	-0,22 ^{**}	0,68 ^{**}	-0,02 ^{ns}	0,06 ^{ns}	-0,12 ^{ns}	-

^{ns}, * e ** não significativo, significativo a 5% e 1% de probabilidade pelo teste *t*, respectivamente; ^a OL, PG, PROL, P500, CE, DE, PFG, NFI e NGF referem-se a teor de óleo, produção de grãos, prolificidade, peso médio de 500 grãos, comprimento de espiga, diâmetro de espiga, profundidade de grãos, número de fileiras de grãos e número de grãos por fileira, respectivamente.

Estimativas de correlações genéticas e fenotípicas negativas entre produção de grãos e teor de óleo são comuns na literatura, variando de -0,21 a -0,49 (DUDLEY, 1977; LAMBERT, 2001; DUDLEY; LAMBERT, 2004; SONG; CHEN, 2004; CLARK et al., 2006; WASSON et al., 2008b; YANG et al., 2012a). Porém, estas estimativas variam de acordo com os diferentes teores de óleo presentes nos germoplasmas. Lambert (2001) relatou que apenas os híbridos com teor de óleo superior a 80 g kg⁻¹ é que apresentavam redução na produção de grãos. Alexander (1962) avaliou híbridos de alto teor de óleo, variando de 38 a 102 g kg⁻¹ e encontraram estimativa de correlação entre produção de grãos e teor de óleo de -0,35^{**}. Entretanto, os híbridos com médias variando de 54 g kg⁻¹ a 84 g kg⁻¹, apresentaram $\hat{r}_G = 0,08$, não significativa. Yang et al. (2012a) avaliaram duas populações de alto teor de óleo e observaram que a população que apresentou progênie com teores de óleo maiores que 80 g kg⁻¹, apresentou correlação negativa entre teor de óleo e produção de grãos (-0,42^{**}) e com a maioria dos componentes da produção. Na população de menor variação na média, abaixo de 70 g kg⁻¹, as correlações entre óleo e PG foram baixas e não significativas (0,12^{ns}). Song e Chen (2004) avaliando cinco populações de milho com diferentes *backgrounds* genéticos observaram que o teor de óleo foi negativamente correlacionado com o amido e que um aumento de 1% no teor de óleo, reduziria em 1,48% a 1,83% o conteúdo de amido. De acordo com Lambert (2001), a associação de uma redução na produção de grãos com teores elevados

de óleo pode referir-se à exclusividade mútua de elevado teor de óleo e produtividade elevada, uma vez que a síntese de uma quantidade fixa de óleo requer o dobro da energia necessária para sintetizar a mesma quantidade de amido.

Existem poucos relatos na literatura sobre a correlação entre teor de óleo e os componentes da produção. Apesar de nesse estudo as correlações entre teor de óleo e os componentes da produção não serem significativas, resultados semelhantes são reportados em outros trabalhos. Berke e Rocheford (1995) e Alexander e Seif (1963) avaliando população de milho de alto teor de óleo encontraram correlação não significativa entre o teor de óleo e o peso médio de grãos. Yang et al. (2012a) observaram correlações não significativas entre o caráter peso médio de 100 grãos e teor de óleo em duas populações endogâmicas. Esses autores observaram correlações negativas entre OL com DE e NFI para uma população e entre OL e PG, CE, NGF, DE e NFI na outra população, que foi a que apresentou maior variação das médias das progênies (superiores a 80 g kg^{-1}) para o teor de óleo. Associações entre o teor de óleo e os componentes da produção foram reportadas por Lambert (2001), que verificou associações do teor de óleo com reduzido comprimento de espiga, menor diâmetro de espiga, e baixo peso médio de grãos.

O teor de óleo das progênies $F_{2:3}$ avaliadas variou de $45,38 \text{ g kg}^{-1}$ a $78,79 \text{ g kg}^{-1}$ (Tabela 2), não obtendo valores acima de 80 g kg^{-1} , o que possivelmente justifica, de acordo com os outros trabalhos já reportados, as estimativas dos coeficientes de correlação não significativas entre OL, PG e os componentes da produção. Apesar das baixas magnitudes das correlações encontradas neste estudo, elas estão de acordo com os valores reportados na literatura por outros autores, que concluíram que é possível melhorar o teor de óleo e produção de grãos simultaneamente, porém dentro de certo limite de óleo nos grãos (MILLER; BRIMHALL, 1951; ALEXANDER; LAMBERT, 1968; SONG; CHEN, 2004).

Entre o caráter PG e os componentes da produção, as estimativas dos coeficientes de correlação genética e fenotípica foram altamente significativas e positivas ($P \leq 0,01$). Foram constatadas correlações de magnitude alta e intermediária entre PG e os caracteres PROL ($\hat{r}_G = 0,64$), DE ($\hat{r}_G = 0,63$), PFG ($\hat{r}_G = 0,62$), CE ($\hat{r}_G = 0,60$), NGF ($\hat{r}_G = 0,59$) e P500 ($\hat{r}_G = 0,49$) e de baixa magnitude e significativas ($P \leq 0,05$) entre PG e NFI ($\hat{r}_G = 0,33$). Os componentes da produção que foram mais correlacionados geneticamente com a PG foram PROL, DE, PFG, CE e NGF. Esses valores mais elevados de correlação sugerem presença de pleiotropia ou ligação gênica entre esses caracteres (Tabela 4). Estes valores de coeficientes de correlações são similares às estimativas reportadas na literatura (AUSTIN;

LEE, 1998; ARIAS; SOUZA JÚNIOR; TAKEDA, 1999; BARRIOS, 2010; HALLAUER; CARENA; MIRANDA FILHO, 2010).

Diversos trabalhos têm observado que a PROL é um caráter altamente correlacionado com a PG ($\hat{r}_G \geq 0,80$), sendo, portanto, um caráter promissor nas práticas de seleção indireta (MAITA; COORS, 1996; LEON; COORS, 2002; SABADIN et al., 2008). Entretanto, apesar do caráter PROL apresentar maior estimativa de correlação com a PG, a interação progênes por ambientes apresentou-se como um componente importante da variância fenotípica desse caráter, e a estimativa da herdabilidade foi menor do que da PG, evidenciando que para a PROL ser utilizada na seleção indireta visando melhorar a produção de grãos, a escolha dos ambientes é um fator muito importante para maximizar o ganho genético.

Entre os componentes da produção, as estimativas variaram de muito baixa até valores de alta magnitude. Foi constatada correlação de alta magnitude entre DE e o caráter PFG ($\hat{r}_G = 0,81$). Foram observadas correlações de magnitude intermediária entre PROL e os caracteres CE ($\hat{r}_G = 0,64$) e NGF ($\hat{r}_G = 0,68$); entre P500 e os caracteres DE ($\hat{r}_G = 0,67$) e PFG ($\hat{r}_G = 0,62$); entre NFI e os caracteres DE ($\hat{r}_G = 0,62$) e PFG ($\hat{r}_G = 0,53$) e entre os caracteres CE e NGF ($\hat{r}_G = 0,69$). Estimativas de correlações negativas foram observadas entre os caracteres P500 e NGF ($\hat{r}_G = -0,24$) e entre CE e NFI ($\hat{r}_G = -0,18$). As demais combinações de caracteres apresentaram correlações baixas e/ou não significativas (Tabela 4).

Observa-se que as maiores estimativas de correlações foram encontradas envolvendo os caracteres DE e PFG, que são caracteres reconhecidamente relacionados, já que o caráter PFG é obtido da subtração do DE pelo DS. De acordo com Peng et al. (2011), os caracteres relacionados ao tamanho do grão, dentre eles a PFG, é o maior determinante do peso médio do grão. Esses autores observaram correlação genética entre PFG e P100 igual a 0,55, valor próximo ao obtido entre P500 e PFG neste estudo (0,60). Os coeficientes de correlação genética entre NGF e CE (0,69) e NFI e DE (0,62) também foram de magnitudes mais elevadas, indicando que a seleção pode ser praticada sobre os caracteres CE e DE, que são caracteres mais facilmente mensuráveis em relação aos outros. Esses caracteres são de grande importância para seleção indireta no melhoramento, pois são associados ao número de grãos que, juntamente com peso médio de grãos, compõem a PG. Outros autores também relataram correlação negativa entre NGF e P500 como o reportado neste estudo (LI et al., 2009, 2011; PENG et al., 2011; YANG et al., 2012a).

A pequena diferença entre os valores de $\hat{r}_G$ e $\hat{r}_F$ entre os caracteres avaliados pode ser devido ao número de ambientes e de repetições utilizados, deixando os valores da covariância genética de progênes mais próximos dos valores da covariância fenotípica, da mesma forma

que ocorreu com as estimativas das variâncias genéticas e fenotípicas. As magnitudes dos coeficientes de correlação genética relatados em diferentes trabalhos são de difícil comparação, uma vez que as estimativas são obtidas utilizando-se diferentes tipos de progênies, cujas variâncias e covariâncias genéticas são formadas por diferentes frações dos componentes de variância genética (BERNARDO, 2010) e utilizando-se um número variável de repetições e ambientes, os quais são fatores que também influenciam essas estimativas.

2.3.4 Mapeamento de QTL para teor de óleo

Foram mapeados 13 QTL que controlam o teor de óleo nos grãos de milho, distribuídos nos cromossomos 1, 2, 3, 7 e 8. O número de QTL nesses cromossomos variou de um a quatro, sendo um no cromossomo 8, dois nos cromossomos 2 e 3 e quatro nos cromossomos 1 e 7. Os efeitos aditivos dos QTL (a) variaram de $-2,85 \text{ g kg}^{-1}$ a $2,65 \text{ g kg}^{-1}$ e os efeitos de dominância dos QTL (d) variaram de $-2,25 \text{ g kg}^{-1}$ a $3,56 \text{ g kg}^{-1}$. Os efeitos de dominância apresentaram valores positivos e negativos, evidenciando que esses efeitos não são unidirecionais (Tabela 5).

Em relação ao grau de dominância, os QTL mapeados apresentaram todos os tipos de ação gênica, exceto a dominância completa, sendo apenas um QTL com efeito aditivo, quatro apresentaram dominância parcial e oito QTL sobredominância. O grau médio de dominância estimado considerando todos os QTL foi 2,66, caracterizando sobredominância. A sobredominância não é esperada para esse caráter, mas como o método de mapeamento empregado neste estudo (mCIM) considera apenas um QTL por intervalo, assim dois ou mais QTL ligados presentes no intervalo, com dominância parcial ou completa, podem apresentar um efeito total equivalente ao da sobredominância, neste caso, uma pseudo-sobredominância (LU; ROMERO-SEVERSON; BERNARDO, 2003). Porém, este problema pode ter ocorrido devido à presença de alguns *gaps* (grandes intervalos entre marcadores) no mapa genético. A utilização de um maior número de marcadores poderia evitar esse problema, deixando a situação próxima à considerada pelo modelo, que é a ocorrência de apenas um QTL por intervalo. Entretanto, foram detectados cinco QTL em que os efeitos aditivos apresentaram maior magnitude que os de dominância e os efeitos de dominância não foram unidirecionais (Tabela 5). Diversos trabalhos relatados na literatura reportaram grau médio de dominância variando de aditivo (GOLDMAN; ROCHERFORD; DUDLEY, 1994; ALREFAI; BERKE; ROCHEFORD, 1995; BERKE; ROCHEFORD, 1995) à dominância parcial (MANGOLIN et al., 2004; SONG et al., 2004; ZHANG et al., 2008, MÔRO et al., 2012).

Tabela 5 - QTL, posição genômica, valores do teste da razão de verossimilhança (TRV) para o efeito do QTL, efeitos genéticos, graus de dominância (GD), grau médio de dominância (GMD), tipos de interação alélica, direções do alelo favorável e proporções das variâncias fenotípicas (R^2_F) e genéticas (R^2_G) individual e total para teor de óleo

QTL ^a	Bin	Intervalo	Posição ^b (cM)	TRV	Efeitos ^c		Ação gênica ¹		Direção	R^2_F %	R^2_G %
					<i>a</i>	<i>d</i>	GD	Tipo			
<i>Qol1a</i>	1.02	bnlg1178 / bnlg1953	65,09	14,95	0,40	-0,64	1,60	SD	L20-01F	0,53	0,56
<i>Qol1b</i>	1.02/1.03	bnlg1083 / bnlg439	74,91	17,96	0,21	-0,44	2,11	SD	L20-01F	0,20	0,21
<i>Qol1c</i>	1.03/1.04	bnlg1203 / umc1917	84,30	17,09	0,16	-0,39	2,48	SD	L20-01F	0,14	0,15
<i>Qol1d</i>	1.06/1.07	umc1919 / bnlg615	158,96	56,38	-2,85	1,02	0,36	DP	L02-03D	12,49	13,15
<i>Qol2a</i>	2.08	bnlg1662 / bnlg1721	160,33	13,82	0,77	1,71	2,23	SD	L20-01F	2,96	3,11
<i>Qol2b</i>	2.07/2.08	bnlg2077 / umc1042	169,29	14,88	0,53	1,97	3,70	SD	L20-01F	3,22	3,39
<i>Qol3a</i>	3.07	umc1659 / umc1528	129,10	18,08	1,70	0,03	0,01	A	L20-01F	4,18	4,39
<i>Qol3b</i>	3.08/3.09	bnlg1108 / bnlg1754	148,91	26,92	-0,43	3,34	7,84	SD	L02-03D	8,29	8,72
<i>Qol7a</i>	7.00/7.01	umc1426 / umc1066	1,01	24,18	-1,59	-2,25	1,42	SD	L02-03D	7,28	7,66
<i>Qol7b</i>	7.02	phi034 / bnlg657	39,93	15,30	1,38	0,80	0,58	DP	L20-01F	3,22	3,39
<i>Qol7c</i>	7.02/7.03	bnlg657 / umc1112	73,68	16,58	2,65	0,94	0,35	DP	L20-01F	10,78	11,35
<i>Qol7d</i>	7.03/7.06	bnlg1805 / phi116	139,72	15,38	2,53	3,56	1,41	SD	L20-01F	18,37	19,34
<i>Qol8</i>	8.06/8.07	bnlg240 / umc1055	58,81	21,27	-1,08	-0,48	0,44	DP	L02-03D	1,86	1,96
GMD							2,66	SD	Total	49,61	52,22

^a Nome do QTL indicado por prefixo do caráter (teor de óleo), seguido pelo número do cromossomo em que o QTL foi mapeado e da letra discriminando os vários QTL mapeados em um mesmo cromossomo; ^b Posição refere-se à distância, em cM, do primeiro marcador do cromossomo até o QTL; ^c Efeitos aditivos e dominantes dos QTL; ¹ A – aditiva, DP – dominância parcial e SD – sobredominância.

Dos 13 QTL mapeados, nove (69,23%) apresentaram alelos favoráveis provenientes da linhagem genitora L20-01F e quatro QTL (30,77%) provenientes da linhagem L02-03D. No entanto, embora o genitor L02-03D apresente menor teor de óleo, ela também contribuiu com alelos favoráveis para o aumento do caráter (Tabela 5). Esses resultados indicam que a linhagem genitora L20-01F é uma importante fonte de alelos favoráveis para o aumento do teor de óleo e estes QTL, que apresentaram efeitos aditivos positivos, poderiam ser transferidos para outras linhagens num programa de desenvolvimento de linhagens contendo alto teor de óleo.

Os 13 QTL mapeados explicaram 49,61% da variância fenotípica e 52,22% da variância genética do caráter. Os QTL de maiores efeitos foram *Qol7d*, *Qol1d*, *Qol7c*, *Qol3b* e *Qol7a* que contribuíram com valores entre 7,66% a 19,34% da variação genética. Os outros QTL de menor efeito explicaram de 0,15% (*Qol1c*) a 4,39% (*Qol3a*) da variação genética (Tabela 5). Estes valores foram superiores aos encontrados por Mangolin et al. (2004) e Môro et al. (2012) em germoplasma tropical de milho, os quais reportaram todos os QTL explicando 26,64% e 30,91% da variação genética, respectivamente, e semelhantes aos obtidos nos trabalhos que utilizaram germoplasma temperado, em que os QTL explicaram de 46,90% a 60,20% da variação genética (BERKE; ROCHEFORD, 1995; WASSOM et al., 2008b; ZHANG et al., 2008; YANG et al., 2010, 2012b). A maioria dos estudos conduzidos para identificar QTL associados com teor de óleo em populações segregantes detectou poucos QTL que explicaram uma grande porcentagem da variação genética do teor de óleo, embora muitos QTL de pequeno efeito estejam presentes (WASSOM et al., 2008b; ZHANG et al., 2008; YANG et al., 2010, 2012b).

O número de QTL mapeados para o caráter teor de óleo tem variado bastante entre os diversos estudos de mapeamento. Em germoplasma tropical, Mangolin et al. (2004) mapearam 13 QTL e Môro et al. (2012) mapearam 16 QTL. Em germoplasma temperado, o número de QTL tem variado bastante na literatura, sendo mapeados de 6 a 70 QTL para o caráter teor de óleo em milho (GOLDMAN; ROCHERFORD; DUDLEY, 1994; BERKE; ROCHEFORD, 1995; SONG et al., 2004; WILLMOT et al., 2006; WASSON et al., 2008b; ZHANG et al., 2008; YANG et al., 2010, 2012a). A grande variação no número de QTL mapeados nos diversos estudos deve-se, principalmente, às diferenças genéticas entre as populações utilizadas, aos diferentes métodos estatísticos utilizados e, ainda, ao número de marcadores utilizados na construção do mapa genético. Os trabalhos de mapeamento dos autores Dudley et al. (2007) e Clark et al. (2006) que mapearam um grande número de QTL, 70 e 54

respectivamente, utilizaram populações que foram submetidas à seleção divergente para teor de óleo por mais de 70 gerações.

Todos os QTL mapeados neste estudo já foram mapeados na mesma região genômica (*bin*) em outros trabalhos. Os QTL *Qol1b*, *Qol1c*, *Qol2a*, *Qol2b*, *Qol3a*, *Qol3b*, *Qol7a*, *Qol7b*, *Qol7c* e *Qol8* situam-se em *bins* idênticos aos QTL detectados por Goldman, Rocherford e Dudley (1994). Três QTL mapeados por Wang et al. (2010) ocupam os mesmos *bins* dos QTL *Qol1b*, *Qol1d* e *Qol7c*, obtidos no presente trabalho. Yang et al. (2012b) encontraram QTL nas mesmas posições dos QTL *Qol1c* e *Qol7b* detectados nesse trabalho. Zhang et al. (2008) e Yang et al. (2010) detectaram QTL de maior efeito na mesma posição (*bin* 1.04) que o *Qol1c*. Mangolin et al. (2004) mapearam QTL em populações tropicais nas mesmas regiões dos QTL *Qol1d*, *Qol2b*, *Qol3a*, *Qol7c* e *Qol7d* assim como Môro et al. (2012) mapearam nas mesmas regiões dos QTL *Qol1a*, *Qol2a* e *Qol7d*. Observa-se que os QTL mapeados neste estudo são estáveis mesmo em germoplasmas de diferentes origens.

Recentemente, Li et al. (2013), em estudo de associação *Genome-wide* identificaram 74 locos relacionados com teor e composição de óleo, entre eles, observaram a ação do gene *WR11a* associado à biossíntese do óleo em milho. Existem dois genes *WR11* em milho, um localizado no cromossomo 2 e outro no 4. O gene localizado no cromossomo 2 se posiciona no genoma em uma região muito próxima aos QTL *Qol2a* e *Qol2b*, mapeados neste estudo. Segundo esses autores, o gene *WR11* pode ser um regulador das rotas envolvidas na biossíntese do óleo, que ainda não são bem caracterizadas. Esse mesmo gene já foi clonado por Shen et al. (2010) que observaram que as plantas de milho transgênicas (*ZmWR11*) aumentaram o teor de óleo do grão sem nenhuma alteração nas características agronômicas e produção de grãos, sugerindo que o alto teor de óleo nos grãos nem sempre resulta em perdas na produção. Os autores concluem que são necessárias mais avaliações em experimentos com maior número de repetições e de locais e que a combinação de mais genes promissores associados ao alto teor de óleo pode auxiliar e esclarecer a biossíntese do óleo e proporcionar uma melhor oportunidade para obtenção de plantas transgênicas comerciais futuramente.

2.3.5 Mapeamento de QTL para produção de grãos

Foram mapeados 16 QTL para produção de grãos (PG) em seis cromossomos. O número de QTL mapeados em cada cromossomo variou, sendo agrupados no cromossomo 2 (quatro QTL), 3 (quatro QTL), 4 (três QTL), 5 (dois QTL), 7 (dois QTL) e no 8 (um QTL), portanto não foram mapeados QTL nos cromossomos 1, 6, 9 e 10 (Tabela 6).

Apenas dois QTL (*Qpg2d* e *Qpg8*) não apresentaram interação com os ambientes, sendo, portanto, estáveis e 88% apresentaram interação significativa, indicando que esses QTL apresentaram expressões diferenciais nos ambientes (Tabela 6). Esses resultados corroboram com a análise dos dados fenotípicos, pois na análise de variância conjunta a interação progênie por ambientes foi altamente significativa para esse caráter, evidenciando ser um caráter complexo dependente das condições ambientais para sua expressão. Como as condições edafoclimáticas em climas tropicais são bastante variáveis, interações genótipos por ambientes significativas são comuns para caracteres mais complexos como PG sendo, portanto, mais difícil encontrar genótipos estáveis e, conseqüentemente, dificultando também a detecção de QTL estáveis (RIBAUT et al., 1997).

Os efeitos aditivos (*a*) variaram de $-1,39 \times 10^{-1} \text{ t ha}^{-1}$ a $2,08 \times 10^{-1} \text{ t ha}^{-1}$ e os efeitos de dominância (*d*) variaram de $-0,74 \times 10^{-1} \text{ t ha}^{-1}$ a $1,86 \times 10^{-1} \text{ t ha}^{-1}$. Os efeitos de dominância apresentaram valores positivos e negativos, sendo que dos 16 QTL mapeados, 11 (69%) apresentaram efeito de dominância positivo, evidenciando uma tendência de efeitos unidirecionais positiva. Os efeitos aditivos também apresentaram valores negativos e positivos, indicando que ambas as linhagens genitoras contribuíram com alelos favoráveis ao caráter PG nessa população, sendo que os alelos favoráveis de 10 e 6 QTL foram provenientes da linhagem genitora L20-01F e da L02-03D, respectivamente (Tabela 6).

O grau de dominância dos QTL variou de aditivo a sobredominância, sendo que sete QTL exibiram ação gênica aditiva, seis com efeito de dominância parcial e três com efeito de sobredominância. O grau médio de dominância para o caráter considerando-se todos os QTL foi de 0,52, o que indica ocorrência de dominância parcial (Tabela 6). Outros estudos de herança da PG também encontraram ação gênica do tipo de dominância parcial em germoplasma de milho (SIBOV et al., 2003; BENTO, 2006; HALLAUER; CARENA; MIRANDA FILHO, 2010; SILVA DÍAZ, 2011; BALESTRE et al., 2012).

Tabela 6 – QTL, posição genômica, valores do teste da razão de verossimilhança (TRV) para o efeito do QTL (Conj) e da interação (Int.), efeitos genéticos, graus de dominância (GD), grau médio de dominância (GMD), tipos de interação alélica, direções do alelo favorável e proporções das variâncias fenotípicas (R^2_F) e genéticas (R^2_G) individual e total para a produção de grãos

QTL ^a	Bin	Intervalo	Posição ^b (cM)	TRV		Ambientes ^d	Efeitos ^e		Ação gênica ¹		Direção	R^2_F %	R^2_G %
				Conj.	Int. ^c		<i>a</i>	<i>d</i>	GD	Tipo			
<i>Qpg2a</i>	2.01/2.02	bnlg1092 / bnlg1017	18,01	55,02	<u>51,52</u>	-	-0,94	0,63	0,67	DP	L20-01F	1,77	2,02
<i>Qpg2b</i>	2.02	bnlg1017 / umc1165	37,25	32,94	<u>29,62</u>	3	-0,66	0,26	0,39	DP	L20-01F	0,77	0,88
<i>Qpg2c</i>	2.08	phi127 / bnlg1662	158,03	29,20	<u>25,17</u>	3	-0,98	0,15	0,16	A	L20-01F	1,59	1,82
<i>Qpg2d</i>	2.07/2.08	bnlg1045 / bnlg2077	165,51	26,39	22,54	-	-0,89	-0,02	0,02	A	L20-01F	1,31	1,49
<i>Qpg3a</i>	3.04/3.05	umc1025 / phi053	48,02	46,16	<u>29,17</u>	3,4,5,6,7	2,08	-0,04	0,02	A	L02-03D	7,11	8,11
<i>Qpg3b</i>	3.05	phi053 / phi073	80,22	69,51	<u>61,13</u>	3,5,7	1,36	0,12	0,09	A	L02-03D	3,02	3,45
<i>Qpg3c</i>	3.05/3.06	phi073 / bnlg197	86,04	66,28	<u>62,36</u>	5,6	0,77	0,32	0,42	DP	L02-03D	1,06	1,21
<i>Qpg3d</i>	3.07/3.08	umc1528 / bnlg1108	134,48	31,17	<u>27,30</u>	2,3	-0,68	0,87	1,28	SD	L20-01F	1,37	1,57
<i>Qpg4a</i>	4.10	umc1532 / umc1109	246,09	27,99	<u>26,80</u>	1	-0,46	0,01	0,03	A	L20-01F	0,34	0,39
<i>Qpg4b</i>	4.10	umc1109 / umc1738	257,75	29,38	<u>26,27</u>	1	-0,42	0,83	2,00	SD	L20-01F	0,85	0,97
<i>Qpg4c</i>	4.10/4.11	umc1738 / bnlg1890	265,12	28,43	<u>24,90</u>	1	-0,74	0,17	0,23	DP	L20-01F	0,91	1,04
<i>Qpg5a</i>	5.06/5.07	umc1524 / umc2013	96,62	37,34	<u>27,43</u>	1,2,5,6,7	1,37	-0,74	0,54	DP	L02-03D	3,50	4,00
<i>Qpg5b</i>	5.07/5.08	bnlg2305 / umc1792	121,19	43,19	<u>29,68</u>	1,2,4,5,6,7	1,65	-0,72	0,44	DP	L02-03D	4,88	5,57
<i>Qpg7a</i>	7.02/7.03	bnlg657 / umc1112	76,68	33,82	<u>29,38</u>	1,2,7	-1,06	1,86	1,76	SD	L20-01F	4,64	5,30
<i>Qpg7b</i>	7.03/7.06	bnlg1805 / phi116	134,72	39,68	<u>35,97</u>	1	-1,39	0,27	0,19	A	L20-01F	3,21	3,67
<i>Qpg8</i>	8.02/8.03	bnlg2235 / phi125	14,83	30,54	19,49	-	1,52	-0,13	0,09	A	L02-03D	3,78	4,32
							GMD		0,52	DP	Total	36,97	42,49

^a Nome do QTL indicado por prefixo do caráter (produção de grãos), seguido pelo número do cromossomo em que o QTL foi mapeado e da letra discriminando os vários QTL mapeados em um mesmo cromossomo; ^b Posição refere-se à distância, em cM, do primeiro marcador do cromossomo até o QTL; ^c Valores sublinhados do TRV indicam efeito significativo da interação QTL x ambientes; ^d Ambientes em que o QTL foi detectado: - indica que o QTL não apresentou interação significativa com o ambiente ou, quando apresentou, indica que o QTL não foi detectado em nenhum ambiente, apenas na análise conjunta, 1, 2, 3, 4, 5, 6 e 7 indica que o QTL foi detectado nas E.E. Areão (02/03), E.E. Caterpillar (02/03), E.E. Depto. de Genética (02/03), E.E. Anhembi (03/04), E.E. Areão (03/04), E.E. Caterpillar (03/04) e E.E. Depto. de Genética (03/04), respectivamente; ^e Efeitos aditivos e dominantes dos QTL multiplicados por 10; ¹ A – aditiva, DP – dominância parcial e SD – sobredominância.

A variância fenotípica e genotípica explicada pelos QTL variou de 0,34% a 7,11% e de 0,39% a 8,11% respectivamente, demonstrando a predominância de QTL com efeitos de baixa magnitude para esse caráter. A proporção da variância fenotípica e genética total explicada pelos QTL foi de 36,97% e 42,49%, respectivamente, as quais foram superiores a outros trabalhos na literatura (Tabela 6). Ribaut et al. (1997) relataram valores da variância fenotípica explicada pelos QTL variando de 16,3% a 26,3% para produção de grãos. Sabadin et al. (2008) encontraram valores de R^2_F variando de 0,01% a 3,61%, com R^2_F total de 12,7%. Já, Sibov et al. (2003) detectaram quatro QTL explicando 32,76% da variação fenotípica do caráter PG, enquanto que Ma et al. (2007) encontraram sete QTL de efeito principal que explicaram 14% da variação fenotípica da PG.

Entre os QTL mapeados, os que explicaram maior proporção da variância genotípica foram: *Qpg3a* e *Qpg5b*, responsáveis por 8,11% e 5,57% da variância genotípica, respectivamente (Tabela 6). Apesar de apresentarem interação significativa com ambientes, esses estavam presentes, respectivamente, em cinco e em seis, dos sete ambientes avaliados, os quais poderiam ser candidatos para o uso em programas de seleção assistida por marcadores (SAM). Os trabalhos de mapeamento de QTL para produção de grãos encontrados na literatura raramente apresentam estimativas da proporção da variância genotípica explicada por cada QTL superior a 10%.

Como o caráter PG é muito explorado e utilizado em estudos de mapeamento de QTL, todos os QTL detectados neste estudo também já foram mapeados em regiões genômicas (*bin*) similares em outros trabalhos em germoplasma tropical e temperado (SIBOV et al., 2003; LU; ROMERO-SEVERSON; BERNARDO, 2003; LIMA et al., 2006; BARRIOS, 2010). Lu, Romero-Severson e Bernardo (2003) e Yan et al. (2006) detectaram um QTL expressivo na mesma região genômica que o *Qpg7a*, explicando respectivamente, 16,8% e 9,5% da variação fenotípica. Vários autores relataram QTL relacionados à PG entre os *bins* 5.07-5.08 em germoplasma tropical (BEAVIS et al., 1994, VELDBOOM; LEE, 1996a; LIMA et al., 2006). No cromossomo 2, foi verificada coincidência na região genômica dos QTL *Qpg2a* e *Qpg2b* (MELCHINGER; UTZ; SCHON, 1998) e nas regiões *Qpg2c* e *Qpg2d* (LU; ROMERO-SEVERSON; BERNARDO, 2003). Frascaroli et al. (2007) detectaram QTL de importante efeito de dominância nas posições 3.05 e 4.10. Beavis et al. (1994), Melchinger, Utz e Shon (1998), e Frascaroli et al. (2007) mapearam QTL na mesma região genômica que o *Qpg8*, sendo que nesta região está o QTL que apresentou maior R^2 , explicando 19,6% da variância fenotípica

2.3.6 Mapeamento de QTL para os componentes da produção

Foram mapeados 17, 12, 19, 19, 18, 15 e 13 QTL para PROL, P500, CE, DE, PFG, NFI e NGF, respectivamente. Da mesma forma que outros estudos da literatura, foram mapeados um grande número de QTL e maioria desses QTL apresentou interação significativa com os ambientes (LIMA et al., 2006; MÔRO, 2011; YANG et al., 2012a). Desses 113 QTL mapeados para os componentes da produção, 77 (68%) apresentaram interação significativa com ambientes, que também foi observada em nível fenotípico pela análise de variância conjunta, o que provavelmente propiciou o desempenho diferencial das progênes nos ambientes. Os QTL com efeitos variáveis entre os ambientes são os que contribuem para o aumento da interação progênes por ambientes, sendo também responsáveis por adaptações específicas (MALOSETTI et al., 2008). O caráter PROL apresentou a maior proporção de QTL que interagem com ambientes (82%), seguido por P500 (75%), CE (74%), NGF (69%), NFI (67%), DE (58%) e PFG (56%) (Tabelas 7 a 13).

A maioria dos QTL mapeados para os componentes da produção de grãos não foram distribuídos uniformemente nos cromossomos. Para os caracteres PROL e CE, 53% e 58% dos QTL respectivamente, se concentraram nos cromossomos 2 e 3; para P500, 50% foram detectados nos cromossomos 3 e 5; para PFG, 56% localizaram nos cromossomos 5 e 6; para NFI, 53% detectados nos cromossomos 1 e 9 e para NGF, 62% se concentraram nos cromossomos 1 e 2. Somente para o caráter DE não foram constadas regiões de concentração de QTL, sendo, portanto, distribuídos aleatoriamente ao longo do genoma (Tabelas 7 a 13).

Os efeitos de dominância apresentaram valores com sinais positivos e negativos para todos os componentes da produção, sendo que os caracteres P500 (83%), NGF (77%), DE (74%) e PFG (67%) apresentaram a maior proporção dos QTL mostrando efeito de dominância positivo, evidenciando uma tendência de efeitos unidirecionais positiva para esses caracteres, o que não foi confirmado para os demais componentes em que os efeitos não foram unidirecionais. Os efeitos aditivos também apresentaram sinais negativos e positivos para os componentes da produção, indicando que ambas as linhagens genitoras contribuíram com alelos favoráveis nessa população. A linhagem L02-03D contribuiu com a maioria dos alelos favoráveis para aumentar os caracteres PROL (71%) e DE (58%), entretanto a linhagem L20-01F contribuiu com a maior proporção de alelos favoráveis para aumentar os caracteres P500 (67%), CE (79%), NFI (93%) e NGF (69%). Para PFG ambas as linhagens genitoras contribuíram de forma semelhante com os alelos favoráveis para aumentar a expressão do caráter (Tabelas 7 a 13).

O grau médio de dominância para os componentes da produção considerando todos os QTL mapeados variou de dominância para PROL e P500 a sobredominância para CE, DE, PFG, NFI e NGF, indicando que esses dois tipos de ação gênica desempenham um papel importante na expressão dos componentes da produção e que as interações entre alelos de um mesmo loco tiveram maior importância para esses caracteres (Tabelas 7 a 13). Outros estudos também constataram ação gênica do tipo dominância e sobredominância em estudos de mapeamento de QTL para os componentes da produção (YAN et al., 2006; LI et al., 2009; BARRIOS, 2010). A sobredominância como grau médio de dominância predominante para a maioria dos componentes da produção não era esperado, pois os efeitos aditivos são geralmente mais importantes no controle genético desses caracteres (HALLAUER; CARENA; MIRANDA FILHO, 2010). Porém, em população F_2 , os QTL com efeitos de sobredominância devem ser considerados com cautela, pois a população apresenta alto desequilíbrio de ligação e o efeito do QTL total pode ser resultado de vários QTL fortemente ligados resultando em uma pseudo-sobredominância (LIMA et al., 2006).

A proporção da variância fenotípica total explicada pelos QTL variou de 22,61% para NGF a 40,72% para PROL e da proporção da variância genética variou de 25,69% para NGF a 55,03% para PROL. Considerando cada QTL individualmente, a contribuição para a variância genética variou de 0,08 a 8,25% para PROL, de 0,88 a 7,69% para P500, de 0,10 a 7,21% para CE, de 0,02 a 13,05% para DE, de 0,19 a 10,16% para PFG, de 0,61 a 8,56% para NFI e de 0,08 a 7,67% para NGF. Os QTL de maior efeito para os caracteres PROL (*Qprol5b*), P500 (*Qp500-4*), DE (*Qde3a*), PFG (*Qpfg6a*) e NGF (*Qngf2d*) foram estáveis nos sete ambientes. Além desses QTL de maior efeito, outros QTL explicaram mais que 5% e foram estáveis nos ambientes, sendo importantes para uso em programas de seleção assistida por marcadores moleculares (Tabelas 7 a 13). Yang et al. (2012a) também mapearam poucos QTL de grande efeito, apenas um QTL para DE (15,61%) e um para PFG (11,46%). Os trabalhos encontrados na literatura de mapeamento de QTL também relatam a presença de poucos QTL de maior efeito para os caracteres de componentes da produção, a maioria explicando menos que 10% da variância genética (LIMA et al., 2006; YAN et al., 2006; SABADIN et al., 2008; LI et al., 2009; YANG et al., 2012a). Esses resultados obtidos podem ser devidos a vários fatores, como: 1) falha do modelo em mapear QTL de efeitos muito pequenos; 2) maiores distâncias entre marcadores flaqueadores em algumas regiões dos cromossomos 1, 4 e 9, que reduziram o poder de mapear QTL nessas regiões e 3) como o modelo permite mapear apenas um QTL por intervalo, grupos de genes no mesmo intervalo com diferentes sinais de efeitos genéticos podem ter o efeito total cancelado ou muito reduzido e, dessa forma, não serem mapeados ou

mapeados como um único QTL de pequeno efeito. Assim novos marcadores moleculares poderiam ser adicionados no mapa, de forma a reduzir esses *gaps* e resolver os problemas mencionados em 1 e 2, possibilitando que novos QTL sejam mapeados, explicando uma maior proporção da variância fenotípica. É importante ressaltar que os QTL mapeados para os componentes da produção explicaram pouco da variância fenotípica, indicando que possivelmente existem outros QTL que não foram mapeados neste estudo. Portanto, os QTL identificados são apenas uma amostra do número real de QTL que influenciam a expressão desses caracteres na população avaliada, sendo importante analisá-los com cautela.

Tabela 7 - QTL, posição genômica, valores do teste da razão de verossimilhança (TRV) para o efeito do QTL (Conj.) e da interação (Int.), efeitos genéticos, graus de dominância (GD), grau médio de dominância (GMD), tipos de interação alélica, direções do alelo favorável e proporções das variâncias fenotípicas (R^2_F) e genéticas (R^2_G) individual e total para prolificidade

QTL ^a	Bin	Intervalo	Posição ^b (cM)	TRV		Ambientes ^d	Efeitos ^e		Ação gênica ¹		Direção	R^2_F %	R^2_G %
				Conj.	Int. ^c		<i>a</i>	<i>d</i>	GD	Tipo			
<i>Qprol1a</i>	1.01/1.02	umc1177 / bnlg1178	29,01	83,83	<u>79,93</u>	-	1,83	-1,38	0,76	DP	L02-03D	3,97	5,34
<i>Qprol1b</i>	1.09/1.10	bnlg1720 / umc1737	235,34	48,48	<u>44,92</u>	-	-1,43	2,13	1,49	SD	L20-01F	3,99	5,36
<i>Qprol2a</i>	2.01/2.02	bnlg1092 / bnlg1017	0,01	28,65	<u>27,74</u>	2	-0,49	-0,37	0,75	DP	L20-01F	0,28	0,38
<i>Qprol2b</i>	2.02	mmc0111 / bnlg125	70,23	34,92	<u>32,65</u>	2,5	-0,59	1,11	1,89	SD	L20-01F	0,89	1,20
<i>Qprol2c</i>	2.02/2.03	bnlg125 / bnlg2248	76,79	34,60	<u>34,36</u>	2,5	-0,13	0,31	2,42	SD	L20-01F	0,06	0,08
<i>Qprol2d</i>	2.03/2.05	bnlg2248 / dupssr21	112,53	44,21	<u>40,57</u>	1,7	1,64	0,04	0,02	A	L02-03D	2,49	3,35
<i>Qprol2e</i>	2.07/2.08	umc1560 / umc1516	207,00	35,42	<u>29,71</u>	-	1,23	-2,48	2,02	SD	L02-03D	4,25	5,71
<i>Qprol3a</i>	3.04	bnlg1904 / phi029	20,72	41,03	<u>32,14</u>	1,6	1,67	0,40	0,24	DP	L02-03D	2,66	3,57
<i>Qprol3b</i>	3.04/3.05	umc1025 / phi053	40,02	28,01	21,61	-	1,65	-0,74	0,45	DP	L02-03D	2,77	3,73
<i>Qprol3c</i>	3.05	phi053 / phi073	80,22	30,08	<u>29,09</u>	6	0,63	0,19	0,31	DP	L02-03D	0,38	0,52
<i>Qprol3d</i>	3.10/3.11	umc1639 / umc1641	226,81	31,32	<u>30,21</u>	1,4	0,39	-0,96	3,29	SD	L02-03D	0,50	0,68
<i>Qprol4a</i>	4.03/4.07	umc1550 / dupssr34	157,49	26,74	<u>24,66</u>	-	0,62	1,71	2,75	SD	L02-03D	1,71	2,30
<i>Qprol4b</i>	4.10/4.11	umc1738 / bnlg1890	261,12	28,78	<u>27,37</u>	1,2	-0,27	0,88	3,28	SD	L20-01F	0,42	0,57
<i>Qprol5a</i>	5.06/5.07	umc1524 / umc2013	100,62	30,37	17,25	-	2,23	-0,44	0,20	A	L02-03D	4,69	6,30
<i>Qprol5b</i>	5.07/5.08	bnlg2305 / umc1792	117,19	38,12	21,39	-	2,44	-1,17	0,48	DP	L02-03D	6,14	8,25
<i>Qprol8a</i>	8.02/8.03	bnlg2235 / phi125	22,83	36,83	<u>27,42</u>	1,3,4	2,05	1,00	0,49	DP	L02-03D	4,34	5,83
<i>Qprol8b</i>	8.03/8.04	phi125 / bnlg1863	27,48	36,31	<u>27,87</u>	1,3,4	1,75	1,08	0,62	DP	L02-03D	3,38	4,55
							GMD		0,91	D	Total	40,72	55,03

^a Nome do QTL indicado por prefixo do caráter (prolificidade), seguido pelo número do cromossomo em que o QTL foi mapeado e de letra discriminando os vários QTL mapeados em um mesmo cromossomo; ^b Posição refere-se à distância, em cM, do primeiro marcador do cromossomo até o QTL; ^c Valores sublinhados do TRV indicam efeito significativo da interação QTL x ambientes; ^d Ambientes em que o QTL foi detectado: - indica que o QTL não apresentou interação significativa com o ambiente ou, quando apresentou, indica que o QTL não foi detectado em nenhum ambiente, apenas na análise conjunta, 1, 2, 3, 4, 5, 6 e 7 indica que o QTL foi detectado nas E.E. Areão (02/03), E.E. Caterpillar (02/03), E.E. Depto. de Genética (02/03), E.E. Anhembi (03/04), E.E. Areão (03/04), E.E. Caterpillar (03/04) e E.E. Depto. de Genética (03/04) respectivamente; ^e Efeitos aditivos e dominantes dos QTL multiplicados por 10²; ¹ A – aditiva, DP – dominância parcial, D – dominância e SD – sobredominância.

Tabela 8 - QTL, posição genômica, valores do teste da razão de verossimilhança (TRV) para o efeito do QTL (Conj.) e da interação (Int.), efeitos genéticos, graus de dominância (GD), grau médio de dominância (GMD), tipos de interação alélica, direções do alelo favorável e proporções das variâncias fenotípicas (R^2_F) e genéticas (R^2_G) individual e total para peso de 500 grãos

QTL ^a	Bin	Intervalo	Posição ^b (cM)	TRV		Ambientes ^d	Efeitos ^e		Ação gênica ¹		Direção	R^2_F %	R^2_G %
				Conj.	Int ^c		<i>a</i>	<i>d</i>	GD	Tipo			
<i>Qp500-1</i>	1.08/1.09	dupssr12 / bnlg1720	205,61	31,39	<u>26,32</u>	3	-1,38	1,54	1,11	D	L20-01F	1,40	1,53
<i>Qp500-2</i>	2.01/2.02	umc1227 / mmc0111	54,53	28,06	<u>25,58</u>	-	-1,33	-0,17	0,13	A	L20-01F	0,80	0,88
<i>Qp500-3a</i>	3.05	phi053 / phi073	67,22	33,78	17,79	-	2,94	3,55	1,21	SD	L02-03D	6,75	7,40
<i>Qp500-3b</i>	3.09/3.10	umc1052 / umc1594	211,80	30,60	17,24	-	-2,85	3,32	1,16	D	L20-01F	6,15	6,75
<i>Qp500-3c</i>	3.10/3.11	umc1639 / umc1641	226,81	29,10	<u>24,12</u>	2,5,6,7	-1,69	1,48	0,87	D	L20-01F	1,78	1,96
<i>Qp500-4</i>	4.05/4.06	bnlg252 / nc005	112,79	31,75	19,76	-	-3,81	1,42	0,37	DP	L20-01F	7,02	7,69
<i>Qp500-5a</i>	5.04/5.05	bnlg1208 / mmc0282	59,74	30,38	<u>26,26</u>	1,2,5,7	1,55	0,86	0,56	DP	L02-03D	1,25	1,37
<i>Qp500-5b</i>	5.05/5.06	mmc0282 / umc1524	85,35	31,11	<u>26,05</u>	1,2,3,5	1,95	0,33	0,17	A	L02-03D	1,74	1,91
<i>Qp500-5c</i>	5.06/5.07	umc1524 / umc2013	93,62	31,15	<u>27,67</u>	1,3,5,7	1,59	0,28	0,18	A	L02-03D	1,15	1,26
<i>Qp500-7a</i>	7.02	bnlg657 / umc1112	72,68	34,70	<u>30,80</u>	1,7	-2,32	0,27	0,12	A	L20-01F	2,44	2,67
<i>Qp500-7b</i>	7.03/7.06	bnlg1805 / phi116	135,72	32,31	<u>30,25</u>	2	-1,83	-2,63	1,44	SD	L20-01F	3,07	3,37
<i>Qp500-9</i>	9.02	bnlg1082 / bnlgl401	48,35	32,16	<u>29,28</u>	3	-0,96	1,33	1,39	SD	L20-01F	0,82	0,90
							GMD		1,19	D	Total	23,62	25,96

^a Nome do QTL indicado por prefixo do caráter (peso de 500 grãos), seguido pelo número do cromossomo em que o QTL foi mapeado e da letra discriminando os vários QTL mapeados em um mesmo cromossomo; ^b Posição refere-se à distância, em cM, do primeiro marcador do cromossomo até o QTL; ^c Valores sublinhados do TRV indicam efeito significativo da interação QTL x ambientes; ^d Ambientes em que o QTL foi detectado: - indica que o QTL não apresentou interação significativa com o ambiente ou, quando apresentou, indica que o QTL não foi detectado em nenhum ambiente, apenas na análise conjunta, 1, 2, 3, 4, 5, 6 e 7 indica que o QTL foi detectado nas E.E. Areão (02/03), E.E. Caterpillar (02/03), E.E. Depto. de Genética (02/03), E.E. Anhembi (03/04), E.E. Areão (03/04), E.E. Caterpillar (03/04) e E.E. Depto. de Genética (03/04); ^e Efeitos aditivos e dominantes dos QTL; ¹ A – aditiva, DP – dominância parcial, D – dominância e SD – sobredominância.

Tabela 9 - QTL, posição genômica, valores do teste da razão de verossimilhança (TRV) para o efeito do QTL (Conj.) e da interação (Int.), efeitos genéticos, graus de dominância (GD), grau médio de dominância (GMD), tipos de interação alélica, direções do alelo favorável e proporções das variâncias fenotípicas (R^2_F) e genéticas (R^2_G) individual e total para comprimento de espiga

QTL ^a	Bin	Intervalo	Posição ^b (cM)	TRV		Ambientes ^d	Efeitos ^e		Ação gênica ¹		Direção	R^2_F %	R^2_G %
				Conj.	Int. ^c		<i>a</i>	<i>d</i>	GD	Tipo			
<i>Qce1a</i>	1.04	umc1917 / umc1558	103,01	27,45	17,46	-	-1,78	1,59	0,89	D	L20-01F	3,83	4,38
<i>Qce1b</i>	1.04/1.05	bnlg1811 / umc2025	120,79	34,63	<u>29,08</u>	1,6,7	-1,35	1,28	0,95	D	L20-01F	2,29	2,62
<i>Qce1c</i>	1.06/1.07	umc1919 / bnlg615	158,96	35,71	<u>23,35</u>	2,3,5,7	0,26	-2,84	10,97	SD	L02-03D	3,55	4,06
<i>Qce2a</i>	2.01/2.02	bnlg1092 / bnlg1017	21,01	26,53	<u>26,14</u>	-	-0,14	-0,81	5,86	SD	L20-01F	0,30	0,34
<i>Qce2b</i>	2.06/2.07	nc003 / umc1946	122,70	35,34	18,40	-	-2,55	1,16	0,46	DP	L20-01F	6,23	7,13
<i>Qce2c</i>	2.07/2.08	umc1946 / bnlg1329	130,22	30,37	16,23	-	-2,67	-0,03	0,01	A	L20-01F	6,15	7,04
<i>Qce2d</i>	2.08	bnlg1329 / phi127	139,84	28,82	16,56	-	-2,61	-0,42	0,16	A	L20-01F	5,98	6,85
<i>Qce2e</i>	2.08	phi127 / bnlg1662	152,03	34,42	<u>24,67</u>	2,5,6,7	-2,59	0,13	0,05	A	L20-01F	5,79	6,63
<i>Qce2f</i>	2.07/2.08	bnlg1721 / bnlg1045	164,90	30,44	<u>23,87</u>	2,6,7	-1,83	-0,47	0,26	DP	L20-01F	3,00	3,44
<i>Qce2g</i>	2.07/2.08	bnlg1045 / bnlg2077	167,51	30,87	21,78	-	-2,36	-0,20	0,09	A	L20-01F	4,84	5,54
<i>Qce3a</i>	3.04/3.05	umc1025 / phi053	53,02	33,77	<u>33,56</u>	6	0,33	0,09	0,29	DP	L02-03D	0,10	0,11
<i>Qce3b</i>	3.05	phi053 / phi073	72,22	41,05	<u>40,71</u>	6	-0,33	0,47	1,42	SD	L20-01F	0,19	0,22
<i>Qce3c</i>	3.05/3.06	phi073 / bnlg197	93,04	32,53	<u>29,69</u>	-	-1,06	0,86	0,81	D	L20-01F	1,29	1,48
<i>Qce3d</i>	3.07/3.08	umc1528 / bnlg1108	140,48	26,72	<u>24,00</u>	6	0,29	-1,57	5,48	SD	L02-03D	1,14	1,30
<i>Qce4</i>	4.09/4.10	umc1939 / umc1532	215,38	30,65	<u>28,43</u>	6	-0,26	-1,31	5,05	SD	L20-01F	0,80	0,91
<i>Qce5</i>	5.02/5.03	bnlg1879 / bnlg1700	38,78	26,90	<u>26,76</u>	4	0,21	-0,33	1,52	SD	L02-03D	0,09	0,10
<i>Qce7a</i>	7.02/7.03	bnlg657 / umc1112	79,68	26,57	<u>24,54</u>	1,2	-1,18	1,70	1,44	SD	L20-01F	2,46	2,81
<i>Qce7b</i>	7.03/7.06	bnlg1805 / phi116	132,72	44,59	<u>42,88</u>	2	-1,49	3,18	2,13	SD	L20-01F	6,30	7,21
<i>Qce8</i>	8.05/8.06	bnlg1812 / bnlg240	54,01	29,48	<u>26,36</u>	1,7	-0,23	1,79	7,73	SD	L20-01F	1,43	1,64
							GMD	3,14	SD	Total	24,69	28,38	

^a Nome do QTL indicado por prefixo do caráter (comprimento de espiga), seguido pelo número do cromossomo em que o QTL foi mapeado e da letra discriminando os vários QTL mapeados em um mesmo cromossomo; ^b Posição refere-se à distância, em cM, do primeiro marcador do cromossomo até o QTL; ^c Valores sublinhados do TRV indicam efeito significativo da interação QTL x ambientes; ^d Ambientes em que o QTL foi detectado: - indica que o QTL não apresentou interação significativa com o ambiente ou, quando apresentou, indica que o QTL não foi detectado em nenhum ambiente, apenas na análise conjunta, 1, 2, 3, 4, 5, 6 e 7 indica que o QTL foi detectado nas E.E. Areão (02/03), E.E. Caterpillar (02/03), E.E. Depto. de Genética (02/03), E.E. Anhembi (03/04), E.E. Areão (03/04), E.E. Caterpillar (03/04) e E.E. Depto. de Genética (03/04), respectivamente; ^e Efeitos aditivos e dominantes dos QTL multiplicados por 10; ¹ A – aditiva, DP – dominância parcial, D – dominância e SD – sobredominância.

Tabela 10 - QTL, posição genômica, valores do teste da razão de verossimilhança (TRV) para o efeito do QTL (Conj.) e da interação (Int.), efeitos genéticos, graus de dominância (GD), grau médio de dominância (GMD), tipos de interação alélica, direções do alelo favorável e proporções das variâncias fenotípicas (R^2_F) e genéticas (R^2_G) individual e total para diâmetro de espiga

QTL ^a	Bin	Intervalo	Posição ^b (cM)	TRV		Ambientes ^d	Efeitos ^e		Ação gênica ¹		Direção	R^2_F %	R^2_G %
				Conj.	Int. ^c		<i>a</i>	<i>d</i>	GD	Tipo			
<i>Qde1</i>	1.01/1.02	umc1177 / bnlgl1178	28,01	48,97	<u>48,27</u>	-	-1,59	1,44	0,90	D	L20-01F	0,55	0,59
<i>Qde2a</i>	2.01/2.02	bnlg1092 / bnlgl1017	15,01	27,50	<u>25,53</u>	-	3,13	-0,21	0,07	A	L02-03D	1,52	1,62
<i>Qde2b</i>	2.01/2.02	umc1165 / umc1227	48,75	44,82	<u>36,41</u>	2,3,5	-3,33	2,23	0,67	DP	L20-01F	2,11	2,24
<i>Qde3a</i>	3.04/3.05	umc1025 / phi053	47,02	43,16	<u>18,29</u>	-	7,64	6,45	0,84	D	L02-03D	12,29	13,05
<i>Qde3b</i>	3.05	phi053 / phi073	71,22	41,00	<u>18,72</u>	-	6,88	6,99	1,02	D	L02-03D	11,15	11,84
<i>Qde3c</i>	3.09	bnlg1754 / bnlgl1496	178,31	28,57	<u>18,83</u>	-	-5,59	0,83	0,15	A	L20-01F	4,90	5,20
<i>Qde3d</i>	3.09/3.10	umc1052 / umc1594	213,80	28,06	<u>18,07</u>	-	-2,31	7,11	3,08	SD	L20-01F	4,76	5,05
<i>Qde4a</i>	4.10	umc1109 / umc1738	259,75	30,67	<u>30,54</u>	-	0,35	0,52	1,47	SD	L02-03D	0,04	0,04
<i>Qde4b</i>	4.10/4.11	umc1738 / bnlgl1890	264,12	31,11	<u>31,05</u>	-	0,07	-0,49	6,66	SD	L02-03D	0,02	0,02
<i>Qde5a</i>	5.03/5.04	bnlg1700 / dupssr10	47,63	29,85	<u>24,27</u>	2,4,6	4,42	-1,50	0,34	DP	L02-03D	3,20	3,40
<i>Qde5b</i>	5.04/5.05	bnlg1208 / mmc0282	61,74	33,06	<u>20,68</u>	-	5,22	1,37	0,26	DP	L02-03D	4,37	4,64
<i>Qde5c</i>	5.05/5.06	mmc0282 / umc1524	85,35	27,66	<u>23,42</u>	1,2	3,07	-1,42	0,46	DP	L02-03D	1,62	1,72
<i>Qde7a</i>	7.02/7.03	bnlg657 / umc1112	87,68	30,68	<u>27,54</u>	1	2,21	3,25	1,47	SD	L02-03D	1,58	1,68
<i>Qde7b</i>	7.03	umc1112 / bnlgl1805	100,34	29,21	<u>24,37</u>	1	2,37	2,65	1,12	SD	L02-03D	1,42	1,51
<i>Qde7c</i>	7.03/7.06	bnlg1805 / phi116	127,72	52,69	<u>49,11</u>	-	1,29	9,60	7,47	SD	L02-03D	7,41	7,86
<i>Qde8</i>	8.05/8.06	bnlg1812 / bnlgl240	47,01	27,06	<u>24,27</u>	7	-0,92	3,43	3,73	SD	L20-01F	1,04	1,11
<i>Qde9a</i>	9.02/9.03	umc1033 / phi065	55,99	26,53	<u>8,69</u>	-	-5,16	4,67	0,90	D	L20-01F	5,83	6,19
<i>Qde9b</i>	9.04	bnlg1714 / bnlgl1209	73,72	31,00	<u>16,54</u>	-	-5,53	1,15	0,21	DP	L20-01F	4,84	5,14
<i>Qde10</i>	10.07	umc1569 / umc1038	97,45	27,00	<u>21,26</u>	-	-3,33	-2,95	0,89	D	L20-01F	2,40	2,55
							GMD		3,16	SD	Total	35,02	38,21

^a Nome do QTL indicado por prefixo do caráter (diâmetro de espiga), seguido pelo número do cromossomo em que o QTL foi mapeado e da letra discriminando os vários QTL mapeados em um mesmo cromossomo; ^b Posição refere-se à distância, em cM, do primeiro marcador do cromossomo até o QTL; ^c Valores sublinhados do TRV indicam efeito significativo da interação QTL x ambientes; ^d Ambientes em que o QTL foi detectado: - indica que o QTL não apresentou interação significativa com o ambiente ou, quando apresentou, indica que o QTL não foi detectado em nenhum ambiente, apenas na análise conjunta, 1, 2, 3, 4, 5, 6 e 7 indica que o QTL foi detectado nas E.E. Areão (02/03), E.E. Caterpillar (02/03), E.E. Depto. de Genética (02/03), E.E. Anhembi (03/04), E.E. Areão (03/04), E.E. Caterpillar (03/04) e E.E. Depto. de Genética (03/04), respectivamente. ^e Efeitos aditivos e dominantes dos QTL multiplicados por 10²; ¹ A – aditiva, DP – dominância parcial, D – dominância e SD – sobredominância.

Tabela 11 - QTL, posição genômica, valores do teste da razão de verossimilhança (TRV) para o efeito do QTL (Conj.) e da interação (Int.), efeitos genéticos, graus de dominância (GD), grau médio de dominância (GMD), tipos de interação alélica, direções do alelo favorável e proporções das variâncias fenotípicas (R^2_F) e genéticas (R^2_G) individual e total para profundidade de grãos

QTL ^a	Bin	Intervalo	Posição ^b (cM)	TRV		Ambientes ^d	Efeitos ^e		Ação gênica ¹		Direção	R^2_F %	R^2_G %
				Conj.	Int. ^c		<i>a</i>	<i>d</i>	GD	Tipo			
<i>Qpfg1a</i>	1.01/1.02	umc1177 / bnlg1178	28,01	34,62	<u>33,40</u>	-	0,55	1,09	2,00	SD	L02-03D	1,31	1,44
<i>Qpfg1b</i>	1.06	bnlg2057 / bnlg1057	148,30	35,92	<u>35,17</u>	6	0,14	0,45	3,31	SD	L02-03D	0,18	0,19
<i>Qpfg3</i>	3.05	phi053 / phi073	60,22	33,76	21,74	-	1,34	0,92	0,68	DP	L02-03D	3,28	3,58
<i>Qpfg4</i>	4.05/4.06	bnlg252 / nc005	103,79	33,65	<u>25,95</u>	2,5,6,7	-0,88	0,95	1,08	D	L20-01F	1,81	1,98
<i>Qpfg5a</i>	5.03/5.04	bnlg1700 / dupssr10	47,63	38,47	19,99	-	2,23	-0,27	0,12	A	L02-03D	7,39	8,08
<i>Qpfg5b</i>	5.04	dupssr10 / bnlg1208	54,71	33,44	16,54	-	2,10	0,43	0,20	A	L02-03D	6,63	7,25
<i>Qpfg5c</i>	5.04/5.05	bnlg1208 / mmc0282	59,74	28,70	18,08	-	1,49	0,91	0,61	DP	L02-03D	3,86	4,22
<i>Qpfg5d</i>	5.05/5.06	mmc0282 / umc1524	82,35	26,84	<u>23,07</u>	1,2,5	0,99	-0,09	0,10	A	L02-03D	1,45	1,58
<i>Qpfg6a</i>	6.00/6.01	bnlg238 / bnlg1600	18,01	40,87	18,60	-	-2,51	-0,03	0,01	A	L20-01F	9,29	10,16
<i>Qpfg6b</i>	6.01	bnlg1600 / bnlg426	34,14	40,55	22,67	-	-2,02	-0,37	0,18	A	L20-01F	6,10	6,67
<i>Qpfg6c</i>	6.01/6.04	umc1133 / mmc0523	51,18	37,29	<u>26,84</u>	3,5	-1,72	0,38	0,22	DP	L20-01F	4,47	4,88
<i>Qpfg6d</i>	6.04/6.05	umc1614 / nc013	75,46	27,30	<u>25,32</u>	3	-0,47	0,59	1,26	SD	L20-01F	0,58	0,63
<i>Qpfg6e</i>	6.06/6.07	umc1762 / umc1248	120,11	33,33	<u>30,45</u>	-	0,70	-1,19	1,70	SD	L02-03D	1,75	1,91
<i>Qpfg6f</i>	6.07/6.08	umc1248 / umc1653	130,42	28,77	<u>25,35</u>	3	0,47	-1,07	2,30	SD	L02-03D	1,17	1,28
<i>Qpfg7</i>	7.02/7.03	bnlg657 / umc1112	77,68	30,67	<u>28,77</u>	2	-0,31	1,89	6,14	SD	L20-01F	2,76	3,02
<i>Qpfg9a</i>	9.02	umc1037 / umc1033	51,82	30,57	16,10	-	-1,25	2,31	1,85	SD	L20-01F	6,23	6,82
<i>Qpfg9b</i>	9.02/9.03	umc1033 / phi065	53,99	39,44	18,23	-	-1,41	2,23	1,58	SD	L20-01F	6,60	7,21
<i>Qpfg9c</i>	9.04	bnlg1714 / bnlg1209	73,72	33,52	<u>24,12</u>	1,3,6,7	-1,43	0,47	0,33	DP	L20-01F	3,18	3,48
							GMD		1,55	SD	Total	39,06	42,92

^a Nome do QTL indicado por prefixo do caráter (profundidade do grão), seguido pelo número do cromossomo em que o QTL foi mapeado e da letra discriminando os vários QTL mapeados em um mesmo cromossomo; ^b Posição refere-se à distância, em cM, do primeiro marcador do cromossomo até o QTL; ^c Valores sublinhados do TRV indicam efeito significativo da interação QTL x ambientes; ^d Ambientes em que o QTL foi detectado: - indica que o QTL não apresentou interação significativa com o ambiente ou, quando apresentou, indica que o QTL não foi detectado em nenhum ambiente, apenas na análise conjunta, 1, 2, 3, 4, 5, 6 e 7 indica que o QTL foi detectado nas E.E. Areão (02/03), E.E. Caterpillar (02/03), E.E. Depto. de Genética (02/03), E.E. Anhembi (03/04), E.E. Areão (03/04), E.E. Caterpillar (03/04) e E.E. Depto. de Genética (03/04), respectivamente; ^e Efeitos aditivos e dominantes dos QTL multiplicados por 10²; ¹ A – aditiva, DP – dominância parcial, D – dominância e SD – sobredominância.

Tabela 12 - QTL, posição genômica, valores do teste da razão de verossimilhança (TRV) para o efeito do QTL (Conj.) e da interação (Int.), efeitos genéticos, graus de dominância (GD), grau médio de dominância (GMD), tipos de interação alélica, direções do alelo favorável e proporções das variâncias fenotípicas (R^2_F) e genéticas (R^2_G) individual e total para número de fileiras de grãos

QTL ^a	Bin	Intervalo	Posição ^b (cM)	TRV		Ambientes ^d	Efeitos ^e		Ação gênica ¹		Direção	R^2_F %	R^2_G %
				Conj.	Int. ^c		<i>a</i>	<i>d</i>	GD	Tipo			
<i>Qnfi1a</i>	1.01/1.02	umc1177 / bnlgl1178	36,01	58,91	<u>58,16</u>	-	-0,28	-2,12	7,68	SD	L20-01F	1,39	1,47
<i>Qnfi1b</i>	1.02	bnlg1178 / bnlgl1953	63,09	35,60	<u>26,34</u>	2,4,5,7	-1,58	-2,04	1,29	SD	L20-01F	2,74	2,90
<i>Qnfi1c</i>	1.02	bnlg 1007 / bnlgl1083	70,53	35,34	<u>23,42</u>	1,3,4,5,6,7	-1,72	-2,08	1,21	SD	L20-01F	3,06	3,24
<i>Qnfi1d</i>	1.02/1.03	bnlg 1083 / bnlgl439	75,91	39,59	<u>30,28</u>	3,4,5,6,7	-1,63	-1,88	1,15	D	L20-01F	2,64	2,79
<i>Qnfi1e</i>	1.03/1.04	bnlg 1203 / umc1917	81,30	33,68	<u>29,05</u>	3,4,5,7	-1,23	-0,92	0,75	DP	L20-01F	1,16	1,22
<i>Qnfi2</i>	2.01/2.02	umc1165 / umc1227	47,75	26,62	18,05	-	-1,22	2,18	1,79	SD	L20-01F	2,30	2,44
<i>Qnfi3a</i>	3.08/3.09	bnlg 1108 / bnlgl1754	164,91	33,31	18,94	-	-3,38	2,01	0,59	DP	L20-01F	8,06	8,53
<i>Qnfi3b</i>	3.09	bnlg 1496 / umc1052	194,60	28,41	<u>23,05</u>	1,3	-0,40	2,78	6,89	SD	L20-01F	2,41	2,55
<i>Qnfi4a</i>	4.01/4.06	bnlg1370 / bnlgl252	57,01	72,56	<u>72,15</u>	-	-0,50	5,15	10,40	SD	L20-01F	8,09	8,56
<i>Qnfi4b</i>	4.10/4.11	umc1738 / bnlgl1890	265,12	30,64	<u>28,13</u>	-	-1,09	0,58	0,53	DP	L20-01F	0,81	0,86
<i>Qnfi7</i>	7.01/7.02	umc1066 / phi034	33,14	26,99	22,44	-	1,25	-1,61	1,29	SD	L02-03D	1,71	1,81
<i>Qnfi9a</i>	9.02	bnlg 1082 / bnlgl1401	39,35	28,52	<u>26,97</u>	5	-0,45	1,23	2,76	SD	L20-01F	0,57	0,61
<i>Qnfi9b</i>	9.02/9.03	umc1033 / phi065	53,99	27,02	11,63	-	-2,23	2,52	1,13	D	L20-01F	4,89	5,17
<i>Qnfi9c</i>	9.04	bnlg 1714 / bnlgl1209	73,72	29,94	13,24	-	-2,74	2,12	0,77	DP	L20-01F	5,85	6,19
<i>Qnfi10</i>	10.07	umc1569 / umc1038	103,45	28,36	<u>24,79</u>	-	-0,93	-1,65	1,76	SD	L20-01F	1,34	1,41
GMD									2,13	SD	Total	29,85	31,75

^a Nome do QTL indicado por prefixo do caráter (número de fileiras), seguido pelo número do cromossomo em que o QTL foi mapeado e da letra discriminando os vários QTL mapeados em um mesmo cromossomo; ^b Posição refere-se à distância, em cM, do primeiro marcador do cromossomo até o QTL; ^c Valores sublinhados do TRV indicam efeito significativo da interação QTL x ambientes; ^d Ambientes em que o QTL foi detectado: - indica que o QTL não apresentou interação significativa com o ambiente ou, quando apresentou, indica que o QTL não foi detectado em nenhum ambiente, apenas na análise conjunta, 1, 2, 3, 4, 5, 6 e 7 indica que o QTL foi detectado nas E.E. Areão (02/03), E.E. Caterpillar (02/03), E.E. Depto. de Genética (02/03), E.E. Anhembi (03/04), E.E. Areão (03/04), E.E. Caterpillar (03/04) e E.E. Depto. de Genética (03/04), respectivamente; ^e Efeitos aditivos e dominantes dos QTL multiplicados por 10; ¹ DP – dominância parcial, D – dominância e SD – sobredominância.

Tabela 13 - QTL, posição genômica, valores do teste da razão de verossimilhança (TRV) para o efeito do QTL (Conj.) e da interação (Int.), efeitos genéticos, graus de dominância (GD), grau médio de dominância (GMD), tipos de interação alélica, direções do alelo favorável e proporções das variâncias fenotípicas (R^2_F) e genéticas (R^2_G) individual e total para número de grãos por fileira

QTL ^a	Bin	Intervalo	Posição ^b (cM)	TRV		Ambientes ^d	Efeitos ^e		Ação gênica ¹		Direção	R^2_F %	R^2_G %
				Conj.	Int ^c		a	d	GD	Tipo			
<i>Qngf1a</i>	1.01/1.02	umc1177 / bnlgl1178	22,01	58,06	<u>55,34</u>	4	-4,27	2,37	0,56	DP	L20-01F	2,01	2,28
<i>Qngf1b</i>	1.05/1.06	umc2025 / bnlgl2057	135,02	29,92	<u>28,55</u>	7	0,37	4,37	11,74	SD	L02-03D	0,93	1,05
<i>Qngf1c</i>	1.07	bnlg615 / umc1147	195,16	29,47	<u>29,35</u>	4	0,78	0,54	0,69	DP	L02-03D	0,07	0,08
<i>Qngf1d</i>	1.08/1.09	dupssr12 / bnlgl1720	212,61	29,83	20,68	-	-5,82	-1,93	0,33	DP	L20-01F	3,42	3,87
<i>Qngf2a</i>	2.01/2.02	bnlg1092 / bnlgl1017	0,01	30,75	22,64	-	-5,24	-1,26	0,24	DP	L20-01F	2,71	3,06
<i>Qngf2b</i>	2.06/2.07	nc003 / umc1946	122,70	27,15	14,39	-	-6,90	1,74	0,25	DP	L20-01F	4,70	5,32
<i>Qngf2c</i>	2.08	phi127 / bnlgl1662	153,03	31,25	<u>22,71</u>	2,3,5	-8,38	0,28	0,03	A	L20-01F	6,74	7,61
<i>Qngf2d</i>	2.07/2.08	bnlg2077 / umc1042	169,29	26,95	18,06	-	-8,39	0,81	0,10	A	L20-01F	6,78	7,67
<i>Qngf4a</i>	4.05	nc005 / umc1088	124,11	33,36	<u>31,43</u>	2,3	2,73	-0,16	0,06	A	L02-03D	0,72	0,81
<i>Qngf4b</i>	4.03/4.05	umc1088 / umc1550	130,89	34,18	<u>28,35</u>	2,3,7	5,02	0,65	0,13	A	L02-03D	2,44	2,75
<i>Qngf5</i>	5.03/5.04	bnlg1700 / dupssr10	47,63	45,42	<u>39,38</u>	2,5,6,7	-1,66	7,43	4,47	SD	L20-01F	2,91	3,29
<i>Qngf6</i>	6.05/6.06	nc013 / umc1762	92,12	26,91	<u>26,49</u>	1	-1,10	0,85	0,78	DP	L20-01F	0,15	0,17
<i>Qngf7</i>	7.02/7.03	bnlg657 / umc1112	78,68	27,69	<u>27,19</u>	2	-1,13	4,08	3,62	SD	L20-01F	0,92	1,04
							GMD	1,44	SD	SD	Total	22,61	25,69

^a Nome do QTL indicado por prefixo do caráter (número de grãos por fileira), seguido pelo número do cromossomo em que o QTL foi mapeado e da letra discriminando os vários QTL mapeados em um mesmo cromossomo; ^b Posição refere-se à distância, em cM, do primeiro marcador do cromossomo até o QTL; ^c Valores sublinhados do TRV indicam efeito significativo da interação QTL x ambientes; ^d Ambientes em que o QTL foi detectado: - indica que o QTL não apresentou interação significativa com o ambiente ou, quando apresentou, indica que o QTL não foi detectado em nenhum ambiente, apenas na análise conjunta, 1, 2, 3, 4, 5, 6 e 7 indica que o QTL foi detectado nas E.E. Areão (02/03), E.E. Caterpillar (02/03), E.E. Depto. de Genética (02/03), E.E. Anhembi (03/04), E.E. Areão (03/04), E.E. Caterpillar (03/04) e E.E. Depto. de Genética (03/04), respectivamente; ^e Efeitos aditivos e dominantes dos QTL multiplicados por 10; ¹ A – aditiva, DP – dominância parcial, D – dominância e SD – sobredominância.

2.3.7 Congruência dos QTL mapeados

A identificação de locos controlando teor de óleo, produção de grãos e seus componentes e a relação entre eles pelo estudo de congruência de QTL contribui para um melhor entendimento da relação molecular existente entre esses caracteres e para uma possível manipulação desses locos conjuntamente. Neste trabalho foram identificadas 34 regiões genômicas congruentes entre as posições dos QTL mapeados para os diferentes caracteres avaliados. As regiões de congruências ocorreram nos cromossomos 1, 2 e 3 (seis regiões), 5 (cinco regiões), 4 e 9 (três regiões), 7 e 8 (duas regiões) e no cromossomo 10 apenas uma região, não sendo portanto observadas no cromossomo 6. Nas regiões de congruências foram localizados QTL mapeados para dois até sete caracteres. A região congruente para o maior número de caracteres (sete) ocorreu no cromossomo 7, que equivale ao intervalo entre os marcadores *bnlg657* – *umc1112*, mapeados para os caracteres OL (*Qol7c*), PG (*Qpg7a*), P500 (*Qp500-7a*), CE (*Qce7a*), DE (*Qde7a*), PFG (*Qpfg7*) e NGF (*Qngf7*), região onde concentrou-se a maioria dos caracteres avaliados, indicando a possível ocorrência de efeito pleiotrópico ou de ligação gênica (Tabela 14). É importante ressaltar que neste estudo a correspondência entre as posições dos QTL mapeados em alguns intervalos para diferentes caracteres, obtidas pelas posições dos *bins*, apenas sugerem a presença de possíveis QTL pleiotrópicos ou de ligação.

Foram constatadas, entre os caracteres teor de óleo e produção de grãos, apenas duas regiões congruentes, entre os QTL *Qol7c* e *Qpg7a*, no *bin* 7.02-7.03 e *Qol7d* e *Qpg7b* no *bin* 7.03-7.06, ambos mapeados no cromossomo 7 (Tabelas 14 e 15). Nas duas regiões os alelos favoráveis foram provenientes da linhagem L20-01F, que é o genitor de maior teor de óleo, cujos efeitos aditivos foram 2,65 e 2,53 para OL (Tabela 5) e $-1,06 \times 10^{-1}$ e $-1,39 \times 10^{-1}$ para PG (Tabela 6), indicando, portanto, que nessas regiões genômicas o genitor L20-01F contribuiu com alelos favoráveis para aumentar OL e PG conjuntamente, pois sinais positivos dos efeitos aditivos para o caráter OL e negativo para PG indicam que os alelos favoráveis para estes caracteres são provenientes da linhagem genitora L20-01F. Wang et al. (2010) encontraram um QTL no *bin* 6.04, para teor de óleo e de amido, com os alelos favoráveis provenientes do genitor de maior teor de óleo para ambos os caracteres, sugerindo a presença de QTL de efeito pleiotrópico ou ligação gênica nesta região. Neste estudo, a proporção de QTL congruentes entre os caracteres OL e PG foi pequena, comparada ao número de QTL mapeados, isto é, 85% dos QTL mapeados para OL e 88% para PG, foram independentes, o que possibilita identificar QTL de maior efeito mapeados para OL, que não foram

congruentes com os mapeados para PG, como *Qol1d* (13,15%), *Qol3b* (8,72%) e *Qol7a* (7,66%) para teor de óleo (Tabela 5) e *Qpg3a* (8,11%) e *Qpg5b* (5,57%) para produção de grãos (Tabela 6), indicando assim, que a seleção para aumentar teor de óleo, sem alterar a produção de grãos seria possível nessa população. Wasson et al. (2008b) também mapearam QTL para produção de grãos e teor de óleo em diferentes regiões genômicas. Môro et al. (2012) não observaram associação entre as posições dos QTL mapeados para teor de óleo e os QTL mapeados para produção de grãos por Sibov et al. (2003), utilizando a mesma população de progênies F_{2:3}.

Dos 13 QTL mapeados para teor de óleo, sete (54%) localizaram-se em posições congruentes às de pelo menos um QTL mapeado para os componentes da produção de grãos, não sendo, porém, encontradas regiões genômicas congruentes somente com o caráter PROL. Os caracteres apresentaram poucos QTL congruentes com OL, sendo para CE e NFI (três), P500, DE e NGF (dois) e o caráter PFG, com apenas um QTL congruente (Tabelas 14 e 15). Os QTL *Qol2a*, *Qol3a*, *Qol3b*, *Qol7a*, *Qol7b* e *Qol8* (Tabela 5) foram detectados isoladamente para teor de óleo, indicando que existem locos no genoma do milho relacionados à biossíntese do óleo independentes dos locos mapeados para os componentes da produção. Dentre as sete regiões genômicas de congruência entre OL e os componentes da produção, a maioria incluíram QTL em que os alelos favoráveis foram provenientes do mesmo genitor, sendo para NFI, P500, NGF e PFG o genitor de alto teor de óleo (L20-01F), e entre OL e CE os alelos favoráveis vieram do genitor L02-03D, sugerindo a presença de QTL pleiotrópicos ou ligados com alelos favoráveis para teor de óleo e esses componentes da produção. Apenas nas regiões de congruência entre OL e DE, os alelos favoráveis foram provenientes de linhagens genitoras diferentes, ou seja, com alelos favoráveis para aumentar o teor de óleo provenientes do genitor L20-01F e para aumentar o DE provenientes do genitor L02-03D, sugerindo esses QTL podem ser pleiotrópicos com efeitos opostos nestas regiões (Tabela 14). Entretanto, para DE, foram detectados QTL que explicaram a maior proporção da variância genética *Qde3a* (13,05%) e *Qde3b* (11,84%), entre todos os QTL mapeados neste estudo (Tabela 10).

Foram determinados 13 locos, incluindo os QTL de maior efeito *Qol1d*, *Qol7c* e *Qol7d* para OL (Tabela 5), associados com teor de óleo, mas não com prolificidade e 17 locos, incluindo os QTL de maior efeito para PROL como, *Qprol2e*, *Qprol5a*, *Qprol5b* e *Qprol8a* (Tabela 7), associados com prolificidade, mas não com teor de óleo, indicando a inexistência de regiões genômicas congruentes para OL e PROL, o que pode possibilitar a seleção para aumentar a prolificidade sem alterar o teor de óleo nessa população. Outros

autores também reportaram diferentes regiões genômicas entre OL e os componentes da produção. Berke e Rocheford (1995) mapearam QTL para peso médio de grãos e teor de óleo em diferentes regiões genômicas. Eles enfatizaram que três QTL de maior efeito para concentração de óleo localizados nos cromossomos 2, 6 e 9, não foram associados com mudanças no peso médio de grãos, indicando que a seleção para aumentar o teor de óleo sem alterar o peso médio é possível na população em avaliação. Resultados semelhantes também foram observados por Yang et al. (2012a) que mapearam QTL para teor de óleo independentes dos QTL mapeados para os componentes da produção e sete regiões genômicas que incluíram QTL congruentes para teor de óleo e para os componentes da produção, entretanto em seis regiões genômicas a contribuição dos alelos favoráveis foram provenientes de genitores diferentes. Os autores concluíram que é possível produzir híbridos com alto teor de óleo, com média variando de 10 a 12% e com boa produção de grãos, utilizando os QTL independentes para esses caracteres em programas de melhoramento de milho.

Foram constatados QTL mapeados em posições congruentes para produção de grãos e todos os seus componentes. Dos 16 QTL mapeados para PG, 14 (88%) foram localizados em congruência com pelo menos um QTL mapeado para os componentes da produção. Os caracteres com maior número de QTL localizados em posições congruentes com os da produção de grãos foram CE (nove), DE (sete) e PROL (seis) (Tabelas 14 e 15). Para esses caracteres de maior congruência, foram constatados valores de coeficientes de correlação genética de médio a alto, respectivamente, iguais a 0,60^{**}, 0,63^{**} e 0,64^{**} (Tabela 4), sugerindo uma correspondência desses coeficientes de correlação com o número de QTL em regiões genômicas congruentes. Duas regiões de congruência existentes entre PG e DE envolveram os QTL de maior efeito para DE (*Qde3a* e *Qde3b*) e esses foram estáveis nos ambientes avaliados. Dos seis QTL congruentes para PG e PROL, cinco apresentaram sinais positivos dos efeitos aditivos, indicando que a linhagem L02-03D contribuiu com alelos favoráveis para esses caracteres, sendo consistente com a correlação entre esses caracteres (0,64^{**}). Dos QTL que foram estáveis nos ambientes e que explicaram maior proporção da variância genética para PROL, os QTL *Qprol5a* e *Qprol5b* (Tabela 7) foram congruentes com os QTL *Qpg5a* e *Qpg5b* (Tabela 6) para PG (Tabela 14). Sabadin et al. (2008) encontraram alta correlação entre PG e PROL (0,90) e observaram vários QTL em regiões genômicas similares para esses caracteres. Outros autores também detectaram correlação significativamente alta entre PG e PROL, superiores a 0,80 (MAITA; COORS, 1996; ARIAS; SOUZA JÚNIOR; TAKEDA, 1999; LEON; COORS, 2002; SABADIN et al., 2008). Bento (2006) observou que o maior número de QTL em posições congruentes foi verificado para

produção de grãos e prolificidade, que apresentaram valor de coeficiente de correlação genética de 0,88. Barrios (2011) também observou um maior número de regiões genômicas congruentes entre PG e PROL, que foram caracteres altamente correlacionados (0,81).

Entre os componentes da produção o maior número de QTL congruentes ocorreu entre PFG e DE, com oito regiões genômicas, indicando a associação desses caracteres, a qual pode ser pleiotropia ou ligação gênica, e que também pode ser verificada pela alta magnitude da estimativa da correlação genética (0,81^{**}). Entre os caracteres NFI e CE e entre NFI e NGF não houve nenhuma congruência entre os QTL mapeados (Tabela 15), indicando que os mesmos são independentes e, portanto não correlacionados, tal como foi verificado nas análises de correlação, em que as estimativas de correlação entre esses caracteres não foram significativas (Tabela 4). Entretanto, o oposto também ocorreu entre os caracteres PROL e NGF, para os quais não foi verificada nenhuma região de congruência entre os QTL, embora a correlação genética entre eles tenha sido alta (0,68^{**}), sugerindo a existência de outros QTL influenciando a expressão desses dois caracteres, porém que não foram mapeados neste estudo.

É esperado que, para aqueles caracteres que são altamente correlacionados exista também um maior número de QTL congruentes entre eles (EDWARDS et al., 1992; VELDBOOM; LEE, 1994; BENTO, 2006; SABADIN, 2008). No entanto, existem trabalhos na literatura que evidenciam que, mesmo para caracteres que apresentam alta correlação, o número de QTL congruentes apresenta grande variação (AUSTIN et al., 2000; MIHALJEVIC et al., 2005).

Tabela 14 - Regiões genômicas de coincidências entre as posições de QTL mapeados para produção de grãos, seus componentes e teor de óleo

(continua)

Cromos.	Caracteres ^a	QTL	Posição	IC	Marcadores	Bin
1	DE	<i>Qde1</i>	28,01	25,01;32,01	umc1177/bnlgl1178	1.01/1.02
	PFG	<i>Qpfg1a</i>	28,01	23,01;30,01		
	NGF	<i>Qngf1a</i>	22,01	18,01;26,01		
1	ÓL	<i>Qol1a</i>	65,09	56,09;68,09	bnlg1178/bnlgl1953	1.02
	NFI	<i>Qnfi1b</i>	63,09	57,09;68,09		
1	ÓL	<i>Qol1b</i>	74,91	70,91;79,91	bnlg1083/bnlgl439	1.02/1.03
	NFI	<i>Qnfi1d</i>	75,91	71,91;78,91		
1	ÓL	<i>Qol1c</i>	84,3	81,30;97,30	bnlg1203/umc1917	1.03/1.04
	NFI	<i>Qnfi1e</i>	81,3	81,30;84,30		
1	ÓL	<i>Qol1d</i>	158,96	158,96;164,96	umc1919/bnlgl615	1.06/1.07
	CE	<i>Qce1c</i>	158,96	158,96;167,96		
1	P500	<i>Qp500-1</i>	205,6	202,60;209,60	dupssr12/bnlgl1720	1.08/1.09
	NGF	<i>Qngf1d</i>	212,6	206,60;212,60		
2	PG	<i>Qpg2a</i>	18,01	17,01;20,01	bnlg1092/bnlgl1017	2.01/2.02
	CE	<i>Qce2a</i>	21,01	0,01;26,01		
	DE	<i>Qde2a</i>	15,01	8,01;20,01		
2	DE	<i>Qde2b</i>	48,74	47,74;49,74	umc1165/umc1227	2.00/2.01
	NFI	<i>Qnfi2</i>	47,74	47,74;49,74		
2	PG	<i>Qpg2c</i>	158,02	152,02;158,02	phi127/bnlgl1662	2.08
	CE	<i>Qce2e</i>	152,02	148,02;156,02		
	NGF	<i>Qngf2c</i>	153,02	149,02;157,02		
2	PG	<i>Qpg2d</i>	165,5	165,50;168,50	bnlg1045/bnlgl2077	2.07/2.08
	CE	<i>Qce2g</i>	167,5	165,50;168,50		
2	CE	<i>Qce2b</i>	122,7	122,70;127,70	nc003/umc1946	2.06/2.07
	NGF	<i>Qngf2b</i>	122,7	122,70;125,70		
2	ÓL	<i>Qol2b</i>	169,29	169,29;172,29	bnlg2077/umc1042	2.07/2.08
	NGF	<i>Qngf2d</i>	169,29	169,29;170,29		

Tabela 14 - Regiões genômicas de coincidências entre as posições de QTL mapeados para produção de grãos, seus componentes e teor de óleo

(continuação)						
Cromos.	Caracteres ^a	QTL	Posição	IC	Marcadores	Bin
3	PG	<i>Qpg3b</i>	80,21	74,21;85,21	phi053/phi073	3.05
	PROL	<i>Qprol3c</i>	80,21	73,21;85,21		
	P500	<i>Qp500-3a</i>	67,21	60,21;75,21		
	CE	<i>Qce3b</i>	72,21	66,21;80,21		
	DE	<i>Qde3b</i>	71,21	62,21;77,21		
	PFG	<i>Qpfg3</i>	60,21	60,21;72,21		
3	PG	<i>Qpg3a</i>	48,01	41,01;58,01	umc1025/phi053	3.04/3.05
	PROL	<i>Qprol3b</i>	40,01	33,01;47,01		
	CE	<i>Qce3a</i>	53,01	47,01;60,01		
	DE	<i>Qde3a</i>	46,01	40,01;54,01		
3	P500	<i>Qp500-3b</i>	211,8	202,80;217,80	umc1052/umc1594	3.09/3.10
	DE	<i>Qde3d</i>	213,8	203,80;217,80		
3	PROL	<i>Qprol3d</i>	226,8	219,80;234,80	umc1639/umc1641	3.10/3.11
	P500	<i>Qp500-3c</i>	226,8	219,80;236,80		
3	PG	<i>Qpg3c</i>	86,04	86,04;103,04	phi073/bnlgl197	3.05/3.06
	CE	<i>Qce3c</i>	93,04	86,04;108,04		
3	PG	<i>Qpg3d</i>	134,47	130,47;140,47	umc1528/bnlgl1108	3.07/3.08
	CE	<i>Qce3d</i>	140,47	134,47;143,47		
4	PG	<i>Qpg4c</i>	265,12	261,12;265,12	umc1738/bnlgl1890	4.10/4.11
	PROL	<i>Qprol4b</i>	261,12	261,12;265,12		
	DE	<i>Qde4b</i>	264,12	261,12;265,12		
	NFI	<i>Qnfi4b</i>	265,12	264,12;265,12		
4	P500	<i>Qp500-4</i>	112,79	103,79;118,79	bnlg252/nc005	4.05/4.06
	PFG	<i>Qpfg4</i>	103,79	103,79;113,79		
4	PG	<i>Qpg4b</i>	257,75	251,75;260,75	umc1109/umc1738	4.10
	DE	<i>Qde4a</i>	259,75	255,75;260,75		
5	P500	<i>Qp500-5b</i>	85,34	79,34;89,34	mmc0282/umc1524	5.05/5.06
	DE	<i>Qde5c</i>	85,34	75,34;89,34		
	PFG	<i>Qpfg5d</i>	82,34	75,34;89,34		
5	DE	<i>Qde5a</i>	47,62	42,62;50,62	bnlg1700/dupssr10	5.03/5.04
	PFG	<i>Qpfg5a</i>	47,62	42,62;52,62		
	NGF	<i>Qngf5</i>	47,62	44,62;51,62		

Tabela 14 - Regiões genômicas de coincidências entre as posições de QTL mapeados para produção de grãos, seus componentes e teor de óleo

						(conclusão)
Cromos.	Caracteres ^a	QTL	Posição	IC	Marcadores	Bin
5	P500	<i>Qp500-5a</i>	59,74	59,74;69,74	bnlg1208/mmc0282	5.04/5.05
	DE	<i>Qde5b</i>	61,74	59,74;69,74		
	PFG	<i>Qpfg5c</i>	59,74	59,74;70,74		
5	PG	<i>Qpg5a</i>	96,62	90,62;105,62	umc1524/umc2013	5.06/5.07
	PROL	<i>Qprol5a</i>	100,62	93,62;106,62		
	P500	<i>Qp500-5c</i>	93,62	89,62;99,62		
5	PG	<i>Qpg5b</i>	121,19	112,19;128,19	bnlg2305/umc1792	5.07/5.08
	PROL	<i>Qprol5b</i>	117,19	111,19;125,19		
7	ÓL	<i>Qol7c</i>	73,68	53,68;93,68	bnlg657/umc1112	7.02/7.03
	PG	<i>Qpg7a</i>	76,68	69,68;83,68		
	P500	<i>Qp500-7a</i>	72,68	65,68;79,68		
	CE	<i>Qce7a</i>	79,68	68,68;97,68		
	DE	<i>Qde7a</i>	87,68	76,68;97,68		
	PFG	<i>Qpfg7</i>	77,68	71,68;85,68		
	NGF	<i>Qngf7</i>	78,68	69,68;86,68		
7	ÓL	<i>Qol7d</i>	139,71	128,71;166,71	bnlg1805/phi116	7.03/7.06
	PG	<i>Qpg7b</i>	134,71	127,71;142,71		
	P500	<i>Qp500-7b</i>	135,71	132,71;139,71		
	CE	<i>Qce7b</i>	132,71	125,71;132,71		
	DE	<i>Qde7c</i>	127,71	121,71;137,71		
8	PG	<i>Qpg8</i>	14,83	12,83;22,83	bnlg2235/phi125	8.02/8.03
	PROL	<i>Qprol8a</i>	22,83	15,83;25,83		
8	CE	<i>Qce8</i>	54,01	47,01;58,01	bnlg1812/bnlg240	8.05/8.06
	DE	<i>Qde8</i>	47,01	45,01;55,01		
9	DE	<i>Qde9a</i>	55,99	53,99;63,99	umc1033/phi065	9.02/9.03
	PFG	<i>Qpfg9b</i>	53,99	53,99;56,99		
	NFI	<i>Qnfi9b</i>	53,99	53,99;63,99		
9	DE	<i>Qde9b</i>	73,72	73,72;75,72	bnlg1714/bnlg1209	9.04
	PFG	<i>Qpfg9c</i>	73,72	73,72;75,72		
	NFI	<i>Qnfi9c</i>	73,72	73,72;78,72		
9	P500	<i>Qp500-9</i>	48,34	42,34;48,34	bnlg1082/bnlg1401	9.02
	NFI	<i>Qnfi9a</i>	39,34	39,34;45,34		
10	DE	<i>Qde10</i>	97,45	96,45;101,45	umc1569/umc1038	10.07
	NFI	<i>Qnfi10</i>	103,45	100,45;103,45		

^a OL, PG, PROL, P500, CE, DE, PFG, NFI e NGF referem-se a teor de óleo, produção de grãos, prolificidade, peso médio de 500 grãos, comprimento de espiga, diâmetro de espiga, profundidade de grãos, número de fileiras de grãos e número de grãos por fileira, respectivamente.

Tabela 15 - Número de QTL identificados em posições genômicas congruentes entre os pares de caracteres

Caracteres ^a	OL	PG	PROL	P500	CE	DE	PFG	NFI	NGF
OL	-	2	0	2	3	2	1	3	2
PG		-	6	4	9	7	2	1	2
PROL			-	3	2	3	1	1	0
P500				-	3	6	5	1	2
CE					-	6	2	0	3
DE						-	8	5	3
PFG							-	2	3
NFI								-	0
NGF									-

^a OL, PG, PROL, P500, CE, DE, PFG, NFI e NGF referem-se a teor de óleo, produção de grãos, prolificidade, peso médio de 500 grãos, comprimento de espiga, diâmetro de espiga, profundidade de grãos, número de fileiras de grãos e número de grãos por fileira, respectivamente.

3 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados deste estudo indicam que o caráter teor de óleo apresenta alta herdabilidade (95%), como já reportado em germoplasma tropical (MANGOLIN et al., 2004; MÔRO et al., 2012) e temperado (BERKE; ROCHEFORD, 1995; WASSON et al., 2008b; YANG et al., 2012a, 2012b), e apenas um ambiente foi suficiente para estudar a base genética desse caráter de forma precisa ($CV=3,59\%$). Os QTL mapeados para teor de óleo indicaram grau médio de dominância do tipo sobredominância, isto pode ser devido ao alto desequilíbrio de ligação presente na população, ao método e a saturação do mapa utilizado, contribuindo para a estimativa de uma pseudo- sobredominância. Entretanto, foram detectados cinco QTL com efeitos aditivos mais importantes que os efeitos de dominância e os efeitos de dominância não foram unidirecionais. Assim, espera-se que as magnitudes da heterose e da depressão por endogamia sejam baixas para esse caráter e, portanto, não devem ser exploradas em cruzamentos. Dessa forma, procedimentos de seleção fenotípica podem ser utilizados para o desenvolvimento de linhagens ou populações com alto teor de óleo, como foi reportado em trabalhos que utilizaram seleção recorrente fenotípica individual para aumentar teor de óleo em várias gerações e alcançaram valores superiores a $200,00 \text{ g kg}^{-1}$ de óleo (DUDLEY; LAMBERT, 2004; SONG; CHEN, 2004). Apesar de não terem sido obtidas progênies transgressivas neste estudo, a progênie de maior teor de óleo apresentou $78,79 \text{ g kg}^{-1}$, indicando que esta progênie e outras acima de 60 g kg^{-1} podem ser utilizadas para o desenvolvimento de linhagens com alto teor de óleo, para serem introduzidas em programas de melhoramento e que a linhagem L20-01F é uma importante fonte de alelos favoráveis para aumentar o teor de óleo.

A seleção para o caráter teor de óleo apresenta como grande fator limitante, o efeito negativo na produção de grãos, devido a fatores bioquímicos e fisiológicos relacionados à biossíntese do óleo (LAMBERT, 2001). Neste estudo, as progênies apresentaram teor de óleo maior que 60 g kg^{-1} , porém inferior a 80 g kg^{-1} , valor considerado limite para desencadear a correlação negativa entre esses caracteres (LAMBERT, 2001). Dessa forma, a correlação entre PG e OL não significativa, indica que existem genes independentes que controlam esses caracteres. Os componentes da produção também não apresentaram correlação significativa com OL, indicando que esses caracteres se comportariam da mesma forma que a PG. Assim, apesar da redução na produção de grãos seja esperada, pois o óleo requer 2,25 vezes mais energia do que o amido para ser produzido, os resultados do estudo de correlação sugerem que é possível obter genótipos de alto teor de óleo ($\approx 80 \text{ g kg}^{-1}$), sem alterar a produtividade

de grãos. Estudos utilizando marcadores moleculares são necessários para melhor interpretar os coeficientes da correlação e a associação entre esses caracteres.

Os resultados do mapeamento de QTL indicaram dominância parcial para PG e sobredominância para a maioria dos componentes da produção. Como relatado por Frascaroli et al. (2007), caracteres que apresentaram maior proporção de seus QTL com efeitos de dominância e sobredominância, foram também os caracteres que apresentaram maior nível de heterose. Entretanto, QTL exibindo sobredominância podem ser resultados de mais locos em dominância, evidenciando uma possível pseudo-sobredominância (LIMA et al., 2006). Para os componentes P500, NGF, DE e PFG os efeitos de dominância dos QTL apresentaram uma tendência de efeitos unidirecionais positiva. Assim, espera-se uma maior depressão por endogamia para esses caracteres e que a heterose possa ser explorada em cruzamentos, uma vez que esses efeitos são unidirecionais, no sentido de aumentar o valor genético do caráter. Os componentes da produção de grãos que apresentaram correlação alta com a PG foram PROL (0,64), DE (0,63), PFG (0,62), CE (0,60) e NGF (0,59), sendo, portanto, caracteres que podem resultar em maior ganho quando utilizado na seleção indireta para PG.

O efeito da interação QTL por ambientes foi constatado para a maioria dos QTL mapeados para PG e seus componentes, da mesma forma que na análise fenotípica, em que houve interação progênies por ambientes significativas para esses caracteres. Essa situação é muito frequente em regiões tropicais devido à grande variação das condições edafoclimáticas e se constitui em um dos maiores desafios para a aplicação da seleção assistida por marcadores (SAM). Assim, experimentos conduzidos em vários locais e anos são necessários para identificar e selecionar genótipos e QTL estáveis entre os ambientes para esses caracteres. Uma estratégia que poderia ser utilizada, envolvendo SAM, é a seleção indireta por meio de QTL mapeados para os componentes da produção, localizados na mesma região genômica que os QTL mapeados para PG e que sejam estáveis em relação aos ambientes avaliados. Entre os QTL mapeados podem-se destacar os *Qprol3b*, *Qprol5a* e *Qprol5b* para PROL, *QP500-3a* para P500, *Qde3a* e *Qde3b* para DE, que foram estáveis nos ambientes e congruentes com os QTL mapeados para PG sendo, portanto, QTL promissores para a seleção indireta para PG. Outra estratégia interessante para manipular os QTL para PG e seus componentes é a proposta por Lima et al. (2006), que sugerem a estratificação dos ambientes, em subgrupos de ambientes para minimizar a interação QTL por ambientes, o que permitiria viabilizar a implementação da SAM. Dessa forma, os QTL estáveis, para PG e/ou para seus componentes, para cada subgrupo de ambientes, seriam utilizados na SAM. Assim, a SAM dentro de subgrupos de ambientes seria conduzida com grupos específicos de QTL e,

portanto, a interação QTL por ambientes dentro de cada subgrupo poderia também ser explorada, a qual aumentaria a eficiência da SAM, por capitalizar o efeito da interação.

Das 34 regiões genômicas de congruência identificadas, sete envolveram o caráter teor de óleo e 14 envolveram o caráter PG, sendo duas regiões genômicas congruentes para esses dois caracteres, indicando que a maior proporção dos QTL para esses caracteres foi mapeada em regiões genômicas diferentes. Os dois QTL mapeados para óleo que apresentaram regiões congruentes com a PG, explicaram mais que 10% da variância genética. A linhagem L20-01F contribuiu com alelos favoráveis para ambos os caracteres, sugerindo pleiotropia ou ligação gênica nessa região genômica para ambos os caracteres. Assim, é possível aumentar o teor de óleo e a produção de grãos simultaneamente, utilizando os QTL independentes e/ou QTL com alelos favoráveis provenientes da linhagem de alto óleo para ambos os caracteres.

Neste estudo, a maioria dos QTL mapeados para os componentes da produção foram independentes dos detectados para OL. Entre os caracteres OL e PROL não ocorreram nenhuma região de congruência, indicando que a seleção para aumentar a prolificidade sem alterar o teor de óleo seria possível nessa população, da mesma forma que Berke e Rocheford (1995) e Wasson et al. (2008b) mapearam QTL para peso de grãos e teor de óleo em regiões genômicas diferentes e Wang et al. (2010) que mapearam QTL independentes para teor de amido e de óleo.

Entre os caracteres PG e PROL ocorreram cinco regiões genômicas congruentes, em que a linhagem L02-03D contribuiu com os alelos favoráveis para ambos os caracteres, indicando uma alta associação desses, que também pôde ser verificada pelo coeficiente de correlação. Assim, a seleção indireta para PROL com objetivo de obter ganhos na produção de grãos sem alterar o teor de óleo nos grãos seria possível nessa população, manipulando os QTL congruentes entre PG e PROL que explicam maior proporção da variância genética e que sejam independentes dos QTL mapeados para OL. A maior relevância do caráter PROL em relação aos demais componentes da produção neste estudo, é que esse apresentou alta herdabilidade, locos independentes do teor de óleo, maior coincidência de regiões genômicas e correlação de alta magnitude com PG, e as regiões de congruência associaram QTL estáveis e que explicaram maior proporção da variância genética, além de ser um caráter de fácil mensuração. Portanto, esses fatores tornam esse caráter promissor para possível aplicação dos QTL na seleção indireta para PG, sem afetar o teor de óleo nos grãos de milho.

Dessa forma, a introgressão de regiões genômicas específicas associadas aos QTL de maior efeito para teor de óleo, como *Qol7c* e *Qol7d* e prolificidade *Qprol3b*, *Qprol5a* e *Qprol5b*, poderia ser utilizada nos programas de melhoramento. Esses QTL explicam maior

proporção da variância genética, são estáveis nos diferentes ambientes e apresentam efeitos pleiotrópicos ou ligação com alelos favoráveis para PG. Portanto, conforme sugerido por Stuber e Sisco (1991), como estratégia de melhoramento assistido por marcadores, pode-se introgradir ou piramidar os QTL para teor de óleo via retrocruzamento assistido por marcadores moleculares em linhagens pertencentes ao grupo heterótico da linhagem genitora L20-01F e os QTL para PROL em linhagens pertencentes ao grupo heterótico da linhagem genitora L02-03D. A seleção dos genótipos contendo os QTL de interesse para esses caracteres poderia ser realizada na fase inicial, levando para a avaliação experimental apenas os genótipos que possuem os alelos favoráveis dos QTL. Assim, os alelos de interesse estariam presentes nos genótipos avaliados e os favoráveis não conhecidos seriam selecionados fenotipicamente. Esta estratégia permitiria o desenvolvimento de linhagens elites com alto teor de óleo em um grupo heterótico e linhagens elites de alta produção de grãos pertencentes a outro grupo heterótico, o que possibilitaria, pelos cruzamentos entre as linhagens contrastantes, a obtenção de híbridos com média de teor de óleo acima de 60 g kg^{-1} e de alta produtividade de grãos.

Outra estratégia que poderia ser utilizada para aumentar ainda mais o teor de óleo nos grãos, seria aplicar a metodologia *TopCross*[®], que tem como objetivo explorar o efeito xênia deste caráter (BERQUIST; NUBEL; THOMPSON, 1998). Esse sistema consiste em semear uma mistura de sementes de híbridos (macho estéril) com teor de óleo normal, porém com alto rendimento de grãos, em aproximadamente 90% da área e um híbrido polinizador com alto teor de óleo (mas geralmente de baixo rendimento) em 10% da área (VAL et al., 2009). Assim, os híbridos com teor de óleo acima da média (60 g kg^{-1}), com alta produção de grãos e machos estéreis seriam cruzados com um híbrido polinizador de alto teor de óleo. Com esse procedimento seria possível aos produtores produzir híbridos com grãos de alto teor de óleo ($\approx 80 \text{ g kg}^{-1}$) e com um mínimo de perda na produtividade.

REFERÊNCIAS

AGRAMA, H.A.; MOUSSA, M.E. Mapping QTLs in breeding for drought tolerance in maize (*Zea mays* L.). **Euphytica**, Wageningen, v. 91, n. 1, p. 89-97, 1996 b.

ALEXANDER, D.E. Corn as an oil crop. In: ANNUAL CORN AND SORGHUM INDUSTRY RESEARCH CONFERENCE, 1962, Chicago. **Proceedings...** Washington, D.C: ASTA, 1962. p. 85.

_____. Breeding special nutritional and industrial types. In: SPRAGUE, G.F.; DUDLEY, J.W. (Ed.). **Corn and corn improvement**. Madison: American Society of Agronomy, 1988. p. 869–880.

ALEXANDER, D.E.; LAMBERT, R.J. Relationship of kernel oil content to yield in maize. **Crop Science**, Madison, v. 8, p. 272–274, 1968.

ALEXANDER, D.E.; SEIF, R.D. Relation of kernel oil content to some agronomic traits in maize. **Crop Science**, Madison, v. 3, p. 354–355, 1963.

ALREFAI, R.; BERKE, T.G.; ROCHEFORD, T.R. Quantitative trait locus analysis of fat acid concentrations in maize. **Genome**, Ottawa, v. 38, n. 5, p. 894–901, 1995.

ARIAS, C.A.A.; SOUZA JÚNIOR, C.L. de; TAKEDA, C. Path coefficient analyses of ear weight in different types of progeny in maize. **Maydica**, Bergamo, v. 44, n. 3, p. 251-262, 1999.

ASSOCIAÇÃO BRASILEIRA DAS INDÚSTRIAS DO MILHO. **Estatística**. Disponível em <<http://www.milho.com.br/estatistica>>. Acesso em: 18 mar. 2013.

AUSTIN, D.F.; LEE, M. Detection of quantitative loci for grain yield and yield components in maize across generation in stress and no stress environments. **Crop Science**, Madison, v. 38, n. 5, p. 1296-1308, 1998.

AUSTIN, D.F.; LEE, M.; VELDBOOM, L.R. Genetic mapping in maize with hybrid progeny across testers and generations: plant height and flowering. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 102, n. 1, p. 163-176, 2001.

AUSTIN, D.F.; LEE, M.; VELDBOOM, L.R.; HALLAUER, A.R. Genetic mapping in maize with hybrid progeny across testers and generations: grain yield and grain moisture. **Crop Science**, Madison, v. 40, p. 30-49, 2000.

BALESTRE, M.; VON PINHO, R.G.; SOUZA JÚNIOR., C.L. de; SOUZA BUENO FILHO, J.S.de. Bayesian mapping of multiple traits in maize: the importance of pleiotropic effects in studying the inheritance of quantitative traits. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 125, n. 3, p. 479-493, 2012.

BARRIOS, S.C.L. **Interação QTL por ambientes para produção de grãos e seus componentes em uma população de milho tropical**. 2010. 90 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2010.

BASTEN, C.J.; WEIR, B.S.; ZENG, Z.B. **QTL cartographer**: version 1.17. Raleigh: North Carolina State University, Department of Statistics, 2003.

BEAVIS, W.D.; SMITH, O.S.; GRANT, D.; FINCHER, R. Identification of quantitative trait loci using a small sample of topcrossed and F₄ progeny from maize. **Crop Science**, Madison, v. 34, n. 4, p. 882-896, 1994.

BELICUAS, P.R. **Estudo da herança dos caracteres stay-green, produção e seus componentes em milho utilizando o delineamento III e mapeamento de QTL**. 2009. 98 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2009.

BENTO, D.A.V. **Mapeamento de QTL para produção de grãos e seus componentes em uma população de milho tropical**. 2006. 133 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2006.

BENTO, D.A.V.; RAMALHO, M.A.P.; SOUZA, J.C. Seleção massal para prolificidade em milho em época normal e na “safrinha”. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, Sete Lagoas, v. 2, n. 3, p. 78-87, 2003.

BERKE, T.G.; ROCHEFORD, T.R. Quantitative trait loci for flowering, plant and ear height, and kernel traits in maize. **Crop Science**, Madison, v. 35, n. 6, p.1542–1549, 1995.

BERNARDO, R. **Breeding for quantitative traits in plants**. 2nd ed. Woodbury: Stemma Press, 2010. 390 p.

BERQUIST, R.R.; NUBEL, D.S.; THOMPSON, D.L. **Production method for corn with enhanced quality grain traits**. 1998. Patent- USA-5706603.

BOHN, M.; KHAIRALLAH, M.M.; JIANG, C.; GONZÁLEZ-de-LEÓN, D.; HOISINGTON, D.A.; UTZ, H.F.; DEUTSCH, J.A.; JEWELL, D.C.; MIHM, J.A.; MELCHINGER, A.E. QTL mapping in tropical maize: II. Comparison of genomic regions for resistance to *Diatraea* spp. **Crop Science**, Madison, v. 37, n. 6, p. 1892-1902, 1997.

BURDICK, R.K.; GRAYBILL, F.A. **Confidence intervals on variance components**. New York: Marcel Dekker, 1992. v. 127, 211 p.

CARDINAL, A.J.; LEE, M.; SHAROPOVA, N.; WOODMAN-CLIKERNAN, W.L.; LONG, M. Genetic mapping and analysis of quantitative trait loci for resistance to stalk tunneling by the European corn borer in maize. **Crop Science**, Madison, v. 41, n. 3, p. 835-845, 2001.

CLARK, D.; DUDLEY, J.W.; ROCHEFORD, T.R.; LEDEAUX, J.R. Genetic analysis of corn kernel chemical composition in the random mated 10 generation of the cross of generations 70 of IHO × ILO. **Crop Science**, Madison, v. 46, n. 2, p. 807–819, 2006.

COCHRAN, W.G.; COX, G.M. **Experimental design**. 2nd ed. New York: John Wiley, 1966. 611 p.

COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO. **Acompanhamento da safra brasileira:** grãos, sexto levantamento, março 2013. Brasília, 2013. 25 p.

CURTIS, J.J.; BRUNSON, A.M.; HUBBARD, J.E.; EARLE, F.R. Effect of the pollen parent on oil content of the corn kernel. **Agronomy Journal**, Madison, v. 48, n. 12, p. 551–555, 1956.

CURTIS, P.E.; LENG, E.R.; HAGEMAN, R.H. Developmental changes in oil and fatty acid content of maize strains varying in oil content. **Crop Science**, Madison, v. 8, n. 6, p. 689–693, 1968.

DUDLEY, J.W. Seventy-six generations of selection for oil and protein percentage in maize. In: INTERNATIONAL CONFERENCE OF QUANTITATIVE GENETICS, 1977, Ames. **Proceedings...** Ames: Iowa State University. Press, 1977. p. 459–473.

_____. From means to QTL: The Illinois long-term selection experiment as a case study in quantitative genetics. **Crop Science**, Madison, v. 47, n. 3, p. 20–31, 2007.

DUDLEY, J.W.; LAMBERT, R.J. 100 generations of selection for oil and protein in corn. **Plant Breeding Reviews**, Westport, v. 24, p. 79–110, 2004.

DUDLEY, J.W.; LAMBERT, R.J.; DE LA ROCHE, I.A. Genetic analysis of crosses among corn strains divergently selected for percent oil and protein. **Crop Science**, Madison, v. 17, n. 1, p. 111–117, 1977.

DUDLEY, J.W.; CLARK, D.; ROCHEFORD, T.R.; LEDEAUX, J.R. Genetic analysis of corn kernel chemical composition in the random mated 7 generation of the cross of generations 70 of IHP × ILP. **Crop Science**, Madison, v. 47, n. 1, p. 45–57, 2007.

EDWARDS, D.S.; HELENTJARIS, T.; WRIGHT, S.; STUBER, C.W. Molecular-marker facilitated investigations of quantitative trait loci in maize. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 83, n. 6/7, p. 765–774, 1992.

ETA-EDU, J.T.; OPENSHAW, S.J. Epistasis for grain yield in two F₂ populations of maize. **Crop Science**, Madison, v. 39, n. 2, p. 346–352, 1999.

FALCONER, D.S.; MACKAY, T.F.C. **Introduction to quantitative genetics**. 4th ed. London: Longman Scientific e Technical, 1996. 464 p.

FEDERER, W.T. **Experimental design:** theory and application. New York: The Macmillan, 1955. 538 p.

FRASCAROLI, E.; CANÈ, M.A.; LANDI, P.; PEA, G.; GIANFRANCESCHI, L.; VILLA, M.; MORGANTE, M.; PÈ, M.E. Classical genetic and quantitative trait loci analyses of heterosis in a maize hybrid between two elite inbred lines. **Genetics**, Baltimore, v. 176, n. 1, p. 625–644, 2007.

GARCIA MENDOZA, P.J. **Epistasia para a produção de grãos e seus componentes em milho**. 2011.107 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2011.

GARWOOD, D.L.; WEBER, E.J.; LAMBERT, R.J.; ALEXANDER, D.E. Effect of different cytoplasms on oil, fatty acids, plant height and ear height in maize (*Zea mays* L.). **Crop Science**, Madison, v. 10, n. 1, p. 39–41, 1970.

GOLDMAN, I.L.; ROCHEFORD, T.R.; DUDLEY, J.W. Molecular markers associated with maize kernel oil concentration in an Illinois high protein × Illinois low protein cross. **Crop Science**, Madison, v. 34, n. 4, p. 908–915, 1994.

HALLAUER, A.R.; CARENA, M.J.; MIRANDA FILHO, J.B. **Quantitative genetics in maize breeding**. 2nd ed. Ames: Iowa State University Press, 2010. 468 p.

HARTLEY, H.O. The use of range in analysis of variance. **Biometrika**, London, v. 37, n. 3/4, p. 271–280, 1950.

JIANG, C.; ZENG, Z. Multiple trait analysis of genetic mapping for quantitative trait loci. **Genetics**, Austin, v. 140, n. 3, p. 1111–1127, 1995.

JING, H.; HONGWU, W.; SHAOJIANG, C. QTL Mapping of kernel oil content of chromosome 6 in a high oil maize mutant (*Zea mays* L.) **Genes & Genomics**, Korea, v. 30, n. 4, p. 373 – 382, 2008.

JUGENHEIMER, R.W. **Corn improvement, seed production and uses**. New York: Wiley-Interscience, 1976. 670 p.

KEARSEY, M.J.; JINKS, J.L. A general method of detecting additive, dominance and epistatic variation for metrical traits. **Heredity**, London, v. 23, n. 3, p. 403– 409, 1968.

KNAPP, S.J.; STROUP, W.W.; ROSS, W.M. Exact confidence intervals for heritability on a progeny mean basis. **Crop Science**, Madison, v. 25, n. 1, p. 192–194, 1985.

KOSAMBI, D.D. The estimation of map distances from recombination values. **Annual Eugenics**, London, v. 12, p. 172–175, 1944.

LAMBERT, R.J. High-oil corn hybrids. In: HALLAUER, A.R. (Ed.). **Specialty corns**. 2nd ed. Boca Raton; New York; Washington, CRC Press, 2001. p. 131–154.

LAMBERT, R.J.; ALEXANDER, D.E.; HAN, Z.J. A high oil pollinator enhancement of kernel oil and effects on grain yields of maize hybrids. **Agronomy Journal**, Madison, v. 90, n. 2, p. 211–215, 1998.

LAMBERT, R.J.; ALEXANDER, D.E.; MEJAYA, I.J. Single kernel selection for increase grain oil in maize synthetics and high-oil hybrid development. In: JANICK, J. (Ed.). **Plant breeding reviews**. Westport; Hoboken: John Wiley, 2004. v. 24, pt. 1, p. 153–175.

LAMBERT, R.J.; ALEXANDER, D.E.; MOLLRING, E.L.; WIGGENS, B. Selection for increased oil concentration in maize kernels and associated changes in several kernel traits. **Maydica**, Bergamo, v. 42, p. 39–43, 1997.

LANDER, E.S.; BOTSTEIN, D. Mapping Mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP linkage maps. **Genetics**, Austin, v. 121, n. 1, p. 185–199, 1989.

- LANDER, E.S.; GREEN, P.; ABRAHAMSON, J.; BARLOW, A.; DALY, M.J.; LINCOLN, S.E.; NEWBURG, L. Mapmaker: an interactive computer package for constructing primary genetic linkage maps of experimental and natural populations. **Genomics**, San Diego, v. 1, n. 2, p. 174-181, 1987.
- LAURIE, C.C.; CHASALOW, S.D.; LEDEAUX, J.R.; MCCARROLL, R.; BUSH, D.; HAUGE, B.; LAI, C.Q.; CLARK, D.; ROCHEFORD, T.R.; DUDLEY, J.W. The genetic architecture of response to long-term artificial selection for oil concentration in the maize kernel. **Genetics**, Austin, v. 168, n. 4, p. 2141–2155, 2004.
- LEON, N.; COORS, J.G. Twenty-four cycles of mass selection for prolificacy in the Golden Glow maize population. **Crop Science**, Madison, v. 42, n. 2, p. 325-333, 2002.
- LETCHWORTH, M.B.; LAMBERT, R.J. Pollen parent effects on oil, protein, and starch concentration in maize kernels. **Crop Science**, Madison, v. 38, n. 2, p. 363–367, 1998.
- LI, H.; PENG, Z.; YANG, X.; WANG, W.; FU, J.; WANG, J.; HAN, Y.; CHAI, Y.; GUO, T.; YANG, T.; LIU, J.; WARBURTON, M.L.; CHENG, Y.; HAO, X.; ZHANG, P.; ZHAO, J.; LIU, Y.; WANG, G.; LI, J.; YAN, J. Genome-wide association study dissects the genetic architecture of oil biosynthesis in maize kernels. **Nature Genetics**, New York, v. 45, n. 1, p. 43-50, 2013.
- LI, J.Z.; ZHANG, Z.W.; LI, Y.L.; WANG, Q.L.; ZHOU, Y.G. QTL consistency and meta-analysis for grain yield components in three generations in maize. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 122, n. 4, p. 771-782, 2011.
- LI, Y.L.; LI, X.H.; LI, J.Z.; FU, J.F.; WANG, Y.Z.; WEI, M.G. Dent corn genetic background influences QTL detection for grain yield and yield components in high-oil maize. **Euphytica**, Wageningen, v.169, n. 2, p. 273-284, 2009.
- LIMA, M.L.A.; SOUZA JÚNIOR., C.L.de; BENTO, D.A.V.; SOUZA, A.P.; CARLINI-GARCIA, L.A. Mapping QTL for grain yield and plant traits in a tropical maize population. **Molecular Breeding**, Dordrecht, v. 17, n. 3, p. 227-239, 2006.
- LU, H.; ROMERO-SEVERSON, J.; BERNARDO, R. Genetic basis of heterosis explored by simple sequence repeat markers in a random-mated maize population. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 107, n. 3, p. 494–502, 2003.
- LUBBERSTEDT, T.; MELCHINGER, A.E.; FAHR, S.; KLEIN, D.; DALLY, A.; WESTHOFF, P. QTL mapping in testcrosses of flint lines of maize: III. Comparison across populations for forage traits. **Crop Science**, Madison, v. 38, n. 5, p. 1278-1289, 1998.
- LYNCH, M.; WALSH, B. **Genetics and analysis of quantitative traits**. Massachusetts: Sinauer Associates. 1998. 980 p.
- MA, X.Q.; TANG, J.H.; TENG, W.T.; YAN, J.B.; MENG, Y.J.; LI, J.S. Epistatic interaction is an important genetic basis of grain yield and its components in maize. **Molecular Breeding**, Dordrecht, v. 20, n. 1, p. 41–51, 2007.

MAITA, R.; COORS, J.G. Twenty cycles of biparental mass selection for prolificacy in the open-pollinated maize population Golden-Glow. **Crop Science**, Madison, v. 36, n. 6, p. 1527-1532, 1996.

MALOSETTI, M.; RIBAUT, J.M.; VARGAS, M.; CROSSA, J.; VAN EEUWIJK, F.A. A multi-trait multi-environment QTL mixed model with an application to drought and nitrogen stress trials in maize (*Zea mays* L.). **Euphytica**, Wageningen, v. 161, n. 1, p. 241-257, 2008.

MANGOLIN, C.A.; SOUZA JÚNIOR, C.L. de; GARCIA, A.A.F.; GARCIA, A.F.; SIBOV, S.T.; SOUZA, A.P. de. Mapping QTL for kernel oil content in a tropical maize population. **Euphytica**, Wageningen, v. 137, n. 2, p. 251-259, 2004.

MELCHINGER, A.E.; UTZ, H.F.; SCHÖN, C.C. Quantitative trait locus (QTL) mapping using different testers and independent population samples in maize reveals low power of QTL detection and large bias in estimates of QTL effects. **Genetics**, Austin, v. 149, n. 1, p. 383-403, 1998.

MIHALJEVIC, R.; SCHON, C.C.; UTZ, H.F.; MELCHINGER, A.E. Correlations and QTL correspondence between line per se and testcross performance for agronomic traits in four populations of European maize. **Crop Science**, Madison, v. 45, p. 114-122, 2005.

MILLER, P.A.; BRIMHALL, B. Factors influencing the oil and protein content of corn grain. **Agronomy Journal**, Madison, v. 43, n. 7, p. 305-311, 1951.

MIŠEVIĆ, D.; ALEXANDER, D.E. Twenty-four cycles of phenotypic recurrent selection for percent oil in maize. I: Per se and test-cross performance. **Crop Science**, Madison, v. 29, n. 2, p. 320-324, 1989.

MOLL, R.H.; LINDSEY, M.F.; ROBINSON, H.F. Estimates of genetic variances and level of dominance in maize. **Genetics**, Austin, v. 49, n. 3, p. 411-423, 1964.

MÔRO, V.T. **Uso da seleção genômica e fenotípica em linhagens para predição de testecrosses em milho**. 2011. 116 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2011.

MÔRO, G.V.; SANTOS, M.F.; BENTO, D.A.V.; AGUIAR, A.M.; SOUZA JÚNIOR, C.L. de. Genetic analysis of kernel oil content in tropical maize with design III and QTL mapping. **Euphytica**, Wageningen, v. 185, n. 3, p. 419-428, 2012.

PENG, B.; LI, Y.; WANG, Y.; LIU, C.; LIU, Z.; TAN, W.; ZHANG, Y.; WANG, D.; SHI, Y.; SUN, B.; SONG, Y.; WANG, T.; LI, Y. QTL analysis for yield components and kernel-related traits in maize across multi-environments. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 122, n. 7, p. 1305-1320, 2011.

RIBAUT, J.M.; JIANG, C.; GONZÁLEZ-DE-LEÓN, D.; EDMÉADES, G.O.; HOISINGTON, D.A. Identification of quantitative trait loci under drought conditions in tropical maize. II. Yield components and marker-assisted selection strategies. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 94, n. 6/7, p. 887-896, 1997.

- SABADIN, P.K. **Mapeamento de QTL's e base genética da correlação entre caracteres em uma população de milho tropical**. 2008. 89 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2008.
- SABADIN, P.K.; SOUZA JÚNIOR, C.L. de; SOUZA, A.P.; GARCIA, A.A.F. QTL mapping for yield components in a tropical maize population using microsatellite markers. **Hereditas**, Lund, v. 145, n. 4, p. 194-203, 2008.
- SAS INSTITUTE. **Statistical analysis software: SAS 9.2**. Cary, 2008.
- SATTERTHWAITE, F.E. An approximate distribution of estimates of variance components. **Biometrics Bulletin**, Washington, v. 2, n. 6, p. 110-114, 1946.
- SEARLE, R.S.; CASELA, G.; McCULLOCH, C.E. **Variance components**. New York: John Wiley, 1992. 501 p.
- SHAPIRO, S.S.; WILK, M.B. An analysis of variance test for normality (complete samples). **Biometrika**, London, v. 52, n. 3/4, p. 591-611, 1965.
- SHEN, B.; ALLEN, W.B.; ZHENG, P.; LI, C.; GLASSMAN, K.; RANCH, J.; NUBEL, D., TARCZYNSKI, M.C. Expression of *ZmLEC1* and *ZmWRI1* increase seed oil production in maize. **Plant Physiology**, Washington, v. 153, n. 3, p. 980-987, 2010.
- SIBOV, S.T.; SOUZA JÚNIOR, C.L.; GARCIA, A.A.F.; SILVA, A.R.; MANGOLIN, C.A.; BENCHIMOL, L.L.; SOUZA, A.P. Molecular mapping in tropical maize using microsatellite markers. 2. Quantitative trait loci (QTL) for grain yield, ear height, and grain moisture. **Hereditas**, Lund, v. 139, n. 2, p. 107-115, 2003.
- SILVA, A.R.; SOUZA JÚNIOR, C.L. de; AGUIAR, A.M.; SOUZA, A.P. de. Estimates of genetic variance and level of dominance in a tropical maize population. I. Grain yield and plant traits. **Maydica**, Bergamo, v. 49, p. 65-71, 2004.
- SILVA DÍAZ, R.J. **Epistasia para produção de grãos e caracteres de planta em milho**. 2011. 97 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2011.
- SONG, G.L.; LI, D.F.; PIAO, X.S.; CHI, F.; WANG, J.T. Comparisons of amino acid availability by different methods and metabolizable energy determination of a Chinese variety of high oil corn. **Poultry Science**, Champaign, v.82, n. 6, p. 1017-1023, 2003.
- SONG, T.M.; CHEN, S.J. Long term selection for oil concentration in five maize populations. **Maydica**, Bergamo, v. 49, p. 9-14, 2004.
- SONG, X.F.; SONG, T.M.; DAI, J.R.; ROCHEFORD, T.R.; LI, J.S. QTL mapping of kernel oil concentration with high-oil maize by SSR markers. **Maydica**, Bergamo, v. 49, p. 41-48, 2004.
- STEEL, R.G.D.; TORRIE, J.H. **Principles and procedures of statistics**. New York: McGraw-Hill Book, 1980, 633 p.

STUBER, C.W.; MOLL, R.H. Epistasis in maize (*Zea mays* L.). II: Comparison of selected with unselected populations. **Genetics**, Austin, v. 67, n. 1, p. 137–149, 1971.

STUBER, C.W.; SISCO, P. Marker-facilitated transfer of QTL alleles between inbred lines and responses in hybrids. In: ANNUAL CORN & SORGHUM RESEARCH CONFERENCE, 1991, Chicago. **Proceedings...** Chicago: ASTA, 1991. p. 105–113.

STUBER, C.W.; EDWARDS, M.D.; WENDEL, J.F. Molecular marker-facilities investigations of quantitative trait loci in maize. II. Factors influencing yield and its components traits. **Crop Science**, Madison, v. 27, n. 4, p. 639-648, 1987.

THOMISON, P.R.; GEYER, A.B.; LOTZ, L.D.; SIEGRIST, H.J.; DOBBELS, T.L. TopCross high oil corn production: select grain quality attributes. **Agronomy Journal**, Madison, v. 95, n. 1, p. 147–154, 2003.

TOLEDO, F.H.R.B.; RAMALHO, M.A.P.; ABREU, G.B.; SOUZA, J.C.de. Inheritance of kernel row number, a multicategorical threshold trait of maize ears. **Genetics and Molecular Research**, v. 10, n. 3, p. 2133-2139, 2011. Disponível em: <<http://www.geneticsmr.com/issue/6/index.php?q=articles/1270>>. Acesso em: 22 mar. 2013.

UNITED STATES DEPARTMENT OF AGRICULTURE. **Oilseed crushings and production, consumption, and stocks**: oil crops yearbook. 2012. Disponível em: <http://www.ers.usda.gov/datafiles/Oil_Crops_Yearbook_2012/table31.xls>. Acesso em: 18 mar. 2013.

VAL, D.L.; SCHWARTZ, S.H.; KERNS, M.R.; DEIKMAN, J. Development of a high oil trait for maize. In: KRIZ, A.L.; LARKINS, B.A. (Eds.). **Molecular genetic approaches to maize improvement, biotechnology in agriculture and forestry**. Berlin: Springer-Verlag Press, 2009, v. 63, p. 303-323.

VELDBOOM, L.R.; LEE, M. Molecular-marker facilitated studies of morphological traits in maize. II: Determination of QTL for grain yield and yield components. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 89, n. 4, p. 451- 458, 1994.

_____. Genetic mapping of quantitative trait loci maize in stress and nonstress environments: I. Grain yield and yield components. **Crop Science**, Madison, v.36, n. 5, p.1310-1319, 1996a.

VELDBOOM, L.R.; LEE, M.; WOODMAN, W.L. Molecular marker-facilitated studies in an elite maize population: I. Linkage analysis and determination of QTL for morphological traits. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 88, n. 1, p. 7-16, 1994.

VENCOVSKY, R.; BARRIGA, P. **Genética biométrica aplicada ao fitomelhoramento**. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética, 1992. 496 p.

VIEIRA, C.; PASYUKOVA, E.G.; ZENG, Z.B.; HACKETTE, J.B.; LYMAN, R.F.; MACKAY, T.F.C. Genotype-environment interaction for quantitative trait loci affecting life span in *Drosophila melanogaster*. **Genetics**, Austin, v. 154, n. 1, p. 213-227, 2000.

WANG, H.W.; HAN, J.; SUN, W.T.; CHEN, S.J. Genetic analysis and QTL mapping of stalk digestibility and kernel composition in a high-oil maize mutant (*Zea mays* L.). **Plant Breeding**, Westport, v. 129, n. 3, p. 318-326, 2010.

WANG, S.; BASTEN, C.J.; ZENG, Z.B. **Windows QTL cartographer 2.5**. Raleigh: North Caroline State University, Department of Statistics, 2005. Disponível em: <<http://statgen.ncsu.edu/qtlcart/WQTLCart.htm>>. Acesso em: 28 jan. 2013.

WASSOM, J.J.; MIKKILINENI, V.; BOHN, M.O.; ROCHEFORD, T.R. QTL for fatty acid composition os maize kernel oil in Illinois High Oil x B73 backcross-derived lines. **Crop Science**, Madison, v. 48, n. 1, p. 69-78, 2008a.

WASSOM, J.J.; WONG, J.C.; MARTINEZ, E.; KING, J.J.; DEBAENE, J.; HOTCHKISS, J.R.; MIKKILINENI, V.; BOHN, M.O.; ROCHEFORD, T.R. QTL associated with maize kernel oil, protein, and starch concentrations; Kernel mass; and grain yield in illinois high oil x B73 backcross-derived lines. **Crop Science**, Madison, v. 48, n. 1, p. 243-252, 2008b.

WATSON, S.A. Description, development, structure, and composition of the corn kernel. In: WHITE, P.J.; JOHNSON, L.A. (Ed.). **Corn chemistry and technology**. 2nd ed. Saint Paul: American Association of Cereal Chemists, 2003. p. 69–106.

WILLMOT, D.B.; DUDLEY, J.W.; ROCHEFORD, T.R.; BARI, A.L. Effect of random mating on marker QTL associations for grain quality traits in the cross of Illinois high oil x Illinois low oil. **Maydica**, Bergamo, v. 51, p. 187–199, 2006.

WOLF, D.P.; HALLAUER, A.R. Triple testcross analysis to detect epistasis in maize. **Crop Science**, Madison, v. 37, n. 3, p. 763-770, 1997.

WOLF, D.P.; PETERNELLI, L.A.; HALLAUER, A.R. Estimates of genetic variance in an F₂ maize population. **The Journal of Heredity**, Oxford, v. 91, n. 5, p. 384-391, 2000.

YAN, J.B.; TANG, H.; HUANG, Y.Q.; ZHENG, Y.L.; Li, J.S. Quantitative trait loci mapping and epistatic analysis for grain yield and yield components using molecular markers with an elite maize hybrid. **Euphytica**, Wageningen, v. 149, n. 1/2, p. 121–131, 2006.

YANG, G.; LI, Y.; WANG, Q.; ZHOU, Y.; ZHOU, Q.; SHEN, B.; ZHANG, F.; LIANG, X. Detection and integration of quantitative trait loci for grain yield components and oil content in two connected recombinant inbred line populations of high-oil maize. **Molecular Breeding**, Dordrecht, v. 29, n. 2, p. 313-333, 2012a.

YANG, X.; MA, H.; ZHANG, P.; YAN, J.; GUO, Y.; SONG, T.; LI, J. Characterization of QTL for oil content in maize kernel. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 125, p. 1169-1170, 2012b.

YANG, X.H.; GUO, Y.Q.; YAN, J.B.; ZHANG, J.; SONG, T.M.; ROCHEFORD T.; LI, J.S. Major and minor QTL and epistasis contribute to fatty acid compositions and oil concentration in high-oil maize. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 120, n. 3, p. 665-678, 2010.

ZHANG, J.; LU, X.Q.; SONG, X.F.; YAN, J.B.; SONG, T.M.; DAI, J.R.; ROCHEFORD, T.; LI, J.S. Mapping quantitative trait loci for oil, starch, and protein concentrations in grain with high-oil maize by SSR markers. **Euphytica**, Wageningen, v. 162, n. 3, p. 335-344, 2008.

ZHENG, P.; ALLEN, W.B.; ROESLER, K.; WILLIAMS, M.E.; ZHANG, S.; LI, J.; GLASSMAN, K.; RANCH, J.; NUBEL, D.; SOLAWTZ, W.; BHATTRAMAKKI, D.; LLACA, V.; DESCHAMPS, S.; ZHONG, G.Y.; TARCZYNSKI, M.C.; SHEN, B. A phenylalanine in DGAT is a key determinant of oil content and composition in maize. **Nature Genetics**, New York, v. 40, n. 3, p. 367-372, 2008.

ANEXOS

Anexo A

As estimativas dos coeficientes das correlações genéticas $\hat{r}_{G(xy)}$ entre os caracteres teor de óleo, produção de grãos e seus componentes foram obtidas pela razão da correlação fenotípica pelas respectivas raízes dos coeficientes de herdabilidade dos caracteres x (teor de óleo) e y (demais caracteres) conforme as seguintes eq. (31, 32, 33, 34 e 35).

$$\hat{r}_{\bar{F}(xy)} = \frac{C\hat{O}V_{G(xy)}}{\sqrt{\hat{\sigma}_{\bar{F}x}^2 \hat{\sigma}_{\bar{F}y}^2}} \quad (31)$$

$$\hat{r}_{G(xy)} = \frac{\left(\frac{C\hat{O}V_{G(xy)}}{\sqrt{\hat{\sigma}_{\bar{F}x}^2 \hat{\sigma}_{\bar{F}y}^2}} \right)}{\sqrt{h_x^2} \sqrt{h_y^2}} \quad (32)$$

$$\hat{r}_{G(xy)} = \frac{\left(\frac{C\hat{O}V_{G(xy)}}{\sqrt{\hat{\sigma}_{\bar{F}x}^2 \hat{\sigma}_{\bar{F}y}^2}} \right)}{\sqrt{\frac{\hat{\sigma}_{Px}^2}{\hat{\sigma}_{\bar{F}x}^2}} \sqrt{\frac{\hat{\sigma}_{Py}^2}{\hat{\sigma}_{\bar{F}y}^2}}} \quad (33)$$

$$\hat{r}_{G(xy)} = \left(\frac{C\hat{O}V_{G(xy)}}{\sqrt{\hat{\sigma}_{\bar{F}x}^2 \hat{\sigma}_{\bar{F}y}^2}} \right) \left(\frac{\sqrt{\hat{\sigma}_{\bar{F}x}^2 \hat{\sigma}_{\bar{F}y}^2}}{\sqrt{\hat{\sigma}_{Px}^2 \hat{\sigma}_{Py}^2}} \right) \quad (34)$$

$$\hat{r}_{G(xy)} = \left(\frac{C\hat{O}V_{G(xy)}}{\sqrt{\hat{\sigma}_{Px}^2 \hat{\sigma}_{Py}^2}} \right) \quad (35)$$

em que $C\hat{O}V_{G(xy)}$ é a covariância genética presente entre as médias dos diferentes caracteres, e $\hat{\sigma}_P^2$ e $\hat{\sigma}_{\bar{F}}^2$ são as estimativas das variâncias genéticas de progênie e fenotípicas de médias de progênie respectivamente.

Anexo B - Valores e significâncias dos quadrados médios das análises de variância na E.E. Areão no ano 2002/2003, médias, intervalos de variação (IV) e coeficientes de variação (CV%) para produção de grãos e seus componentes

FV	GL	Quadrados Médios (QM)							
		PG (t ha ⁻¹)	PROL ^a (esp. pl ⁻¹)	P500 (g)	CE (cm)	DE ^a (cm)	PFG ^a (cm)	NFI (n°)	NGF (n°)
Repetições (R)	1	15,80 ^{**}	45,32 ^{**}	64,99 ^{ns}	29,33 ^{**}	24,76 ^{**}	22,91 ^{**}	11,37 ^{**}	632,55 ^{**}
Progênes (P)	255	1,06 ^{**}	3,18 ^{**}	356,55 ^{**}	2,14 ^{**}	9,48 ^{**}	1,19 ^{**}	1,99 ^{**}	21,03 ^{**}
Erro	225	0,42	2,06	112,94	0,98	2,95	0,51	0,73	9,71
Média		2,02	0,54	122,63	14,23	3,88	0,72	13,72	23,78
IV		(0,28;4,56)	(0,19;0,93)	(81,39;160,00)	(11,56;17,81)	(3,27;4,56)	(0,51;0,93)	(9,63;17,01)	(11,90;32,68)
CV (%)		32,07	26,35	8,67	6,97	4,43	9,92	6,22	13,10

^{ns} e ^{**} não significativo e significativo a 1% de probabilidade pelo teste *F*. PG, PROL, P500, CE, DE, PFG, NFI e NGF referem-se a produção de grãos, prolificidade, peso médio de 500 grãos, comprimento de espiga, diâmetro de espiga, profundidade de grãos, número de fileiras de grãos e número de grãos por fileira, respectivamente; ^a QM estão multiplicados por 10².

Anexo C - Valores e significâncias dos quadrados médios das análises de variâncias na E.E. Caterpillar no ano 2002/2003, médias, intervalos de variação (IV) e coeficientes de variação (CV%) para produção de grãos e seus componentes

FV	GL	Quadrados Médios (QM)							
		PG (t ha ⁻¹)	PROL ^a (esp. pl ⁻¹)	P500 (g)	CE (cm)	DE ^a (cm)	PFG ^a (cm)	NFI (n°)	NGF (n°)
Repetições (R)	1	4,27 ^{**}	3,92 ^{ns}	238,73 ^{ns}	3,16 [*]	3,54 ^{ns}	0,12 ^{ns}	0,35 ^{ns}	87,90 ^{**}
Progênes (P)	255	0,75 ^{**}	3,31 ^{**}	315,52 ^{**}	2,03 ^{**}	7,99 ^{**}	0,98 ^{**}	1,77 ^{**}	18,04 ^{**}
Erro	225	0,21	1,75	93,72	0,70	1,64	0,32	0,58	7,02
Média		2,04	0,58	97,88	13,13	3,76	0,70	13,58	25,72
IV		(0,46;4,31)	(0,20;0,95)	(56,87;138,96)	(10,61;16,31)	(3,16;4,33)	(0,48;0,90)	(10,75;16,25)	(14,15;34,55)
CV(%)		22,47	22,82	9,89	6,36	3,41	8,05	5,61	10,30

^{ns}, ^{*} e ^{**} não significativo, significativo a 5% e 1% de probabilidade pelo teste *F*, respectivamente. PG, PROL, P500, CE, DE, PFG, NFI e NGF referem-se a produção de grãos, prolificidade, peso médio de 500 grãos, comprimento de espiga, diâmetro de espiga, profundidade de grãos, número de fileiras de grãos e número de grãos por fileira, respectivamente; ^a QM estão multiplicados por 10².

Anexo D - Valores e significâncias dos quadrados médios das análises de variâncias na E.E. Depto. de Genética no ano 2002/2003, médias, intervalos de variação (IV) e coeficientes de variação (CV%) para produção de grãos e seus componentes

FV	GL	Quadrados Médios (QM)							
		PG (t ha ⁻¹)	PROL ^a (esp. pl ⁻¹)	P500 (g)	CE (cm)	DE ^a (cm)	PFG ^a (cm)	NFI (n°)	NGF (n°)
Repetições (R)	1	11,03 ^{**}	50,92 ^{**}	171,43 ^{ns}	5,47 ^{**}	12,38 ^{**}	0,10 ^{ns}	0,01 ^{ns}	52,79 ^{**}
Progênies (P)	255	1,00 ^{**}	2,37 ^{**}	256,07 ^{**}	1,57 ^{**}	6,48 ^{**}	0,79 ^{**}	1,84 ^{**}	13,20 ^{**}
Erro	225	0,33	1,35	74,30	0,52	1,44	0,18	0,48	4,97
Média		3,25	0,76	112,50	14,57	4,01	0,79	13,97	29,32
IV		(1,24;5,16)	(0,47;1,12)	(84,53;156,40)	(12,10;17,33)	(3,46;4,57)	(0,61;0,94)	(11,23;16,99)	(22,94;35,66)
CV (%)		17,62	15,20	7,66	4,97	3,00	5,36	4,95	7,60

^{ns}, e ^{**} não significativo e significativo a 1% de probabilidade pelo teste *F*. PG, PROL, P500, CE, DE, PFG, NFI e NGF referem-se a produção de grãos, prolificidade, peso médio de 500 grãos, comprimento de espiga, diâmetro de espiga, profundidade de grãos, número de fileiras de grãos e número de grãos por fileira, respectivamente; ^a QM estão multiplicados por 10².

Anexo E - Valores e significâncias dos quadrados médios das análises de variâncias na E.E. Anhembi no ano 2003/2004, médias, intervalos de variação (IV) e coeficientes de variação (CV%) para produção de grãos e seus componentes

FV	GL	Quadrados Médios (QM)							
		PG (t ha ⁻¹)	PROL ^a (esp. pl ⁻¹)	P500 (g)	CE (cm)	DE ^a (cm)	PFG ^a (cm)	NFI (nº)	NGF (nº)
Repetições (R)	1	2,08 ^{**}	48,02 ^{**}	86,38 ^{ns}	5,50 [*]	27,84 ^{**}	15,94 ^{**}	0,25 ^{ns}	1,40 ^{ns}
Progênes (P)	255	0,58 ^{**}	3,00 ^{**}	277,38 ^{**}	2,03 ^{**}	8,97 ^{**}	0,81 ^{**}	2,18 ^{**}	16,21 ^{**}
Erro	225	0,20	1,68	94,95	0,89	2,13	0,28	0,55	6,69
Média		1,57	0,72	83,62	10,72	3,58	0,63	13,49	20,48
IV		(0,10;3,25)	(0,35;0,99)	(51,62;118,86)	(7,48;14,30)	(3,07;4,42)	(0,45;0,85)	(10,44;16,68)	(13,08;30,08)
CV(%)		28,31	18,03	11,65	8,81	4,08	8,48	5,49	12,63
L02-03D ^b		0,98	0,70	82,63	10,09	3,14	0,50	11,20	17,80
L20-01F ^b		1,24	0,78	72,00	9,92	3,41	0,52	13,20	18,10

^{ns}, ^{*} e ^{**} não significativo, significativo a 5% e 1% de probabilidade pelo teste *F*, respectivamente. PG, PROL, P500, CE, DE, PFG, NFI e NGF referem-se a produção de grãos, prolificidade, peso médio de 500 grãos, comprimento de espiga, diâmetro de espiga, profundidade de grãos, número de fileiras de grãos e número de grãos por fileira, respectivamente; ^a QM estão multiplicados por 10²; ^b Linhagens genitoras

Anexo F - Valores e significâncias dos quadrados médios das análises de variâncias na E.E. Areão no ano 2003/2004, médias, intervalos de variação (IV) e coeficientes de variação (CV%) para produção de grãos e seus componentes

FV	GL	Quadrados Médios (QM)							
		PG (t ha ⁻¹)	PROL ^a (esp. pl ⁻¹)	P500 (g)	CE (cm)	DE ^a (cm)	PFG ^a (cm)	NFI (nº)	NGF (nº)
Repetições (R)	1	0,15 ^{ns}	34,30 ^{**}	3.803,23 ^{**}	5,85 ^{**}	222,34 ^{**}	172,69 ^{**}	5,80 ^{**}	21,02 [*]
Progênes (P)	255	1,14 ^{**}	2,47 ^{**}	330,20 ^{**}	1,68 ^{**}	6,75 ^{**}	0,91 ^{**}	2,22 ^{**}	14,93 ^{**}
Erro	225	0,38	1,75	84,64	0,63	1,28	0,22	0,46	4,38
Média		3,29	0,81	97,75	13,10	3,96	0,78	14,06	27,49
IV		(1,56;5,48)	(0,49;1,10)	(63,79;145,77)	(9,81;15,83)	(3,46;4,52)	(0,60;1,02)	(11,31;17,63)	(18,46;35,14)
CV(%)		18,66	16,33	9,41	6,08	2,84	6,05	4,81	7,62
L02-03D ^b		2,97	0,87	91,26	11,01	3,88	0,83	14,00	24,30
L20-01F ^b		2,59	0,88	105,51	12,15	3,98	0,72	13,80	24,10

^{ns}, ^{*} e ^{**} não significativo, significativo a 5% e 1% de probabilidade pelo teste *F*, respectivamente. PG, PROL, P500, CE, DE, PFG, NFI e NGF referem-se a produção de grãos, prolificidade, peso médio de 500 grãos, comprimento de espiga, diâmetro de espiga, profundidade de grãos, número de fileiras de grãos e número de grãos por fileira, respectivamente; ^a QM estão multiplicados por 10²; ^b Linhagens genitoras

Anexo G - Valores e significâncias dos quadrados médios das análises de variâncias na E.E. Caterpillar no ano 2003/2004, médias, intervalos de variação (IV) e coeficientes de variação (CV%) para produção de grãos e seus componentes

FV	GL	Quadrados Médios (QM)							
		PG (t ha ⁻¹)	PROL ^a (esp. pl ⁻¹)	P500 (g)	CE (cm)	DE ^a (cm)	PFG ^a (cm)	NFI (n°)	NGF (n°)
Repetições (R)	1	7,83 ^{**}	18,81 ^{**}	21,37 ^{ns}	19,92 ^{**}	0,05 ^{ns}	1,32 [*]	0,49 ^{ns}	22,24 ^{ns}
Progênes (P)	255	0,80 ^{**}	1,98 ^{**}	255,53 ^{**}	2,16 ^{**}	6,69 ^{**}	0,78 ^{**}	2,18 ^{**}	15,66 ^{**}
Erro	225	0,22	1,01	56,70	0,73	1,06	0,25	0,48	5,54
Média		3,01	0,88	90,65	12,36	3,84	0,71	14,14	26,49
IV		(1,09;4,82)	(0,45;1,13)	(65,14;132,98)	(9,51;14,81)	(3,30;4,43)	(0,51;0,89)	(11,75;18,53)	(17,66;34,41)
CV(%)		15,63	11,42	8,31	6,92	2,69	7,01	4,91	8,89
L02-03D ^b		2,56	0,94	95,35	12,14	3,77	0,76	13,80	24,40
L20-01F ^b		2,31	0,86	97,90	10,78	3,72	0,65	13,20	19,80

^{ns}, * e ** não significativo, significativo a 5% e 1% de probabilidade pelo teste *F*, respectivamente. PG, PROL, P500, CE, DE, PFG, NFI e NGF referem-se a produção de grãos, prolificidade, peso médio de 500 grãos, comprimento de espiga, diâmetro de espiga, profundidade de grãos, número de fileiras de grãos e número de grãos por fileira, respectivamente; ^a QM estão multiplicados por 10²; ^b Linhagens genitoras.

Anexo H - Valores e significâncias dos quadrados médios das análises de variâncias na E.E. Depto. de Genética no ano 2003/2004, médias, intervalos de variação (IV) e coeficientes de variação (CV%) para produção de grãos e seus componentes

FV	GL	Quadrados Médios (QM)							
		PG (t ha ⁻¹)	PROL ^a (esp. pl ⁻¹)	P500 (g)	CE (cm)	DE ^a (cm)	PFG ^a (cm)	NFI (n°)	NGF (n°)
Repetições (R)	1	5,51 ^{**}	1,49 ^{ns}	6.230,00 ^{**}	0,03 ^{ns}	192,69 ^{**}	16,35 ^{**}	1,82 ^{ns}	25,09 [*]
Progênes (P)	255	1,45 ^{**}	1,03 [*]	339,08 ^{**}	1,48 ^{**}	7,79 ^{**}	1,07 ^{**}	2,05 ^{**}	12,15 ^{**}
Erro	225	0,50	0,79	96,73	0,60	1,59	0,35	0,49	4,89
Média		4,57	0,86	116,43	14,06	4,09	0,81	14,11	29,17
IV		(2,03;6,83)	(0,61;1,06)	(83,36;152,98)	(11,71;16,23)	(3,54;4,70)	(0,61;1,01)	(11,58;17,08)	(18,61;36,53)
CV(%)		15,44	10,25	8,45	5,49	3,08	7,24	4,94	7,58
L02-03D ^b		5,29	0,96	120,13	14,88	3,96	0,78	14,20	30,00
L20-01F ^b		2,99	0,92	107,56	12,24	3,92	0,67	13,80	23,30

^{ns}, * e ** não significativo, significativo a 5% e 1% de probabilidade pelo teste *F*, respectivamente. PG, PROL, P500, CE, DE, PFG, NFI e NGF referem-se a produção de grãos, prolificidade, peso médio de 500 grãos, comprimento de espiga, diâmetro de espiga, profundidade de grãos, número de fileiras de grãos e número de grãos por fileira, respectivamente; ^a QM estão multiplicados por 10²; ^b Linhagens genitoras.